



И. Н. ГОЛУБИНСКИЙ

БИОЛОГИЯ ПРОРАСТАНИЯ ПЫЛЬЦЫ



581.1

Г62

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
УКРАИНСКОЕ ОБЩЕСТВО ГЕНЕТИКОВ
И СЕЛЕКЦИОНЕРОВ им. Н. И. ВАВИЛОВА



И. Н. ГОЛУБИНСКИЙ

БИОЛОГИЯ ПРОРАСТАНИЯ ПЫЛЬЦЫ

188544
445881

БИБЛИОТЕКА

Полтавского

«ХОЗЯЙСТВЕНН. ОБОЗР.»

ИНСТИТУТА

«НАУКОВА ДУМКА»

КИЕВ — 1974

УДК 581.145+162.3/4+33

В книге освещены вопросы биологии и химического состава пыльцы растений в связи с ее жизнеспособностью и способностью прорасти на искусственных средах и в естественных условиях, т. е. на рыльцах пестиков, взаимодействия пыльцевых зерен при прорастании; рассмотрены различные условия, влияющие на этот процесс и на жизнеспособность пыльцы.

Предназначена для биологов, агрономов, селекционеров растений, а также преподавателей биологии в вузах и средних школах.

Ответственный редактор
д-р биол. наук *П. К. Шкварников*

Рецензенты
чл.-кор. АН УССР *И. М. Поляков*,
д-р биол. наук *П. В. Михайлова*,
д-р биол. наук *В. А. Поддубная-Арнольди*

Редакция физиологии, биохимии и медицины

Г $\frac{21003-163}{M221(04)-74}$ 154-74

© Издательство «Наукова думка», 1974 г.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Вопросы опыления — оплодотворения представляют не только большой теоретический интерес, они исключительно актуальны и в практике сельского хозяйства. Особенно большое значение приобретает глубокая осведомленность в этих вопросах селекционеров-гибридизаторов.

В практической работе по гибридизации селекционеру в первую очередь приходится иметь дело с пылью, и от того, в какой степени он вооружен знаниями о поведении пылевых зерен на рыльцах пестиков, в значительной степени зависит успех скрещиваний. Очень большое значение для селекционера имеет также возможность предварительного определения степени жизнеспособности пылицы, особенно тогда, когда эту пыльцу приходится получать со стороны или опылять ею после более или менее продолжительного периода хранения. В этих случаях исследователю необходимо овладеть методом проращивания пылицы на искусственных средах.

При всей своей огромной роли в обеспечении успеха гибридизации, проращивание пылицы на искусственных средах все же не решает окончательно вопроса о пригодности ее в конкретной комбинации скрещивания. Чтобы всесторонне оценить пригодность пылицы, необходимо изучить поведение ее на рыльцах, т. е. изучить характер взаимодействия активных веществ пылицы и пестика.

До сравнительно недавнего времени серьезное внимание на особенности прорастания пылицы обращали главным образом плододы-гибридизаторы, что объясняется как более ранним использованием методов гибридизации в селекции плодовых культур, по сравнению с другими сельскохозяйственными растениями, так и прекрасной прорастаемостью пылицы плодовых растений на искусственных средах, что особенно важно.

Плодоводы первыми начали использовать в селекционной работе пыльцу, пересылаемую на далекие расстояния. Требовалось обязательно проверить ее жизнеспособность, прежде чем осуществлять скрещивание. Не удивительно, что и в литературе по пыльце, особенно в первой трети XX в., преобладают работы плододов. Однако уже с 20-х гг. к изучению особенностей прорастания пылицы подключается все больше селекционеров, работающих с другими

культурами, в частности с зерновыми, пыльца которых весьма «капризна» и трудно прорастает на искусственных средах.

К настоящему времени опубликовано большое количество работ по отдельным разделам физиологии прорастания пыльцы, однако эти публикации чаще всего отрывочного характера и, касаясь в основном особенностей прорастания пыльцы одного или нескольких близких растений, лучших сред для посева и других вопросов, не охватывают проблемы в целом. Кроме того, сообщения о пыльце разбросаны по многочисленным периодическим и продолжающимся изданиям, трудно доступным, а то и вовсе недоступным рядовому селекционеру. Сводки, обобщающие литературу по данному вопросу, на русском языке последние сорок лет не публиковались, а изданные в свое время работы А. В. Дорошенко (1928) и И. Н. Рябова (1930) явно устарели.

До начала наших исследований изучение пыльцы у разных видов растений сводилось в основном к установлению способности к прорастанию ее на искусственных средах и к выявлению лучших концентраций сахаров. Многие особенности поведения пыльцевых зерен при прорастании, как-то: изменение характера прорастания при разной густоте посева, а также при проращивании пыльцесмесей, взаимовлияние пыльцы и активных веществ рылец, разнокачественность пыльцы и другие — если и затрагивались, то, как правило, в порядке констатации факта, без попыток эволюционного осмысления наблюдаемых явлений.

До недавнего времени в литературе не было указаний на разнокачественность пыльцы в зависимости от местоположения цветка на растении и в пределах одного соцветия, на влияние летучих выделений цветков на прорастание пыльцы и другие особенности поведения пыльцы, в конечном счете играющие большую роль в процессах оплодотворения. Разрешение этих вопросов позволяет теоретически обосновать ряд приемов, разработанных И. В. Мичуриным и Л. Бербанком (выбор цветков для скрещивания, способы кастрации цветков, хранение пыльцы и др.).

В предлагаемой вниманию читателя книге обобщаются результаты почти сорокалетних исследований автора по биологии прорастания пыльцы на искусственных средах и в естественных условиях. Одновременно излагается методика исследований и дается обзор отечественной и зарубежной литературы.

В подготовке настоящего издания автору большую помощь своими ценными советами оказали проф. В. А. Поддубная-Арнольди, член-кор. АН УССР проф. И. М. Поляков и доцент Т. П. Голова, за что автор выражает им самую искреннюю признательность,

ИСТОРИЯ ВОПРОСА

С конца XVII и на протяжении XVIII вв. ботаники все более склонялись к признанию полового процесса у растений. Первым исследователем, научно и убедительно установившим путем постановки многочисленных опытов действительное назначение основных элементов цветка, считается Камерер, или Камерариус. Его классический труд «О поле у растений», составленный в форме письма к профессору Валентину, был опубликован в 1694 г. (русское издание — в 1940 г.). Как видно из этого «письма», у Камерариуса не вызывало сомнений наличие пола у растений. При этом он подчеркивает, что сведения о поле у растений были известны уже Стагириту, который, в свою очередь, ссылаясь на Эмпедокла.

Камерариус довольно подробно описывает развитие семязачатка с образованием зародыша, опять-таки подчеркивая, что этот же процесс еще ранее наблюдал Мальпиги (Malpighi, 1675). Однако о прорастании пыльцевых зерен Камерариусу, как и его предшественникам, еще ничего не было известно *. После Камерариуса сходные результаты (и на тех же объектах) были получены Э. Жоффруа, а затем Р. Брэдли и Ф. Миллером на тюльпанах. Очень интересные и оригинальные для того времени опыты с кукурузой провел Д. Логан. Он изолировал женские соцветия тонким муслином и не получил ни одной зерновки. К тем же последствиям привело и удаление молодых рылец на початках.

В 1737 г. Христофор Гаазе защитил первую в истории науки диссертацию, посвященную полу у растений. В своей диссертации Гаазе собрал все известные ему материалы предшественников (Бобарта, Камерера, Брэдли, Жоффруа и др.), а также привел данные собственных наблюдений, доказывающие необходимость опыления для получения семян и плодов. Пыльца, по Гаазе,

* Правда, двадцатью годами ранее смотритель ботанического сада в Оксфорде Я. Бобарт экспериментально показал назначение тычинок и пыльцы в опытах с *Lychnis*, опыляя пыльцой мужских особей рыльца женских. Однако Бобарт не опубликовал результаты своих опытов, а лишь сообщил о них устно ученому Т. Миллингтону, а последний — Грю (Поляков, 1950в; Баранов. 1955).

служит для оплодотворения пестика. Она не только прикрепляется к рыльцу, но и проникает в пестик.

Со второй половины XVIII в. глубокие экспериментальные исследования биологии цветения проводил адъюнкт, а позднее почетный академик Российской Академии наук И. Кёльрейтер (русское издание 1940 г.). Кёльрейтер основательно и всесторонне изучал процессы опыления и оплодотворения растений. Он неопровержимо доказал существование полового процесса у растений, установил, что пыльца является мужским половым элементом («мужским семенем», по его терминологии) и что оплодотворение может совершиться только в результате попадания пыльцы на рыльце пестика. Наблюдая поведение пыльцевых зерен в воде, где они, лопаясь, выделяют свое содержимое в воду, Кёльрейтер полагал, что и на рыльцах пестиков пыльца также лопается и выделяет «маслянистое» содержимое, которое смешивается с «женской влагой» рыльца. Смешанная жидкость затем всасывается рыльцем и по столбику проникает к семязачатку, где и происходит оплодотворение и развитие зародыша. Таким образом, Кёльрейтер правильно понимал под оплодотворением слияние содержимого пыльцевого зерна с содержимым семязачатка. О наличии спермиев в пыльцевых зернах и яйцеклетки — в семязачатке Кёльрейтер, разумеется, еще не знал.

Своими исследованиями Кёльрейтер впервые показал необходимость значительного количества пыльцевых зерен (намного превышающего число семязачатков) для успешного и полного оплодотворения. Кроме того, он занимался изучением продолжительности сохранения жизнеспособности пыльцы, открыл явление дихогамии, наблюдал и правильно понимал роль движения тычинок по направлению к столбику и, наконец, значение нектарников, служащих для привлечения к цветкам насекомых-опылителей.

Существование пола у растений как будто не вызывало сомнений и у современника Кёльрейтера философа Ж. Робинэ (русское издание 1936 г.), довольно правильно понимавшего назначение пыльцы. Однако, будучи гилозоистом, Робинэ всюду в природе видел только живое с основными его особенностями — питанием, ростом, размножением — и наделял полом даже неодушевленные предметы, что в значительной степени снижало убедительность его утверждений и не производило особого впечатления на ботаников, современников Робинэ.

На позициях признания наличия пола у растений стоял известный исследователь XVIII в., член Петербургской Академии наук Каспар Вольф. Но у Вольфа, как и у Робинэ, не было той четкости в представлениях о поле, которую мы находим в работах Кёльрейтера. Хотя Вольф и называет, как Кёльрейтер, пыльцу «мужским семенем» растений, но сущность полового процесса понимает как снабжение пестика недостающим ему «совершенным питанием», получаемым от пыльцы (1950). Впрочем, тако-

то же взгляда придерживался Вольф и на оплодотворение у животных. Однако ни веские доказательства Камерариуса, ни еще более убедительные результаты исследований Кёльрейтера не могли пробить прочной стены предвзятого отрицания их современниками наличия пола у растительных организмов.

Особенный консерватизм и непримиримость в этом вопросе проявляли западноевропейские ученые. Если в настоящее время нам кажется весьма странным понимание роли пыльцевых зерен как какого-то «совершенного питания» для тканей пестика, то каким наивным, если не сказать диким, является взгляд известного ботаника XVIII в. Турнефора, считавшего «тычинку органом, выделяющим экскременты растений, а пыльцу — экскрементами» (Вульф, 1940, с. 11).

Абсолютное большинство противников признания пола у растений никаких опытов в доказательство своего отношения к полу не проводили, и, как правило, все их возражения были голословными или основывались на том, что, дескать, у большинства растений пыльники созревают неодновременно с пестиками или что пыльники раскрываются (дают трещины) наружу, а не внутрь цветка, по направлению к рыльцу (Alsten). Итальянский ученый Л. Спалланцани пытался даже экспериментально подтвердить ненужность опыления у растений. Он описывает свои опыты (Spallanzani, 1777), в которых, несмотря на изоляцию женских цветков арбузов и конопли, были получены плоды с фертильными семенами (цит. по Баранову, 1955).

Немецкий ботаник Ф. Шельвер (Schelver, 1812) опровергал наличие пола у растений на том основании, что пыльца якобы содержит смертоносный яд, убивающий другие части цветка. Существование двудомных растений и растений с однополыми цветками, по Шельверу, является доказательством ненужности пыльцы для оплодотворения. Ученик Шельвера А. Геншель (Henschel, 1820) также отрицал необходимость опыления, утверждая, что при замене пыльцы клеем, лаком, минеральными веществами, кислотами, спорами грибов и плаунов ему удавалось получать семена. Геншель, как и его учитель, и в еще большей степени петербургский академик немец Йоган Сигизбек ратовали за то, чтобы оставить учение о поле как «потрясающее устои нравственности».

Несмотря на такое, достойное лучшего применения, упорство западноевропейских ученых в отрицании полового процесса у растений вплоть до середины XIX в., большинство ученых придерживалось взглядов, аналогичных взглядам Камерариуса и Кёльрейтера. К таким ученым необходимо отнести в первую очередь А. Болотова (ряд работ второй половины XVIII в.), И. Комова (1788), В. Зуева (1793), Н. Максимовича-Амбодика (1796) и многих других (подробнее см.: Поляков, 1950в; Модилевский, 1953б; Баранов, 1955).

Современник знаменитого Кёльрейтера, разносторонний русский исследователь Андрей Болотов, автор многочисленных работ

по агрономии, занимался также вопросами биологии опыления и оплодотворения у растений. В ряде статей Болотов (1780, 1785 и др.), как и Кёльрейтер, твердо стоял на позициях признания мужского и женского пола у растений и толковал оплодотворение как слияние «семенной влаги» пыльцевых зерен с семязачатками в завязи. Болотову, как, впрочем, и Кёльрейтеру, не было известно о существовании пыльцевых трубок, и он полагал, что «семенная жидкость» пыльцевых зерен проникает по тканям столбика в завязь к семязачаткам. Болотов также подметил необходимость опыления рылец большим количеством пыльцевых зерен для нормального оплодотворения и получения высококачественных семян. Наконец, Болотовым установлена диогогамия и преимущество перекрестного опыления у растений над самоопылением (Болотов, 1952).

Известный русский ботаник второй половины XVIII в. В. Ф. Зуев, автор одного из первых отечественных учебников ботаники (первое издание вышло в 1786 г.), отмечал необходимость наличия в цветках растений «плодородных частей обоего пола» (1793, с. 58), т. е. тычинок (тычки, по терминологии Зуева) и пестиков. Тычинки и пестики, по Зуеву, могут находиться как вместе, в одном цветке, так и раздельно, на одной или на разных особях. Более того, Зуеву было известно и о существовании растений андро- и гинодийкистов*. Учебник Зуева, по мнению акад. Палласа, по тому времени являлся лучшим не только в русской, но и в мировой ботанической литературе (Баранов, 1955).

В другом русском учебнике ботаники петербургского профессора Н. Максимовича-Амбодика (1796) целая глава отведена «бракосочетанию растений». В ней довольно подробно описываются опыление и оплодотворение у растений; правильно объясняются особенности ветроопыления, факт обилия пыльцы у анемофильных растений, цветение последних до распускания листьев (препятствующих ветроопылению у деревьев и кустарников), значение яркой окраски цветков для энтомофильных растений и т. д.

От классических исследований Кёльрейтера и его современников до полного признания пола у растений прошло немало времени. Существенную роль в изменении курса естествоиспытателей в сторону окончательного признания существования пола у растений сыграло описание Г. Амичи (Amici, 1823, 1824) образования пыльцевых трубок и внедрения их в полость ядра семязачатка. Становилось все более очевидным, что в данном случае ни о каком выделении экскрементов растениями в виде зерен пыльцы не может быть и речи и что по пыльцевой трубке проникают в ядро семязачатка оплодотворяющие элементы пыльцевого зер-

* Эти термины введены через 90 лет Ч. Дарвином (Darwin, 1876, русское издание 1939 г.).

на. Однако даже после опубликования работ Амичи подлинная сущность оплодотворения оставалась неизвестной биологам, и западноевропейские преформисты почти столетия не сдавали своих позиций. Да и у натуралистов, стоявших на позициях эпигенеза, представления о роли пыльцы и пыльцевых трубок в оплодотворении были довольно наивными. Значительная часть ученых того времени полагала, что пыльца (а позднее пыльцевые трубки) испускает какой-то «семенной пар», или «ауру» (Линней, Гаазе, Адансон, Сент-Илер); другие усматривали в содержимом пыльцы скопление сперматозоидов (Нидхем, 1847), и только русские ученые считали, что содержимое пыльцы как собственно мужское семя участвует в оплодотворении (Баранов, 1955).

Более близко к правильному пониманию процесса оплодотворения у растений подошел сам Амичи (Amici, 1847). Он проследил вхождение пыльцевой трубки в семязачаток, видел зародышевый мешок и яйцеклетку в нем и, хотя собственно оплодотворения не наблюдал, правильно полагал, что содержимое пыльцевой трубки (о существовании спермиев он еще не подозревал) сливается с яйцеклеткой (зародышевый пузырек, по терминологии Амичи).

После обнаружения Амичи пыльцевой трубки в тканях пестика преформисты не смирились со своим поражением и начали подтасовывать факты. Даже такой серьезный исследователь, как М. Шлейден, доказывал (Schleiden, 1837), что пыльники являются женскими органами, а зародышевые мешки — мужскими. По Шлейдену (Schleiden, 1839), позаимствовавшему эти взгляды от И. Горкеля (Horkel, 1836), зародыш развивается якобы из кончика пыльцевой трубки, находя в семязачатке необходимые условия для дальнейшего развития*. Примерно таких же взглядов придерживался и Г. Валентин (Valentin, 1838), утверждавший, что пыльцевое зерно является зачатком нового растения, который для своего развития должен проникнуть в семязачаток.

Активным приверженцем поллинистов (сторонников учения о развитии зародыша из кончика пыльцевой трубки) являлся Г. Шахт, пытавшийся многочисленными исследованиями подтвердить правильность взглядов Горкеля и Шлейдена. Свои исследования Шахт подкреплял рисунками, иллюстрирующими начало развития зародыша в раздувшемся кончике пыльцевой трубки после ее вхождения в зародышевый мешок. Исследования и «доказательства» Шахта казались столь убедительными, что его работа (Schacht, 1850), представленная на конкурс, объявленный Нидерландской Академией наук, была удостоена премии.

Под влиянием западноевропейского преформизма находился и крупный русский ученый Н. И. Железнов (1842). Он наблюдал вхождение пыльцевой трубки в зародышевый мешок, но под

* Более чем за сто лет до Горкеля подобное предположение высказывал Э. Жоффруа (Баранов, 1955).

давлением авторитета Шлейдена полагал, что зародыш развивается из кончика пыльцевой трубки, и если не соглашался полностью со Шлейденом, то лишь в том, что считал тычинку мужским органом, а не женским, как утверждал Шлейден (цит. по Баранову, 1955).

Противником поллинистов был известный исследователь К. Негели (Nägeli, 1842), давший довольно полное и правильное описание строения пыльника и образования пыльцевых зерен, а также наш соотечественник Л. С. Ценковский (1846), решительно отвергавший развитие зародыша (у хвойных, по крайней мере) из кончика пыльцевой трубки.

Наиболее близко к правильному пониманию сущности оплодотворения у растений подошел В. Гофмейстер (Hofmeister, 1847, 1849). Он утверждал, вопреки поллинистам, что содержимое пыльцевой трубки сливается с яйцеклеткой, после чего образуется зародыш. Ошибкой Гофмейстера было, однако, то, что, по его мнению, кончики пыльцевых трубок не лопаются в зародышневом мешке, а их содержимое диффундирует из пыльцевых трубок в яйцеклетки через стенки пыльцевых трубок. Им же впервые установлена возможность образования зародышей из синергид (полиэмбриония).

Учение поллинистов господствовало в западноевропейской ботанической литературе около 20 лет, но под давлением новых и все более убедительных доказательств его противников постепенно теряло своих приверженцев. В 1856 г. даже Шлейден и Шахт признали ошибочность своих убеждений, и этот год можно считать «началом конца» засилья поллинистов.

Через 10 лет после открытия Амичи пыльцевой трубки Г. Мольт (Mohl, 1834) впервые успешно проращивает пыльцу ряда видов растений в дистиллированной воде. Одновременно с этим эмбриологи, и в первую очередь отечественные (Железнов, Ценковский, Чистяков, Горожанкин, Беляев), более или менее подробно описывают процессы развития мужского и женского гаметофитов и, наконец, окончательно выясняют роль пыльцевых зерен в биологии размножения. Быстрое развитие и значительные успехи эмбриологии растений в значительной степени касались морфологии и физиологии (а в дальнейшем и биохимии) пыльцы, все больше заставляя исследователей заниматься экспериментами по проращиванию пыльцы на искусственных средах.

После установления возможности проращивания пыльцевых зерен в дистиллированной воде расширяются исследования и по выявлению лучших сред для ее проращивания, так как в дистиллированной воде прорастала пыльца немногих видов. Так, Шлейден (Schleiden, 1838), как указывает А. В. Дорошенко (1928), начал применять для проращивания пыльцы водные растворы тростникового сахара, дававшие положительные результаты при проращивании пыльцы у значительно большего числа растений. Со второй половины XIX в. исследователи стали добавлять

к растворам сахара химические соединения, способствующие лучшему прорастанию, как, например, разные кислоты (Molisch, 1893; Lidforss, 1899a), соли (Lidforss, 1896) или другие вещества (Van Tieghem, 1869; Molisch, 1893). Наряду с этим проводились многочисленные эксперименты по выявлению оптимальных концентраций растворов сахара с уплотнителями (желатина, агар-агар), а также исследования методического характера (Mangin, 1886; Rittinghaus, 1887; Molisch, 1893, и др.). Применять при проращивании пыльцы другие виды сахаров стали значительно позднее, и к тому же вначале такие попытки заканчивались неудачей (Martin, 1913; Andronescu, 1915) *, как и попытки применения крахмала, глицерина и т. п. (Molisch, 1893; Jost, 1907; Tokugawa, 1914).

Частые неудачи и расхождения в получаемых результатах и выводах в первые годы исследований по проращиванию пыльцы на искусственных средах объясняются главным образом несовершенством методики, на чем мы подробнее остановимся ниже. В то время обычно не учитывались экологические особенности и метеорологические условия выращивания подопытных растений, от которых бралась пыльца для проращивания, возраст и состояние пыльцы, ее подготовка и т. д. Если Л. Иосту, например, вначале не удавалось прорастить пыльцу злаковых (Jost, 1905), то несколько позднее (Jost, 1907) он все же достиг положительных результатов, ограничив количество воды. Точно так же вначале безрезультатными были попытки других исследователей прорастить пыльцу злаков (Elfving, 1879; Lidforss, 1899a, тогда как в дальнейшем это удавалось уже многим авторам (Jost, 1907; Lidforss, 1909; Andronescu, 1915; Anthony, Harlan, 1920). В последние годы вопрос проращивания пыльцы злаков на искусственных средах можно считать в принципе разрешенным в положительном смысле (Ли Цзи-ген, 1957a; Голубинский, 1969).

* Это объясняется, как показали наши исследования, большой чувствительностью пыльцы отдельных видов растений к таким сахарам, как глюкоза, мальтоза и др. Пыльца одних видов прекрасно прорастает в растворах этих сахаров, пыльца других видов не прорастает вовсе.

ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ПЫЛЬЦЫ В СВЯЗИ С ХАРАКТЕРОМ ЕЕ ПРОРАСТАНИЯ

Всем, кто занимался проращиванием пыльцы на искусственных средах, хорошо известно, насколько трудно получить пыльцевые трубки не только равные по длине расстоянию от поверхности рыльца к середине завязи, т. е. к семязачаткам, но хотя бы приближающиеся к нему. В то же время довольно легко получить трубки, длина которых в два раза и более превышает это расстояние, если проращивать пыльцу на поверхности рылец столбиков, прививая последние один на другой по мере продвижения пыльцевых трубок вглубь. Отсюда вытекает, что для нормального прорастания пыльцы — образующимся при этом пыльцевым трубкам — необходимы какие-то вещества, отсутствующие или имеющиеся в недостаточном количестве как в самих пыльцевых зернах, так и в искусственной среде, на которой ведется их проращивание. Трудно допустить наличие в пыльцевых зернах такого запаса необходимого энергетического материала, чтобы обеспечить нормальный рост и развитие пыльцевых трубок, в десятки и даже сотни раз превышающих по размерам пыльцевые зерна. Изменением состава сред в ряде случаев удается добиться значительного удлинения пыльцевых трубок, а отдельным исследователям — даже длины, равной длине столбика данного вида (Eckerson, 1917), но это достигается далеко не всегда (Brink, 1924a, 1925).

Первую попытку изучения химического строения пыльцы, главным образом пыльцевого зерна и пыльцевой трубки после прорастания, предпринял еще Л. Манжен (Mangin, 1890). Позднее подобного рода исследования проводятся все чаще и особого размаха достигают в последние десятилетия.

По данным многочисленных биохимических исследований, пыльца покрытосеменных растений исключительно богата запасными питательными веществами — углеводами (Nielsen et al., 1955), а также белками, жирами, органическими кислотами, солями и др. (Пащенко, 1966; Branscheidt, 1930; Venkatasubramanian, 1953; Sosa-Bourdouil, 1954; Iwanami, 1956a, b) — и в особенности всевозможными физиологически активными веществами типа витаминов, ферментов, гормонов и др. (Бойсен-Иенсен, 1938; Цицин, 1944; Йойриш, 1969; Овчаров, 1969).

Исследователи указывают на большую подвижность крахмала в пыльце и пыльцевых трубках, определяемую рядом условий (возрастом пыльцы, влиянием внешних факторов и др.). По данным ряда авторов (Strasburger, 1872; Molisch, 1893; Brink, 1924a; Kühlwein, 1938), в пыльцевых зернах, до их прорастания, крахмал либо отсутствует, либо содержится в незначительном количестве, но затем, с образованием пыльцевых трубок, количество его увеличивается, все больше возрастая по мере роста трубок.

Повышение концентрации сахара при прорастании пыльцы на искусственных средах еще более увеличивает содержание крахмала, что, очевидно, связано с поглощением сахара пыльцевыми трубками из раствора (Strasburger, 1872; Green, 1894). По данным других авторов (Iwanami, 1956a), крахмал можно обнаружить только в незрелых пыльцевых зернах, но по мере их созревания крахмал исчезает. В исследованиях Тишлера (Tischler, 1917) незрелая пыльца *Lythrum salicaria* L. содержала больше крахмала, тогда как в процессе созревания количество крахмала уменьшалось, но зато увеличивался процент жира. Примерно то же наблюдал Г. Молиш (Molisch, 1893), исследуя пыльцу видов *Campanula*. В то же время в опытах С. Эккерсона (Eckerson, 1917) с пыльцой пшеницы наблюдалось обратное явление: с созреванием пыльцы количество крахмала увеличивалось. Здесь, по-видимому, сказывалась видовая специфика химизма пыльцевых зерен.

В опытах К. Пича (Piech, 1922) содержание крахмала в пыльце *Antirrhinum majus* L. резко увеличивалось под влиянием низкой температуры, особенно заметно под конец вегетации, с наступлением осенних заморозков. После перенесения растений в оранжерею содержание крахмала в пыльце опять снижалось. Правда, Пич тут же оговаривает, что эта закономерность свойственна только пыльце *Antirrhinum*.

По данным Б. Кавецкой (Кавеска, 1925), увеличение содержания крахмала с понижением температуры наблюдается и в пыльце яблонь и груш. Содержание крахмала в пыльце может колебаться (по неизвестным пока причинам) даже в пределах одного цветка, как это наблюдал С. И. Елманов (1951) у черешни, персика, миндаля, табака.

Гистохимические исследования З. М. Пащенко (1966) не показали наличия крахмала в пыльцевых зернах дыни. Вместе с тем крахмал обнаружен в пыльце разных видов *Hibiscus* (Коньчева, 1960), фасоли (Иноуэ Сибуйа, 1954), ряда злаковых (Watanabe, 1961).

В пыльце, пыльцевых трубках и даже внутри клеток мужского гаметофита (в вегетативной, генеративной клетках и даже в спермиях) многих растений весьма часто встречаются митохондрии и пластиды, в том числе хлоропласты (Bopp-Hassenkamp, 1960; Полунина, 1961a), что свидетельствует о возможности синтеза пластических и физиологически активных веществ (Сисакян,

1951; Сисакян, Масолова, 1962). По данным Н. Н. Полуниной (1961а), лейкопласты размещены главным образом в цитоплазме пыльцевой трубки, а хлоропласты — в основном в клетках гаметофита.

Содержание углеводов в пыльце обычно довольно высокое (Йойриш, 1969). Так, в пыльце риса оно составляет 62,7% общего запаса питательных веществ. Из них на долю крахмала приходится 9,66% (Venkatasubramanian, 1953). Примерно столько же крахмала (10—15%) в пыльце кукурузы (Knowlton, 1922) и сосны (8,88%; Kiesel, 1922).

Кроме крахмала пыльца содержит в достаточном количестве и другие углеводы, в частности сахарозу, глюкозу, фруктозу, мальтозу, в меньшем — другие сахара. В пыльце *Forsythia* обнаружена даже лактоза (Kuhn, Löw, 1949). Содержание сахарозы в пыльце риса может достигать 25,18% (Venkatasubramanian, 1953). Содержание разных форм сахаров в пыльце сильно колеблется с возрастом пыльцы и особенно при ее прорастании. По данным И. Иванами (Iwanami, 1956а, б), при прорастании на искусственных средах количество сахарозы в пыльце уменьшается, а количество редуцирующих сахаров увеличивается.

Пыльца растений исключительно богата физиологически активными веществами (Cedrup, 1954; Бритиков 1954, 1957; Бритиков, Лащеникова, Виссарионова, 1955; Iwanami, 1956а, б; Овчаров, 1958, 1969; Гребинский, 1961; Поддубная-Арнольди и др., 1961; Шибитченко, 1966). Одних только ферментов в пыльце свыше 20 (Paton, 1921; Sood, Malik, Tewari, 1969), в том числе такие, как амилаза, инвертаза, каталаза, протеаза, липаза, цитаза, пектиназа, нуклеаза, карбоксилаза, редуктаза, фосфатаза, протеиназа, дегидразы, пероксидаза, цитохромоксидаза, пепсин, трипсин, эрипсин (Бритиков, Лащеникова, Виссарионова, 1955; Гребинский, 1961; Поддубная-Арнольди и др., 1961; Поддубная-Арнольди, 1964; Исаин, Юрцев, 1967; Атабекова, Устинова, 1967; Gorska-Bryllas, 1965).

В исследованиях В. А. Поддубной-Арнольди и ее сотрудников (1961) установлена общность окислительного режима пыльцы и пыльцевых трубок у различных представителей покрытосеменных, заключающаяся в низкой, как правило, активности пероксидазы и цитохромоксидазы, отсутствии полифенолоксидазы при сравнительно высокой активности дегидраз. Установлена также высокая активность каталазы. Активность окислительных ферментов пыльцы усиливается при ее прорастании (Sood, Malik, Tewari, 1969). Кислые фосфатазы высокоактивны как в пыльце, так и в пыльцевых трубках (Цингер, Петровская-Баранова, 1965). Все это свидетельствует об интенсификации обмена веществ в пыльцевых зернах и особенно в пыльцевой трубке во время прорастания. Гидролитические ферменты обнаруживают наивысшую активность при рН 4—6, что примерно соответствует кислотности клеток рыльца. В пыльце рН выше 7, активность ферментов заметно снижена.

Таким образом, при опылении создаются особо благоприятные условия для активизации ферментов пыльцы, что обеспечивает нормальное образование и рост пыльцевых трубок (Модилевский, 1963).

Из витаминов в пыльце встречаются: тиамин (B_1), рибофлавин (B_2), пиридоксин (B_6), фолиевая кислота (B_c), аскорбиновая кислота (C), никотиновая кислота (PP), пантотеновая кислота (B_3), биотин (H), холин, инозит, ниацин, провитамин А и другие каротиноиды (Ridi, Aboul Wafa, 1950; Cedrup, 1954; Nielsen, Holstgöm, 1954; Поддубная-Арнольди и др., 1961; Модилевский, 1963; Исаин, Юрцев, 1966; Йойриш, 1969). Вряд ли в каком другом органе растения (за исключением, разве, рыльца) можно обнаружить такое разнообразие витаминов (как, впрочем, и других физиологически активных веществ), как в пыльце. По данным С. О. Гребницкого (1961), пыльца кукурузы содержит (в $мкг/г$): рибофлавина — 5,7, никотиновой кислоты — 40,7, пантотеновой кислоты — 14,2, пиридоксина — 5,9, биотина — 0,52, инозита — 30. Как общее количество, так и соотношение отдельных витаминов в пыльце разных видов может колебаться в довольно значительной степени (Грунт и др., 1948) *. Это прежде всего относится к каротиноидам.

Впервые каротиноиды в пыльце были обнаружены Г. Бертрамом и К. Пуаро (Bertrand, Poirault, 1892). В пыльце содержатся α -каротин, β -каротин, ксантофилл и другие каротиноиды (Гудвин, 1954). Г. Б. Самородова-Бянки (1959) установила определенную зависимость соотношения ксантофиллов и каротинов в пыльце от филогенетического положения вида. Так, у представителей высокоорганизованных порядков (Cistales, Tubiflorae, Asterales) ксантофиллы преобладают над каротинами, а у представителей низкоорганизованных порядков (Ranales, Rosales) наблюдается обратное соотношение. Особенно много каротиноидов в пыльце таких видов, как подсолнечник, лилии, карагана и др. (Лебедев, 1953). Со снижением прорастаемости пыльцы содержание каротиноидов в ней резко снижается, а стерильная пыльца их почти не содержит (Самородова-Бянки, 1956, 1961; Пыльнев, Дякону, 1961). Исследования показали, что каротиноиды в пыльцевых зернах находятся не в пластидах, как обычно, а в растворенном состоянии (Исаин, Юрцев, 1966).

Витамины играют большую роль в жизни растения, активируя обмен веществ во всех органах, и в частности репродуктивных (Зединг, 1955). Особенно велико значение в обменных реакциях в репродуктивных органах витаминов группы биос (Сухоруков, Филиппов, 1940, 1945; Поляков, 1949; Бритиков, Петропавлов-

* В пыльце голосеменных содержание витаминов значительно ниже, чем в пыльце покрытосеменных. Особенно много в пыльце покрытосеменных витаминов группы В, меньше витаминов, растворимых в жирах (Lundén, 1954).

ская, 1954; Дагис, 1959), чем и объясняется резкий положительный эффект препаратов этих витаминов при проращивании пыльцы на искусственных средах (Поляков, 1949) и в естественных условиях (наши исследования — см. ниже).

По данным ряда авторов (Laibach, 1932, 1933; Laibach, Fischnich, 1936a, b; Серейский, 1936; Gustafson, 1937; Бойсен-Иенсен, 1938; Бобко, Якушкина, 1945; Якушкина, 1947), в пыльце содержится значительное количество гормонов типа ауксинов, гетероауксина и других, в сильной степени активизирующих биохимические процессы во время прорастания пыльцы. Содержание гормонов, в частности гетероауксина, в пыльце разных видов может значительно отличаться. Гетероауксин накапливается в большом количестве в кончике пыльцевой трубки, т. е. в растущей ее части (Поддубная-Арнольди, 1964). Также преимущественно в кончике пыльцевой трубки можно обнаружить и сульфгидрильные соединения, присутствие которых установлено для пыльцы всех исследованных видов.

В пыльце ивы и финиковой пальмы обнаружен эстроген (Nassan, Aboul Wafa, 1947; Lunden, 1954), а в пыльце кукурузы, орхидных, яблони, сосны и многих других растений — ростовые вещества, дающие положительный эффект с колеоптилем овса (Mittchell, Whitehead, 1941; Wittwer, 1943; Larsen, Tung, 1950; Redemann, 1951; Müller, 1953; Tanaka, 1958).

Гистохимические исследования свидетельствуют о наличии в пыльцевых зернах белков и аминокислот (Nielsen et al., 1955), содержание которых (особенно аминокислот) заметно снижается во время прорастания пыльцы. Разнообразие аминокислот, обнаруженных в пыльце, очень велико: аланин, аминomásляная кислота, аргинин, аспарагин, цистин, глутамин, глицин, гистидин, изолейцин, лейцин, лизин, метионин, пролин, серин, треонин, триптофан, тирозин и др. (Поддубная-Арнольди, 1964), — всего свыше 20, в том числе все незаменимые (Fukasawa, 1954; Bathrust, 1954; Йойриш, 1969). Общее содержание аминокислот в пыльце выше, чем в столбиках и рыльцах, почти в шесть раз. Особенно много в пыльце пролина, что, в частности, установлено в исследованиях (методом бумажной хроматографии) Т. П. Петровской-Барановой и Н. В. Цингер (1961). Повышенное содержание аланина и глицина в стерильных пыльниках пшенично-пырейных гибридов эти авторы объясняют нарушением ферментативных систем, управляющих биосинтезом аминокислот, для которых аланин и глицин играют роль промежуточных продуктов (Поддубная-Арнольди, 1964). Количество гистидина и аргинина в пыльце в 83 раза выше, чем в столбиках (Soustaut, Linder, 1966).

Почти во всех случаях в пыльце и пыльцевых трубках обнаружены жиры. Особенно много их в пыльце представителей бобовых, сложноцветных и орхидных. Жиры в пыльце встречаются обычно совместно с крахмалом (Поддубная-Арнольди, Цингер, Петровская и др., 1961).

Помимо органических веществ в пыльце установлено также наличие и ряда неорганических соединений и отдельных элементов, включая фосфор, железо, медь, калий, кальций, натрий, магний и пр. (Поддубная-Арнольди, Цингер, Петровская и др., 1961; Йойриш, 1969). Опубликован обзор литературы (до 1963 г.) по химии, хранению и прорастанию пыльцы (Linskens, 1964).

Действие содержащихся в пыльце запасных питательных и физиологически активных веществ на ее прорастание, образование пыльцевых трубок и процессы оплодотворения, безусловно, комплексное и во взаимодействии с веществами рылец и пестиков приводит к конечному эффекту (оплодотворению и развитию завязей). Те или иные изменения биохимического состава пыльцы и рылец в определенной степени отражаются на нормальном прорастании пыльцы и оплодотворении.

Как известно, отрицательное действие собственной пыльцы при самоопылении растений-перекрестников в значительной степени ослабляется влиянием чужеродной пыльцы. Е. А. Бритиков с сотрудниками (Бритиков, Петропавловская, 1954; Бритиков, Лазеникова, Виссарионова, 1955) пытались воспроизвести эффект полового ментора, применяя вместо чужеродной пыльцы чистые препараты физиологически активных веществ и создавая тем самым нечто вроде химической модели полового ментора при индуците перекрестноопыляющихся растений. Им удалось добиться положительных результатов, но все же, как нам кажется, до настоящей модели полового ментора еще очень далеко: при нынешнем состоянии биологической науки вряд ли можно создать искусственно весь комплекс физиологически активных веществ пыльцы и столбика (да еще в том же соотношении, что и в естественной обстановке). Однако положение Бритикова и его сотрудников о том, что для объяснения биохимических взаимоотношений в системе пыльца — столбик пестика нельзя привлекать какие-то специфические вещества или гены, тормозящие или, наоборот, инактивирующие тормозящее действие собственной пыльцы при самоопылении (Eyster, 1941; Emsweller, Stuart, 1948), безусловно, является вполне справедливым.

Как уже отмечено выше, варьирование в содержании тех или иных веществ в пыльце одного и того же вида часто бывает связано с возрастом пыльцы и, в особенности, с ее прорастанием. Так, белков и аминокислот в непроросшей пыльце больше, чем в проросшей и пыльцевых трубках (Поддубная-Арнольди, Цингер, Петровская и др., 1961), тогда как содержание крахмала в пыльцевых трубках в ряде случаев увеличивается. По данным Е. Пожара (Pozsar, 1960), в процессе созревания пыльцевых зерен, в частности у кукурузы, и в дальнейшем при их прорастании белковый баланс все время меняется. Если количество общего азота незначительно колеблется в процессе прорастания пыльцевых зерен, то содержание протеина и протеидов заметно снижается. Полипептиды обнаружены в «покоящихся» пыльцевых

зернах, но в растущих пыльцевых трубках, несмотря на быстрое разложение белков, протеиды не были найдены. Аналогичная «волна синтеза белка» наблюдается и в пестиках кукурузы во время оплодотворения.

Содержание пероксидазы, цитохромоксидазы, аскорбиновой кислоты, индолилуксусной кислоты, сульфгидрильных соединений и запасных питательных веществ в пыльце разных видов хлопчатника, по данным В. Ю. Шебитченко (1966), намного выше, чем в пыльцевых трубках, и имеет тенденцию к дальнейшему снижению.

Во время прорастания запасные и физиологически активные вещества распределяются в пыльцевой трубке неравномерно: их всегда больше в переднем, наиболее жизнедеятельном конце трубки, тогда как у ее основания (вблизи оболочки пыльцевого зерна) они практически отсутствуют. У гибридов количество запасных и активных веществ выше, чем у самоопыленных линий, что свидетельствует о более высокой жизнеспособности пыльцы гибридов (Пыльнев, Дяконову, 1961). В пыльце *Portulaca grandiflora* Moench реакция на сукциндегидразу отрицательная. По мере прорастания пыльцы и формирования пыльцевых трубок реакция на этот фермент становится положительной. Максимальная активность сукциндегидразы наблюдается в кончиках растущих пыльцевых трубок (Sood, Malik, Tewari, 1969).

По данным В. И. Остапенко (1955), свежесобранная пыльца вишни физико-химически разнокачественна, но по мере хранения становится все более однородной и приобретает большую кислотность и более высокий rH_2 . Жизнеспособность пыльцы вишни прямо коррелирует с ее кислотностью, rH_2 и активностью окислительных ферментов (Остапенко, 1955). По активности окислительных ферментов пыльца вишни неоднородна (Остапенко, 1959). Все эти особенности безусловно находят свое отражение в результатах проращивания пыльцы на искусственных средах, как и в результатах опыления и оплодотворения в естественных условиях.

По химическому составу содержимое пыльцы анемо- и энтомофильных растений существенно различается: в пыльце первых преобладает крахмал, тогда как пыльца вторых богаче жирами и сахаром — пищей, более подходящей насекомым-опылителям (Quadrio, 1928; Mameli, 1952).

МЕТОДИКА ОПРЕДЕЛЕНИЯ ЖИЗНЕСПОСОБНОСТИ ПЫЛЬЦЫ

Возможность определения жизнеспособности пыльцы имеет огромное значение для селекционеров-гибридизаторов, в особенности в том случае, когда им приходится иметь дело с несвежей пыльцой, полученной со стороны или хранившейся некоторое время. Используя не проверенную на жизнеспособность пыльцу, селекционер рискует потерять год работы.

Способов проверки жизнеспособности пыльцы предложено довольно много, и почти ежегодно предлагаются новые модификации их. Однако большинство способов не может удовлетворить селекционера из-за их сложности, трудности приобретения дефицитных химикатов, трудоемкости самой проверки или длительности определения доброкачественности пыльцы.

Все предложенные методы предварительной проверки жизнеспособности пыльцы можно разделить на химические (биохимические) и методы проращивания пыльцы на искусственных средах.

ХИМИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ

Химические методы определения доброкачественности пыльцы базируются в основном на способности пыльцевых зерен адсорбировать те или иные химические вещества (красители) и по-разному окрашиваться, в зависимости от жизнеспособности. Как правило, жизнеспособные пыльцевые зерна окрашиваются более интенсивно и в результате резче выделяются среди плохо окрашенных нежизнеспособных зерен (Norton, 1966).

В свое время большие надежды возлагались на метод В. С. Шардакова — реакции на пероксидазу (Шардаков, 1940а, б; 1948), подкупавший своей простотой и возможностью быстрой проверки пригодности пыльцы. Однако, как показали многочисленные попытки практически использовать данный метод, он оказался слишком несовершенным (Мауринь, Кауров, 1956; Фетисов, Крюкова, 1960; Остапенко, 1961, и др.). Дело в том, что снижение активности пероксидазы далеко не коррелирует с утратой жизнеспособности пыльцы. И если для свежей пыльцы результа-

ты определения ее пригодности реакцией на пероксидазу более или менее соответствуют, да и то далеко не во всех случаях, результатам проращивания, то для пыльцы несвежей (хранившейся определенное время) метод Шардакова совершенно неприменим. Исследуя на пероксидазу даже заведомо нежизнеспособную пыльцу, можно получить положительную реакцию и принять такую пыльцу за относительно (а то и вполне) пригодную. В. И. Верещагин (1963) предложил применительно к пыльце гречихи метод, основанный на определении пероксидазы с помощью бензидина. Через 5 сек после обработки пылевые зерна, содержащие пероксидазу, окрашиваются в зеленовато-голубой цвет, переходящий затем в темно-синий. В отношении этого метода можно сказать то же самое, что и в отношении метода Шардакова.

Намного точнее методы В. Н. Юрцева (1959) и П. Диакону (1961, 1962). Результаты изучения жизнеспособности пыльцы этими методами в большей степени соответствуют данным, полученным путем непосредственного проращивания. Однако использование их в практической селекции усложняется необходимостью в дефицитных реактивах, далеко не всегда доступных (в особенности хлорид тетразолия, требуемый методом Диакону) селекционерам опытных станций. Дефицитность и относительная сложность применения необходимых материалов ограничивают широкое распространение химических методов и проверку пригодности их на большом количестве видов.

Разработкой химических методов определения жизнеспособности пыльцы занимаются многие зарубежные исследователи. По данным Р. Мори, результаты, близкие к полученным при проращивании пыльцы на искусственных средах, дает окрашивание пыльцы TTC* (Mori, 1958). Сходные методы предложили П. Сарвелла (Sarvella, 1964) и Г. М. Козубов (1965).

По сообщению И. Кинга (King, 1960), для пыльцы ряда растений получены положительные результаты применением реакции окисления бензидина пероксидазой в присутствии перекиси водорода. Жизнеспособные пылевые зерна при этом окрашиваются в синий цвет, а мертвые — не окрашиваются. На определение жизнеспособности пыльцы этим способом требуется 30—40 мин.

Е. Хира (Chira, 1963) предложил реакцию с трифенилтетразолхлоридом. Жизнеспособная пыльца окрашивается им в красный цвет (образование формазана), тогда как мертвая пыльца приобретает желтоватый оттенок. Метод Хира не представляется нам приемлемым уже хотя бы потому, что он не намного ускоряет определение качества пыльцы (требуется до 2 ч) и, как отмечает сам автор, не обеспечивает надлежащей точности, да и проверялся он только применительно к видам и формам сосны.

Метод, предложенный Э. Гейзером и Д. Моррисоном (Hauser, Morrison, 1964), основан на обнаружении дыхательной актив-

* Марка тетразолия.

ности пыльцевых зерен с помощью окрашивания нитротетразолием синим. Принимая электроны, приносимые дегидрогеназой от окисляемого субстрата, нитротетразолий восстанавливается в диформаза, окрашивающий пыльцу в пурпурный цвет. Данный метод, по мнению его авторов, особенно важен при установлении жизнеспособности долго сохранявшейся пыльцы и более надежен в сравнении с окрашиванием анилиновым синим.

В журнале Американского общества сахарной промышленности была описана (Pollen viability..., 1966) модификация предложенного П. Геккером (Necker, 1963) метода определения жизнеспособности пыльцы с помощью бромида тетразолия. Данный метод, в обеих его модификациях, представляет, по существу, видоизменение метода Дякону, с заменой хлорида тетразолия не менее дефицитным у нас бромидом.

Принципиально новый метод быстрого определения жизнеспособности пыльцы — с помощью неорганических кислот — предложили Л. Коул и Р. Паливал (Koul, Paliwal, 1964). Лучшие результаты получены с 1-н. HCl. При помещении зрелых пыльцевых зерен в каплю кислоты наблюдается мгновенное выделение плазматических тяжей без оболочек. Наружные части выделяющейся протоплазмы коагулируют при соприкосновении с кислотой, и тяжи продолжают расти. Данный метод успешно проверен авторами на пыльце многих видов одно- и двудольных растений. Особенно пригоден он для видов, пыльца которых обладает толстой экзиной, покрытой различными выростами (шипики, бугорки), затрудняющими применение методов окрашивания. Нам не пришлось проверить метод Коула и Паливала, но есть веские основания сомневаться в его действенности, особенно в отношении лежалой, не способной к прорастанию пыльцы. Не напоминает ли он предложенный в свое время А. Янатоу (1926) метод ускоренного определения всхожести семян обработкой их кипятком?

Химические методы определения жизнеспособности пыльцы начали разрабатывать значительно позже, чем метод проращивания пыльцы на искусственных средах, и как бы на смену ему. И все же в практике селекционеров проращивание остается пока единственным методом оценки пригодности используемой пыльцы. Это, однако, ни в коем случае не означает, что необходимо отказаться от дальнейшей разработки и усовершенствования химических методов. Не совсем удачные пока попытки вполне объяснимы их новизной. То, что уже сделано в этом направлении, дает все основания для оптимизма.

ПРОРАЩИВАНИЕ ПЫЛЬЦЫ НА ИСКУССТВЕННЫХ СРЕДАХ

Довольно распространенное мнение о громоздкости и медленности определения качества пыльцы методом проращивания ее на искусственных средах в значительной степени преувеличено

или основано на представлении об устарелых к настоящему времени способах проращивания. Для абсолютного большинства видов культурных растений, пыльца которых способна к прорастанию на искусственных средах, на определение ее жизнеспособности достаточно буквально нескольких часов (максимум 8—10 ч), часто одного часа, т. е. не намного больше, чем того требуют так называемые ускоренные методы. Это тем более справедливо, что в большинстве случаев для селекционера не важен окончательный итог проращивания с установлением точного процента прорастания или длины пыльцевых трубок. Чаще бывает, что селекционеру, получившему со стороны пыльцу того или иного сорта, вполне достаточно знать: способна ли к прорастанию и в какой, примерно, степени полученная им пыльца, т. е. можно ли ею пользоваться при скрещивании или нет. Трудности, а отсюда и определенная затрата времени, ожидают селекционера только в том случае, когда ему неизвестен способ (условия) проращивания пыльцы данного вида, концентрация раствора сахарозы (или другого вида сахара), необходимость (или ненужность) уплотнения среды агар-агаром и т. д. В этом случае он должен провести серию предварительных опытов по изысканию оптимальных условий прорастания на заведомо хорошей пыльце и только затем уже устанавливать пригодность пыльцы из интересующей его партии.

Влажные камеры. Независимо от среды пыльца проращивается в так называемых влажных камерах, обеспечивающих высокую влажность воздуха в них. Влажная камера, защищая каплю среды от испарения, оставляет неизменной концентрацию сахарного раствора в процессе проращивания. Только при этом условии данные опыта будут соответствовать той среде, на которую была высеяна проращиваемая пыльца. Даже при проращивании в чистой воде влажная камера необходима, и замена ее более крупными каплями (для гарантии от высыхания) может существенно исказить результаты опыта.

Проращивая одинаковые количества пыльцы ряда растений в разных объемах (от небольшой капли, величиной с булавочную головку, до нескольких кубических сантиметров) дистиллированной воды, мы наблюдали определенную зависимость между объемом воды и характером прорастания пыльцевых зерен. Чем меньше был размер капли при проращивании одного и того же количества пыльцевых зерен, тем выше наблюдался процент прорастания и значительно была длина пыльцевых трубок. При очень большом объеме воды (или другой среды) пыльца вообще может не прорасти.

В табл. 1 приведены в качестве иллюстрации результаты одного из многочисленных опытов, доказывающих необходимость строго придерживаться определенного размера капли среды при проращивании пыльцы. В каждой капле 10%-ного раствора сахара в дистиллированной воде высевали от 240 до 320 пыльцевых

зерен в трех повторностях. Подсчет числа проросших зерен (p , %) и измерение длины пыльцевых трубок (l , $\mu\text{м}$) * проводили через 24 ч после посева. Подсчитывали все зерна, высеянные в капле. Данные табл. 1, как видим, весьма определенные. Случайными их назвать никак нельзя, тем более, что подобные опыты повторялись нами неоднократно, а результаты их были аналогичны.

Таблица 1

Проращение пыльцевых зерен в зависимости от размера среды

Объем среды	Колокольчик сибирский		Робиния ложноакация		Чина луговая		Чубушник садовый	
	p , %	l , $\mu\text{м}$	p , %	l , $\mu\text{м}$	p , %	l , $\mu\text{м}$	p , %	l , $\mu\text{м}$
С булавочную головку	18,4	229	83,2	301	93,6	537	78,8	132
Полкапли	9,7	157	21,6	184	91,9	309	54,7	91
Целая капля	0	—	12,9	132	81,3	258	27,2	45
1 см ³	0	—	0	—	61,3	255	25,5	43
5 »	0	—	0	—	9,2	88	0	—

Эту, на первый взгляд кажущуюся непонятной, зависимость между размером капли питающей среды и характером проращения пыльцы мы объясняем выделением в питательный раствор из пыльцевых зерен физиологически активных веществ, стимулирующих проращение пыльцы. При избытке воды, в которой проращивается пыльца, эти вещества сильно разжижаются и их воздействие ослабляется или даже совсем не проявляется. Исходя из этого, при всякого рода сравнительных посевах пыльцы необходимо добиваться возможно одинакового количества зерен в каждой капле питательного раствора (об этом подробнее ниже).

В литературе неоднократно отмечалось отрицательное влияние дождливой погоды в период цветения растений на завязывание плодов и семян, в частности, плодовых деревьев (Fairchild, Beach, 1892; Гребницкий, 1914; Dorzey, 1919; Auchter, 1921; Casella, 1921; Ewert, 1929; Г. В. Ткаченко, 1960). Однако почти все упомянутые авторы объясняли этот факт прежде всего смыванием пыльцевых зерен с поверхности рылец, растрескиванием пыльцы в дождевой воде и гибелью ее от избытка влаги, низкой температуры во время дождливой погоды, отсутствием пчел и других опылителей в это время и т. д. У. Хедрик (Hedrick, 1908) кроме этих факторов все же указывает и на возможность смывания дождевой водой выделяемых рыльцами секретов, стимулирующих проращение пыльцевых зерен. Некоторые авторы (Corrie, 1916; Enfer, 1920; Angeli, 1929) вообще отрицали какое-либо вредное

* Эти условные обозначения использованы нами в табл. 1 и последующих таблицах.

действие дождевой воды на жизнеспособность пыльцевых зерен. Позднее в литературе каких-либо указаний о действии атмосферных осадков на результаты опыления у растений вообще не найти. Авторы молчаливо отрицали возможность опыления в дождливую погоду и не утруждали себя изучением действия осадков на прорастание пыльцы на рыльцах.

По-иному подходил к этому вопросу Браншайдт (Branscheidt, 1929). Он в довольно категорической форме утверждал наличие как в тканях рыльца и столбика, так и в клетках пыльцевых зерен специфических секретов, создающих во взаимодействии среду, благоприятствующую прорастанию пыльцевых зерен, внедрению пыльцевых трубок в ткани пестика, продвижению их и нормальному оплодотворению яйцеклеток. Вымывание дождевой водой секретов пыльцы и рыльца, по Браншайдту, нарушает сбалансированное равновесие (благоприятную реакцию среды), вследствие чего процессы прорастания пыльцевых зерен и оплодотворения нарушаются. У многих растений с рыльцами и пестиками, большими в сравнении с ничтожно малыми пыльцевыми зернами, затрудняется вымывание секретов, поэтому даже длительный дождь не может нанести рыльцам столь большого вреда, как пыльце. Кроме того, рыльца пестиков имеют возможность (добавим уже от себя) в относительно короткий срок восстановить на своей поверхности вымытые вещества за счет вещества взраставшего их побега, чего не могут осуществить изолированные пыльцевые зерна. Опыление свежей пыльцой, по Браншайдту, даже после продолжительного дождя, не препятствует нормальному оплодотворению, тогда как промокшая пыльца чаще всего оказывается полностью нежизнеспособной.

Химический состав активных веществ, выделяемых пыльцой и рыльцем, почти не был известен Браншайдту. Однако он отмечал, что во время дождя наряду с другими веществами из пыльцы вымывались легко растворимые в воде фосфатиды, темнеющие при окислении, вследствие чего темнели и намокшие в воде пыльцевые зерна.

Выделением в питательные растворы физиологически активных веществ объясняется и взаимовлияние пыльцевых зерен при их совместном прорастании, влияние густоты посева пыльцы и т. д., о чем пойдет речь в главе «Взаимовлияние пыльцевых зерен при прорастании».

Если даже частичное подсыхание капли чистой воды может изменять характер прорастания пыльцы, то тем больше искажутся результаты проращивания при самом ничтожном изменении концентрации раствора сахара, желатины, агар-агара или других веществ, употребляемых при проращивании. Вот почему на этот момент мы обращаем особое внимание исследователей.

Требование соответствующей влажности воздуха при проращивании пыльцы очевидно, и в этом убеждается на собственном опыте каждый, кто занимается проращиванием пыльцы на искус-

ственных средах. Вместе с тем К. Ю. Кострюкова в одной из своих работ отмечает: «Значение влажности при проращивании пыльцы не всегда даже учитывается, хотя много внимания уделяется влиянию условий влажности на жизнеспособность пыльцы при ее хранении (Дорошенко, 1928; Проценко, 1930, 1937, 1940)» (1947, с. 7, 8).

Замечание Кострюковой о большом значении соответствующей влажности воздуха при проращивании пыльцы вполне резонно, но далеко не соответствует действительности ее утверждение, что этот момент «не всегда даже учитывается». На необходимость влаги в камере для нормального прорастания пыльцы указывает ряд авторов, в том числе и некоторые из цитируемых самой Кострюковой, хотя, подчеркиваем, это положение вполне очевидно для всех, занимающихся проращиванием пыльцы (ведь сам термин «влажная камера» свидетельствует об этом), а поэтому отдельными авторами может и не выделяться, как само собой разумеющееся. Однако многие исследователи, в частности такие, как И. П. Черняев (1928), Ф. В. Кетрарь (1929), П. Л. Богданов (1935), И. Н. Голубинский (1937), А. С. Татаринцев (в ряде своих работ), а из зарубежных — Е. Зандстен (Sandsten, 1909), С. Антони и Г. Гарлан (Anthony, Harlan, 1920) и ряд других, подчеркивают необходимость обеспечения определенной влажности воздуха в камере. Более того, пыльца некоторых растений оказывается способной к прорастанию только в атмосфере определенной влажности, без какой-либо искусственной среды (Molisch, 1893; Jost, 1907; Martin, Yocum, 1918; Сапельникова, 1934; Cooper, 1936; Гришко, Гречухин, 1937) *. Разве можно утверждать после этого, что влажность воздуха в камере при проращивании пыльцы «даже не учитывается»?

До недавнего времени в качестве влажной камеры для проращивания пыльцы чаще всего использовали специальное предметное стекло с небольшим углублением посредине, на дно которого наносится небольшая капелька воды для увлажнения воздуха. На каплю среды — в центре покровного стеклышка — высеивается исследуемая пыльца, а края стеклышка смазываются чистым техническим вазелином, после чего его переворачивают и накладывают на предметное стекло так, чтобы капля среды приходилась над центром углубления. Вазелин, склеивая края покровного стекла с предметным, удерживает покровное стеклышко от смещения и, что самое главное, не пропускает в камеру сухой воздух, тем самым защищая среду от изменения концентрации раствора.

Во избежание влияния на прорастающие пыльцевые зерна летучих ароматических веществ, содержащихся в косметическом вазелине, необходимо пользоваться только техническим вазелином. Решительно предостерегая исследователей от употребления косметического вазелина, мы считаем особенно недопустимым употреб-

* Мы специально цитируем только старые работы, опубликованные задолго до упомянутой статьи К. Ю. Кострюковой.

лять его при изучении влияния фитонцидов на прорастание пыльцы и в других исследованиях, требующих точных ответов на поставленную задачу.

Более удачен способ К. Ю. Кострюковой (1949), которая при проращивании пыльцы наносила агаровую среду на покровное стекло в таком количестве, чтобы она выходила за края углубления предметного стекла и таким образом склеивала его с покровным стеклом. Однако в этом случае мы допускаем возможность подсыхания среды, что действительно имело место в опытах Кострюковой.

Несмотря на широкое применение предметных стекол с углублениями для проращивания пыльцы, мы по ряду причин отказались от их использования в своих работах. Основным, и к тому же очень досадным, недостатком такого типа влажной камеры является то, что в углублениях в предметных стеклах можно проращивать пыльцу только на одной, притом очень маленькой, капле среды, что почти неприменимо при проращивании зерен с очень длинными пыльцевыми трубками, например, барвинка, ряда плодовых и др. Из-за этого требуется значительное количество таких камер, резко снижается производительность труда при работе с ними и одновременно с этим — точность и убедительность окончательных выводов в связи с возможностью расхождения в условиях проведения опытов. В некоторых случаях применение камер в углублениях предметных стекол вообще невозможно, в частности при изучении фитонцидного действия органов растений на прорастающую пыльцу или при проращивании пыльцы, дающей очень длинные пыльцевые трубки. Большим неудобством этих камер являются также незначительные размеры углубления, что затрудняет увлажнение камеры: довольно часто капля воды на донышке углубления сливается с каплей среды и опыт приходится повторять. Наконец, далеко не всегда можно приобрести предметные стекла с углублениями, тем более что их требуется большое количество даже при проведении сравнительно несложных опытов.

Влажные камеры в углублениях предметных стекол часто заменяются восковыми, приготовленными из восковых пластинок толщиной 3—4 мм со сквозными отверстиями и наклеенными на предметные стекла. На дно таких камер наносится вода, а сверху накладывается покровное стеклышко с каплей (или с несколькими каплями, если отверстие достаточно большое) питательного раствора (среды). Диаметры отверстий в восковых пластинках можно варьировать (в зависимости от размеров покровных стеклышек) от величины диаметра углубления в предметном стекле до двух и более сантиметров, если покровные стеклышки большие. Само собой разумеется, что эти отверстия (особенно если они большие) могут иметь и прямоугольную форму.

Наклеиваются восковые пластинки на предметное стекло следующим образом. Вырезанная соответствующего размера воско-

вая (или парафиновая) пластинка, с заранее проделанными сквозными отверстиями нужного диаметра, плотно прижимается к сильно разогретому предметному стеклу вторым предметным стеклом, смоченным в воде, во избежание приклеивания. Нижняя поверхность пластинки подтаивает и по охлаждении прочно приклеивается к стеклу. Если приклеивание пластинки к стеклу недостаточно прочное, стекло с пластинкой можно подогреть на пламени спиртовой горелки. Качество приклеивания пластинки к предметному стеклу легко проверить, посмотрев на нее снизу. Отсутствие пузырьков между пластинкой и стеклом вокруг отверстия в пластинке будет свидетельствовать о доброкачественности проведенного склеивания. Непрочное приклеивание восковой пластинки может привести не только к ее отклеиванию, но и к пропуску воды, наносимой на дно камеры, а следовательно, и к искажению результатов опыта из-за подсыхания капли среды, в которой проращивают пыльцу.

При отсутствии готовых восковых пластинок их легко приготовить из куска воска или парафина по способу, описанному А. С. Татаринцевым и применяемому более тридцати лет в Научно-исследовательском институте садоводства в Мичуринске следующим образом. Сначала делают бумажную формочку такой ширины, как и предметное стекло, но несколько меньшей длины. В формочку ставят отверстиями вниз три обыкновенные химические пробирки с ровными (не отогнутыми) краями. Плотнo прижимая одной рукой пробирки ко дну формочки, другой наливают в нее расплавленный воск (или парафин). После его застывания формочку разворачивают, а пробирки, осторожно вращая, как бы вывинчивая, вынимают из полученной пластинки. Пластишку кладут на предметное стекло и приплавляют к нему, подогревая над пламенем спиртовки (Ильинский, Татаринцев, 1963, с. 156—157).

Достоинством восковых камер является их больший размер, что дает возможность высевать пыльцу в одной камере на нескольких каплях среды, т. е. проводить несколько вариантов опыта в целиком однородных условиях. Особенно удобна работа с восковыми камерами при наличии в лаборатории больших — до 45 мм в длину — покровных стекол. При таком размере можно применять камеры длиной до 36 мм и наносить на каждое стекло восемь и даже десять капель раствора.

К существенным недостаткам восковых камер в первую очередь следует отнести наличие в воске пахучих (или вообще летучих) веществ, в частности фитонцидов, которые иногда влияют на процент прорастания и темпы роста пыльцевых трубок. Для подобного влияния вовсе не обязателен непосредственный контакт воска со средой, в которой проращивается пыльца. Определенные трудности возникают и при отмывании камер при пересевах, в особенности от измельченных частей растения в опытах с фитонцидами.

Отмечая некоторую неполноценность восковых камер, мы вовсе не пытаемся доказывать невозможность успешного проращивания в них пылицы, тем более для селекционных целей, и сами, в особенности в первые годы своей исследовательской деятельности (до замены чашками Петри), с успехом пользовались ими. Мы утверждаем лишь возможность влияния воска на результаты проращивания, тем более при изготовлении камер из неоднородного воска *. Более объективные результаты, безусловно, будут получены в стеклянных камерах.

Значительным преимуществом в сравнении с восковыми камерами и углублениями предметных стекол обладают стеклянные или фарфоровые кольца, наклеиваемые на предметные стекла. Эти камеры также дают возможность проращивать пыльцу на нескольких каплях среды в одной камере. Подобная камера (так называемая камера Бетчера) состоит из стеклянного или фарфорового кольца диаметром 1,5—2 см и высотой 0,5 см, приклеиваемого парафином или воском к предметному стеклу. Поверх кольца накладываются покровные стеклышки с каплями питательной среды. Края колец, конечно, смазываются вазелином. С. Антони и Г. Гарлан (Anthony, Harlan, 1920), Д. Казелла (Casella, 1921) и другие исследователи с успехом использовали влажные камеры Ришера и Ван Тигема.

А. Циглер и П. Браншайдт (Ziegler, Branscheydt, 1927) взамен восковых камер пользовались обыкновенным картоном. В картонках, равных по величине предметным стеклам, вырезали сквозные отверстия, соответствующие размерам покровных стеклышек (в одной пластинке можно прорезать несколько отверстий). Картонки стерилизовали в кипящей воде и затем, отжав излишек воды, накладывали на предметные стекла. Наклеивать картонки на предметные стекла, как и наливать воду на дно картонных камер, нет надобности, ибо влаги, выделяемой картонкой, достаточно для удержания ее на стекле, нормального насыщения камеры и прорастания пылицы. После каждого опыта картонные пластинки легко промываются в горячей воде. Такие камеры на первый взгляд кажутся даже более удобными, чем восковые, однако наши попытки использовать их в практической работе не дали хороших результатов. Дело в том, что верхняя поверхность картонки обычно несколько коробится и покровные стеклышки со средой не всегда плотно прилегают к ней.

Некоторые авторы (Богданов, 1935; Мауринь, Кауров, 1956), видоизменив способ Циглера и Браншайдта, с успехом пользовались смоченными водой кольцами из фильтровальной бумаги, накладывая их в несколько слоев на предметное стекло и накрывая покровными стеклышками с высеянной пыльцой.

Намного продуктивнее и практичнее по сравнению со всеми описанными типами влажных камер проращивать пыльцу в чаш-

* В этом отношении предпочтительнее камеры из парафина.

ках Петри, в висячих каплях среды, наносимых с нижней стороны крышек. На дно чашек наливают чистую воду для насыщения влагой воздуха камеры и во избежание подсыхания питающих растворов, без промазывания краев чашки вазелином. Для обеспечения лучшей насыщенности воздуха камеры влагой верхняя часть (крышка) чашки Петри должна быть несколько ниже нижней, чтобы не допустить заметного выхода паров воды наружу.

За проращением пылицы в чашках можно наблюдать непосредственно, помещая их на предметный столик микроскопа. Поскольку для изучения под микроскопом обычно нет необходимости снимать крышки и, таким образом, условия увлажнения воздуха внутри чашек не меняются, удается наблюдать за процессом роста пыльцевых трубок без боязни нарушить нормальные условия проращивания. При работе с очень мелкой пылью, когда при малом увеличении плохо видны пыльцевые трубки, иногда приходится крышки снимать, переворачивать и вести наблюдения с более сильными объективами, устраняя тем самым толстую стеклянную прослойку крышки между объективом и средой с высеянной пылью. В отдельных случаях приходится снимать крышку для просмотра и при малом увеличении объектива, если плохая видимость или на дно чашки помещены части растения-фитонцидоносителя. Необходимо подчеркнуть, что изучение пыльцевых трубок со снятием и переворачиванием крышек чашек Петри возможно не ранее завершения роста трубок, так как за время просмотра под микроскопом неизбежно частичное испарение воды в капле среды, а следовательно, и изменение концентрации раствора.

Весьма существенное преимущество метода чашек Петри в сравнении с любым другим методом проращивания заключается прежде всего в значительной экономии труда, особенно при массовом проращивании пылицы. Ведь в одной чашке Петри можно проращивать пыльду в нескольких десятках капель, т. е. почти любое количество вариантов опыта, в практически совершенно однородных условиях, что весьма ценно при выявлении оптимальной концентрации раствора, проращивании пылицы многих видов или форм, изучении влияния летучих фитонцидов определенной концентрации на пыльду разных видов растений. В этих случаях необходимо подбирать чашки Петри с ровной (не вогнутой) поверхностью крышек, во избежание искажений при наблюдении под микроскопом без снятия крышек.

Многого упрощается техническая работа по подготовке посуды (мыть ее), посев и даже наблюдения за проращением пылицы под микроскопом. Для всех капель среды, размещенных в одной чашке Петри, условия — влажность, чистота и состав воздуха, температура, освещение и т. д. — максимально однородны. При этикетировании значительного количества капель среды на крышке одной чашки Петри нельзя забывать о том, что после перево-

рачивания крышек над чашкой порядок расположения капель изменяется на обратный (справа — налево). Малоопытных исследователей это может ввести в заблуждение, в особенности когда пыльца в разных каплях мало или вовсе не различается по форме или размерам. В этих случаях посев лучше сразу проводить в обратном направлении.

Способ проращивания пыльцевых зерен в чашках Петри введен в практику впервые нами в 30-х гг. Он стал по существу почти единственным в нашей работе и постепенно, хотя и незаслуженно медленно, входит в практику других лабораторий под названием «метода Голубинского» (Фетисов, Крюкова, 1960).

Наряду с отмеченными выше преимуществами проращивания пыльцы в чашках Петри имеется и один довольно существенный недостаток — значительная толщина стекла в крышках чашек Петри, не позволяющая использовать сильные объективы с короткофокусными линзами. По этой причине недостаточно хорошо видны трубки очень мелких пыльцевых зерен ряда растений, тем более невозможно изучать внутреннюю структуру пыльцевых зерен или трубок, наблюдать за поведением спермиев в них, что сравнительно легко осуществимо при использовании углублений в предметных стеклах. Указанные неудобства несколько смягчаются переворачиванием крышек чашек Петри и наблюдением непосредственно в каплях среды, минуя стекло крышки как промежуточную среду.

Некоторые авторы по-другому использовали чашки Петри для проращивания пыльцы. Так, Н. Н. Гришко и Е. И. Гречухин (1937) клали на дно чашек стеклянные палочки, между которыми наливали тонким слоем воду. На палочки накладывали предметные стекла с нанесенной на них пыльцой без применения какой-либо питательной среды, т. е. пыльцу наносили непосредственно на поверхность чистого предметного стекла. Сверху чашки Петри, как обычно, накрывали крышками для поддержания высокой влажности воздуха внутри чашки. При таком способе пыльца (в данном случае конопля) прорастала намного лучше, чем на искусственной среде и, что самое интересное, могла прорасти более продолжительное время — после девяти дней хранения (против трех дней — при проращивании на искусственных средах).

Мы часто проращивали пыльцу на искусственных средах на поверхности предметных стекол, помещаемых, как и в опытах Гришко и Гречухина, внутри чашек Петри. При этом способе в каждую чашку Петри обычного размера можно поместить по два предметных стекла и на них — очень большое количество капель среды с посевом и, что особенно ценно при этом, можно успешно использовать сильные объективы, вплоть до иммерсионных, если раствор с посеянной пыльцой предварительно накрыть покровным стеклышком (конечно уже после полного прорастания пыльцы). Только во избежание сдвига покровных стекол мы пред-

лагаем класть на дно чашек Петри не палочки, а обрезки (кусочки) стекла или, что еще проще, кружки увлажненной фильтровальной бумаги.

За неимением чашек Петри можно пользоваться и другой посудой, более или менее плотно закрываемой крышками или стеклянными пластинками, например широкогорлыми банками (даже консервными), кристаллизаторами, эксикаторами и т. п. Дно такой посуды выстилается увлажненной фильтровальной бумагой, на которой раскладываются предметные стекла с посевами пыльцы на средах. В крайнем случае можно пользоваться и обыкновенными (чайными) стаканами, накрытыми стеклянными пластинками. С внутренней стороны пластинок наносят капли среды с посевом пыльцы, а на дно стаканов наливают небольшое количество воды для увлажнения воздуха.

Здесь необходимо остановиться на определении термина «висячая капля», который не все одинаково понимают. Казалось бы само слово «висячая» исключает другое толкование, помимо буквального. Однако в литературе при описании расположения капель среды на верхней поверхности предметного стекла, помещенного в чашку Петри, подобные среды также часто называют висячими каплями (Бибикова, 1965). Если бы дело ограничивалось только терминологией!

Как показали наши исследования, пыльца, посеянная на подлинно висячую каплю и на каплю, лежащую на горизонтальной поверхности стекла (будем в дальнейшем называть такие капли лежачими), прорастает по-разному. Пыльцевые зерна на поверхности висячей капли в большинстве случаев прорастают энергичнее, образуя более длинные трубки. Из 30 видов растений, подвергнутых изучению, пыльца только трех видов (*Amaryllis* sp., *Malus baccata* (L.) Borkh. и *Verbascum thapsus* L.) лучше прорастала в лежачей капле, у пыльцы двух видов (*Linaria vulgaris* Mill. и *Aesculus hippocastanum* L.) не установлено заметной разницы, а пыльца остальных видов намного лучше прорастала в висячей капле. Особенно заметным было различие в прорастании пыльцы *Antirrhinum majus* L., *Campanula sibirica* L., *Medicago sativa* L., *Nicotiana alata* Link. et Otto., *Primula obconica* Hance., *Tropaeolum major* L. Пыльца *Hyoscyamus niger* L., удовлетворительно прорастая в висячей капле, при посеве на лежачую каплю не прорастала вовсе.

К прорастанию на сахарных растворах способна пыльца далеко не всех цветковых растений, даже при условии уплотнения растворов агар-агаром или желатином. Пыльца некоторых растений, хотя и требует для своего прорастания насыщенного влагой воздуха, однако не переносит присутствия воды в среде или же нуждается в очень ограниченном количестве воды. Прорастания такой пыльцы можно добиться (если уже не помогают ни высокая концентрация раствора, ни уплотнители) только проращиванием ее так, как проращивали пыльцу конопли Гришко и Гречухин

(1937) — без всякой среды, на поверхности чистого стекла во влажной камере.

Г. Молиш уже 80 лет назад (Molisch, 1893) показал способность пыльцы *Coronilla varia* L., *Vicia cracca* L. и некоторых других видов прорасти без всякой искусственной среды, непосредственно во влажном воздухе. Именно таким путем Л. Иосту (Jost, 1907) удалось прорастить пыльцу ржи, до того не прораставшую на искусственных средах (Elfving, 1879). Пыльца ячменя, как указывали С. Антони и Г. Гарлан (Anthony, Harlan, 1920), прорастала на чистом предметном стекле в камере Ван Тигема, куда, для увлажнения, был внесен отрезок мезофилла гороха.

Как сообщает К. А. Сапельникова, «пыльца черешни, поставленная на проращение в растворе сахара за пределами капли, дала значительно лучшую всхожесть, по сравнению с той пыльцой, которая находилась в самой капле, где пыльцевые зерна в массе своей лопались, не давая трубки» (1934, с. 112). О подобном же явлении сообщает и И. П. Черняев (1928) применительно к пыльце яблони.

По данным Г. И. Родионенко, пыльца *Iris basica* A b l. лучше всего «прорастает на поверхности сухого предметного стекла в том случае, если последнее помещено в чашку Петри, дно которой покрыто слегка увлажненной фильтровальной бумагой. При обильном увлажнении бумаги зерна покрываются пленкой влаги, вызывающей прекращение у них жизнедеятельности. Огромная адсорбционная способность зерен при слабой прочности наружной оболочки отрицательно сказывается на прорастании пыльцы в жидких средах» (1956, с. 700). В то же время, как отмечает Родионенко, для 23 других видов ириса лучшей средой оказался 2—2,5%-ный раствор агар-агара, содержащий 10—15% сахарозы.

Для прорастания пыльцы ряда растений прекрасной средой являются мазки жидкостей из рылец, наносимые на поверхность стекла во влажной камере. Впервые, насколько нам известно, этот способ применил О. Реннер в 1919 г. Ему удалось прорастить пыльцу труднопрорастаемых видов на мазках из рылец *Oenothera Lamarckiana* L. (Renner, 1919). Этим же способом Ф. В. Кетрарь (1929) удалось прорастить пыльцу у всех без исключения сортов помидоров, взятых для опыта, причем уже через 20—30 мин после посева. В наших опытах с мазками из рылец *O. biennis* L. хорошо прорастала пыльца целого ряда видов. По данным Д. Купера (Cooper, 1936) и К. Ю. Кострюковой (1949), на мазках из рылец хорошо прорастает пыльца лилейных и амариллисовых. Как отмечает Кострюкова, «секрет рыльца *Lilium candidum* L. был вполне пригоден для роста пыльцевых трубок остальных исследованных лилий... Только для пыльцевых трубок самой *Lilium candidum* L. секрет собственного рыльца не был благоприятной средой, что проявилось в незначительном количестве пыльцевых трубок, в которых завершился процесс развития мужского гаметофита этого растения» (1949, с. 7).

Прорастания пыльцы видов, не дающих положительных результатов на искусственных средах даже с уплотнителями, можно добиться проращиванием ее на слегка увлажненном листке пергаментной бумаги, как это удалось для пыльцы ржи Л. Иосту (Jost, 1907). И. Мартин (Martin, 1913) в свое время безрезультатно испробовал самые разнообразные среды для проращивания пыльцы *Trifolium pratense* L.: дистиллированную воду, разные виды сахаров различных концентраций и другие, — и только на слегка увлажненной поверхности пергаментной бумаги и животного пузыря ему удалось получить положительные результаты. Правда, и в этом случае прорастание пыльцы характеризовалось сильной неравномерностью, что Мартин объяснял неоднородностью условий увлажнения разных участков подобной среды. Аналогичной чувствительностью к условиям водоснабжения характеризуется, по данным Мартина, и пыльца люцерны. Этот же автор в сотрудничестве с Л. Йокумом (Martin, Yocum, 1918) добился прорастания пыльцевых зерен яблони на влажном животном пузыре более успешного, чем на 2,5%-ном растворе сахара.

На значительную капризность пыльцы люцерны к прорастанию на искусственных средах указывают многие авторы. Вместе с тем в наших опытах пыльца люцерны посевной всегда прекрасно прорастала в разных концентрациях раствора сахарозы в дистиллированной воде, даже без уплотнителя, давая к тому же значительной длины пыльцевые трубки, зачастую пересекающие довольно крупную каплю раствора. Чем объяснить несоответствие наших наблюдений литературным указаниям, — пока остается неясным. По-видимому, здесь просто какое-то недоразумение. Для проращивания мы всегда брали свежую пыльцу, непосредственно с раскрывшихся цветков, но часто из соцветий, содержащихся по нескольку дней в стаканах с водой в лаборатории (Голубинский, Жаринов, 1967). Часто также использовали пыльцу из обножек пчел, выловленных непосредственно на плантациях люцерны (Голубинский, 1959а).

Заготовка пыльцы для проращивания. Когда задачей исследования становится определение качества пыльцы данного растения, собирать ее необходимо так, чтобы полностью проявилась способность ее к прорастанию. Лучше всего, конечно, использовать пыльцу, взятую из пыльников непосредственно на растении (Santamour, Nienstaedt, 1956), в средней части дерева или куста, с южной или юго-западной стороны растения (Голубинский, 1950а). При посеве в нескольких вариантах пыльцу следует брать из одного пыльника, что осуществимо лишь в случаях большого содержания пыльцы в одном пыльнике. Если пыльники бедны пыльцой, взять достаточное количество ее из одного пыльника не всегда удастся, и тогда приходится пользоваться содержимым нескольких пыльников, но в таких случаях обязательно тщательное перемешивание пыльцы перед посевом, чтобы избежать расхожде-

ний в опыте, связанных с индивидуальными особенностями пыльцы из разных пыльников.

Большие колебания в длине отдельных пылевых трубок, наблюдаемые иногда в одной капле среды, как показали наши исследования, довольно часто объясняются как раз тем, что пыльца взята из разных пыльников, хотя бы и на одном растении и даже в одном цветке.

Пыльцу для исследования зачастую приходится заготавливать в относительно большом количестве. Лучше всего было бы брать ее из пыльников уже раскрытых цветков, перед высыпанием ее. Однако в этом случае возможно присутствие на поверхности используемых пыльников пыльцы других видов, занесенной насекомыми или ветром, что может отразиться на результатах проращивания. Во избежание этого приходится заготавливать пыльцу из начинающих распускаться цветков или даже из вполне развитых бутонов*. Распускающиеся цветки или бутоны снимают пинцетом в широкогорлые сосуды и переносят в помещение лаборатории, где из них пинцетом же выщипывают пыльники и помещают в бюксы или маленькие стеклянные баночки (похожие на банки для варенья в миниатюре) для дозревания и растрескивания.

Бюксы или баночки нельзя закрывать стеклянными или какими бы то ни было плотными крышками, во избежание образования излишней влажности воздуха внутри. Лучше всего завязать горлышко баночки редкой тканью (двойной марлей) и поместить в эксикатор над серной кислотой или просто в сухое место. После растрескивания пыльников пыльцу просеивают через марлю и хранят или в тех же баночках, или в пакетиках из бумаги (лучше пергаментной). При длительном хранении пыльцы ее не следует насыпать толстым слоем, во избежание запревания и преждевременной потери всхожести.

Для получения пыльцы иногда приходится использовать бутоны не вполне развитые, с еще недозрелой пыльцой. В этих случаях следует обеспечить возможность дозревания пыльников в бутонах, не давая им преждевременно высыхать, но вместе с тем не допуская и подопревания. В. В. Пашкевич (1931) сообщал об успешных опытах по дозреванию бутонов яблони, посаженных цветоножками во влажный песок. После полутора суток пыльники раскрываются, и освобожденная пыльца после посева успешно прорастает.

В целях облегчения заготовки пыльцы у некоторых злаков с короткими тычиночными нитями (например, у пшеницы) А. Ковачик и Н. Голенка (Коваšik, Holienka, 1962) рекомендуют укорачивание (подрезкой ножницами) чешуй на цветках колосьев, облегчающее выдвигание пыльников наружу и их заготовку. При неблагоприятной погоде, в целях ускорения роста тычиноч-

* Можно также заблаговременно изолировать соцветия, из цветков которых намечается заготовка пыльцы для проращивания.

ных нитей, эти же авторы советуют укрывать подошутные колосья поливиниловой пленкой, создавая более благоприятный микроклимат вокруг цветков.

Техника посева пыльцы и проверка ее прорастания. При высеве пыльцы на питательные среды ее необходимо размещать равномерно на поверхности капли раствора и в одинаковом количестве в каждой капле (если, конечно, условия опыта не предусматривают изучение влияния количества пыльцы в капле на ее прорастание). Капли среды также должны быть одинаковых размеров. Посев лучше производить с кончика иголки, на который набирается пыльца из баночки или из пыльника.

Мы не советуем пользоваться для посева пыльцы кисточкой, как это рекомендуют некоторые авторы (Ро, 1929). Кисточка неизбежно смачивается раствором, не дает достаточно равномерно высева, и ее трудно освободить от пыльцы, при смене последней. Смывание с кисточки остатков использованной пыльцы неизбежно приведет к разжижению среды остающейся на кисточке водой. Подсушивание кисточки потребует очень много времени. В то же время иголку легко освободить от пыльцы, продевая через ткань, на ее кончик можно взять довольно точно необходимое количество пыльцы, и работа по посеву проходит очень быстро. При посеве пыльцы ни в коем случае нельзя погружать кончик иголки в каплю раствора (среды): у многих растений значительная часть пыльцевых зерен не всплывает на поверхность капли, и тогда погруженные в раствор зерна либо не прорастают вовсе, либо прорастание их резко отличается от прорастания зерен, расположенных на поверхности капли.

Когда проводится посев на уплотненные агар-агаром или желатином среды, иголка для этой цели уже не подходит. Пыльцу поневоле придется сеять с кисточки, однако это следует делать не прикосновением кисточки к капле питательного раствора, а осторожным встряхиванием ее над каплей. Такой посев намного сложнее посева на жидкую среду, и начинающему приходится основательно потренироваться, чтобы «набить руку» для получения равномерного высева. Более удачной бывает работа с пылью анемофильных растений, в связи с ее летучестью.

Посев пыльцы следует проводить возможно быстрее, чтобы сжать сроки высева отдельных вариантов и избежать увеличения концентрации раствора в результате испарения воды из капель среды. По этой же причине не следует злоупотреблять количеством капель среды в одной чашке Петри, особенно начинающим, у которых процесс посева проходит довольно медленно.

Влажные камеры с высеянной пылью нельзя выставлять на прямой солнечный свет, ибо в этом случае неизбежно запотевание стеклышек и разжижение среды или даже смывание капель раствора. Кроме того, как показывают опыты Г. Н. Самохвалова (1959) и наши (Голубинский, 1966б), пыльца разных видов по-разному реагирует на условия освещения при прорастании. Влаж-

ные камеры с высеянной пылью на время прорастания помещают обычно (если методикой опыта не предусматривается специальный режим) на лабораторных столах в условиях рассеянного света, при обычной комнатной температуре. Здесь с особой силой сказываются преимущества чашек Петри и других сосудов — возможность проращивания всех вариантов опыта в одной влажной камере, обеспечивающей максимальную однородность условий прорастания.

Проверка результатов проращивания и подсчет процента проросших пыльцевых зерен осуществляются в большинстве случаев через 24 ч (на другой день) после посева. Пыльца почти всех видов растений нашей флоры за это время (за очень редкими, нам неизвестными, исключениями) полностью заканчивает прорастание. Затягивать проверку на более продолжительное время не следует, так как в этих случаях картина прорастания может затемниться из-за развития мицелиев грибов (особенно в летний период) и помутнения жидкости в связи с растрескиванием отдельных, главным образом непроросших, зерен. У значительной части наших растений рост пыльцевых трубок заканчивается в более короткие сроки, и довольно часто оказывается достаточным (особенно при выявлении пригодности пыли для селекционных целей) проращивать пыльцу в течение 6—8 ч от посева, иногда и того менее (Бахарева, 1958; наши исследования).

Подсчет процента проросших пыльцевых зерен и измерение длины пыльцевых трубок непосредственно под микроскопом — самый трудоемкий этап работы и при массовых опытах по проращиванию трудно осуществим. В своих исследованиях для ускорения работы мы ограничиваемся подсчетом числа проросших и непроросших зерен, а измерения длины пыльцевых трубок сразу не проводим, ограничиваясь только их зарисовкой с помощью аппарата Аббе. Так называемая зарисовка пыльцевых трубок заключается в том, что, пользуясь зеркалом аппарата Аббе, проводят карандашом на бумаге кривые, соответствующие длине пыльцевых трубок, и отмечают объектив и окуляр микроскопа, с помощью которых проводили зарисовки (рис. 1). В свободное время с помощью объект-микрометра и миллиметровой линейки (еще лучше курвиметра) устанавливают кратность увеличения и перерасчитывают длину каждой зарисованной трубки, после чего проводится математическая обработка. Подсчет числа проросших пыльцевых зерен и зарисовку трубок осуществляют в трех полях зрения микроскопа. Число зарисованных пыльцевых трубок должно составлять не менее 20.

Д. Диккинсон (Dickinson, 1966) предложил подсчитывать проросшие пыльцевые зерна и измерять длину пыльцевых трубок по микрофотографиям проросшей пыли. Этот способ намного ускоряет процесс наблюдения, но при этом требуется микрофотоаппарат, не всегда доступный рядовому селекционеру, и большое количество фотопленки. Кроме того, экспонированная пленка в тот

же день должна быть проявлена, иначе, в случае неудачи, опыт выпадает, а его не всегда удастся повторить. К достоинствам этого способа следует отнести также возможность наблюдения за последовательным ходом метаболических изменений в процессе роста по серии микрофотографий и демонстрации полученных микрофотографий.

Существенным недостатком метода Диккинсона является, наконец, и то, что на микрофотографии (даже при сильном диафраг-

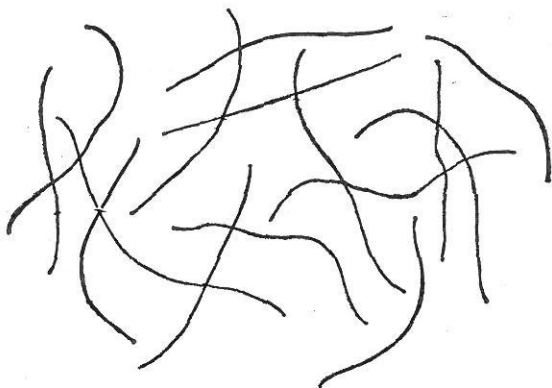


Рис. 1. Зарисовки пыльцевых трубок под микроскопом с помощью аппарата Аббе. По этим зарисовкам производится измерение пыльцевых трубок.

мировании) будут видны не все пыльцевые зерна и не всегда удастся установить подлинный процент проросших и измерить длину пыльцевых трубок.

И. Шраувен и Г. Линскенс (Schrauwen, Linskens, 1967) предлагают метод массового культивирования пыльцевых трубок, обеспечивающий гомогенность питательной среды в течение эксперимента, оптимальное питание пыльцы и пыльцевых трубок и синхронность их прорастания, что является необходимым для биохимического анализа. Для культуры использован цилиндрический сосуд из пирекса с двойными стенками. Внутренняя камера разделена стеклянным фильтром. Среда, находящаяся в верхней части, непрерывно снабжается воздухом через фильтр. Для поддержания определенной температуры вокруг средней и нижней частей сосуда между двойными стенками циркулирует нагретая вода. Во избежание испарения питательной среды в процессе длительного культивирования верхняя часть сосуда омывается холодной водой (двойные стенки). Перед началом эксперимента в сосуд через верхний вывод вносят около 10 мл питательной среды (10%-ный раствор сахарозы и 0,01%-ный раствор борной кислоты). Включают аэрацию и циркуляцию горячей и холодной воды. Затем в сосуд вносят 750 мг пыльцы, суспензированной в 25 мл среды,

после чего общее количество среды доводят до 100 мл. В течение одного часа прорастает более 70% пыльцы петунии. С пылью других видов были получены также хорошие и стабильные результаты.

Какие же пыльцевые зерна можно считать проросшими и какие непроросшими?

При оценке способности к прорастанию семян выработаны определенные правила. Слабое выпячивание корешка зародыша из оболочки семени, без дальнейшего роста его, не считается прорастанием, так как известно, что подобное выпячивание может наблюдаться и у семян, заведомо потерявших способность к прорастанию. Однако в литературе о пыльце по этому вопросу пока не существует единого мнения и определенных, твердо установленных правил. Так, Ли Цзи-ген (1957а) в своей диссертации считает проросшими пыльцевые зерна с длиной трубок короче диаметра зерна, называя такие трубки «короткими», а трубки, превышающие по длине диаметр зерна, он относит к «длинным». Сходных взглядов придерживался Ю. П. Васильев (1934): пыльцевые трубки короче диаметра зерна он называл очень короткими, не длиннее трех-четырех диаметров зерна — просто короткими, до 10 диаметров — средними, от 10 до 20 диаметров — длинными и свыше 20 диаметров — очень длинными. Подобное находим и у А. С. Татаринцева (Ильинский, Татаринцев, 1963), предлагающего к тому же еще определения «короткие», «средние», «длинные» понимать по-разному, в зависимости от вида растения, пыльца которого взята для проращивания. П. Л. Богданов (1935) называл очень длинными пыльцевые трубки длиной свыше 1,5 мм, длинными — от 0,5 до 1,5 мм, средними — от 0,2 до 0,5 мм и короткими — менее 0,2 мм (для пыльцы тополей, берез, ивы). Таким образом, на определении длины пыльцевых трубок отдельными авторами сказываются размеры (длина) трубок тех растений, с которыми эти авторы работали.

Мы же считаем пыльцевые зерна с длиной трубок, не превышающей диаметра зерна, вообще непроросшими, а короткими — те пыльцевые трубки, которые только в несколько раз превышают диаметр зерна. Подобное понимание нам представляется более соответствующим действительному положению вещей, так как в наших опытах приходилось наблюдать выпячивания интины пыльцевого зерна до половины его диаметра, а иногда даже превышающие диаметр, у заведомо мертвой пыльцы (старой или умерщвленной прогреванием до 90—100° С). С нами вполне солидарны американские исследователи И. Пури и В. Леман (Puri, Lehman, 1965). Они также не считают проросшими пыльцевые зерна с длиной трубок короче их диаметра, указывая при этом еще на необходимость заполнения образовавшихся трубок цитоплазмой.

У некоторых растений, таких, как ольха, береза, лещина и другие, пыльцевые трубки на искусственных средах вообще получаются очень короткими, но все же длина их превышает диаметр

зерна примерно в 8—10 раз, а то и более. У многих же растений с хорошо прорастающей пылью трубки на искусственных средах очень часто достигают длины, мало уступающей (а в отдельных случаях и не уступающей) длине их в тканях столбиков, а С. Эккерсон (Eckerson, 1917), проращивая пыльцу яблони в 3%-ном растворе фруктозы с добавлением небольшого количества аспарагина, получал пылевые трубки длиной 10 мм, т. е. даже длиннее, чем это необходимо для прохождения от поверхности рыльца до яйцеклетки. Сходные результаты получены и Л. Найтом (Knight, 1917) в опытах с пылью яблони.

Общие замечания по проращиванию пыльцы на искусственных средах. В своих прежних работах (Голубинский, 1946а, и др.) мы уже обращали внимание на исключительное значение для успешного проращивания пыльцы строгого соблюдения всех правил и требований методики, а также на необходимость максимальной чистоты в работе. При проращивании пыльцы крайне важно учитывать мельчайшие детали и особенности проведения исследования, строго следя за тем, чтобы варианты опыта различались только теми моментами, изучение которых поставлено задачей данного исследования.

Собирая пыльцу для проращивания, необходимо учитывать состояние и возраст растения, экологические условия его произрастания, период цветения (начало, массовое цветение, конец), состояние цветков, соцветий и особенности цветения, погодные условия (температура, влажность) не только в момент цветения, но и в предыдущие дни (когда формировалась пыльца), время сбора цветков или пыльцы (утро, полдень, вечер), степень зрелости пыльников и даже их размещение в цветке, место образования цветка на растении (с южной или северной стороны растения взят цветок), особенности подвоя для древесных пород и т. д.

Приготовление сред требует соблюдения химической чистоты посуды, реактивов, педантичной чистоты и аккуратности в самой работе. Вода для приготовления питательных сред должна быть по возможности двойной дистилляции, причем необходимо обращать внимание на то, чтобы вода после дистилляции не содержала следов аммиака, примесей железа и других веществ, что иногда наблюдается. Все среды для проведения того или иного опыта должны готовиться на одной партии воды. Используя воду атмосферных осадков (дождевую или снеговую) при постановке соответствующих опытов, ее следует брать в дни обильного выпадения осадков, под конец дождя или снегопада, когда атмосферные осадки наиболее чисты. При этом вода осадков должна быть тщательно профильтрована. Недопустимо брать воду осадков, стекающих с крыш строений*.

* Для сбора воды атмосферных осадков мы выставляем фарфоровую, стеклянную или эмалированную посуду на подставке на открытом месте (ни в коем случае не под деревьями) во время обложного дождя или длительного снегопада.

Для приготовления растворов не следует пользоваться обычным сахарным песком, часто содержащим посторонние примеси и не всегда имеющим нейтральную реакцию. Тем более недопустим для нашей цели так называемый «постный» сахар. Еще в 1944 г. мы попытались применить для проращивания пыльцы *продажный сахарный песок*. В приготовленных на нем растворах был проведен посев пыльцы хмеля. Пыльца совершенно не прорастала или, в лучшем случае, давала самый незначительный процент еле проросших зерен. Многочисленные попытки повторить опыт не принесли успеха. Тогда же, после замены сахарного песка рафинадом, пыльца хмеля стала прорастать вполне успешно. Применение другой партии сахарного песка также дало положительные результаты (Голубинский, 1946б).

Растворы сахара, употребляемые для проращивания пыльцы, необходимо ежедневно заменять свежеприготовленными, и только в зимнее время или ранней весной можно употреблять растворы 24-часовой давности. Появление мицелия в питательных средах при проверке проросшей пыльцы уже свидетельствует о полной непригодности (застарелости) питательного раствора и сомнительности полученных данных, особенно если мицелий появился до окончания роста пыльцевых трубок. Кажущееся нормальным прорастание пыльцы в присутствии мицелия не меняет положения.

Утверждение Е. Зандстена (Sandsten, 1969), что присутствие мицелия в питательных средах не оказывает никакого влияния на нормальное прорастание пыльцы и поведение пыльцевых трубок, мы считаем наивным.

Даже если допустить, что развитие мицелия и не меняет химизма и реакции среды (что, конечно, невозможно), то для своего питания мицелий нуждается в органических веществах (в той же сахарозе), следовательно, само его существование в питательной среде неминуемо приводит к изменению концентрации раствора, что, безусловно, отразится и на конечных результатах проращивания пыльцы. Основанием к такому заключению Зандстена послужила, по-видимому, способность пыльцы многих видов растений прорастать в присутствии мицелия. Как известно, пыльца ряда видов, в частности, мотыльковых, розоватных, наперстянок и других (Голубинский, 1937, 1946а, б, 1952, и др.) может прорастать в сахарных растворах весьма различной концентрации, иногда от 0 до 40%. Однако не следует забывать при этом, что процент и энергия прорастания такой пыльцы в разных концентрациях раствора далеко не тождественны, а, как указывает К. Ю. Кострюкова (1949), образование спермиев возможно в пыльцевых трубках даже и этих видов только в строго определенных концентрациях сахарного раствора.

В помещении, где проводятся опыты по проращиванию пыльцы, необходимо поддерживать по возможности постоянную температуру, если обратное не предусматривается условиями поста-

новки опыта. С этой целью влажные камеры с посеянной пылью некоторые исследователи помещают в термостаты.*

Не следует также сохранять в помещении, где проращивается пыльца, сильно летучие ароматические вещества, держать значительное количество зрелых плодов, комнатные растения или букеты цветов и т. п. Исследователю в период работы не следует злоупотреблять парфюмерией.

Размеры капель среды и даже форма капель должны быть одинаковыми. Количество пыльцевых зерен в каждой капле тоже должно быть примерно одинаковым.

Столь подробное, на первый взгляд как бы ненужное, перечисление методических «мелочей» считаем все же необходимым, так как в ряде случаев неудачи в экспериментальной работе бывают вызваны игнорированием подобных «мелочей». Мы убеждены, что только невыполнением какого-либо из перечисленных здесь нами требований объясняются расхождения в результатах исследований разных авторов, а иногда даже и одного автора в разное время. Особенно часто подобные расхождения можно встретить у ранних авторов (в XIX в.), когда методика проращивания пыльцы была еще очень слабо разработана. Только игнорированием отдельных «мелочей» при постановке опытов мы можем объяснить утверждение некоторых, даже более поздних, авторов об отсутствии стимулирующего влияния рылец на прорастание пыльцевых зерен или взаимостимулирования их прорастания в загущенных посевах. На последнем вопросе мы более подробно остановимся ниже.

На необходимость самого внимательного отношения к работе при проращивании пыльцевых зерен и тщательного учета многочисленных привходящих факторов указывают и другие авторы, в частности К. А. Сапельникова (1934)*.

ПРОРАЩИВАНИЕ ПЫЛЬЦЫ НА РЫЛЬЦАХ СТОЛБИКОВ

Проращивая пыльцу на искусственных средах, можно легко и довольно быстро установить жизнеспособность той или иной партии ее. Однако никогда нельзя упускать из виду относительную точность данного метода и необходимость соблюдать должную осторожность при переносе его результатов в естественные условия. Проращивание пыльцы на искусственных средах указывает лишь на способность данной партии пыльцы к прорастанию, но не дает определенного ответа на вопрос о том, как эта пыльца поведет себя в естественных условиях — на рыльцах

* О большом значении аккуратности в работе по проращиванию пыльцы и высоких требованиях к химической чистоте веществ, применяемых для приготовления сред, в частности сахара, желатины, писал еще в 1915 г. Н. Н. Кулешов.

пестиков. Точный и исчерпывающий ответ на этот вопрос можно получить только проращиванием ее на рыльцах. В последнем случае результаты иногда могут оказаться далеко не тождественными результатам проращивания на искусственных средах (Пашкевич, 1931), что легко объясняется существенно иными условиями прорастания в естественной обстановке. Здесь, конечно, в первую очередь сказывается химизм среды на рыльцах пестиков (Бритиков, 1951, 1952, 1954). Даже форма пыльцевых трубок (в частности, толщина) на искусственных средах и в тканях столбиков, как свидетельствуют данные Г. Вульфа (Wulf, 1935) и других авторов, существенно различается.

Для более точной характеристики качества пыльцы и прежде всего степени ее совместимости при конкретной комбинации скрещивания очень часто необходимо проверить прорастание ее на рыльцах столбиков, причем часто бывает очень важно получить ответ возможно быстрее (через день, максимум — через два), т. е. стоит вопрос о необходимости изыскания ускоренных методов определения жизнеспособности и характера поведения пыльцы на рыльцах столбиков.

Хотя в литературе описано довольно много разработок соответствующих методик и получены в той или иной степени положительные результаты, указать действительно универсальный и безотказный метод пока не представляется возможным. До некоторой степени это объясняется тем, что большинство исследователей разрабатывали такого рода методики применительно к одному или нескольким близким видам, не пытаясь даже перенести данные своих опытов на другие виды растений (Buchholz, Blakeslee, 1927; Buchholz, 1931; Chandler, 1931; Nebel, 1931; Schoch-Bodmer, 1932).

Одними из первых начали разрабатывать методику ускоренного изучения особенностей прорастания пыльцы в тканях столбика американские исследователи И. Бухгольд и А. Блэсли (Buchholz, Blakeslee, 1927). Эти авторы, изучая зависимость скорости роста пыльцевых трубок дурмана в тканях столбика от температуры, выдерживали цветки этого растения после опыления определенный срок в камерах с разной температурой, после чего столбики фиксировали в 50%-ном спирте, содержащем 6% формалина. После фиксации с рыльца и столбика снимали кожуру и отпрепарированный столбик окрашивали смесью анилинового красного и светлой зелени, а затем, для просветления и мацерации тканей, переносили в молочную кислоту, в которой и производилось исследование. При такой обработке пыльцевые трубки, по словам авторов, окрашивались в ярко-красный цвет, резко выделяясь среди бесцветных клеток столбика.

Определяя пригодность пыльцы, Е. И. Харечко-Савицкая (1930) для окрашивания опыленных рылец сахарной свеклы успешно применяла метиленовую голубую (метиленблау), предпочитая свой способ проращивания на искусственных средах.

Позднее А. С. Татаринцев (1935) значительно усовершенствовал метод окрашивания метиленовой голубой применительно к целому ряду плодовых растений и с успехом применяет его до настоящего времени (1939, 1954; Татаринцев и др., 1960). К окрашиванию метиленовой голубой прибегали также О. Д. Беркут (1936) и Л. И. Кохановская (1949). Сходные результаты были получены М. Уоткинсом (Watkins, 1935) при окрашивании рылец знаков красителем кottonblue, растворимым в смеси равных частей молочной кислоты, фенола, глицерина и воды (так называемый лактофенол).

Многие авторы (Andersson, Sax, 1934; Поддубная-Арнольди, Стешина, Сосновец, 1934; Поддубная-Арнольди, 1938; Родина, 1940) для этой же цели использовали ацетокармин, каждый по-своему модифицируя этот метод. В опытах с этим препаратом наибольших успехов достигла, пожалуй, В. А. Поддубная-Арнольди. Ей удавалось при обработке ацетокармином изучать спермии в пыльцевых трубках и даже зародышевые мешки в семязпочках ряда растений (Поддубная-Арнольди, 1938, 1964, 1965). К. Эссер (Esser, 1955) внес в ацетокарминовый метод изменение, заключающееся в том, что опыленные столбики предварительно (для мацерации тканей) помещают на определенный срок (от 0,5 до 24 ч, в зависимости от объекта) в водный раствор хлоралгидрата, после чего уже обрабатывают ацетокармином. В этом случае, по заявлению автора, пыльцевые трубки особенно хорошо заметны.

Л. Дионн и П. Спайсер (Dionne, Spicer, 1958) для ускорения изучения пыльцевых трубок в тканях рылец и пестиков ряда растений (роза, редька, капуста, львиный зев, ослинник, картофель и бархатцы) готовили препараты следующим образом. Пестики фиксировали в течение часа в смеси этилового спирта с уксусной кислотой. Затем материал гидролизировали от 5 до 60 мин (в зависимости от вида) при 60°* в 45%-ной уксусной кислоте. Пестики расщепляли и помещали на предметное стекло в нескольких каплях краски, состоящей из смеси 150 мг сафранина-О и 20 мг голубого анилина в 21 мг горячей 45%-ной уксусной кислоты. Через 5—15 мин столбики переносили в свежую краску, покрывали покровным стеклом и раздавливали. Краска может сохраняться несколько недель, но перед каждым употреблением ее необходимо фильтровать.

В. А. Руми, Х. А. Карамулас и Н. С. Асриян (1966) для изучения пыльцевых трубок разных видов хлопчатника пользовались окрашиванием йод-фенолом материала, фиксированного в 96%-ном спирте.

П. Датта и А. Науг (Datta, Naug, 1967) предложили быстрый метод окрашивания пыльцевых трубок в столбике без приготовления срезов. Через определенный промежуток времени после опыления столбик извлекают и погружают в смесь уксусной кислоты

* Здесь и в дальнейшем температура указана в градусах Цельсия.

и спирта (1:1) на 30 мин при 60°. Для сильно пигментированных столбиков время удлиняется до 1 ч. Затем столбики переносят в воду и нагревают в кипящей водяной бане в течение 5—10 мин (для плотных объектов, таких, как *Datura*, время удлиняется до 25 мин), после чего их просветляют в 60%-ной молочной кислоте в течение 30 мин при 60°, окрашивают в 1%-ном хлопковом синем в лактофеноле 30—60 мин при той же температуре и, ополоснув в молочной кислоте, заключают в нее же, придавив покровное стекло грузом. Окантовывают парафином. Использованный фиксатор при 60° растворяет пигменты и просветляет ткань; промывка в горячей воде быстро удаляет фиксатор и размягчает ткань. Обработка молочной кислотой и окраска при 60° сводят до минимума время, необходимое для просветления и проникновения красителя в ткань. Метод испробован авторами для 6 видов однодольных и 32 видов двудольных растений.

Мы отметили далеко не все работы по изысканию ускоренных методов изучения прорастания пыльцы на рыльцах пестиков. По этому вопросу накоплен большой фактический материал, предложено значительное количество всевозможных методов и приемов, но выбор наиболее приемлемого из них для практической работы селекционеров очень труден. Дело в том, что никто из авторов, разрабатывая свой прием исследования, не пытался сопоставить его с приемами других исследователей и показать на сравнительных опытах преимущество своего метода или установить степень его универсальности, т. е. пригодность для растений, не вошедших в круг исследований автора. В связи с этим, когда перед селекционером стоит проблема выбора наиболее подходящего метода в его работе, он оказывается в тупике.

Мы не занимались специально разработкой методики изучения прорастания пыльцевых зерен на рыльцах пестиков, как и сравнительным изучением уже предложенных приемов, но, используя в своей работе метод А. С. Татаринцева, считаем его наиболее подходящим для селекционеров и исследователей, не ставящих своей целью углубленное изучение строения содержимого пыльцевых трубок.

Суть метода Татаринцева заключается в следующем. Опыленные и подлежащие изучению пестики помещают для фиксации и консервирования в 3%-ный раствор (от продажного) формалина, где они могут сохраняться не менее года. Конечно, изучение пыльцевых трубок можно проводить и непосредственно после фиксации. Перед изучением верхнюю часть столбика с рыльцем переносят на предметное стекло в каплю дистиллированной воды (толстые столбики предварительно расщепляют надвое). Каплю накрывают покровным стеклом и осторожно раздавливают. Для окрашивания готовят раствор метиленаблау в концентрации от 0,01 до 0,1% — в зависимости от характера объекта и быстроты окрашивания. Каплю раствора краски помещают на предметное стекло рядом с покровным так, чтобы происходило соприкос-

новение с водой под покровным стеклышком. Проникновение краски под покровное стеклышко ускоряют, отсасывая жидкость с противоположной стороны стеклышка кусочком фильтровальной бумаги.

Окрашенные пыльцевые трубки ясно выделяются среди сосочков рыльца. Проросшие пыльцевые трубки окрашиваются метиленовой голубой по-разному: трубки, выполненные цитоплазмой, — сильнее, а трубки, проросшие дальше, вглубь столбика, и не имеющие в связи с этим в верхней своей части цитоплазматического содержимого, — слабее. Следовательно, изучая степень окрашивания трубок вблизи рыльца, можно, даже не просматривая трубок до конца, судить о примерной их длине, т. е. степени вставания в ткани столбика (Татаринцев, 1935, с. 45—47; 1939). Особенно хорошие результаты, по данным Татаринцева (1954), получаются при фиксации столбиков фиксатором Карнуа с последующей промывкой спиртом и хранением в смеси 70% спирта, 20% дистиллированной воды и 10% глицерина. Метод Татаринцева подкупает своей простотой и доступностью реактивов.

На основании имеющихся в нашем распоряжении материалов можно прийти к заключению, что изучать характер прорастания пыльцевых зерен на рыльцах пестиков можно с более или менее одинаковым успехом большинством предложенных методов, исходя в каждом конкретном случае из возможностей исследователя, определяемых главным образом наличием соответствующих химикатов и красителей. Вместе с тем следует признать необходимость дальнейшей работы в направлении изыскания наиболее надежного метода, сочетающего максимальную простоту обработки с наибольшей четкостью изображения пыльцевых трубок в тканях столбика. Необходимо также сравнительное изучение предложенных методов для получения определенной и четкой оценки степени пригодности каждого из них.

УСЛОВИЯ ПРОРАЩИВАНИЯ И ПРОРАСТАНИЕ ПЫЛЬЦЫ

Прорастание пыльцы на искусственных средах возможно лишь при наличии соответствующих факторов, как-то: питательный субстрат, температура, влажность и состав воздуха и т. д. Для прорастания пыльцы в естественных условиях, кроме того, необходимо, чтобы она попадала на рыльца пестиков того же (или, иногда, близкородственного) вида, при этом создаются условия для нормального вставания пыльцевых трубок в ткани пестика. От того, насколько подобного рода факторы отклоняются от определенного для каждого вида оптимума, будет зависеть как характер прорастания пыльцы, так и результаты (успешность) оплодотворения в дальнейшем.

ХАРАКТЕР ПРОРАСТАНИЯ И СКОРОСТЬ РОСТА ПЫЛЬЦЕВЫХ ТРУБОК

Прорастание пыльцы на искусственных средах внешне напоминает прорастание спор грибов, или споровых растений, или семян (Знаменский, 1913). В дальнейшем это сходство в значительной степени утрачивается. Выросшие пыльцевые трубки значительно толще гифов грибов (с которыми начинающие исследователи их иногда путают), диаметр их примерно такой же, как в начале прорастания. Гифы мицелия всегда сильно разветвляются, тогда как ветвление пыльцевых трубок (обычно весьма слабое) — явление весьма редкое и ответвления их, например, у бересклета, ослинника, некоторых ильмовых имеют диаметр, равный диаметру основной трубки. Правда, у *Fagus silvatica* L., по данным В. В. Финна (1928), пыльцевые трубки ветвятся, как и гифы гриба, но и в этом случае их легко отличить.

Пыльцевое зерно, как известно, имеет две оболочки: внешнюю — экзину — прочную, непроницаемую для жидкостей и газов, и внутреннюю — интину — тонкую, эластичную, полупроницаемую. Экзина у многих видов может быть испещрена снаружи разного рода бороздками или сеточкой, образующими специфический рисунок на поверхности, или покрыта бугорками, шипиками

и тому подобными образованиями, являющимися хорошими морфологическими признаками при определении принадлежности пыльцы к тому или другому ботаническому виду (Эрдтман, 1956).

В экине имеются специальные отверстия — поры (обычно три), закрытые изнутри тоненькой пленкой интины. У некоторых видов можно наблюдать значительные возвышения в виде валиков, окружающих поры, и тогда эти поры при рассматривании под микроскопом легко бросаются в глаза, например, три поры ночной свечи или ослинника (*Oenothera biennis* L.) и других видов.

С помощью электронного микроскопа установлено (Sassen, 1964), что клеточная стенка пыльцевого зерна, в частности, пелликулы состоит из двух слоев: внутреннего, состоящего из матрикса с включенными в него микрофибриллами целлюлозы, и внешнего — из кислотоустойчивого материала. Это и обеспечивает пыльце длительную сохранность, особенно в залежах торфа.

Наблюдая за процессами микроспорогенеза покрытосеменных растений, в жидкости, окружающей в незрелых пыльниках молодые, только что образовавшиеся пыльцевые зерна, можно заметить маслянистые капельки. Как показали электронномикроскопические исследования пыльников подснежника белоснежного (*Galanthus nivalis* L.), эти жировые капельки адсорбируются затем на пыльцевых зернах, скапливаясь в особых углублениях экины, что не мешает зрелой пыльце после выхода из пыльников оставаться сыпучей, как бы сухой (Pankow, 1958). При прорастании пыльцы эти маслянистые капельки сползают в питательную среду (если пыльца высевалась на искусственные среды) или смешиваются с жидкими выделениями рылец (при обычном опылении). По сообщению С. И. Лебедева (1949, 1963), вместе с маслянистыми выделениями с поверхности пыльцевых зерен сползают в окружающую среду также различные каротиноиды, и в первую очередь каротин.

Выделение с поверхности пыльцевых зерен какой-то жидкости, особенно хорошо заметной при оранжевой окраске пыльцы, и обесцвечивание пыльцы при этом отмечали исследователи уже много лет назад (Anthony, Harlan, 1920; Knowlton, 1922; Branschmidt, 1929; наши наблюдения) *. Но особое значение этим выделениям стали придавать после опубликования работы К. Ватанабэ (Watanabe, 1955), а некоторые авторы (Ли Шу-дэ, 1959; Геринг, 1960) попытались даже приписать ему открытие этого явления.

* Мы наблюдали выделение пыльцевыми зернами жидкости в каплю среды (или на рыльце) и в опытах с бесцветной пыльцой. Здесь выделения менее заметны, но все же, если быть внимательным, их легко обнаружить сразу после высева пыльцы на искусственную среду. Через некоторое время такая жидкость, не содержащая маслянистых веществ, смешивается со средой и становится совершенно незаметной.

Наблюдать за прорастанием пыльцы и предшествующими или сопутствующими ему превращениями пыльцевых зерен удобнее на искусственных средах. Результаты лабораторных исследований в дальнейшем проверяются на рыльцах и тканях столбиков. Чтобы не упустить весьма интересных превращений пыльцевых зерен сразу же после погружения их в питательную среду, рекомендуем проводить посев пыльцы с одновременным наблюдением под микроскопом момента прикосновения ее

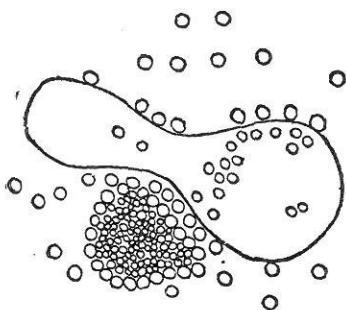


Рис. 2. Увеличение размеров пыльцевых зерен *Samolus persicifolia* через 1 мин после посева их на питательную среду.

Внутри воздушного пузырька и в середине комочка (куда еще не проникла жидкость) пыльцевые зерна нормальных размеров, остальные — намного крупнее.

к питательному раствору. Пыльцу для таких наблюдений, естественно, лучше брать покрупнее (с таких растений, как гладиолусы, лилии и др.).

Лишь только пыльцевые зерна касаются капли среды, они сильно съеживаются (сморщиваются), намного уменьшаясь в размерах. Можно только удивляться, как столь плотная экзина пыльцевого зерна может так сильно сморщиваться! Через несколько секунд (не более 3—4, в зависимости от вида) пыльца вновь набухает, как бы наполняется содержимым; более того, на поверхности пыльцевого зерна появляются бородавчатые вздутия (выпячивания), которые довольно быстро втягиваются обратно, и зерно округляется, принимая первоначальную форму, но большие размеры. Одновременно с этим

замечается сползание каротиноидов и жировых капелек с поверхности экзины или выделение прозрачной жидкости из зерен, не имеющих оранжевой или другой окраски. Вначале эта жидкость как бы обособлена. Она окружает более или менее тонкой, но хорошо заметной сферой пыльцевые зерна, а затем смешивается со средой и становится незаметной, за исключением только капелек каротина и маслянистых веществ. Все эти процессы продолжают не более нескольких секунд, почему многими исследователями и не обнаруживались. В дальнейшем в питательной среде остаются заметными только маслянистые капельки каротиноидов, наблюдаемые и описываемые многими авторами.

Исследуя прорастание пыльцевых зерен методом микрокиносъемки, Н. Н. Полунина также упустила этот момент, поскольку съемка, по ее словам (1961б), началась «через определенный промежуток времени» после высева пыльцы, т. е. тогда, когда описанные здесь процессы уже были завершены.

Подобные превращения — появление и исчезновение вздутий экзины пыльцевых зерен — мы наблюдали лишь у однодольных

растений (злаковых, гладиолусов). У двудольных имело место только быстрое и значительное увеличение, иногда вдвое, размеров пыльцевых зерен (рис. 2).

Вслед за описанными изменениями внешнего вида пыльцевых зерен (и даже одновременно с ними) внутри их замечается активизация движения и перемещение генеративной клетки и вегетативного ядра (Полунина, 1961б), после чего уже начинается видимое прорастание пыльцы — появление пыльцевой трубки.

В тех случаях, когда пыльца почему-либо неспособна к прорастанию на данной среде, она при посеве лопается, часто немедленно при соприкосновении со средой, и выпускает в раствор свое содержимое либо в виде струйки, если экизна прорывается только с одной стороны зерна, либо в виде «облачка» вокруг зерна, если зерно трескается в нескольких местах. У ряда растений пыльца лопается несколько позднее, иногда через несколько часов после посева.

Прорастание пыльцевого зерна выражается в выпячивании интины, как правило, через одну из пор (Голубинский, 1962; Литвак, Якимов, 1965). У большинства видов пыльцевые зерна моносифоничны (Магешвари, 1954), т. е. из одного пыльцевого зерна возникает одна пыльцевая трубка. В семействах мальвовых, тыквенных, колокольчиковых и других встречаются виды и с полисифоничными пыльцевыми зернами, когда пыльцевые трубки появляются из двух и более пор (Stenar, 1925b; Медведева, 1936; Iwanami, 1955; Голинська, Михалко, 1965) или даже пробиваются сквозь стенку экипы вне поры*.

По нашим наблюдениям, у *Oenothera biennis* L. пыльцевые трубки могут прорасти из двух и даже трех пор одновременно. Аналогичное явление наблюдалось и у других растений, например у некоторых *Hibiscus*, *Abutilon* и *Sida* (Datta, 1959). У *Althaea rosea* Сав. отмечено возникновение до 10 трубок из одного пыльцевого зерна, а у *Malva neglecta* Wallr. — до 14 (Stenar, 1926b; Поддубная-Арнольди, 1962, 1964), и, наконец, у *Lavatera* sp. — даже до 20 и более (Stenar, 1925b). У некоторых растений (*Impatiens balsamina* L.) появление нескольких пыльцевых трубок из одного зерна может наблюдаться только при повышении концентрации сахара в растворе (Iwanami, 1955; Рыбин, 1968) или вообще в неподходящих для данной пыльцы растворах (наши наблюдения). При этом, естественно, только в одну из образовавшихся трубок (обычно в более длинную) устремляются все по-

* Мы не можем, однако, согласиться с утверждением Е. Л. Голынской и С. М. Михалко (1965), что длина всех трубок одного зерна всегда одинакова и что растут они с одинаковой быстротой. В наших опытах с *Oenothera biennis* L. трубки одного пыльцевого зерна почти всегда отличались по длине и более длинная трубка всегда росла быстрее остальных и позже заканчивала свой рост.

ловые элементы зерна, т. е. спермии и ядро вегетативной клетки, и только такая трубка достигает полного развития.

По наблюдениям Датта (Datta, 1955), две пыльцевые трубки одного зерна могут быть и равноценными (жизнеспособными), и тогда в одну из них может пройти вегетативная клетка, а в другую — генеративная или спермии.

У ряда растений (*Rosa* sp., *Nicotiana glauca* Link. et Otto., *Evonymus* sp., *Fagus sylvatica* L. и др.) пыльцевые трубки могут в большей или меньшей степени ветвиться, однако и в этих случаях, как показывают наблюдения Е. И. Устиновой (1951а), спермии размещаются только в основной пыльцевой трубке и не проникают в боковые ее отростки. Подобное явление наблюдалось и нами в случаях тератологических разветвлений пыльцевых трубок у ряда растений (хмель, черешня, барвинок) под воздействием фитонцидов (Голубинский, 1956а). Образование нескольких пыльцевых трубок или трубки с разветвлениями, выростами, вздутиями и т. д. может наблюдаться и в тех случаях, когда среда, взятая для проращивания, не соответствует физиологическим требованиям пыльцы (Hartmann-Dick, Müller-Stoll, 1955; Iwanami, 1955). В. А. Рыбин (1968) наблюдал ветвление пыльцевых трубок и при активном их росте.

Выпячивание интины в начале прорастания, несколько напоминающее начало почкования у дрожжевых грибов, при плохой прорастаемости пыльцы или несоответствии питательной среды биологическим потребностям ее прекращается. Часто образующиеся вздутия интины лопаются, и содержимое пыльцевых зерен вытекает в субстрат. В отдельных случаях пыльцевые трубки растрескиваются позднее, после достижения ими более или менее значительной длины, иногда в несколько десятков раз превышающей диаметр пыльцевого зерна. У других видов, наоборот, растрескивание пыльцевых трубок не бывает даже в течение двух и трех суток после начала прорастания.

С момента прорастания пыльцы в плазме пыльцевых трубок наблюдается струйчатое движение, ведущее вначале к обмену содержимым между пыльцевым зерном и трубкой, а затем — в пределах одной пыльцевой трубки (Литвак, Якимов, 1965; Iwanami, 1956b). Движение это обеспечивает равномерное распределение и приток питательных веществ из верхних, отмирающих, участков пыльцевой трубки к ее окончанию, где процессы жизнедеятельности и роста наиболее активны (Yamada, 1958a; Полунина, 1961б; Поддубная-Арнольди, 1964; Шебитченко, 1966а). С повышением температуры струйчатое движение плазмы ускоряется, достигая максимума (для пыльцы риса) примерно при 30°. При температуре 40—50° движение плазмы в пыльцевых трубках прекращается (Yamada, 1958a, b).

В начале прорастания можно заметить, как активно движется цитоплазма в пыльцевой трубке к кончику — пристенно (Hartmann-Dick, Müller-Stoll, 1955; Iwanami, 1956b; Рыбин, 1968), а в

обратном направлении — фонтанируя к ее центру (Литвак, Якимов, 1965). Скорость движения цитоплазмы у разных растений неодинакова, но в общем пропорциональна скорости роста трубок и с затуханием роста замедляется (Рыбин, 1968). В пыльцевых трубках голосеменных, с их очень медленным ростом, движения цитоплазмы не наблюдается (Takeuchi, 1953). В кончике пыльцевой трубки отсутствует крахмал и не наблюдается движения цитоплазмы (Iwanami, 1956b).

С образованием пыльцевых трубок их содержимое отделяется от пыльцевого зерна каллозной пробкой, частично или целиком закрывающей просвет трубки (Gorska-Bryllass, 1965). По мере удлинения пыльцевых трубок в них образуются новые каллозные пробки, и к концу роста вся трубка бывает разделена на отдельные участки (Hartmann-Dick, Müller-Stoll, 1955; Рыбин, 1968). Высказывается предположение, что возникновение каллозы связано с функцией органелл цитоплазмы (Gorska-Bryllass, 1965). Образование каллозных пробок свойственно пыльце как покрытосеменных, так и голосеменных растений. Для пыльцы голосеменных, проращиваемой на искусственных средах, характерно также сбрасывание экзины (Размолов, 1964).

Виды с плохо или средне прорастающей пыльцой характеризуются большой изменчивостью процента прорастания в зависимости от условий года, местоположения и т. д., в сравнении с видами, пыльца которых хорошо прорастает (Branscheidt, 1929; Рябов, 1930).

Находясь в пыльцевой трубке, генеративная клетка и спермии передвигаются вдоль нее не пассивно, с током плазмы, как может показаться на первый взгляд, а активно, независимо от движения плазмы. Так, при движении плазмы к пыльцевому зерну (от кончика трубки) генеративная клетка или спермии продвигаются вперед — к кончику трубки, т. е. против движения плазмы. При попутном движении плазмы половые элементы (спермии или генеративная клетка) продвигаются несколько медленнее плазмы, и она их «обтекает» (Полунина, 19616).

Появление (выдвигание) кончика пыльцевой трубки сквозь экзину пыльцевого зерна у разных видов наступает одновременно. Скорость прорастания пыльцы, как и у семян, зависит от биологических особенностей данного вида и целого ряда внешних факторов. Влияние основных внешних факторов на прорастаемость пыльцы мы рассмотрим в соответствующих разделах, здесь же коснемся в основном того, с какой скоростью прорастает пыльца разных видов в оптимальных условиях. Специальных исследований подобного рода выполнено пока немного, а имеющиеся в литературе сведения довольно отрывочны и часто противоречивы.

При сравнении особенностей прорастания и быстроты роста пыльцевых трубок в естественных условиях и на искусственных средах обнаруживаются значительные различия. По наблюдениям

Е. Иста и И. Пэрка (East, Park, 1918), в естественных условиях, т. е. в тканях столбика, рост пыльцевых трубок ускоряется или остается неизменным (что бывает реже), в то время как на искусственных средах — почти всегда постепенно замедляется*. Мы объясняем эту особенность тем, что в настоящее время экспериментатору еще очень трудно подобрать среду, отвечающую биологическим требованиям пыльцы конкретного вида. В начале прорастания на искусственных средах пыльца, используя содержащиеся в ней необходимые питательные вещества, дает возможность трубкам расти с нормальной скоростью, но в дальнейшем, с уменьшением содержания этих веществ в зерне, пыльцевая трубка, не имея возможности восполнить все необходимое из питательного субстрата, постепенно замедляет свой рост. Да и требования пыльцевых трубок к составу питательных веществ меняются по мере роста, как меняется химизм в столбиках по мере продвижения пыльцевых трубок. В тканях столбика условия роста пыльцевых трубок существенно отличаются. Получая необходимые питательные вещества в соотношениях, наиболее отвечающих требованиям вида, пыльцевая трубка все время нормально растет, и рост ее по мере внедрения внутрь столбика обычно ускоряется.

Для огромного большинства видов до сих пор не разработаны условия (искусственные среды), обеспечивающие возможность получения *in vitro* пыльцевых трубок, равных по длине трубкам пыльцевых зерен, прорастающих в тканях столбика. Это также свидетельствует о несоответствии условий прорастания пыльцы *in vivo* условиям *in vitro*. Правда, категорически утверждать, как это делает Я. С. Модилевский (1953б, с. 61), что «еще никому не удалось добиться нормальной длины пыльцевых трубок», будет не совсем правильным. Ряду исследователей достичь такой длины все же удавалось. В частности, при проращивании пыльцы барвинка (*Vinca minor*) в растворе сахара с агар-агаром пыльцевые трубки достигали длины 10 мм (Bobilioff-Preisner, 1917), тогда как длина столбика у этого растения равна 0,6—0,8 мм. В наших опытах на чистом 10%-ном растворе сахарозы длина пыльцевой трубки барвинка иногда достигала даже 12 мм. С. Эккерсон (Eckerson, 1917), проращивая пыльцу яблони на 3%-ной фруктозе с добавлением аспарагина, получал пыльцевые трубки длиной 10 мм. Аналогичные результаты получены Г. Бринком (Brink, 1924а, б) в опытах с пылью таких растений, как *Muscari*, *Puschkinia*, *Chionodoxa* и *Scilla*, при проращивании ее на растворах сахара с агар-агаром. Все же исключительная трудность получения такой длины пыльцевых трубок на искусственных средах, конечно, остается несомненной.

* Однако в литературе имеются указания (Magassy, 1962; Lehman, Puri, 1967), что рост пыльцевых трубок вначале (первые 4—5 мм) протекает медленно, затем все ускоряется, вплоть до окончания роста. Другие авторы (Datta, Neogy, 1965) отмечают наиболее интенсивный рост в середине процесса прорастания.

Однако из общего правила, что скорость начального роста пыльцевых трубок на искусственных средах не соответствует таковой в тканях пестиков, есть и исключения. Так, Н. Арендт, излагая результаты исследований по биологии цветения маслины, отмечала, что «рост пыльцевых трубок маслины в искусственных условиях очень медленный, в первые двое суток наблюдений он достиг небольших размеров, а затем продолжал увеличиваться, дойдя до значительных размеров. Но имеет ли в данном случае место постепенное вызревание пыльцы, или же повышенная, благодаря испарению, концентрация среды способствует росту трубок, сказать утвердительно трудно» (1934, с. 171).

Действительно ли в данном случае имело место дозаривание пыльцевых зерен, на что встречаются указания в литературе (Passecker, 1927; King, Johnston, 1958; Л. М. Ро, 1929; Козьманов, 1929; Козьманов, Хоментовский, 1930), или тому другие причины, но описанный Арендт случай ускорения роста пыльцевых трубок на искусственных средах единственный встретившийся нам в литературе.

Некоторые авторы (Brewbaker, 1959) пытаются установить зависимость между количеством ядер в пыльцевых зернах при их освобождении из пыльников и прорастанием. Двухъядерная пыльца якобы лучше прорастает на искусственных средах и более длительно сохраняет жизнеспособность при хранении, тогда как трехъядерная пыльца более слабо прорастает и хуже сохраняется. Нам кажется, однако, что данное утверждение мало обосновано и требует проверки.

После высева пыльцы на искусственные среды необходимо некоторое время для подготовки ее к видимому прорастанию или появлению пыльцевых трубок, обычно от 5—10 мин до нескольких часов, а в некоторых (правда, очень редких) случаях и несколько дней, что обуславливается как биологическими особенностями вида, так и внешними факторами, главным образом температурой и составом среды для проращивания. После помещения на питательный раствор пыльцевого зерна в нем происходят определенные процессы, связанные с предстоящим выпячиванием интины сквозь пору зерна — его прорастанием. Внутрь зерна из питательной среды проникает вода с растворенными в ней веществами, что ведет, в свою очередь, к биохимическим изменениям содержимого зерна, выражающимися, в частности, в выделении в питательные среды или на поверхность рылец каких-то веществ (секретов), а также в образовании бугорков и отростков на поверхности пыльцевых зерен, которые затем исчезают. Особенно четко подобные изменения наблюдаются у пыльцевых зерен однодольных растений.

У разных растений появление пыльцевых трубок начинается в разное время после посева. Очень быстро в наших исследованиях начинала прорастать на искусственных средах пыльца маргариток (*Bellis perennis* L.), трубки которой появляются уже че-

рез 1 мин после посева, а через 2—3 мин заканчивают свой рост. Через 5 мин начинает прорастать пыльца *Sedum acre* L., огурцов и дынь (наши наблюдения), арахиса (Смирнова, 1952), а через 10—15 мин — пыльца ржи (Львова, 1958), люцерны (Lehman, Puri, 1967; наши данные), многих видов *Salix*, лещины, бузины черной и целого ряда других растений. По данным Л. Магасси (Magassy, 1962a), у пыльцы сахарной свеклы уже в первые полчаса после посева прорастает до 13% зерен, но прорастание отдельных зерен может затянуться до 18 ч. Пыльца лилии (*Lilium longiflorum*) заканчивает прорастание через несколько часов (Dickinson, 1965a). Пыльца томатов начинает прорастать (при температуре 28—30°) через 30 мин после посева, а через 3—4 ч рост трубок прекращается (Борковская, 1937). За 4—6 ч заканчивается рост пылевых трубок картофеля (Бахарева, 1958) и колючелистника качимовидного (Беспяев, 1965). Через час начинает прорастать пыльца *Impatiens parviflora* (Шеффер, 1923), а также *Crotalaria burhia* и *Sesbania paludosa* (Datta, Choudbury, 1967); через два часа — *Crotalaria brownei* и *Sesbania benthamiana* (Datta, Choudbury, 1967).

Определенный диссонанс в результаты наших исследований и большинства других авторов вносят данные Е. И. Устиновой, в опытах которой начало прорастания пыльцы namного затягивалось. «...Наиболее быстро (через 4—6 ч после посева) прорастали пылевые зерна у тополя белого, рябины, сирени, ольхи клейкой, орешника, ивы белой, желтой акации. Медленнее (через 8—12 ч после посева) прорастала пыльца березы бородавчатой, черемухи обыкновенной, жимолости татарской, клена ясенелистного, каштана обыкновенного, бересклета европейского. Наиболее медленно (через 24 ч после посева) прорастала пыльца дуба черешчатого и липы мелколистной» (Устинова, 1951, с. 458). В то же время, по нашим данным, как уже было отмечено, namного быстрее (через 20—30 мин) прорастала пыльца сирени, орешника (лещины), многих видов ивы, желтой акации (караганы), черемухи, жимолости татарской. В наших опытах, в сроки, отмеченные Устиновой, пыльца указанных видов уже полностью заканчивала прорастание. Возможно, это и имела в виду Устинова, но тогда у нее нечеткое изложение, которое вводит читателя в заблуждение. Если же Устинова действительно указывает начало прорастания пыльцы, то искать объяснение приходится в температуре проращивания или климатических условиях произрастания подопытных растений.

Пыльца большинства видов в наших исследованиях, как и по данным других авторов (Бахарева, 1958; Magassy, 1962; Datta, De, 1964), заканчивала прорастание уже через несколько часов (чаще через 4—8 ч) после посева. Исходя из этого, мы в своих исследованиях в большинстве случаев ограничивали срок прорастания 24, а то и 12—18 ч, считая его достаточным для получения ответа на поставленные вопросы.

Влияние величины пыльцевого зерна на его прорастание

Пыльца многих видов бывает неоднородной по размеру (а часто и по форме) в пределах одного растения. Среди нормальных, типичных для данного вида, пыльцевых зерен встречаются как более мелкие, так и более крупные зерна (явление полиспории).

На влиянии размеров пыльцевых зерен на их прорастание останавливались многие авторы, но материалы, приводимые ими, не дают возможности прийти к окончательному заключению по этому вопросу. Объясняется это прежде всего недостаточно четким разграничением первопричин полиморфизма пыльцы, который может обуславливаться не только условиями питания растения, но и генетическими его особенностями.

Неоднородность пыльцевых зерен по величине может зависеть от многих причин*, прежде всего — внешних (главным образом метеорологических и экологических): условий температуры во время формирования пыльцы, влажности, освещения, питания, густоты размещения растений, их возраста и т. д.

В опытах Г. Вагеница (Wagenitz, 1955) условия питания и влажности не отражались на размерах пыльцы ржи и пшеницы, тогда как по данным К. Бэлла (Bell, 1959) они заметно влияют на ее размеры.

Колебания в размерах пыльцевых зерен могут зависеть также от размещения соцветий на растении и цветков в соцветии (Andronesco, 1915; Андреев, 1925; Овчинников, 1951a, b, 1952; Овчинников, Шиханова, 1953, 1954; Harris, 1956; Natrova, 1968) и наблюдаются даже в отдельных тычинках одного цветка (Тер-Авансян, 1946; Овчинников, 1951a, 1952, 1954; Трушкин, 1953).

Обширные исследования по варьированию размеров пыльцевых зерен, в зависимости от расположения их на растении и в соцветии, были проведены В. Н. Андреевым (1925). В его опытах на пыльце большого количества древесных видов установлено, что наибольший процент крупных пыльцевых зерен дают соцветия и цветки, размещенные наиболее благоприятно в отношении снабжения их питательными веществами. Так, например, пыльца нижних, развивающихся первыми, соцветий, в частности, у конского каштана, содержит значительно больше крупных зерен в сравнении с пыльцой верхних соцветий и верхних цветков в соцветиях. Аналогичные данные были ранее получены Д. Андронеску (Andronesco, 1915) при изучении пыльцы кукурузы. Ф. Кобель (Kobel, 1927) установил, что у косточковых (персики

* Различий в величине пыльцевых зерен, связанных с диморфизмом цветков (гетеростилия), мы здесь пока не касаемся.

и абрикосы) пыльца с цветков, расположенных у основания веток (соответственно лучше обеспеченных питательными веществами), прорастает лучше, чем с цветков, размещенных на верхушке.

По данным Д. В. Тер-Аванесяна (1946), пыльца хлопчатника из разных пыльников одного цветка заметно различается по величине. Чем ближе пыльники к основанию тычиночной колонки, тем крупнее пыльца в них. Тем более странными являются утверждения С. Уэнтворта (Wentworth, 1929), что в результате проведенного им проращивания пыльцы яблони с деревьев, различающихся мощностью развития и здоровьем, не удалось установить заметной разницы. Возможно, в данном случае автор не учел других факторов (возраст дерева, подвой и т. д.). Не установлена зависимость между морфологией пыльцы и способностью ее к прорастанию у картофеля Е. Кесслером (Kessler, 1930).

П. Браншайдт (Branscheidt, 1930) наблюдал, что у сортов плодовых деревьев и винограда с небольшим количеством пыльцы особенно заметно увеличение ее размеров, и чем лучше рост и условия питания дерева, тем крупнее пыльцу оно продуцирует. В этом отношении весьма показательны опыты Р. Бринка (Brink, 1927), установившие прямую зависимость между диаметром пыльцевых зерен (d) и их прорастаемостью (p), а также длиной пыльцевых трубок. В частности, весьма интересен опыт Бринка с пыльцой *Linaria vulgaris* Mill. Ниже приведены результаты этого опыта.

d , мк	p , %	d , мк	p , %
15,75	0,0	22,75	78,0
17,50	16,7	24,50	84,4
19,25	58,2	26,35	100,0
21,00	68,3		

Полученные данные с несомненной убедительностью показывают, как с увеличением размеров пыльцы возрастает процент ее прорастания, достигая 100 у самой крупной. Подобную же (прямую) зависимость отмечал Бринк и между величиной зерна и длиной пыльцевых трубок.

По наблюдениям Е. П. Сехпосяна (1965), у отдельных сортов вишен пыльцевые зерна заметно различаются по величине, форме, проценту прорастания на искусственных средах, требуемая концентрация сахара в которых также неодинакова. Установлена прямая корреляционная зависимость между величиной плодов и размерами пыльцевых зерен.

Исследования Н. Н. Овчинниковым закономерностей изменения размеров пыльцы у ряда растений показали, что у кукурузы «средний размер пыльцы оказывается наибольшим в тычинках, расположенных в средней части оси. Если сравнивать размеры пыльцы тех цветков, которые находятся в средних частях различных осей, то наибольший размер будет на центральной оси (ось первого порядка), несколько меньший — на оси II порядка, рас-

положенной в средней части султана, а наименьший — на самой нижней оси III порядка» (1951а, с. 732). У яровой пшеницы и ячменя самые крупные пыльцевые зерна находятся в пыльниках цветков средней части соцветия. «У овса наибольший размер пыльцы наблюдается у цветков, которые расположены в самой верхней части метелки, несколько меньший — в средней части и наименьший — в тычинках нижней части соцветия» (там же, с. 732). По данным З. Натровой, проводившей исследования с четырьмя сортами двухрядного ячменя и двумя сортами шестирядного, наиболее крупные пыльцевые зерна — в центральной, а наиболее мелкие — в нижней трети колоса (Natrova, 1964).

З. П. Паушева, которая занималась изучением неоднородности пыльцевых зерен у гречихи, пришла к следующим выводам:

«1. Пыльцевые зерна гречихи неоднородны по величине и оплодотворяющей способности. На эти показатели существенно влияет место формирования цветков.

2. Самые высокие показатели по величине пыльцевых зерен и их оплодотворяющей способности обнаружены у цветков из нижних соцветий главного стебля, а в пределах соцветия — у тех цветков, которые раньше распускаются (нижние и средние цветки); в цветке — в пыльниках внутреннего круга.

3. Пыльцевые зерна из цветков верхних соцветий, а в пределах соцветия — из верхних цветков представляют меньшую биологическую ценность.

4. В отцветающих соцветиях пыльцевые зерна из цветков нижних соцветий нередко уступают по величине пыльцевым зернам из цветков верхних соцветий, в которых только начинают распускаться крупные цветки» (1960, с. 212).

В пределах одного пыльника у таких растений, как конопля, кукуруза и яровая пшеница, по данным Н. Н. Овчинникова, самые крупные пыльцевые зерна находятся в средней части, а у подсолнечника и ячменя — в верхней; размер их постепенно уменьшается от верхушки к основанию пыльника. У люпина белого Овчинников подметил также некоторую разницу в форме пыльцевых зерен в цветках из разных мест соцветия: в средней части они длиннее, но уже, чем в верхней и нижней. Подобное же наблюдала у винограда А. Т. Дарова (1960). «У хлопчатника величина пыльцевых зерен из верхних пыльников значительно уступает пыльце из нижних, причем наблюдается разница в размерах пыльцы в зависимости от видовой принадлежности сорта» (Тер-Аванесян, 1952, с. 155). Неоднородность по величине и форме пыльцевых зерен из разных тычинок одного цветка сказывается и на результатах опыления. «При опылении цветков хлопчатника сорта 8517 пыльцой с нижней части тычиночной колонки было получено 53% завязавшихся коробочек; при опылении же цветков пыльцой с верхних тычинок завязалось только 17,3% коробочек» (там же, 1952, с. 156).

Варьирование в размерах и степени фертильности пыльцы как между отдельными растениями, так и в пределах одной особи имеет место и у голосеменных, в частности у ели и сосны (Andersson, 1954a, b).

Если сопоставить материалы отдельных авторов, можно сделать довольно определенный вывод, что прорастаемость пыльцы и длина трубок находятся в прямой зависимости от питания. Да это и вполне закономерно, если одним из главных условий успешного роста пыльцевых трубок считать количество питательных веществ в пыльцевых зернах. Размеры же пыльцевых зерен, как показали исследования ряда авторов, обусловлены количеством питательных веществ, поступающих к ним при спорогенезе (Tischler, 1925a).

Несколько иное положение наблюдается в случае полиспории, обусловленной генетическими факторами.

Резкий полиморфизм пыльцы можно вызвать, воздействуя на нее очень высокой или, наоборот, низкой температурой (Sakamura, 1920; Sakamura, Stow, 1926; Borgenstam, 1922; Belling, 1925), наркотиками (Nemes, 1910; Sakamura, 1920; Wettstein, 1924), рентгеновскими лучами (Никитин, 1934a), электрическими разрядами (Голубинский, 1945b) и даже голоданием (Tischler, 1925a). В этих случаях, как показывают специальные исследования, пыльца или вовсе лишена способности к прорастанию, или же прорастает намного хуже, чем нормальная (гаплоидная) (Kobel, 1927; Kvaale, 1927; Van Campo Madeleine, 1966), хотя функционально и может сохранять высокую жизнеспособность (Funke, 1956). Полиморфизм пыльцы может вызываться и гибридизацией (в особенности отдаленной). Неоднородность пыльцевых зерен в результате отдаленной гибридизации выражается главным образом в возникновении определенного количества нежизнеспособной пыльцы, мелкой, часто лишенной содержимого.

Полиморфные пыльцевые зерна у *Primula sinensis* Lindl. получил П. Тишлер (Tischler, 1925a) в условиях искусственного голодания растений в период спорогенеза. Тишлер ошипывал листья примулы перед цветением и помещал растения в темную камеру, тем самым исключая нормальную ассимиляцию. Полученная им пыльца отличалась значительной полиморфностью: наряду с нормальными зернами было множество мелких и щуплых дегенеративных зерен, а также небольшое количество зерен гигантских размеров. Развитие последних Тишлер объяснял усилением их питания после дегенерации основной массы пыльцы. Зерна-гиганты оказались неспособными к прорастанию, тогда как обычные зерна проросли нормально. Аналогичные результаты были получены Тишлером при проращивании крупных и мелких пыльцевых зерен *Cassia fistulosa* и других растений.

В опытах Т. Сакамура и И. Стоу (Sakamura, Stow, 1926) при воздействии на материнские клетки пыльцы гусяного лука

(*Gagea lutea* (L.) Ker.-Gawl.) высокой температурой удавалось получать наряду с нормальной пылью очень крупные (полиплоидные) пыльцевые зерна. Гигантская пыльца требовала для своего прорастания высокой температуры (не ниже 30°) и прорастала намного позже нормальной. В то же время нормальные и карликовые зерна прорастали при обычной температуре (10—20°). При такой температуре гигантская пыльца прорастала намного хуже и весьма недружно, однако через сутки процент всхожести гигантских и нормальных пыльцевых зерен, как правило, выравнивался.

В наших опытах часто приходилось наблюдать полиспорию у хмеля, камфарного базилика и других растений. Проращивание пыльцы хмеля в растворах сахара с агар-агаром показало, что как крупные, так и более мелкие зерна (при условии их выполненности) прорастают примерно одинаково. У камфарного базилика (*Ocimum sanctum* Sims.) гигантские пыльцевые зерна образовывались в результате нарушения мейоза и были нежизнеспособными (Голубинский, 1936, 1947).

Пыльца диплоидных форм и сортов яблонь и груш (Kobel, 1927; Sosnova, Uhlik, 1965), винограда (Plumier, 1955), сахарной свеклы (Magassy, 1964), проса (Филатова, Зотова, Данилкина, 1968), донников (Jaranowsky et al., 1965), кенафа (Rao, 1969) и многих других растений (Tischler, 1925a; Mourizio, 1956; Van Campo Mageleine, 1966) почти во всех случаях прорастает на искусственных средах лучше, чем пыльца тетраплоидных и тем более — триплоидных. Однако длина пыльцевых трубок у тетраплоидных форм обычно больше (Rao, 1969).

И все же надо полагать, что худшая прорастаемость на искусственных средах пыльцы полиплоидных форм хотя и является правилом, но не без исключений. В частности, М. Яссем (Jassem, 1967) не выявил разницы в проценте прорастания пыльцы диплоидной и тетраплоидной форм сахарной свеклы, тогда как пыльцевые трубки тетраплоидных форм были длиннее. В наших исследованиях процент прорастания пыльцы тетраплоидных форм сахарной свеклы был всегда ниже, чем диплоидных, но длина пыльцевых трубок у тетраплоидов была действительно намного выше (Голубинский, Горб, 1971).

На основании литературных и наших данных можно прийти к заключению, что прорастание более крупной пыльцы, образовавшейся в результате улучшения питания или более удачного местоположения цветков на растении (что также связано с улучшением питания), в большинстве случаев выше, тогда как голодание растений безусловно снижает прорастание пыльцы. Некоторым ухудшением питания, по-видимому, объясняется и более слабая прорастаемость пыльцы растений, привитых на подвой — растения других видов, на чем мы остановимся несколько ниже. Ухудшается прорастание и с увеличением набора хромосом в пыльцевых зернах.

Следует отметить также, что и «морфологически однородная пыльца, взятая из одного и того же пыльника, часто физиологически гетерогенна, так как на ряд химических веществ она дает реакции весьма различной интенсивности. При этом прорастаемость пыльцы данного вида находится в тесной зависимости от собственных пыльце гистохимических показателей. Пыльца, которая, судя по гистохимическим реакциям, содержит большое количество окислительных ферментов, а также физиологически активных веществ, прорастает, как правило, лучше той, которая бедна этими веществами» (Поддубная-Арнольди, 1964, с. 94).

ЗНАЧЕНИЕ ВОДЫ ДЛЯ ПРОРАСТАНИЯ ПЫЛЬЦЫ

То, что вода необходима для прорастания пыльцевых зерен, как и для любого другого физиологического процесса, вполне естественно. В воде растворяются необходимые для питания растущих пыльцевых трубок вещества. Вода вместе с тем является и определенной физической средой. Потребность в воде для прорастания пыльцы в той или иной степени ощущают все виды растений, однако далеко не в одинаковой степени, и в этом отношении отдельным видам свойственна определенная специфичность.

У многих видов растений, пыльца которых прорастает в растворах сахарозы или других сахаров, она может расти также и в чистой дистиллированной воде, особенно при добавлении к ней 0,003% борной кислоты. К таким видам, по нашим данным, относятся разные виды *Digitalis*, *Primula*, большинство розоцветных (яблоня, груша, слива, черемуха, вишня и др.), *Salix* sp., *Sedum acre* L., *Majanthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Vinca minor* L., многие лилейные.

Однако во всех исследованных нами случаях пыльца у таких видов, способная прорасти в дистиллированной воде, еще лучше прорастает в растворах сахарозы (часто — глюкозы, иногда — мальтозы), причем, как правило, самой различной концентрации, до наиболее высокой включительно. Хотя наилучшее прорастание наблюдается в растворе какой-то одной определенной концентрации, все же и в растворах с иной концентрацией сахарозы непроросшая пыльца подобных видов обычно не лопается, в отличие от пыльцы, неспособной к прорастанию в дистиллированной воде, что характерно для многих других видов.

Пыльца значительной части видов (большинство злаков, крапивоцветные, губоцветные и др.) способна прорасти только при ограниченном доступе воды. Очевидно, для прорастания пыльцы подобных видов достаточно даже той влаги, которая находится в окружающем пыльцу воздухе. В опытах И. П. Черняева (1928) пыльца довольствовалась всасыванием парообразной воды из окружающей атмосферы. Пыльца таких видов растений при контакте с чистой водой или слабыми водными растворами сахаров, не

прорастая, лопаются (Datta, 1955), а в растворах высоких концентраций происходит плазмолиз пыльцевых зерен, что и наблюдали, в частности, С. Антони и Г. Гарлан (Anthony, Harlan, 1920) в опытах с пылью ячменя.

Хороших результатов при проращивании пыльцы ячменя на искусственных средах добился Г. У. Ильясов (1965), видоизменив способ, предложенный Антони и Гарланом (Anthony, Harlan, 1920). Для проращивания были использованы предметные стекла с углублениями. На дно углублений помещали кусочек листа бриофиллума размером 2×2 мм. Пыльцу высевали на покровное стеклышко, которым затем накрывали углубление предметного стекла так, чтобы пыльцевые зерна размещались на нижней поверхности стеклышка. Стекла с посеянной пылью выставляли на освещенное солнцем окно. Влага из отрезка листа бриофиллума испарялась и конденсировалась на пыльцевых зернах, которые уже через 5 мин успешно прорастали. Величина p в этом случае достигала 60%, а величина l — 160 мк.

На прорастание пыльцы отрицательно действует капельножидкая вода (атмосферных осадков). Попадая на цветки, и в частности на поверхность пыльников во время созревания и вскрытия их, вода смачивает пыльцу, вымывает активные вещества, способствующие прорастанию (Алешин, 1936), а при длительном контакте с водой пыльца полностью теряет способность прорасти не только на искусственных средах, но и на рыльцах пестиков. Одновременно вода смывает активные вещества и с поверхности рылец, что еще в большей степени затрудняет прорастание. Установлено, что уже 20-минутное смачивание раскрывшихся цветков дождевой водой задерживает прорастание пыльцы. Выщелачивание секретов и снижение прорастания пыльцы в контакте с водой ускоряются с повышением температуры. Пыльца бобов конских *Vicia faba* L. не прорастала, если цветки ее погружали в воду при 40° на 5 мин (Иноуэ Судзуки, 1960).

Прорастание пыльцевых зерен зависит и от содержания влаги в самой пыльце. По данным И. Кинга и Т. Джонстона (King, Johnston, 1958), пыльца картофеля прорастала лучше после предварительного подсушивания ее при 50° в течение 2—6 ч, тогда как Ф. Л. Щепотьев и А. И. Побегайло (1955), вслед за В. С. Карпачевым (1950), указывают на повышение энергии прорастания пыльцы черного ореха (*Juglans nigra* L.) после непродолжительного пребывания ее во влажной атмосфере. Правда, авторы подчеркивают, что длительное пребывание пыльцы во влажной атмосфере уже снижает ее жизнедеятельность.

Наблюдаемая Н. Н. Ткаченко быстрая потеря всхожести пыльцы на поверхности тела пчелы*, объясняется им «стремительным током воздуха, создающимся при полете пчелы» (1940а, с. 40).

* Подобное имело место и в наших опытах при изучении пыльцы люцерны (*Medicago sativa* L.).

Возможно, что пыльца одних растений требует для своего прорастания предварительного подсушивания, тогда как для пыльцы других видов такое подсушивание может оказаться вредным. Во всяком случае мы присоединяемся к выводу Ткаченко о том, что настоящий вопрос требует экспериментальной проверки, тем более, что данные ряда авторов свидетельствуют о неодинаковом отношении к влажности воздуха при прорастании пыльцы разных растений на искусственных средах (Jost, 1907; Кохановская, 1939, и др.).

ИСКУССТВЕННЫЕ СРЕДЫ ДЛЯ ПРОРАЩИВАНИЯ ПЫЛЦЫ

Как уже было отмечено, пыльца в искусственных условиях впервые была пророщена в капле дистиллированной воды в 1834 г. (Mohl, 1834). Дальнейшие исследования показали, что более благоприятной средой для прорастания являются растворы сахарозы (и других сахаров) разной концентрации. Однако ни растворы сахарозы, ни чистая вода не обеспечивают прорастания пыльцы всех видов растений, а тем более получения пыльцевых трубок соответствующей длины. Оказалось, что при добавлении к раствору сахарозы агар-агара или желатина способность к прорастанию пыльцы на искусственных средах усиливается, хотя и в этом случае не всякая физиологически жизнеспособная пыльца прорастает (Клу, 1881; Mangin, 1886; Funke, 1956).

С каждым годом пополняется список веществ, способствующих прорастанию пыльцы, трудно прорастающей в обычных условиях. Как показывают многочисленные исследования, субстрат, влажность воздуха, температура, свет и другие факторы играют очень большую роль при прорастании пыльцы (Kessler, 1930). В разных средах длина проросших пыльцевых трубок будет различной, откуда можно заключить, что, во-первых, среда является питательным субстратом для пыльцевых трубок, а во-вторых, выявленные до настоящего времени питательные среды еще далеки от идеальных в смысле полного обеспечения прорастающей пыльцы соответствующими веществами. При таком понимании роли искусственной среды получают объяснение и расхождения в величине r при прорастании пыльцы в растворах разных концентраций и разном соотношении взятых компонентов.

В связи с этим уместно уточнить понятие «оптимальная среда». Почти все авторы, проводившие сравнительное прорастание пыльцы в нескольких средах, употребляют термин «оптимальная среда» применительно к концентрации раствора, давшей наилучшие результаты в их опыте. Такое понимание, по нашему мнению, является принципиально неверным. Допустим, испытывались для пыльцы определенного вида растворы сахарозы разных концентраций. Наилучшие результаты дал 10%-ный раствор. На осно-

вании этого автор сообщает, что для пыльцы данного вида оптимальной средой является 10%-ный раствор сахарозы*. Но вот, продолжая работу с пылью того же вида, автор добавляет к раствору сахарозы агар-агар. Оказалось, что с агар-агаром пыльца прорастает намного лучше, чем в 10%-ном растворе сахарозы. Выходит, что оптимальной средой для данной культуры будет уже другая. А в третий раз может обнаружиться среда еще более благоприятная. Как тогда? Исходя из этого, мы полагаем, что оптимальными средами при проращивании пыльцы *in vitro* можно считать только среды, обеспечивающие длину пыльцевых трубок не короче расстояния от поверхности рыльца до семязачатков завязи, т. е. длину, наблюдаемую в естественных условиях при опылении.

Еще Ф. Страсбургер (Strasburger, 1872), а за ним И. Грин (Green, 1894) и другие обнаружили при прорастании пыльцы в растворах сахара увеличение количества крахмала в пыльцевых трубках, что они связывали с необходимостью получения пыльцевыми трубками питательных веществ извне. Подобного же мнения придерживались А. Додель-Порт (Dodel-Port, 1880) и Л. Манжен (Mangin, 1886), считавшие, что пыльцевые зерна при прорастании лучше усваивают для питания сахара и крахмал, чем содержащиеся в них жиры, и поэтому нуждаются в поступлении углеводов извне.

Значение сахаров

Поначалу исследования по проращиванию пыльцы в растворах сахаров сводились главным образом к выявлению возможно большего числа видов растений, пыльца которых способна к прорастанию, установлению оптимальных растворов сахарозы и определению продолжительности хранения пыльцы в лабораторных условиях, а также способов хранения. Как и во всяком новом деле, было проведено большое количество весьма интересных и ценных наблюдений, результаты которых сводились в основном к следующему.

Пыльца значительного числа видов способна прорасти как в чистой воде, так и в растворах сахарозы весьма различной концентрации в зависимости от видовых особенностей (Dillon, Zobel, 1957). Для многих видов оптимальная концентрация раствора сахарозы колебалась в довольно широких диапазонах, в отдельные годы значительно отклоняясь в ту или другую сторону. К подобным видам, по данным Г. Молиша (Molisch, 1893), относятся *Campanula persicifolia* L., *Epipactis latifolia* L., *Lilium martagon* L., *Linaria genistifolia* Mill., по данным И. Адамса (Adams, 1916), С. Наултона (Knowlton, 1922), Е. Зандстена (Sandsten, 1909) —

* Так и поступала в своей сводке А. В. Дорошенко (1928), составив большую таблицу оптимальных сред для целого ряда видов.

яблони и отчасти груша, а по нашим данным — еще многие виды *Lathyrus*, *Digitalis*, *Sedum acre* L., *Betonica officinalis* L., *Vinca minor* L., *Majanthemum bifolium* F. W. Schmidt., *Papaver somniferum* L., *Datura stramonium* L. и многие другие. Для ряда перечисленных здесь видов нам на протяжении нескольких лет не удавалось установить оптимальной концентрации сахарного раствора. Она оказалась изменчивой, сильно колеблясь в зависимости от условий года и произрастания подопытных растений. Этим и объясняются, по нашему мнению, несоответствия между данными разных исследователей или же противоречия в работах одного и того же автора, проведенных в разное время.

К. Ю. Кострюкова (1949), отмечая способность многих видов растений успешно прорасти в растворах сахара разных концентраций, все же подчеркивает, что заканчивать свое развитие мужской гаметофит может лишь в условиях проращивания в растворе с одной, определенной концентрацией сахара. Исключением (причем довольно относительно), по данным Кострюковой (1947), является *Asparagus officinalis* L., формирование мужских гамет которого может происходить при проращивании в 5, 10, 15 или 20%-ном сахарном растворе, что Кострюкова объясняет быстрым (на протяжении всего 2 ч) формированием спермиев, в связи с чем концентрация среды уже не имеет существенного значения.

Данные Кострюковой — еще одно убедительное доказательство роли сахара как питательного субстрата, а не только физической среды, поддерживающей определенное осмотическое давление, как это представляется некоторым авторам.

Пыльца большинства видов, безусловно, очень чувствительна к соответствующей концентрации сахара в растворе, и при незначительном отклонении концентрации от оптимальной резко, вплоть до нуля, снижается величина r . К таким растениям относятся прежде всего злаки, сложноцветные, крапивоцветные, мальвовые, гвоздичные и многие другие. Однако и здесь при определении оптимальных концентраций раствора разными авторами имеются значительные расхождения, что мы объясняем, с одной стороны, отклонениями в методике, а с другой — климатическими и экологическими условиями произрастания подопытных растений. Так, по данным М. Пфундта (Pfundt, 1910), для большинства злаков и сложноцветных оптимум концентрации сахарного раствора близок к 40% (*Secale*, *Lolium*, *Poa*). По данным Ли Цзи-гена (1957а), оптимальной концентрацией сахарозы для прорастания пыльцы пшеницы оказался 25%-ный раствор.

Однако Б. Лидфорс (Lidforss, 1909) после неоднократных попыток прорастить пыльцу злаков получил относительно положительные результаты только в опытах с кукурузой, для которой лучшим раствором оказался 2%-ный раствор сахара, уплотненный 1% агар-агара, да и то лишь в присутствии кусочков белка. В то же время Ли Цзи-ген (1957а) вполне успешно прорастил

пыльцу кукурузы в 15%-ном растворе сахарозы с добавлением 0,7% агар-агара. Аналогичные результаты по кукурузе получены и Д. Андронеску (Andronesku, 1915). В наших опытах пыльца кукурузы хорошо прорастала в 10%-ном растворе сахарозы, уплотненном 1% агар-агара без добавления белка.

Некоторые исследователи проращивали пыльцу злаков вообще вне водных растворов. Л. Иосту (Jost, 1907) «удалось прорастить пыльцу ржи на листе водяного растения, на слабо увлажненной пергаментной бумаге и также на сухом предметном стекле, на котором помещался небольшой отрезок рыльца; пыльца вместе с отрезком рыльца покрывалась при этом покровным стеклом, количество воды, испаряющейся с поверхности рыльца, оказалось достаточным для прорастания пыльцы. В таких условиях прорастание наблюдалось под микроскопом через 2—5 минут» (цит. по Дорошенко, 1928, с. 232).

В наших опытах повторение приема Иоста не дало удовлетворительных результатов. Пыльца ряда растений, хотя и прорастала на пергаментной бумаге, но слишком неравномерно, да и наблюдать за проросшей пыльцой было слишком сложно.

Л. Н. Кохановская (1939) прорастила пыльцу льна на подсохшей капле 10%-ного желатина, а также на 1, 1,5 или 2%-ном агар-агаре, с помещением рядом на стеклышке (вне субстрата) небольших капелек раствора сахарозы концентрации от 0,1 до 2,0%.

Помимо сахарозы многие исследователи с успехом использовали в качестве среды для проращивания пыльцы глюкозу, которая для некоторых видов растений даже больше подходит, чем сахароза (Котляр, 1958). В наших опытах пыльца винограда исключительно хорошо прорастала в 15%-ном растворе глюкозы и давала при этом очень длинные прямые трубки, тогда как проращивание той же пыльцы в растворах сахарозы разной концентрации давало отрицательные результаты, — в лучшем случае незначительная часть пылевых зерен прорастала с образованием коротких, сильно искривленных трубок. Сходные результаты при проращивании пыльцы винограда получены А. Н. Добровольским (1953).

В опытах Н. Н. Гришко и Е. И. Гречухина (1937) лучшей средой для проращивания пыльцы конопли оказался 3,75%-ный раствор глюкозы (или мальтозы) с 1%-ным агар-агаром в отношении 3 : 2. Свежая пыльца на этой среде прорастала на 80—90%. Однако пыльца гречихи в опытах Д. Ф. Проценко (1930) в растворе глюкозы не прорастала вовсе, хотя довольно хорошо прорастала в 5- и 10%-ном растворах сахарозы. А пыльца ореха грецкого, по данным Ф. Л. Щепотьева и А. И. Побегайло (1955), не прорастая в растворах сахарозы, дает прекрасные результаты при замене сахарозы глюкозой.

На возможность проращивания пыльцы в растворах других форм сахаров указаний в литературе меньше, и они более противоречивы. Однако еще Б. Лидфорс (Lidforss, 1909) отмечал

успешное проращивание в 20—30%-ном растворе мальтозы пыльцы *Cerastium hirsutum*, а А. Манареси (Manaresi, 1919) — пыльцы персика. В наших опытах растворы мальтозы оказались хорошей средой для проращивания пыльцы слив и амариллисов. И. О'Релли (O'Reilly, 1955), как указывает И. М. Поляков (1930), установил, что пыльца разных видов неодинаково реагирует на формы сахаров. Того же мнения придерживается и большинство других авторов (O'Kelly, 1957; Hrabětová, Туру, 1961; Vasil, 1964; Cook, Walden, 1965; Фань Ин-хань, Цзан Шу-ин, 1965). У отдельных видов пыльца хорошо растет на лактозе, ксилозе, целлобиозе.

Все же лучшие результаты при проращивании на искусственных средах, по данным большинства авторов, дает сахароза. Она не идет в сравнение с другими видами сахаров. Это объясняется, по-видимому, более высокой интенсивностью дыхания прорастающей в растворах сахарозы пыльцы (Hrabětová, Туру, 1961; Dickinson, 1966). Исходя из этого, Е. Грабетова и И. Тури (Hrabětová, Туру, 1961) приходят к заключению, что сахарозу как среду или субстрат для дыхания пыльцы нельзя полностью заменить глюкозой, фруктозой или инвертазой не только в начальных фазах прорастания, но и в течение дальнейшего роста трубок.

Каковы же роль и значение сахаров в искусственных средах, применяемых для проращивания пыльцы?

Обычно употребляемый исследователями термин «питательный раствор» якобы неоспоримо свидетельствует о назначении сахара служить продуктом питания растущих пыльцевых трубок. Именно так и понимает роль сахара в растворах значительная часть исследователей (Green, 1894; Branscheidt, 1930; Kühlwein, 1937; Касаи Тихару и др., 1966). Однако есть и много противников подобного толкования.

В прежние годы довольно часто высказывалось мнение (в настоящее время мало кем поддерживаемое), что при проращивании пыльцы в лабораторных условиях сахарный раствор является не столько питательной средой, сколько физиологической. Сообщений о том, что пыльцу некоторых видов удастся проращивать в прованском масле (пыльцу *Phaseolus multiflorus* Lam., в опытах Е. Зандстена (Sandsten, 1909)) или миндальном масле (ряд растений в опытах Е. Катца (Katz, 1926)), а также в глицерине (Sandsten, 1909) или другой среде, по плотности удовлетворяющей требованиям данной пыльцы, неоднократно приводились в качестве доказательства ненужности сахара как питательного вещества*.

Проращивая пыльцу кукурузы на средах, бедных питательными веществами, и параллельно — на сахарном растворе,

* Указание Ю. В. Клюквиной (1963) на возможность проращивания пыльцы хлопчатника в касторовом масле не подтвердилось в опытах других авторов (Miravalle, 1965).

И. Токугава (Tokugawa, 1914) обнаружил, что пыльцевые трубки в обоих случаях оказались почти одинаковыми по длине (всюду очень короткими), на основании чего Токугава также сделал вывод, что сахар не служит продуктом питания для пыльцы. Однако Е. Зандстен (Sandsten, 1909), хотя и проращивал пыльцу отдельных видов в средах, не содержащих сахара, считал несомненной питательную ценность углеводов в искусственных средах ввиду значительной непропорциональности в размерах между пыльцевыми зернами и трубками. Учитывая размеры выросшей на искусственной среде пыльцевой трубки, отмечал Зандстен, почти невозможно допустить, чтобы в пыльцевом зерне было достаточное количество питания для получения трубок такого размера. Столь же неизбежным считал Зандстен и усвоение пыльцевой трубкой питательных веществ из тканей пестика.

П. Браншайдт (Branscheidt, 1929), много времени уделявший изучению специфических веществ типа гормонов, стимулирующих прорастание пыльцы, вопреки им же самим приводимым данным, утверждал, что раствор сахара является не столько питательным субстратом, сколько средой с определенными условиями осмотического давления и влажности, необходимыми для прорастания пыльцы. В более поздней работе (Branscheidt, 1930) он более определенно высказывался о значении сахаров в растворах как питательного компонента. Столь же противоречивые соображения по этому вопросу встречаем и в работах Р. Бринка (Brink, 1924a, 1927).

После анализа подобного рода мнений И. Н. Рябов приходит к довольно-таки странному заключению: «...По-видимому, можно считать установленным, что при прорастании пыльцы в сахарных и других растворах последние нельзя рассматривать как питательные среды, а главным образом как физические среды, с известными условиями осмотического давления и влажности, необходимыми для прорастания пыльцы. По всей вероятности, это же явление имеет место и при прорастании пыльцы в естественных условиях на рыльце столбика» (1930, с. 123). Однако Рябов приводит столько литературного материала, подтверждающего роль сахара как питательной среды, что приведенный выше категорический вывод его кажется по меньшей мере странным. Даже в сравнительно недавнее время Г. Элерс (Ehlers, 1951), сообщая о получении им в дистиллированной воде со следами бора у четырнадцати видов растений пыльцевых трубок, равных по длине расстоянию от поверхности рыльца до семязачатков, делает заключение, что пыльцевым трубкам многих видов питание не нужно.

Многие авторы, отмечая большую роль растворов сахара как среды, уравнивающей осмотическое давление цитоплазмы пыльцевых трубок, предохраняющее хотя бы от разрыва их (Pollen viability..., 1966), все же подчеркивают и большое значение сахаров как продукта питания трубок во время роста (Касаи Ти-

хару и др., 1966). В самом деле, возможность прорастивания пыльцы многих видов в чисто дистиллированной воде (что неоднократно имело место и в нашей практике), маслах или глицерине не может свидетельствовать в пользу подобных заключений. Ведь не можем же мы считать ненужными питательные вещества в почвенном субстрате для прорастания семян растений только на том основании, что семена отлично прорастают и в чистом (и даже прокаленном) песке!

Действительно, гораздо лучшее прорастание пыльцевых зерен в присутствии рылец, при загущении посева, добавлении в растворы вытяжек из рылец, разного рода веществ типа микроэлементов, гормонов и т. д., не говоря уже о сахаре или агар-агаре, исключает столь механистическое толкование и дает основание полагать, что условия прорастания пыльцы на самом деле гораздо сложнее. Недостаточная длина пыльцевых трубок (как правило, они намного короче столбика растения того же вида) свидетельствует о неполном обеспечении пыльцевых трубок всеми необходимыми условиями, и в первую очередь питанием при прорастании их на искусственных средах, и что эти необходимые вещества растущие пыльцевые трубки получают из тканей рыльца и столбика.

В этом отношении оправданным является сомнение А. В. Дорошенко в обоснованности приписывания раствору только физической роли уже хотя бы потому, что «в изотонических растворах других сахаров (глюкозы, мальтозы, фруктозы) пыльца или вовсе не прорастает, или прорастает с большим трудом» (1928, с. 230). Однако и у Дорошенко имеет место определенная непоследовательность, так как сразу же после этого она как бы склоняется к противоположному мнению, заявляя, что «в некоторых случаях сахар, по-видимому, играет главным образом роль физического фактора, так, например, при прорастании пыльцы злаков и сложноцветных, которые способны прорасти лишь при малом доступе воды или же в крепких растворах сахара; в более слабых рыльца лопаются. В большинстве же случаев сахар, по-видимому, играет роль раздражителя, это, по всей вероятности, относится к тем растениям, пыльца которых прорастает при различных концентрациях сахара» (1928, с. 230-231). Непоследовательность и противоречивость в высказываниях о роли сахара имеют место, как видим, не только у разных исследователей, но и в работах одного автора.

Отдельные авторы, стоя на позициях отрицания роли сахара как питательной среды, свои доводы обосновывают, например, тем, что «пыльцевые выделения сахара не содержат» (Алешин, 1937, с. 4). Акад Н. А. Максимов (1932), подтверждая существование на рыльцах столбиков сахаристых веществ в довольно высокой концентрации, все же был более склонен также приписывать им не питающую функцию, а скорее роль среды, уравнивающей внутриклеточную концентрацию пыльцевых зерен, вследствие

чего в слабых растворах сахара пыльца и лопаются. Неуравновешенностью давления Максимов и объясняет вредное влияние дождей и туманов во время цветения растений.

В настоящее время можно считать окончательно установленным, что сахар поглощается пыльцевыми трубками и служит важным источником энергии. Это показывают, в частности, исследования И. О'Релли (O'Reilly, 1955) пыльцы *Tecoma*, в которых сахар среды метился радиоактивными изотопами C^{14} , что дало возможность проследить его превращение. Это же показали Г. Гельмерс и Л. Мехлис (Helmers, Machlis, 1956) на пыльце *Pinus ponderosa*, а также другие авторы, проводившие подобные эксперименты.

По данным И. Иванами (Iwanami, 1956a, b), сахароза адсорбируется прорастающей пыльцой, тогда как прочие сахара (фруктоза, глюкоза и мальтоза) не поглощаются. В пыльце находятся разные ферменты, превращающие один вид сахара в другой. По мере прорастания пыльцы количество сахарозы убывает. Да иначе и трудно (если не невозможно) было бы объяснить неодинаковое реагирование пыльцы разных видов на отдельные сахара. Иное дело, что сахарные растворы являются далеко не единственным источником питания пыльцевых зерен.

Уплотнители среды

Еще во второй половине прошлого столетия Л. Кну (Knu, 1881) и Л. Манженон (Mangin, 1886) была установлена возможность более успешного проращивания пыльцы при добавлении в растворы для уплотнения среды желатина или агар-агара. Дальнейшие исследования подтвердили эти наблюдения, и упомянутые уплотнители среды затем начали применять при проращивании пыльцы труднопрорастаемых видов. Пыльца многих видов растений, считавшаяся неспособной к прорастанию на искусственных средах, с применением желатина или агар-агара успешно прорастала. Такое явление наблюдалось, в частности, и в наших исследованиях при проращивании пыльцы хмеля и конопли (Голубинский, Рыбаченко, 1940).

В этом направлении весьма успешно работали Г. Молиш (Molisch, 1893), Л. Иост (Jost, 1905, 1907), Б. Лидфорс (Lidforss, 1909), Д. Андронеску (Andronesku, 1915), А. Стуй (Stoyt, 1924), Р. Бринк (Brink, 1924a, 1927), Р. Датта (Datta, 1955) и многие другие авторы, исследованиями которых установлено, что даже у видов с хорошим прорастанием пыльцы в чистых сахарных растворах добавление в питательные среды желатина или агар-агара намного усиливает прорастание (Черняев, 1928). Желатиновые или агаровые среды даже без добавления сахарозы могут давать положительный эффект при проращивании пыльцы ряда представителей семейств Gramineae, Ericaceae, Compositae, Linaceae (Kubo, 1955a, 1956).

Каким же средам — агаровым или желатиновым — следует отдать предпочтение при проращивании пыльцы? Единого мнения на этот счет пока нет. Большинство авторов отдает предпочтение агар-агару, как более чистому продукту, не содержащему (или почти не содержащему) примеси минеральных солей, вредно действующих на развивающуюся пыльцевую трубку (Кулешов, 1915). В наших опытах на растворах сахарозы, уплотненных агар-агаром, прорастание пыльцы большого числа видов также было более энергичным и с более высоким процентом, чем на среде, уплотненной желатином.

По данным А. Кубо (Kubo, 1958), пыльца кукурузы на желатиновых средах прорастает лучше, чем на агаровых. Несколько ранее этот же автор (Kubo, 1955a) доказывал преимущество желатиновых сред и для других видов и объяснял его тем, что в агаровых средах сухие пыльцевые зерна слишком быстро поглощают влагу (что оказывает вредное влияние на прорастание), в желатиновой среде — постепенно. Кроме того, агар-агар — бедная для прорастания среда и поэтому требует обязательного добавления сахара.

Д. Лобрэ (Lobreau, 1966) отмечает, что небольшая гидратация желатина сильно отражается на форме пыльцевых зерен. Для приготовления сред, не вызывающих изменения формы зерен, он предлагает погружать желатин на 2 ч в воду и к гидратированному таким образом желатину добавлять немного глицерина.

Приготавливать агаровые и желатиновые среды — сложное, чем чистые сахарные растворы, однако во многих случаях применение их неизбежно, и с некоторой мешкотностью в работе приходится мириться. Техника приготовления агаровых и желатиновых сред сходна. Необходимое количество агар-агара (или желатина) и сахара отвешивают на аналитических или торсионных (в крайнем случае — на хороших технических) весах и заливают соответствующим объемом дистиллированной воды. После набухания в течение нескольких часов и размягчения агар-агара и растворения сахара смесь кипятят, обычно в пробирке, до полного растворения. Теперь уже среду можно наносить на предметные стекла или крышки чашек Петри. Чтобы предотвратить застывание среды при проведении опытов с большим количеством вариантов, пробирку с раствором помещают в стаканчик с горячей водой. Свежеизготовленным агаровым или желатиновым раствором можно пользоваться в летнее время в течение двух суток не более, весной или в прохладную погоду — не более трех-четырёх суток. Для ускорения работы рекомендуется готовить одновременно несколько навесок агар-агара с сахаром, помещая их в пакетики из пергаментной бумаги и используя по мере надобности.

Для преодоления неудобств, связанных с мешкотностью приготовления агаровых сред, служит следующий прием, предложенный И. Фридрихом (Frydrych, 1961). Нужную для изучения пыльцу помещают на поверхность сухого предметного стекла, покры-

вают подготовленной в чашке Петри тонкой агаровой пластинкой и затем, как обычно, помещают во влажную камеру. Описанный способ удобен в полевых условиях работы.

Влияние кислот и рН среды

Известно, сколь сильное влияние оказывает кислотность почвы на нормальный рост и развитие растений. Известно также, что воздействие кислотности почвы растения воспринимают по-разному. На прорастаемость пыльцевых зерен реакция среды воздействует еще сильнее и еще более дифференцированно, однако этот вопрос изучен пока недостаточно.

Одним из первых изучил влияние органических кислот на пылцу растений Г. Молиш (Molisch, 1893). Он обнаружил несомненное стимулирующее действие слабых концентраций (0,01—0,05%) яблочной, лимонной, виннокаменной кислот и яблочнокислого кальция на пылцу *Azalea*, *Rhododendron* и других растений. Выводы Молиша в отношении лимонной и яблочной кислот были подтверждены данными Б. Лидфорса (Lidforss, 1899a), а затем Л. Иоста (Jost, 1905). В исследованиях Е. Зандстена (Sandsten, 1909) пыльца томатов лучше прорастала в слабо подкисленном 10%-ном растворе тростникового сахара. Г. И. Гоголь-Яновский (1928), ссылаясь на высказывания некоторых исследователей, отмечал стимулирующее действие винной и лимонной кислот на пылцу винограда.

Уже в те годы действие кислот на пылцу понималось не только как создание определенной реакции среды, но и как химическое возбуждение прорастания, возможно, обусловленное действием катионов и анионов, присутствующих в среде в форме буферных солей (Рыбин, 1968). По данным Р. Бринка (Brink, 1924a), действие концентрации водородных ионов (рН среды) довольно специфично. В частности, для пыльцы душистого горошка оптимум рН среды близок к 7,0. При отклонении указанной кислотности в ту или иную сторону пыльца горошка прорастает значительно слабее и рост трубок замедляется. Бринк высказал предположение, что и успешность прорастания пыльцы в тканях пестика и оплодотворение семязачек в дальнейшем целиком обуславливаются реакцией среды.

В опытах Т. Сакамура и И. Стоу (Sakamura, Stow, 1926) отмечалось влияние рН среды на прорастаемость пыльцы *Gagea lutea* (L.) Ker.-Gawl. Авторы установили, что мелкие и крупные пыльцевые зерна этого растения по-разному реагируют на кислотность среды. В то время как влияние подкисления на мелкие зерна мало заметно, всхожесть крупных зерен, наоборот, резко снижается при отклонении в ту или иную сторону от оптимальной кислотности, равной 6,0.

По данным Р. Р. Шредера (1929), подкисливание питательного раствора 0,01%-ной лимонной кислотой не отражается на

прорастании пыльцы вишен и персиков, но сильно угнетает всхожесть пыльцы груш и абрикосов.

Много опытов по влиянию кислотности среды на прорастание пыльцы провел П. Браншайдт (Branscheidt, 1930). В результате своих исследований он пришел к выводу, что по отношению к оптимуму pH поведение пыльцы разных видов растений неодинаково. Даже в пределах видов (*Pyrus communis* L., *Malus* sp., *Vitis vinifera* L.) выступают отчетливые различия, находящиеся, по-видимому, в связи с самофертильностью и интерфертильностью.

Ионы кальция при низком pH тормозят, а при высоком — стимулируют прорастание и рост трубок. Секреты пыльцы и рыльца сдвигают оптимум pH в щелочную сторону и способствуют усилению роста пыльцевых трубок (Branscheidt, 1930). В опытах с диастазой установлено, что максимум прорастания лежит в области оптимума pH для действия диастазы. Пепсин действует тормозяще, по-видимому, по той причине, что оптимум влияния пепсина лежит при столь высоком pH (4,5—4,6), при котором прорастание пыльцы уже невозможно (Branscheidt, 1930).

К. Гото (Gotoh, 1931) приходит к заключению, что «даже щелочность, вызываемая покровным стеклом в среде, в которой прорастивалась пыльца, оказывает сильное воздействие на прорастание пыльцы» (цит. по Рыбину, 1968, с. 52). О лучшем прорастании пыльцы кукурузы в нейтральной или слабощелочной среде свидетельствуют опыты А. Кубо (Kubo, 1958).

Разноречивы и результаты позднейших исследований влияния pH на прорастаемость пыльцы. Так, по данным М. Накамото и Н. Ясуда (Nakamoto, Yasuda, 1957), для прорастания пыльцы сои наиболее благоприятным оказывается pH среды 5—6; то же, по исследованиям Иноуэ Сибую (1954), и для пыльцы фасоли. Е. Хавиви и И. Лейбович (Navivi, Leibowitz, 1958) для пыльцы сосны лучшим считают pH 2,7. По сообщению П. Фенриха (Fährig, 1964), пыльца петунии лучше прорастает в кислой среде (pH 5), а пыльца *Antirrhinum* sp. требует pH 7. Высокое pH, по данным Хавиви и Лейбовича, подавляет интенсивность дыхания. Наблюдения Г. Г. Фетисова и Н. С. Крюковой (1960) показали, что наибольшей оплодотворяющей способностью обладает пыльца с высоким rH_2 и низким pH и что по этим показателям пыльцевые зерна, даже в пределах одного сорта, довольно разнообразны.

Ряд авторов (King, Johnston, 1958; Vasil, Bose Nanda, 1959) подтверждают более ранние работы Г. Берга (Berg, 1930) об удовлетворительном прорастании пыльцы многих растений в довольно широких пределах pH. В опытах А. Кубо (Kubo, 1955a, b) пыльца рододендронов в начале и в конце сезона требует строго определенной реакции (pH 3), а в период массового цветения может прорасти при pH 1,8—7,8, с некоторой тенденцией постепенного перехода от кислого к щелочному.

Опытами Г. Долька и К. Тимана (Dolk, Thimann, 1932) установлено, что «ростовое вещество (колеоптилей овса.— И. Г.) в кислом растворе вызывает значительно больший физиологический эффект, чем в щелочном» (цит. по Холодному, 1958, с. 403). Безусловно, и в средах для прорастивания пыльцы физиологически активные вещества будут вести себя по-разному, в зависимости от pH среды, что необходимо учитывать.

По данным У. А. Петроченко (1961), янтарная, фумаровая и анадимовая кислоты в концентрациях 0,001—0,0001 М повышают энергию прорастания, стимулируют прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубочек у яблони, винограда, помидоров и тыквенных растений. Следует полагать, что стимулирующее действие дикарбоновых кислот обуславливается повышением активности ферментов в результате присоединения молекул этих кислот к белковым молекулам протопласта клеток пыльцы. Внесение даже самых малых доз лимонной, яблочной и виннокаменной кислот тормозит прорастание пыльцы винограда, тогда как щавелевая и аминокислоты в слабых концентрациях стимулируют, а в высоких — тормозят ее прорастание (испытывались концентрации кислот от 0,001 до 0,005% (Trivedi, Sharma Pranash Chandra, 1967)).

При хроматографировании кислой фракции эфирного экстракта пыльцы *Pinus densiflora* в воде, 70%-ном этаноле и смеси изопропанола с аммиаком и водой (10:1:1) установлено содержание в ней не менее двух видов ингибиторов (I — R_f 0,5—0,7 и II — R_f 0,2—0,4). Рост пыльцевых трубок покрытосеменных растений угнетался I ингибитором слабее, чем II (Tanaka, 1964).

Влияние солей и микроэлементов

Одновременно с влиянием кислотности среды на прорастание пыльцевых зерен изучалось и действие солей на этот процесс. Как указывала А. В. Дорошенко (1928), еще Ван Тигем (Van Tieghem, 1869) применял при прорастивании пыльцы питательные среды, содержащие минеральные вещества. В дальнейшем количество подобного рода попыток увеличивается, однако в подавляющем числе опытов отмечалось угнетающее и даже ядовитое действие солей на прорастающую пыльцу. На это, в частности, указывал Б. Лидфорс (Lidforss, 1896), изучавший действие NaCl , KNO_3 , $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ и других солей.

В опытах П. Пфелера (Pfahler, 1967) кальций в форме $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ (в концентрациях 0,01, 0,03 и 0,06%) снижал процент прорастания пыльцы кукурузы, тогда как совместно с бором (H_2BO_3 в концентрации 0,03 и 0,1%) заметно стимулировал прорастание. Правда, в этих опытах и сам бор также тормозил прорастание, что вполне естественно при столь высокой концентрации борной кислоты. Подавляли прорастание пыльцы и такие микроэлементы, как медь и цинк (Генчев, Гюров, 1964; Kendall, Taylor,

1965). В опытах этих исследователей кальций (в форме CaCO_3), внесенный в растворы в небольшом количестве, влиял положительно. Сходные результаты получены и в опытах с пылью *Crotalaria juncea*, *Psidium guajava*, *Monordia balsamina* и *Crinum asiaticum* (Espiritu, 1964; Bruyn, 1966a, b). Оптимальная концентрация $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ составляла здесь 0,03 %.

Б. Квакк и Т. Макдональд (Kwack, Macdonald, 1965) испытывали влияние на рост пыли *Crinum asiaticum* большого количества органических веществ, в частности аминокислот и солей металлов в присутствии кальция и без него, и почти во всех случаях кальций стимулировал рост пылевых трубок. Отсутствие кальция в среде может до некоторой степени компенсироваться загущением посева — в этом случае его недостаток в среде частично покрывается кальцием, вносимым в среду самой пылью. О том, что положительный эффект загущенных посевов обуславливается кальцием, свидетельствуют опыты В. Розена (Rosen, 1968).

Совместное внесение в среду кальция и бора еще более усиливает стимулирующий эффект (Cook, Walden, 1965; Pfahler, 1968). Как утверждает П. Пфелер (Pfahler, 1968), раздельное внесение в растворы кальция и бора, особенно бора, ингибирует прорастание. Последнее утверждение, противоречащее данным других авторов, в том числе и нашим, объясняется, по-видимому, излишне высокими концентрациями бора и кальция, применяемыми автором. В. Кендалл (Kendall, 1967) для проращивания пыли клевера (*Trifolium pratense* L.) успешно использовал жидкую среду, включающую борную кислоту, дрожжевой экстракт, $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ (50, 200 и 2000 мг/л соответственно) и 25—35 % -ную глюкозу.

Об отрицательном действии таких солей, как, например, K_3PO_4 , CuSO_4 , SeSO_4 , $\text{Ca}(\text{SO}_4)_2$, CaCl_2 , KH_2PO_4 , свидетельствуют опыты И. Токугава (Tokugawa, 1914) и Р. Бринка (Brink, 1924a). Бринк указывал в своей работе на ядовитость морской воды, используемой в качестве среды для прорастания пыли и роста пылевых трубок огурца, и связывал это с наличием в морской воде вредно действующих солей. Наблюдения Бринка целиком подтверждаются нашими опытами с пылью целого ряда растений. Так, резко отрицательное действие оказывала даже обыкновенная водопроводная вода, содержащая соли железа и других металлов: как правило, в ней не прорастала даже хорошо прорастающая на искусственных средах пыльца. Мы полагаем, однако, что в большинстве из этих опытов отрицательную роль играли не соли сами по себе, а их высокие концентрации. Минимальное количество солей в растворе обычно дает положительный эффект.

Многочисленные опыты с пылью целого ряда растений из семейства розоцветных (абрикос, персик, айва), камнеломковых (смородина), бобовых (гледичия, люцерна, лядвенец) и тыквенных (тыква, огурцы) проведены В. Ф. Портянко и Л. М. Кудрей (1966). В среды из 15 % -ного раствора сахарозы и 1 % -ного агар-

агара добавляли NaF, NaCl, KCl, BaBr₂, NH₄Br, KI, I₂, Br₂, нафтилуксусную, борную и янтарную кислоты в концентрациях от 0,001 до 0,0005%. Галогены и их соединения в микродозах стимулировали прорастание, повышая как величину p , так и величину l . Особенно активными оказались Br, I и F, они действовали более эффективно, чем кислоты.

Р. Бринк много внимания уделил влиянию электролитов на рост пыльцевых трубок душистого горошка и табака. Опыты, проведенные в 15%-ном сахарном растворе при температуре 25°, показали, что среди одно- и двухатомных хлоридов наименее ядовит KCl: при концентрации 0,0002 М эта соль не только не тормозила рост пыльцевых трубок, а, наоборот, действовала как стимулятор. Наиболее ядовитым из одноатомных металлов оказался литий. В наших опытах инъекция растворов солей лития в ткани растений также показала исключительную их ядовитость, даже в самых слабых концентрациях.

Многочисленные опыты с целым рядом солей и микроэлементов проведены Квакком с сотрудниками (Kwack, 1964, 1965a, 1967; Kwack, Macdonald, 1965, 1966; Kwack, Kim In-Hwan, 1967a, b). В изучение были включены также всевозможные органические вещества, препараты для борьбы с вредителями и болезнями, антибиотики, ростовые и другие вещества в различных соотношениях, при разном pH. Почти во всех опытах Квакк и его сотрудники включали в качестве компонента соли кальция, придавая ему исключительно большое значение. Эти авторы утверждают, что добавление в среду кальция всегда увеличивает прорастание пыльцы и длину пыльцевых трубок, иногда до пяти раз (*Pandanus odoratissimus*). Пыльца некоторых видов (*Mimosa pudica*, *Zea mays* L., *Ornithogalum virens*) при отсутствии кальция в средах вообще не прорастала.

Влияние кальция усиливается при добавлении магния и калия. Наличие в среде кальция необходимо для увеличения прочности и стабильности структуры пыльцевой стенки, в частности ее пектиновых участков. Введение в среду пектиназы снимало стимулирующее влияние кальция на рост пыльцевых трубок, что указывает на возможное место локализации кальция в стенке пыльцевой трубки (пектиновый слой). Целлюлоза и другие ферменты не оказывали влияния на прорастание пыльцы. Использование метильных доноров (метионин), участвующих в трансметилировании с пектином, приводило к стимулированию роста пыльцевых трубок. Это стимулирование усиливалось вдвое при введении в среду кальция. Этионин, блокирующий процесс метилирования, ингибировал рост пыльцевых трубок и подавлял эффект кальция. Промывание пыльцы в воде вызвало снижение включения Ca⁴⁵ в оболочки пыльцевых трубок, что указывает на водорастворимость пектиновых веществ.

Ионы кальция не только ускоряют прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок, но и оказывают защитное действие в отноше-

ний неблагоприятных химических и физических факторов, что опять-таки, по мнению авторов, связано с участием кальция в построении клеточных стенок (пектиновой части их), придающим им большую устойчивость. Токсическое действие вредных химических веществ — инсектицидов, фунгицидов и других — резко снижается при добавлении в среды кальция, особенно совместно с магнием и калием. Однако токсическое действие отдельных активирующих рост веществ усиливалось в присутствии ионов кальция.

Оптимальная концентрация рН различна для разных видов растений, но положительное влияние реакции среды проявляется сильнее при внесении кальция. Положительное влияние загущенных посевов пыльцы Квакк с сотрудниками объясняет также наличием в пыльце кальция, количество которого увеличивается с загущением посева за счет экстрагирования его из густо посеянной пыльцы.

Действие кислых солей на пыльцу сходно с действием кислот и противоположно действию других солей, в особенности хлоридов, часто заметно стимулирующих прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок. Мы испытывали в качестве стимуляторов растворы марганцовокислого и бромистого калия (KMnO_4 и KBr). Результаты оказались вполне положительными (табл. 2): шестидневная пыльца хмеля, неспособная уже к прорастанию в чистом растворе сахара, при добавлении KMnO_4 и KBr дала некоторый процент проросших зерен. Процент прорастания свежей пыльцы повышался более чем вдвое. Наилучшими концентрациями KMnO_4 для пыльцы хмеля в наших исследованиях оказались 0,005- и 0,001 %-ные растворы этой соли.

Хлориды двухвалентных металлов оказывают еще более ядовитое действие на пыльцу, в особенности BaCl_2 ; несколько слабее действие MgCl_2 , а SnCl_2 в концентрации 0,001 М действует даже стимулирующе. Среди всех хлоридов резко отличается своим положительным действием на пыльцу CaCl_2 : он стимулирует рост пыльцевых трубок. Более того, катионы кальция нейтрализуют ядовитое действие хлоридов одновалентных металлов. Так, 0,01 М раствор NaCl резко тормозит прорастание пыльцы, но в присутствии CaCl_2 пыльцевые трубки уже значительно превышают по длине контрольные, что свидетельствует не только о нейтрализации ионов NaCl , но и о стимуляции роста катионами кальция. Вредное действие KCl нейтрализуется CaCl_2 в концентрации 0,01 или даже 0,02 М. В последнем случае опять-таки наблюдается стимуляция роста пыльцевых трубок.

Приведенные выше результаты опытов Р. Бринка относятся к пыльце душистого горошка. В опытах с пыльцой *Nicotiana glauca* были получены существенно иные результаты. Если хлориды одновалентных металлов в одинаковой степени ядовиты и для пыльцы табака, то хлориды двухвалентных металлов действуют на пыльцу табака по-иному. Так, соли кальция уже не

только не оказывают стимулирующего действия, но и являются ядовитыми даже в концентрации 0,002 М. Весьма ядовитыми оказались также BaCl_2 и SrCl_2 , тогда как MgCl_2 проявил себя как стимулятор роста пыльцы табака. Еще более ядовиты соли тяжелых металлов CuCl_2 , CuSO_4 , NiCl_2 , ZnCl_2 , что Бринк объяснил большой проницаемостью протоплазмы для указанных солей,

Таблица 2

Влияние марганцовокислого и бромистого калия
на процент прорастания
и длину пыльцевых трубок хмеля

Вариант опыта	Концентрация соли, %	p, %	l, мм
Пыльца шестидневного возраста			
Без KMnO_4	—	0,0	—
С KMnO_4	0,003	6,5	154
	0,001	3,5	91
Без KBr	—	0,0	—
С KBr	0,003	4,5	69
	0,001	3,5	63
Пыльца свежая			
Без KMnO_4	—	12,5	147
С KMnO_4	0,1	3,0	48
	0,05	9,5	89
	0,01	22,5	154
	0,005 *	28,0	131
	0,001	34,5	223
	0,0001	11,5	154

* Капля раствора немного подсохла.

а уменьшение ядовитого действия их в присутствии кальция — проявлением антагонизма солей: действие кальция направлено на поддержание нормальной проницаемости протоплазмы.

Бринк считал, что существенную роль в регулировании процессов диффузии вещества через поверхностный слой протоплазмы пыльцевой трубки играют соответствующие электролиты, находящиеся в столбиках и пыльцевых трубках. Но П. Браншайдт на основании своих исследований пришел к выводу, что присутствие солей кальция и магния в секретах пыльцы не доказано. В то же время калийные соединения обнаружены им в секретах пыльцы *Lilium martagon* L. и *Salix caprea* L. (Branscheidt, 1930). Однако в опытах В. Таками (Takami, 1956) хлориды как одновалентных, так и двух- и многовалентных металлов, а именно: KCl , NH_4Cl , NaCl , AgNO_3 , ZnCl_2 , MnCl_2 , MgCl_2 , CaCl_2 , CuCl_2 , CoCl_2 , BaCl_2 , SrCl_2 — в концентрациях 0,0001—0,000001 М

определенно стимулировали рост пыльцевых трубок целого ряда растений.

Несоответствие между данными Таками и Бринка мы объясняем сравнительно высокими концентрациями растворов (0,002 М и выше), применяемых Бринком. По данным В. Рагжавана и Г. Баруа (Raghavan, Baruah, 1959), прорастание пыльцы стимулируют и такие соли, как $MnSO_4$, $(NH_4)_2SO_4$, $ZnSO_4$, $AgCl_3$.

Еще в 1912 г. Верда (Verda) обнаружил в золе рылец шафрана значительное содержание борной кислоты — до 3,4%. В дальнейшем Т. Шмуккер (Schmucker, 1932, 1935) отмечает большое количество растворенных боратов в жидкости на рыльцах тропического растения *Nimphaea* sp. В золе этого растения содержание B_2O_3 достигает 1%. Одновременно Шмуккер устанавливает невозможность прорастания пыльцы данного вида в отсутствие бора. По мнению этого автора, бор является чем-то вроде биологического стимулятора прорастания пыльцевых зерен. Из проращиваемой пыльцы сорока видов растений пыльца десяти оказалась чувствительной к борной кислоте.

Положительное влияние бора на прорастаемость пыльцы подтверждено и рядом других исследователей: И. В. Васильевым (1944) — для томатов, С. С. Пятницким (1947а, б) — для дуба, Г. В. Бобко и В. В. Церлинг (1938; Церлинг, 1941) — для целого ряда растений, Я. С. Модилевским (Модилевский, 1953) — для табака, люпина, огурцов, Л. Антлесом (Antles, 1954) — для груши, И. Вазилом (Vasil, 1958) — для дыни, Л. Мортенсоном и др. (Mortenson, Teloquin, Hougas, 1964) — для 50 видов *Solanaceae*, В. Ф. Бибиковой (Бибикава, 1964; Бибикова, 1965) — для сирени. На решающее значение бора в процессах оплодотворения указывали: Гамкредидзе (1934) — для льна, А. В. Соколов, Е. В. Дьякова и К. А. Дмитриев (1937) — для бобовых растений, Е. В. Бобко и Т. В. Матвеева (1936) — для яблони, Я. С. Модилевский (Модилевский, 1953) — для гречихи, П. Фенрих (Fährnich, 1964) — для пыльцы петунии и львиного зева.

Ю. П. Васильев (1937), изучая влияние добавок бора к сахарным растворам на прорастание пыльцы большого количества сортов яблонь и груш, установил, что лучшая концентрация борной кислоты для свежесобранной пыльцы плодовых составляет 0,0001%, а для более старой пыльцы — 0,0005%. На основании своих исследований он пришел к заключению, что добавлением борной кислоты можно добиться прорастания лежалой пыльцы плодовых деревьев, уже утратившей способность к прорастанию в чистом сахарном растворе.

В опытах И. В. Васильева (1941) пыльца томатов в чистых растворах сахара вообще не прорастала, в то время как в присутствии бора (15% сахара плюс 0,003% борной кислоты или столько же буры) прорастало до 80% пыльцы, а длина трубок достигала 1000 мк. В наших опытах пыльца томатов довольно хорошо (но далеко не ежегодно) прорастала и в чистом 15%-ном растворе

сахарозы. Лучшие результаты при проращивании пыльцы томатов в условиях Полесья Украины, по нашим наблюдениям, получаются при достаточной сухости воздуха и теплой погоде в период развития пыльцевых зерен.

Таблица 3

Влияние 0,003%-ной борной кислоты на прорастание пыльцы в 15%-ном растворе сахарозы

Вид	Без борной кислоты		С борной кислотой	
	р, %	l, мк	р, %	l, мк
<i>Althaea rosea</i> C a v.	0,0	—	0,0	—
<i>Antirrhinum majus</i> L.	14,6	207	93,8	1055
<i>Artemisia absinthium</i> L.	0,0	—	0,0	—
<i>Calendula officinalis</i> L.	0,0	—	0,0	—
<i>Capsicum annuum</i> L.	0,0	—	14,8	419
<i>Cichorium inthybus</i> L.	0,0	—	0,0	—
<i>Cosmos bipinnatus</i> C a v.	0,0	—	0,0	—
<i>Cucumis melo</i> L.	0,0	—	89,3	506
<i>Helianthus annuus</i> L.	0,0	—	1,8	40
<i>Lathyrus odoratus</i> L.	96,4	402	96,2	388
<i>Linaria vulgaris</i> Mill.	6,6	42	98,2	886
<i>Lotus corniculatus</i> L.	22,5	494	41,3	618
<i>Lycopersicum esculentum</i> Mill.*	0,0	—	31,7	294
<i>Matthiola annua</i> Sweet.	< 1,0	40	5,6	92
<i>Medicago erecta</i> Kotov.	9,7	45	86,8	673
<i>Medicago sativa</i> L.	32,4	97	91,8	1230
<i>Melilotus albus</i> (L.) Desr.	26,3	35	88,9	544
<i>Nicotiana alata</i> Link. et Otto.	2,2	1d**	38,4	203
<i>Nicotiana rustica</i> L.	9,1	48	92,4	537
<i>Nicotiana tabacum</i> L.	46,2	394	78,8	743
<i>Nigella damascena</i> L.	0,0	—	26,8	214
<i>Onopordon acanthium</i> L.	0,0	—	0,0	—
<i>Petunia hybrida</i> Hort.	6,3	130	63,4	240
<i>Phlox drummondii</i> Hook	0,0	—	4,5	38
<i>Pisum sativum</i> L.	4,2	75	12,7	160
<i>Reseda lutea</i> L.	96,2	1318	98,7	1398
<i>Reseda odorata</i> L.	84,5	942	91,3	1108
<i>Solanum melongena</i> L.	0,0	—	18,3	296
<i>Tragopogon major</i> Jacq.	0,0	—	0,0	—
<i>Tropaeolum majus</i> L.	0,0	—	39,3	188

* Сорт сливовидные.

** Длина пыльцевой трубки равна диаметру зерна.

Прекрасные результаты при добавлении борной кислоты получены в наших опытах с пыльцой 30 видов растений (табл. 3).

По данным С. С. Пятницкого, «пыльца дубов прорастает хорошо только в том случае, если в субстрат вводится какой-либо биологический или химический стимулятор, как, например: неповрежденное рыльце того же вида или некоторых других видов,

экстракт из рылец (не теряющей своей стимулирующей способности при кипячении), 0,001%-ный раствор бора, фолликулин в определенной концентрации (16%-ное разведение на 0,6 N растворе сахара препарата, содержащего в 1 куб. см 1500 М. Е.), кусочки тканей вегетативных органов различных растений и их экстракты (отрицательно действуют ткани *Aesculus hippocastanum* L. и *Picea excelsa* Link.)» (Пятницкий, 1947в, с. 35). На значение бора при прорастании пыльцы дуба указывают также Г. Боррис и Г. Кролоп (Borriss, Krolor, 1955) и другие авторы.

Я. С. Модилевский (1953а) подчеркивал большое значение бора в повышении прорастаемости пыльцы illegитимно опыляемых гетеростильных растений, в частности гречихи, характеризующихся низким процентом завязывания плодов при illegитимном опылении.

Убедительные данные о влиянии бора на прорастаемость пыльцы и длину пыльцевых трубок привели Е. В. Бобко и В. В. Церлинг (1938). Пыльца большинства из многих исследованных ими видов прорастает намного лучше в присутствии бора, а пыльца таких растений, как мак*, эшольция, огурец, *Solanum citrullifolium* A. G., вообще не способна к прорастанию без добавления в субстрат бора. Исключением является только пыльца *Lupinus polyphyllus* Lindl., *Cuphea cyanea* и *Nicotiana affinis* Moore. Наилучшая концентрация бора в опытах Бобко и Церлинга для большинства растений составляла 0,001%, а для некоторых видов — даже 0,01%. В частности, эта концентрация рекомендуется для гороха (Laune, Hagedorn, 1964), винограда (Pospišilova, 1963), пальмы масляничной (Rao, 1967). Концентрации ниже 0,01% в опытах этих авторов оказались менее эффективными, а более высокие — ингибировали прорастание. Для пыльцы *Xanthosoma sagittifolium*, *Typhanium cuspidatum* и *Colocasia esculenta* лучшая концентрация борной кислоты — 200 мг/л (Jos, Vasudevan, Mageon, 1967).

Следует отметить, что действие бора в питательных средах может проявляться по-разному, в зависимости от вида взятого для приготовления среды сахара и количества бора, вносимого в раствор. При проращивании пыльцы *Tecoma radicans* в сахарозной среде возрастающие дозы бора, вплоть до максимальной его концентрации, стимулировали поглощение пыльцевыми зернами сахара и кислорода. При максимальной концентрации бора это поглощение тормозилось в глюкозной среде и резко уменьшалось во фруктозной. Самый быстрый рост пыльцевых трубок, наблюдаемый при концентрации бора $5 \cdot 10^{-4}$ и $1 \cdot 10^{-3}\%$ во всех сахарных средах, уменьшался как при повышении, так и при понижении

* В наших опытах пыльца мака давала высокий процент прорастания в 10—15%-ном растворе сахара, но образовывала короткие трубки. Также довольно хорошо прорастала в 10%-ном растворе сахара пыльца эшольции.

концентрации бора. Между процессами поглощения кислорода и сахара установлена полная взаимосвязь (O'Kelley, 1957).

Концентрация бора 100 мг/л в растворе сахарозы без агара агара стимулирует, а с ним — ингибирует прорастание пыльцы гороха (Layne, Hagedorn, 1964).

Бор может по-разному влиять на прорастание пыльцы разных видов или сортов, а также и одного вида — в зависимости от плоидности. Так, с повышением плоидности у сахарной свеклы положительное действие бора ослабляется (Magassy, 1962a). При проращивании пыльцы диплоидных и тетраплоидных форм *Brassica* и *Sinapis* обнаружено, что борная кислота значительно ускоряет прорастание пыльцы диплоидов, но не действует на пыльцу тетраплоидов. Пыльцевые трубки диплоидов значительно длиннее (Schwanitz, 1942). В наших опытах с сахарной свеклой у тетраплоидных форм, наоборот, пыльцевые трубки были намного длиннее у тетраплоидов, хотя процент прорастания у них был значительно ниже.

В естественных условиях потребность в боре для прорастания пыльцы покрывается за счет бора, содержащегося в тканях рыльца и столбика, как это показали, в частности, Е. В. Бобко (1937), Е. В. Бобко и Т. В. Матвеева (1936). Эти авторы обнаружили значительное накопление бора в разных частях цветка яблони, но главным образом — в рыльцах.

Мюнцнер (Münzner, 1960) установил стимулирующее действие борной кислоты на прорастание пыльцы более чем у 60 видов растений. По его данным, борная кислота принимает участие в построении оболочки пыльцевой трубки.

В чем же проявляется механизм действия бора на прорастание пыльцевых зерен? Т. Шмуккер считал бор минеральным гормоном прорастания пыльцевых зерен. На основании своих многочисленных работ по изучению влияния бора на прорастание пыльцы он высказал предположение (Schmucker, 1932a, b, 1933, 1934, 1935), что борная кислота вступает в связь с органическими соединениями, содержащими много гидроксильных групп (такими, как сахара), образуя с ними борно-гидроксильные комплексы, имеющие отношение к построению вещества клеточной стенки (цит. по Рыбину, 1968, с. 50). Гипотеза Шмуккера находит подтверждение в работах других авторов (Dennis, 1937; Minarin, Shive, 1939; Kuhn, 1943; Münzner, 1960). О значении бора высказываются следующие предположения:

- бор содействует утолщению клеточных стенок при прорастании пыльцевых трубок (Spragg, 1957);

- бор способен образовывать с сахаром соединения кислого характера (Школьник, 1939);

- в присутствии бора понижается окисляемость некоторых органических соединений (Бобко, Панова, 1941);

- бор играет важную роль в углеводном обмене пыльцы (Visser, 1955);

— бор содействует переходу запасных веществ в доступное состояние и стимулирует активность аденозинтрифосфата (Daniel, Varoczky, 1957);

— бор может оказывать и чисто химический эффект (Рыбин, 1968).

Подводя итоги многолетних исследований по влиянию бора на прорастание пыльцы, И. Вазил (Vasil, 1960a) приходит к выводу, что бор вызывает поглощение и превращение сахаров с образованием их боратов, повышает поглощение кислорода и принимает участие в синтезе пектиновых веществ для клеточных стенок пыльцевых трубок.

С. И. Лебедев (1967) выдвинул новую гипотезу о механизме действия бора на пыльду растений. Он полагает, что в пыльце содержится флавоновый глюкозид, задерживающий прорастание пыльцевых зерен. На поверхности рылец имеются сахара, борная кислота и фермент, расщепляющий флавоновый глюкозид. Продукт расщепления — флавоин изорафнетин — вместе с борной кислотой образует комплексное соединение, положительно влияющее на рост пыльцевой трубки. Все же следует оговорить, что если гипотеза Лебедева объясняет положительное влияние бора на рыльцах пестиков, то она не объясняет стимулирующего эффекта бора на прорастание пыльцы на искусственных средах. Ведь в пыльце, по этой гипотезе, нет фермента, расщепляющего глюкозид.

Проанализировав данные многих исследователей и собственные наблюдения, М. Я. Школьник пришел к выводу, что «положительное влияние борной кислоты на прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок позволяет надеяться на эффективность борнокислых удобрений, внесенных перед цветением, как в смысле получения большего урожая, так и в отношении повышения скрепляемости в селекционных работах с яблоней и грушей» (1939, с. 166), т. е. высказал мнение, аналогичное соображениям Е. В. Бобко и В. В. Церлинг (1938) в отношении пыльцы махорки. Предположение Школьника, Бобко и Церлинг нашло подтверждение в работах ряда авторов (Batier, Thompson, 1949; Visser, 1955; Михайлова, 1965). Т. Виссер (Visser, 1955) отмечал, что пыльца в одинаковой степени повышает свою прорастаемость, независимо от способа внесения бора — в питательную среду или опрыскиванием ветвей плодовых деревьев. Чем больше в растении бора, тем лучше прорастает пыльца. К подобным заключениям приходят и другие авторы (Kuthy, Merei, Varsányi, 1963).

Определенным диссонансом работам многочисленных авторов является заметка Н. Н. Дементьевой (1966), в опытах которой с пыльцой *Cyclamen persicum* Mill. добавление в питательные среды бора и молибдена (в концентрациях 0,01 и 0,001%) не оказало стимулирующего влияния на прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок. Поскольку мы не занимались проращиванием пыльцы цикламена, остается допустить, что пыльца этого вида

не реагирует на упомянутые микроэлементы, так как уже содержит их в достаточном количестве в своем составе *. Однако этого нельзя сказать о другой работе (Diasconeasa, Andreica, 1968), в которой утверждается, что бор не оказал влияния на прорастание пыльцы *Primula obconica* Н а п с е., зато стимулировал рост пыльцевых трубок. В наших опытах с пыльцой этого растения бор всегда влиял положительно, статистически достоверно повышая как длину пыльцевых трубок, так и процент прорастания пыльцевых зерен.

О влиянии других микроэлементов на прорастание пыльцы в литературе встречаются только отрывочные сведения. В исследованиях С. Генчева и С. Гюрова (1964) такие микроэлементы, как медь, кобальт и молибден (в концентрации 300, 400 и 1000 мг/л), сильно тормозили прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок. С медными и кобальтовыми препаратами мы не работали, но молибден в наших с аспирантом А. С. Пипко (Голубинский, Пипко, 1970) опытах всегда влиял положительно: как при внесении в питательные среды при проращивании *in vitro*, так и при внекорневой подкормке молибденовыми препаратами. Отрицательные результаты опытов Генчева и Гюрова мы объясняем слишком высокой концентрацией растворов микроэлементов. Встречаются указания и на большую зависимость интенсивности прорастания пыльцы (винограда) от режима минерального и органо-минерального питания растения. Наиболее эффективна в этом отношении повышенная доза фосфора (Назарян, Амбарцумян, 1967).

Вода атмосферных осадков как среда

В литературе описано несколько случаев отрицательного влияния нечистой воды на прорастание пыльцы. Еще Бринк (Brink, 1924) указывал на ядовитое действие морской воды, добавляемой к питательным растворам. В опытах Р. Р. Шредера (1929) столь же ядовитой оказалась тугайная арычная вода, содержащая значительное количество солей. Пыльца в ней совершенно не прорастала. В опытах Денглера и Скамони (Dengler, Scamoni, 1939) пыльца дуба, удовлетворительно прорастая в 20%-ном растворе сахарозы, совсем не прорастала в водопроводной воде и плохо — в родниковой.

Проводя многочисленные опыты по проращиванию пыльцы на искусственных средах и наблюдая, как чутко реагируют пыльцевые зерна покрытосеменных растений на малейшие изменения

* Наши со студентом В. Самородовым предварительные опыты, проведенные уже в последний период, показали, что борная кислота в концентрации 0,003% в 10%-ном растворе сахарозы явно стимулирует прорастание пыльцы цикламена и значительно увеличивает длину пыльцевых трубок. В этом случае результаты опытов Дементьевой для нас совершенно необъяснимы.

химического состава среды, мы решили испытать в качестве питательного субстрата воду атмосферных осадков. Для этой цели была взята вода, полученная при таянии снега, и вода дождевая, а для сравнения — обыкновенная (колодезная) и дистиллированная вода. Проращивали пыльцу двух форм (короткостолбчатой и длинностолбчатой) комнатного растения *Primula obconica* Н а п с е. и его дикорастущего сородича — *P. veris* L.

Опыты проводили по обычно принятой нами методике: в чашках Петри, по две капли, с трехкратным подсчетом и измерениями в каждой капле.

При сопоставлении полученных данных (табл. 4) напрашивается вопрос: чем объясняются различия в прорастании пыльцы? Являются ли они следствием присутствия в дистиллированной воде каких-то примесей, задерживающих прорастание пыльцы*, или, наоборот, наличия в снеговой и дождевой воде веществ, стимулирующих прорастание? Ответить на этот вопрос пока не представляется возможным, хотя мы лично склонны принять последнее.

Таблица 4

Результаты проращивания пыльцы *Primula obconica*
и *P. veris* в воде атмосферных осадков,
колодезной и дистиллированной

Вода	Короткостолбчатая форма		Длинностолбчатая форма	
	р, %	l, мк	р, %	l, мк
<i>P. obconica</i>				
Колодезная	17,5	824	6,8	314
Дистиллированная	47,4	985	8,6	347
Снеговая	92,3	1602	19,9	481
<i>P. veris</i>				
Колодезная	0,0	—	9,4	217
Дистиллированная	6,3	232	49,7	841
Дождевая	13,5	493	77,6	1369
Снеговая	12,6	461	68,9	1353

В дальнейшем наряду с дождевой водой мы включили в испытание и росу с листьев и лепестков цветков разных растений. Первые же предварительные опыты по изучению возможности использования росы только с листьев двух растений — кукурузы и клена ясенелистного — в качестве среды для проращивания пыльцы дали поразительные результаты: в капле росы с листа

* Наличие таких веществ в колодезной воде у нас не вызывает никаких сомнений.

клена наблюдалось слабое улучшение прорастания пыльцы чубушника садового (*Phyladelphus latifolius* Schr.), а в капле росы с листа кукурузы процент прорастания той же пыльцы и длина пыльцевых трубок почти в десять раз больше.

Мы решили продолжить исследования на пыльце ряда растений в каплях росы с листьев многих видов. Как показывают результаты одного из таких опытов (табл. 5), роса с листьев восьми

Таблица 5

Влияние росы с листьев некоторых видов растений на прорастание пыльцы *Lathyrus pratensis* L. и *Primula obconica* Hance. (длинностолбчатая форма)

Среда для проращивания	<i>Lathyrus pratensis</i> L.		<i>Primula obconica</i> Hance.	
	р, %	l, мк	р, %	l, мк
Роса с листьев				
георгины изменчивой (<i>Dahlia variabilis</i> Desf.)	94,9	3893	—	—
кукурузы обыкновенной (<i>Zea mays</i> L.)	79,9	2206	56,7	292
лопуха большого (<i>Arctium lappa</i> L.)	30,2	1904	34,6	184
мака снотворного (<i>Papaver somniferum</i> L.)	88,0	3961	92,3	382
мяты зеленой (<i>Mentha viridis</i> L.)	46,7	998	—	—
подорожника среднего (<i>Plantago media</i> L.)	71,3	2893	—	—
спорыша (<i>Polygonum aviculare</i> L.)	79,9	4688	—	—
чеснока (<i>Allium sativum</i> L.)	59,1	3441	34,9	161
шток-розы розовой (<i>Alcea rosea</i> L.)	0,0	—	0,0	—
Вода				
колодезная	17,4	216	0,0	—
дистиллированная	27,9	846	1,2	40
снеговая	74,8	1863	9,8	114
дождевая	56,5	1497	5,9	86

из девяти видов растений несомненно, и притом в резкой степени, стимулировала прорастание пыльцевых зерен как примулы, так и чины луговой. Лишь в одном случае (со шток-розой) роса оказалась токсичной для высеянной пыльцы обеих форм, что вначале нам показалось невероятным. Но многократная проверка опыта неизменно подтверждала эти результаты. Дистиллированная вода, нанесенная на листья шток-розы, становится также непригодной для проращивания пыльцы. Дальнейшие опыты показали, что не только шток-роза, но и другие представители семейства мальвовых выделяют в росу какие-то вещества, ингибирующие прорастание пыльцы.

Все проведенные нами в этом направлении опыты свидетельствуют о резком увеличении прорастаемости пыльцы в снеговой

и дождевой воде, и в особенности в каплях росы большинства растений.

Однако росу следует собирать только с листьев тех растений, которые в наибольшей степени стимулируют прорастание. Таковыми растениями, по нашим наблюдениям, являются — по крайней мере для пыльцы чины луговой — георгина, картофель, кукуруза, подорожник средний, спорыш, чеснок * и другие. Вполне возможно, что пыльца других растений при проращивании ее в росе того или иного растения будет вести себя иначе (Голубинский, 19566).

Описанное явление резкого воздействия росы на прорастание пыльцы представляет, безусловно, большой интерес, но дать ему правильное физиологическое обоснование в настоящее время очень трудно. Несомненно одно: наличие в росе каких-то выделяемых листьями физиологически активных веществ, вступающих в процессы обмена веществ пыльцевых зерен при их прорастании. К сожалению, химизм и биологическое значение этих веществ для растений, их выделяющих, пока нам неизвестны. В литературе по этому вопросу имеются в той или иной степени вероятные гипотезы. Вот некоторые из них.

Акад. Н. Г. Холодный в ряде работ (1943, 19446, 1946, 1948, 1949, 1951) устанавливает выделение листьями и цветами растения активных летучих веществ, вступающих во взаимодействие с другими растительными организмами, в частности с микроорганизмами, и служащих для них своего рода источником питания. Нами также показано несомненное действие летучих веществ из лепестков цветков на пыльцу (Голубинский, 19506, в). По-видимому, сходные вещества выделяются листьями растений и в росу, действуя на пыльцу еще более активно.

М. Н. Мейсель с сотрудниками (Мейсель, Трофимова, 1946; Мейсель, 1947; Мейсель, Медведева, 1947) установили, что растения способны выделять витамин В₁, витаминный тиазол, никотиновую кислоту и другие вещества, которые могут усваиваться микроорганизмами, служа для них некоторым источником питания. С. Д. Балаховским (1941—1943, 1945) показана значительная активность продуктов распада каротина и витамина А. Возможно, и в наших опытах имело место выделение подобных веществ.

Использование паськи древесных растений

Данные многочисленных исследований свидетельствуют о том, что среди всего громадного разнообразия питательных сред нет пока таких, которые могли бы полностью обеспечить прорастаю-

* Результаты проращивания пыльцы в росе с листьев чеснока довольно убедительно подтверждают наше мнение о выделении листьями растений летучих фракций фитонцидов лишь при травмировании листьев фитонцидоносителей (см. стр. 180—181).

щие пыльцевые зерна всеми необходимыми для достижения нормальной длины трубок веществами. Тем более нет, да и не может быть, универсальных сред для пыльцы всех или хотя бы многих видов растений. Несомненно, однако, что если бы мы смогли создать высеянной на искусственные среды пыльце те условия, в которые она попадает на рыльцах пестиков, можно было бы добиться и в питательных растворах такой же длины пыльцевых трубок, какую они имеют в естественных условиях.

Исходя из этих соображений, мы решили проверить возможность проращивания пыльцы, используя в качестве среды вместо сахарных растворов березовый сок, получаемый во время весеннего сокодвижения. Испытать березовый сок было решено также и по тем соображениям, что он должен в большей степени обладать желательным для прорастания пыльцы составом необходимых веществ — в силу избирательности корневой системы. В соке (пасоке) находятся помимо сахаров и другие питательные вещества, притом в наиболее подходящих для растений концентрациях и отношениях.

Впервые березовый сок проверен нами при проращивании пыльцы ивы белой (*Salix alba* L.). Уже через час после посева в березовом соке большинство пыльцевых зерен ивы проросло, дав хорошие трубки, в то время как в дистиллированной воде начали прорастать лишь единичные пыльцевые зерна, а в 15%-ном растворе сахара и вовсе не наблюдалось проросших зерен.

После первой удачи мы поставили опыты в более широких размерах. Для проращивания использовали сок не более как двухдневной давности (во избежание его скисания). Ни агар-агар, ни сахарозу в сок не добавляли. Проращивание вели в чашках Петри в лаборатории при температуре 18—20°. Для процента прорастания пыльцы оценку различий между вариантами проводили по критерию χ^2 , а для длины пыльцевых трубок — по критерию t . Математическая обработка свидетельствует о значительной достоверности полученных данных (табл. 6).

Эти данные свидетельствуют о полной пригодности березового сока для проращивания пыльцы. Несомненно, что в березовом соке пыльца исследованных видов прорастает лучше, чем в оптимальном для проращивания сахарном растворе, не говоря уже о дистиллированной воде.

В связи с относительно быстрой порчей сока при хранении мы решили проверить возможность использования кипяченого сока. Оказалось, что в кипяченом соке пыльца ивы и *Primula obconica* прорастает еще лучше, чем в свежем (табл. 7).

Применяли и такой способ приготовления растворов: сок высушивали и сухой остаток растворяли. При проращивании в полученном растворе также получали положительный, хотя и менее выраженный, эффект.

Таким образом, наши опыты свидетельствуют не только о пригодности, но даже о преимуществах березового сока перед растворами сахара в качестве питательной среды для проращивания

Таблица 6

Результаты использования березового сока в качестве питательной среды при проращивании пылевых зерен

Индексы *) и **) в этой и других таблицах обозначают, что различия существенны соответственно на 1- и 5%-ном уровнях значимости.

Растение, пыльцу которого брали	Оптимальный раствор			Березовый сок		Дистиллированная вода	
	Процент сахарозы	p, %	l, мк	p, %	l, мк	p, %	l, мк
<i>Padus racemosa</i> (Lam.) Gilib.	40	79,1	491	95,9*)	788*)	18,2*)	109*)
<i>Primula obconica</i> Hance.	15	69,4	218	81,4	352*)	18,2*)	63*)
<i>Primula veris</i> L.	15	91,6	348	96,3***)	503*)	28,4*)	79*)
<i>Prunus insititia</i> L.	10	71,3	318	91,3*)	537*)	6,5*)	67*)
<i>Salix alba</i> L.	1	75,6	203	98,0*)	366*)	59,0*)	98*)

Таблица 7

Влияние кипяченого березового сока на проращивание пыльцы *Salix alba* L. и *Primula obconica* Hance.

Растение, пыльцу которого брали	Оптимальный раствор		Свежий березовый сок		Кипяченый березовый сок	
	p, %	l, мк	p, %	l, мк	p, %	l, мк
<i>Salix alba</i> L.	75,0	218	91,8*)	353*)	94,6*)	495*)
<i>Primula obconica</i> Hance.	71,1	211	83,9*)	378*)	88,3*)	480*)

пыльцы в лабораторных условиях (Голубинский, 1949б). Последующие опыты по проращиванию пыльцы в кленовом соке дали аналогичные результаты.

ВЛИЯНИЕ ВНЕШНИХ ФАКТОРОВ НА ПРОРАСТАНИЕ ПЫЛЬЦЫ

Понятие «внешние факторы», или «внешние условия», очень широкое. Сюда, по существу, следует отнести весь комплекс условий, или факторов, при которых происходит проращивание пыльцы, за исключением генетических и физиологических особенностей

тей самой пыльцы. Некоторые из них — субстрат, его состав, плотность среды и концентрацию раствора — мы уже рассмотрели, а другие — взаимодействие пыльцевых зерен при прорастании, действие секретов рылец и столбиков, влияние околоцветника, фитонцидов и т. д. — рассмотрим в дальнейших разделах. Кроме этих факторов, непосредственно влияющих на прорастание пыльцы, необходимо учитывать и те факторы, под воздействием которых формировалась пыльца *in situ*. Наконец, следует упомянуть и об искусственных факторах: рентгеновских лучах (Никитин, 1934а), электростатическом поле (Потанина, Шмигель, 1960), разности потенциалов между двумя электродами (Zeijlemaker, 1956), наркотиках (ряд работ) и т. д.

Внешние факторы накладывают заметный отпечаток на поведение пыльцевых зерен при прорастании, существенно, а иногда и неузнаваемо изменяя характер роста пыльцевых трубок и процент прорастания. Поэтому при описании методики опытов по прорастанию пыльцы необходима подробная характеристика условий произрастания растений, агротехники возделывания их (если это культурные растения), экологических условий, особенностей цветения и т. д.

В дальнейших разделах мы рассмотрим действие на пыльцу таких факторов, как состав воздуха, температура, свет, погодные условия, агротехника, а также местоположение цветков на растении, особенности подвоя и некоторые другие.

Влияние температуры

На значение температуры при прорастании пыльцы указывает большинство исследователей. Многие авторы изучали влияние высоких и низких температур в основном на сухую пыльцу (и столбики) (Rittinghaus, 1887; Sandsten, 1909; Manaresi, 1912; Knowlton, 1922; Nohara, 1924; Kessler, 1930; Пашкевич, 1930, и др.) при ее хранении либо перед посевом или опылением. Было установлено, что созревшая пыльца почти всех исследованных видов может переносить значительное снижение температуры — до -20 , -30° и даже ниже (Goff, 1901; Chandler, 1918, 1925, и др.), вплоть до температуры жидкого воздуха (Manaresi, 1919; Knowlton, 1922; Kessler, 1930; Visser, 1925). Р. Эверт (Ewert, 1929) показал, что пыльца даже таких теплолюбивых растений, как персики и абрикосы, довольно устойчива к понижениям температуры.

Глубокие исследования по влиянию температуры на пыльцу провел Г. Наултон (Knowlton, 1922). Он установил, что при температуре жидкого воздуха (-180°) пыльца *Antirrhinum majus* не теряла способности к прорастанию. Столь высокую устойчивость пыльцы этого растения к низким температурам автор объясняет ограниченным содержанием в ней воды (10—20%). С этим

можно согласиться, поскольку, например, пыльца кукурузы, содержащая до 50—65% воды, теряет всхожесть уже при 0°. В опытах Т. Виссера (Visser, 1955) пыльца яблони, сохранявшаяся на протяжении двух лет при температуре —190°, при опылении давала столь же хорошее завязывание плодов, как и свежая.

Пыльца нарциссов (*Narcissus poeticus* L. и *N. tazetta* L.), помещенная на несколько минут в жидкий азот (—190°) и затем высеянная на питательную среду, прорастала нормально, однако с увеличением продолжительности пребывания при столь низкой температуре всхожесть постепенно снижалась, и через десять суток пыльца уже не прорастала. При проращивании пыльцевых зерен нарциссов, подвергнувшихся воздействию холода жидкого азота, наблюдаются многочисленные аномалии: пыльцевые трубки вырастают сильно извилистыми, спермии образуются более мелкими (Chabriere, 1966).

Устойчива к понижению температуры не только пыльца, уже освободившаяся из оболочек пыльников, но и пыльца, еще находящаяся в пыльниках и не вполне созревшая. Так, в нашей практике хорошо прорастала на искусственных средах пыльца из цветков *Antirrhinum majus* L., *Nicotiana tabacum* L. и *Petunia hybrida* Hort. после очень сильного и продолжительного осеннего заморозка с понижением температуры до —8°. Проращивая пыльцу этих растений, взятую из пыльников оттаявших цветков, мы обнаружили довольно сильное запаздывание начала прорастания. У табака и петунии пыльца из замороженных цветков начинала прорастать только через 5—6 ч после посева против 1,5—2 ч в нормальных условиях у табака и 2—3 ч — у петунии. Даже через 24 ч после посева рост трубок этих видов еще продолжался, тогда как обычно он заканчивался в наших опытах через 12—14 ч. Длина трубок по окончании роста была примерно нормальной, но процент прорастания пыльцы, подвергнувшейся морозу, оказался несколько меньшим. По данным Р. Эверта (Ewert, 1910), пыльца яблони (сорта Бойкен) легко переносит понижение температуры до —1,7° (цит. по Пашкевичу, 1930).

Удовлетворительно перенося значительное снижение температуры, пыльца весьма чувствительна к ее повышению и теряет всхожесть уже при нагревании до 40—50°. По данным Е. Кесслера (Kessler, 1930), пыльца картофеля, легко выдерживая температуру —86°, теряет всхожесть при повышении температуры до +35°. Правда, один из ранних авторов (Rittinghaus, 1887), исследуя пыльцу ряда видов (*Aesculus*, *Allium*, *Digitalis*, *Lathyrus*, *Plantago*), утверждал, что даже при температуре 104,5° пыльца не утрачивает жизнеспособности в течение 10 мин.

По данным Г. Наултона и Г. Севи (Knowlton, Sevy, 1925), пыльца яблони и сливы может выдерживать температуру до 90°, а температура 50—70° почти не отражается на ее жизнеспособности. Однако в наших опытах во всех случаях температура выше 50° являлась губительной для пыльцы при посеве ее на

искусственных средах. Очень вредно отражается на жизнеспособности пыльцы повышенная температура в сочетании с повышенной влажностью. Однако у растений, имеющих стерильные и фертильные расы (например, *Pennisetum clandestinum*), в условиях пониженной температуры (до 10° против нормальной 21—27°) резко увеличивается стерильность пыльцы, особенно при продолжительном фотопериоде (Youngner, 1961). Большое значение имеет и температура почвы, в которой находятся корни растений во время цветения. Даже относительно небольшое повышение и тем более понижение температуры по сравнению с оптимумом приводит к увеличению абортивных пыльцевых зерен и снижению прорастания их как на искусственных средах, так и на рыльцах (Yamada, Hasegawa, 1959).

Довольно устойчивая к изменениям температуры во время хранения, пыльца большинства видов становится намного чувствительнее после посева на искусственные среды или после опыления, т. е. когда в ней начнутся, пусть внешне и невидимые, процессы прорастания. В этих случаях интервал между минимальной, выдерживаемой пыльцой, и максимальной температурами намного короче, в особенности в отношении к низким температурам.

Увеличение прорастаемости и роста трубок с повышением температуры, но, конечно, до определенного предела, является общей закономерностью (Goff, 1901; Sandsten, 1909; Manaresi, 1912; Adams, 1916; Martin, Yocum, 1918; Ewert, 1929; Ratiu Flavia, 1958). Так, по указанию Р. Эверта (Ewert, 1929), «пыльца Королевской коротконожки, высеянная в комнате при 15,4° Цельсия, показала 50% прорастаемости, на открытом воздухе при 15,2° — 33%, а в погребе при 10,6° — 20%. При второй закладке и подсчете процент прорастаемости во всех трех случаях повысился до 100%» (цит. по Ро, 1929, с. 18). Пыльца картофеля и кукурузы, по данным Ратиу Флавия (Ratiu Flavia, 1958), в термостате при температуре 30° проросла лучше, чем при комнатной температуре (20—23°).

И. Бухгольц и А. Блэксли (Buchholz, Blakeslee, 1927a, b) отмечали, что у *Datura stramonium* L. при повышении температуры с 10 до 35° скорость роста пыльцевых трубок увеличивается более чем в четыре раза. Аналогичное явление наблюдали эти авторы и при росте пыльцевых трубок в столбиках дурмана. Примерно то же наблюдалось и у слив (Dorsey, 1919a, b). Интересны опыты Р. Хилда (Child, 1967) по влиянию температуры на прорастание пыльцы яблони в тканях столбика. После опыления цветки яблони помещали в разные условия температуры (от 5 до 29°). Повышение температуры от 5 до 14° влияло на рост пыльцевых трубок слабее, чем дальнейшее повышение от 14 до 24°. При температуре 5° скорость роста в тканях столбика составляла 1 мм в сутки, при 14° скорость роста была в 1,3 раза, а при 24° — в 8 раз больше.

В опытах Д. Льюиса (Lewis, 1942), как указывает И. М. Суриков (1965), повышение температуры вело к ускорению роста совместимых трубок энотеры и более раннему торможению роста несовместимых пыльцевых трубок, тогда как при понижении температуры момент прекращения роста несовместимых пыльцевых трубок отодвигался. В опытах Л. П. Зубкуса «пыльца, взятая для проращивания в дни с повышенной температурой и пониженной влажностью воздуха оказалась почти нежизнеспособной, а взятая в дни с пониженной температурой и повышенной влажностью дала высокий процент прорастания» (19576, с. 81).

Переменная температура (от 7 до 22°) во время формирования пыльцы ели ускоряет ее развитие, и пыльца при этом образуется с повышенной всхожестью. Недостаточная амплитуда колебания температуры может обусловить прекращение развития пыльцы (Chira, 1967). При постоянной высокой температуре (15—17°) во время формирования пыльников происходит сильный плазмолиз в области материнских клеток пыльцы, в результате чего увеличивается стерильность пыльцы и всхожесть снижается до 34% (Chira, 1965).

Оптimum прорастания пыльцы для разных видов растений находится в пределах 20—30° (Winkler, 1926; Berg, 1930; King, Johnston, 1958). При этой наиболее благоприятной для секреторной деятельности рылец температуре выделение секрета на рыльцах яблони наблюдается даже в темноте (Katz, 1926).

Оптимальной для прорастания пыльцы яблони, по данным большинства исследователей, является температура 22—29° (Sandsten, 1909; Adams, 1916; Martin, Yocum, 1918; Auchter, 1921), и только И. Бьюмо и Л. Найт (Beaumont, Knight, 1922) считали, что пыльца яблони лучше всего прорастает при температуре 16—20°. Оптимальная температура для пыльцы табака от 20 до 24° (Gartner, 1844), для помидоров — 34° (Sutton, Vilcox, 1912), для огурцов — 25° (Кныш, 1958а), для перца — 35—40° (Hirose, 1957), для кукурузы по данным Л. Е. Котляр (1958) — 23—24°, а по данным Ратиу Флавия (Ratiu Flavia, 1958) — 25° и даже 30°; такая же примерно температура указывается и для пыльцы люцерны (Tomaszewski, Kuraczuk, 1968). Температурный optimum прорастания пыльцы растений, зацветающих ранней весной, значительно ниже. Как указывает М. Пфундт (Pfundt, 1909), пыльца *Corylus avellana* L., *Galanthus nivalis* L. и других видов прорастает уже при температуре 4—5°. Есть указания (Ostling, 1945), что пыльца яблони прорастает даже при 2°, правда, очень медленно и недружно; за 69 ч проросло лишь 10—36% пыльцы (в зависимости от сорта), но за 119 ч — до 90—100%. Однако наши исследования показывают, что и у таких растений пыльца лучше прорастает при температуре 16—18°. Возможно, здесь сказываются условия произрастания подопытных растений.

Непонятными для нас остаются результаты опытов П. Спина (Spina, 1954), в которых пыльца гороха на сахарном растворе

при температуре 22° не проросла в течение 6—8 ч после посева, а при 32° через 5 ч проросло 66,6% пыльцы. В наших исследованиях пыльца гороха вполне удовлетворительно проросла при температуре 18°, заканчивая свой рост через 12 ч после посева. Хотя, как указывают многие авторы (например, Бибикова, 1965; Torfs, 1968), пыльца разных сортов или форм одного вида требует неодинаковой температуры для прорастания, все же столь большую разницу в опытах Спина нам объяснить трудно.

На особенностях прорастания пыльцы сказываются не только температурные условия во время прорастания, но и температура в период микроспорогенеза. Понижение температуры во время прохождения мейоза в пыльниках *Pinus edulis* даже до 3° приводит к нарушению клеточного веретена, в результате чего образуются нежизнеспособные пыльцевые зерна (Chira, 1967b). При проращивании пыльцы растений томата, выращенных при температуре 35° днем и 25° ночью, значительно сокращалась длина пыльцевых трубок, а при температуре 42° пыльца не прорастала на искусственных средах (Abdalla, Vekerk, 1968).

Пыльца, посеянная на питательные среды, переносит довольно значительное понижение температуры. Иногда при проращивании пыльцевых зерен *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc. in vitro в условиях пониженной (по сравнению с оптимальной) температуры получались разветвленные пыльцевые трубки (Tanaka, 1956). Но во всяком случае нам не известны случаи гибели даже проросшей пыльцы при пониженной температуре, хотя бы и близкой к нулю. В то же время незначительное превышение оптимальной для прорастания температуры может оказаться критическим и пыльца погибнет.

По данным А. Н. Кныша (19586), пыльца огурца приобретает способность прорасти уже при температуре 12°, и чем больше повышается температура, тем быстрее растут трубки, достигая максимального размера при 25°. При температуре выше 35° пыльца огурца уже неспособна расти и вообще может погибнуть. Подобного взгляда придерживался и Е. Зандстен (Sandsten, 1909) в отношении пыльцы плодовых деревьев, считая, что понижение температуры более вредно отражается на рыльцах цветков, чем на пыльце. Аналогичные выводы вытекают из работ А. Манареси (Manaresi, 1919), Г. Наултона и Г. Севи (Knowlton, Sevy, 1925) и других авторов. Однако Н. Д. Нестерович отмечает, что «пыльца древесных пород сильнее повреждается заморозками, чем зародышевый мешок. Это происходит потому, что зародышевый мешок, по сравнению с пыльниками, лучше защищен тканями и покровами цветка» (1948, с. 13).

Известно также, что температурный оптимум для прорастания пыльцы может быть различным для отдельных форм одного ботанического вида, в зависимости от эколого-географических условий произрастания. По аналогии с сухими семенами теплолюбивых растений, выдерживающими без всякого вреда для

прорастания очень низкие температуры и в то же время, будучи проросшими, погибающими даже при 0°, а priori можно ожидать подобного поведения и у пыльцевых зерен. Исследования в этом направлении нам не известны. Поэтому мы и поставили перед собой задачу выяснить влияние пониженной температуры на пылцу некоторых растений во время ее прорастания как на искусственных средах, так и на рыльцах столбиков. Результаты нашего исследования целиком подтвердили высказанное выше допущение.

Опыты начаты 1 марта 1955 г. с пылцой короткостолбчатой формы *Primula obconica* Н а п с е. Посев проводили в чашках Петри на 5%-ном растворе сахара в снеговой воде при температуре помещения, где проращивали пылцу, 18—19°. В 18 ч высеяли пылцу в первых трех каплях раствора (трехкратная повторность). Через час засеяли следующие три капли пылцой того же цветка, еще через час — следующие три капли и т. д. Последний посев осуществили в 22 ч и сразу же все чашки одновременно вынесли на мороз (температура —17°).

Перед посевом последних трех капель (в 21 ч 50 мин) ранее засеянные капли просмотрели под микроскопом и все проросшие зерна подсчитали и измерили. Промораживание продолжалось 30 мин, после чего посеvy пыльцы вновь внесли в помещение с температурой 18—19°. Окончательно просматривали проросшие зерна 2 марта в 10 ч. Результаты опыта приведены в табл. 8.

Таблица 8

Влияние промораживания пыльцы короткостолбчатой формы *Primula obconica* на прорастание

Продолжительность (в ч) проращивания пыльцы при 18—19° С до промораживания	Р, %		l, мк	
	до промораживания	окончательное	до промораживания	окончательное
Контроль	0,0	14,1	—	398
4	12,9	12,9	291	291
3	13,2	13,2	119	119
2	7,4	7,4	Только на- клюнулась	Только на- клюнулась
1	0,0	9,8	—	207
0	0,0	16,3	—	375
0*	0,0	43,7	—	721

* С добавлением длинностолбчатого рыльца перед промораживанием.

Как видим, промораживание свежевысеянной пыльцы *P. obconica* не только не лишило ее способности к прорастанию, но даже стимулировало (хотя и незначительно) всхожесть. Совершенно другая картина наблюдалась в каплях раствора с ранее высеянной пылцой. Так, пыльца, начавшая прорастать до воздействия

морозом, полностью утратила способность расти после оттаивания. Более того, даже в тех растворах, где пыльца, высеянная за 2 ч до промораживания, лишь частично начала «наклеиваться», состояние ее после промораживания не изменилось.

Наблюдаемое явление мы объясняем следующим образом. Пока пыльца находится, так сказать, «в состоянии покоя», мороз на нее не влияет, как не влияет он и на непроросшие семена теплолюбивых растений. Если же в пыльцевых зернах начнутся процессы прорастания, хотя бы и невидимые внешне, зерна теряют свою холодостойкость. Очевидно, как раз за счет тех зерен, прорастание которых началось уже до промораживания, но внешне еще не было заметно, и снизился (в сравнении с контролем) процент проросших зерен пыльцы, посеянных за час до промораживания, хотя до воздействия морозом эти пыльцевые зерна и не обнаруживали никаких признаков прорастания. Более короткая длина пыльцевых трубок в этом варианте обусловлена, по-видимому, меньшим количеством проросшей пыльцы, на чем мы подробнее остановимся ниже.

Одновременно с проведением описанного выше опыта мы выставили на ночь на мороз целый цветок примулы, заранее взяв от него немного пыльцы для контроля. Наутро температура воздуха возле цветка снизилась до -23° . После оттаивания цветка из его пыльников была взята пыльца и высеяна на сахарные растворы в чашке Петри одновременно с пыльцой, взятой до промораживания. Проросло 14,9% непромороженной и 57,9% промороженной пыльцы; длина пыльцевых трубок составляла соответственно 431 и 1342 мк.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что промораживание цветка примулы при температуре -23° не только не лишает ее способности к прорастанию на искусственных средах, но и чрезвычайно сильно стимулирует ее прорастание: процент проросших зерен и длина пыльцевых трубок возросли почти в четыре раза.

К аналогичному выводу пришел и А. М. Манжос (1958) после опытов по проращиванию пыльцы сосны. Однако снижение температуры до $-2,1^{\circ}$ во время формирования пыльцы *Abies koreana* приводит к полной ее стерильности, а прорастание пыльцы *A. pin-sapo* падает до 26% (Kantor, Chira, 1965).

Наблюдая такое влияние мороза на пыльцевые трубки примулы, мы решили определить ту температуру охлаждения, при которой погибают проросшие пыльцевые зерна. Для этого температуру понижали до 0, -2 и -7° . К сожалению, из-за технических условий проведения опыта мы не смогли изучить влияние температуры с более короткими интервалами — 0,5 или 1° . Как показали результаты опыта, нулевая температура заметно повышает прорастание, в то время как температура -2° (и тем более -7°) уже за два часа нацело убивает высеянную на искусственных средах пыльцу (табл. 9).

Мы решили проверить действие мороза на пыльцу яблони (сорта Антоновка) и груши (Лимонка) в опыте, аналогичном опыту с пылью примулы, только раствор сахара был взят покрепче (10%-ный), как более соответствующий требованиям пыльцы яблони и груши. Результаты этого опыта, приведенные в

Таблица 9/

Влияние пониженной температуры на прорастание пыльцы длинностолбчатой формы *Primula obconica*

Условия проращивания пыльцы	p, %		l, мк	
	до промораживания	окончательное	до промораживания	окончательное
Контроль (без промораживания)	0,0	57,9	—	784
4 ч при 19—20° +				
+ 6 ч при 0° + 6 ч при 19—20°	60,7	79,2	324	1479
+ 2 ч при —2° + 10 ч при 19—20°	61,3	61,3	217	217
+ 2 ч при —7° + 10 ч при 19—20°	60,9	60,9	226	226

табл. 10, показывают, что пыльца яблони и груши реагирует на охлаждение точно так же, как пыльца примулы: мороз не только не погубил непроросшую пыльцу, но и значительно стимулировал

Таблица 10

Влияние пониженной температуры на прорастание пыльцы яблони и груши

Условия проращивания пыльцы	Яблоня Антоновка				Груша Лимонка			
	p, %		l, мк		p, %		l, мк	
	до промораживания	окончательное	до промораживания	окончательное	до промораживания	окончательное	до промораживания	окончательное
Контроль (без промораживания)	0,0	18,1	—	942	0,0	36,1	—	1047
4 ч при 19—20° +								
+ 2 ч при —2° +								
+ 10 ч при 19—20°	18,4	18,4	201	201	35,4	35,4	284	284
+ 2 ч при —7° +								
+ 10 ч при 19—20°	17,8	17,8	186	186	36,3	36,3	272	272
2 ч при —7° +								
+ 14 ч при 19—20°	0,0	32,4	—	1211	0,0	51,5	—	1932

ее прорастание. В то же время проросшая пыльца при падении температуры ниже нуля целиком теряла способность к дальнейшему росту.

Большое практическое значение имела проверка данных, полученных на искусственных средах, непосредственно на деревьях

яблони и груши, цветки которых столь часто подвергаются влиянию весенних заморозков. Иногда бывает непонятным, почему в одних случаях довольно сильные весенние заморозки во время цветения не отражаются губительно на завязывании плодов, в то время как в других случаях утренники даже в один градус мороза полностью лишают садоводов всяких надежд на приличный урожай. Для проведения такого рода опытов условия весны (мая) 1955 г. были вполне подходящими.

Не имея возможности точно предсказать заморозок на тот или другой день, мы провели кастрацию большого количества цветков яблони и груши разного возраста и затем ежедневно опыляли часть цветков рано поутру (чтобы до возможного заморозка ночью могло осуществиться оплодотворение), а часть — поздно вечером (чтобы до утра пыльца смогла только прорасти, не образуя слишком длинных трубок). Часть цветков такого возраста оставляли неопыленными — для контроля. Утром, если случался заморозок, контрольные цветки опыляли как пыльцой, хранившейся в лаборатории, так и пыльцой из «мерзлых» цветков. 21 мая выдался как раз такой день, который дал возможность осуществить намеченный опыт: утром наблюдался заморозок, температура воздуха между цветками в кроне деревьев была $-0,8^{\circ}$.

Полученные данные (табл. 11) весьма показательны — они полностью подтверждают результаты опытов по проращиванию

Таблица 11

**Влияние промораживания пыльцы
на завязывание плодов у яблони и груши**

Опыление цветков	Яблоня Антоновка			Груша Лимонка		
	исследо- вано цветков	из них завязали плоды		исследо- вано цветков	из них завязали плоды	
		шт.	%		шт.	%
Свободное (контроль)	50	12	24	50	16	32
Накануне утром	20	6	30	20	8	40
Накануне вечером	20	0	0	20	0	0
После промораживания						
пыльцой из «мерзлых» цветков	20	9	45	20	11	55
пыльцой из лаборатории *	20	9	45	20	12	60
пыльцой из «мерзлых» цветков *	20	12	60	20	15	75
Искусственное (контроль) **	50	34	68	50	38	76

* Цветки во время промораживания находились под изоляторами из марли.

** Цветки все время находились под изоляторами из марли.

пыльцы на искусственных средах. Как и на искусственных средах, жизнеспособность «сухой» пыльцы при ее промораживании не только не снижается, но даже, наоборот, значительно повышается. Кроме того, на основании данных этой таблицы можно прийти

к выводу, что рыльца яблони и груши более устойчивы к пониженной температуре, чем проросшая как на рыльцах, так и *in vitro* пыльца тех же растений. Таким образом, наши данные не соответствуют утверждениям Е. Зандстена (Sandsten, 1909), что рыльца столбиков более чувствительны к неблагоприятным условиям, в сравнении с пылью. Это несоответствие мы объясняем тем, что Зандстен исходил из визуальных наблюдений над цветками плодовых деревьев после заморозков, без постановки специальных опытов.

Наконец, анализируя данные табл. 11, легко понять, почему в разные годы заморозки в период цветения садов по-разному отражаются на будущем урожае. Если заморозок случится до того, как произошло опыление или пыльца проросла на рыльцах, или же тогда, когда оплодотворение уже свершилось, то такой заморозок может и не причинить вреда, либо он будет минимальным. Если заморозок наступит в момент, когда на поверхности рылец большинства цветков пыльцевые зерна проросли, а оплодотворение еще не произошло, вред от такого заморозка значительно усугубляется. Поэтому заморозок после теплого дня может быть более губительным, чем заморозок после холодного дня.

Действительно, в теплый день большое количество цветков опыляется пчелами, летающими целый день, пыльца успешно прорастает, образуя пыльцевые трубки. Однако последние, особенно те из них, которые образовались во вторую половину дня, не успев к началу утренника прорасти до зародышевого мешка, погибают в своей массе от мороза. В холодный ветреный день возможности опыления ограничены, большинство цветков остается неопыленными и опыляется уже на другой день, т. е. после утренника (Голубинский, 1955).

Весьма интересные и совершенно неожиданные результаты получены Ли Цзи-геном (1957а) при проращивании пыльцы пшеницы и кукурузы. Он установил, что подогревание сахаро-агарового раствора перед посевом пыльцы до 70—100° приводит к резкому повышению прорастаемости, в сравнении с посевом на среду комнатной температуры (21—22°). Самый высокий процент прорастания наблюдался при подогревании до 80 и 90°. Подогревание среды до 70° дало самый слабый эффект. Полученные Ли Цзи-геном данные кажутся прямо-таки невероятными и пока не находят удовлетворительного объяснения, да и сам Ли Цзи-ген не пытается дать такое объяснение (по крайней мере в автореферате диссертации 1957 г.).

В этом явлении самое удивительное то, что уже повышенная температура капли среды может сохраняться лишь очень короткий срок и через несколько секунд среда приобретает температуру воздуха лаборатории, а следовательно, высокая начальная температура среды может играть роль только какого-то кратковременного стимулятора, дающего лишь толчок к успешному прорастанию, которое начинается уже намного позже охлаждения среды

до температуры окружающего воздуха. Скорее всего, здесь дело даже и не в температуре, а в плотности среды. Подогретая среда, как более жидкая, дает возможность высеваемым пыльцевым зернам погрузиться на определенную глубину в питательный раствор, тогда как при посеве на среду при обычной температуре пыльцевые зерна лежали бы на поверхности капли.

Возможно, что именно погружение пыльцевых зерен, а не подгревание среды само по себе обеспечивает их прорастание, подтверждением чего могут служить опыты Р. Бейра и В. Лумиса (Bair, Loomis, 1941) с пылью кукурузы, которая лучше всего прорастала при погружении пыльцевых зерен в теплый агар-агар. Возможно, наконец, что в опытах Ли Цзи-гена имело место не прорастание пыльцы, а только выпячивание интины сквозь поры в экзине, имитирующее начало образования пыльцевых трубок*. Это тем более возможно, что Ли Цзи-ген относит к проросшим зернам такие, длина трубок у которых короче диаметра зерна**. Во всяком случае, опыты Ли Цзи-гена представляют очень большой интерес, и в этом направлении необходимы дальнейшие исследования.

Влияние света

Действие света на прорастание пыльцы на искусственных средах большинство авторов обычно не затрагивает, по-видимому, не придавая ему особого значения. Вместе с тем имеются указания, что на сухую пыльцу свет действует отрицательно, резко снижая ее жизнеспособность (Kessler, 1930; Борковская, 1937). И. Адамс (Adams, 1916) отмечал, что пыльца плодовых деревьев одинаково хорошо прорастает как на свету, так и в темноте. К мнению Адамса, на основании собственных наблюдений, присоединяются и другие авторы (Рябов, 1930; Nakamoto, Yasuda, 1957).

По данным Е. Зандстена (Sandsten, 1909), прорастание пыльцы ускоряется на ярком солнечном свету, но дальнейший рост пыльцевых трубок часто задерживается, усиливаясь при ослаблении солнечного освещения или при перенесении посевов пыльцы на рассеянный свет. Рост пыльцевых трубок всегда направлен от источника света. По данным Г. Н. Самохвалова (1964), рост пыльцевых трубок плодовых деревьев на искусственных средах наилучший при слабом освещении, достигаемом в условиях хорошо освещенной комнаты затенением влажных камер двумя — че-

* Подобное (мнимое) прорастание семян некоторых растений при погружении в кипяток в свое время ввел в заблуждение А. А. Янату (1926), принявшего выпячивание содержимого семян за действительное прорастание, хотя такое же выпячивание можно наблюдать и при обработке кипятком заведомо невсхожих, очень старых или убитых высокой температурой семян.

** Наше мнение о том, какие пыльцевые зерна следует считать проросшими, довольно подробно изложено на с. 38.

тырьмя слоями писчей бумаги. По наблюдениям К. А. Сапельниковой (1934), длительная пасмурная погода во время цветения приводит к ухудшению прорастаемости пыльцевых зерен персиков. Однако это явление скорее свидетельствует о влиянии света на формирование пыльцевых зерен, чем на прорастание уже сформировавшихся, о чем свидетельствуют и данные Е. Н. Герасимовой (Gerassimova, 1933). Исследования П. Браншайдта (Branscheidt, 1929) показали, что при низких концентрациях сахарных растворов неодинаковая освещенность среды не оказывает особого влияния на прорастание пыльды, в то время как при высоких концентрациях заметна определенная разница.

Для уточнения влияния интенсивности освещения на прорастание пыльды *in vitro* мы проводили специальные исследования в условиях жаркого сухого лета 1964 г. в Ровенской области. Пыльду проращивали, как обычно, в чашках Петри, в 15%-ном растворе сахара с добавлением 0,003% борной кислоты. Повторность опыта трехкратная; подсчет проросшей пыльды и измерение длины пыльцевых трубок осуществляли в двух полях зрения каждой повторности.

Варианты размещения чашек Петри с высеянной пыльдой были следующими: а) непосредственно на окне, выходящем на юго-запад. Когда в окно попадали прямые солнечные лучи, чашки передвигали в тень от рамы окна*; б) на столе в лаборатории, в трех метрах от окна; в) в полной темноте (темный шкаф в лаборатории).

Посев проводили в 8 ч утра. Проверку осуществляли через 12 ч после посева (в 8 ч вечера). Для завершения роста пыльцевых трубок некоторых видов подобный срок проращивания (12 ч), возможно, был недостаточным, но пришлось ограничиться именно этим сроком, чтобы не нарушать условий освещения (в связи с окончанием светового дня). Температура проращивания колебалась в пределах 18—20°. Полученные нами данные (табл. 12) показывают, что пыльда разных видов растений во время прорастания неодинаково реагирует на условия освещения. Если пыльда дынь, огурцов, клевера лугового, зверобоя обыкновенного, паслена черного и помидоров с усилением освещения значительно повышает процент прорастания и длину пыльцевых трубок, то для пыльды люпина многолистного и ослинника двулетнего характерна обратная зависимость. Пыльда гороха посевного, петунии гибридной и душистого горошка лучше прорастает при несколько ослабленном освещении. Примерно та же закономерность наблюдается и в отношении пыльды львиного зева и настурции большой. У таких видов, как львиный зев, настурция и зверобой, изменение процента прорастания их пыльды с изменением интенсив-

* Оставлять чашки Петри с высеянной пыльдой под прямыми лучами солнца нельзя ввиду того, что крышки чашек изнутри запотевают, а это приводит как к разжижению сред, так и к сливанию их капель.

ности освещения не вполне соответствует изменениям в длине пыльцевых трубок, т. е. повышение процента прорастания может сопровождаться укорочением длины трубок, и наоборот.

Материалы приведенных здесь опытов, как нам кажется, дают удовлетворительное объяснение причин расхождений в выводах отдельных исследователей. По-видимому, каждый из цитированных авторов по-своему прав в выводах о действии света на прорастание пыльцы, поскольку прорастание пыльцы на свету у од-

Таблица 12

Влияние интенсивности освещения на прорастание пыльцы
на искусственных средах

Вид	На окне		В 3 м от окна		В полной темноте	
	р, %	l, мк	р, %	l, мк	р, %	l, мк
Горох посевной (<i>Pisum sativum</i> L.)	42,4	98	49,7	114	40,9	90
Дыня посевная (<i>Melo sativus</i> Sageret.)	15,7	201	3,2	35	2,0	30
Зверобой продырявленный (<i>Hypericum perforatum</i> L.)	28,8	45	22,4	96	0,0	—
Клевер луговой (<i>Trifolium pratense</i> L.)	18,3	945	11,4	619	6,2	365
Люпин многолистный (<i>Lupinus polyphyllus</i> L.)	61,3	432	62,2	448	69,5	583
Лядвенец рогатый (<i>Lotus corniculatus</i> L.)	79,7	432	71,4	404	86,2	510
Львиный зев большой (<i>Antirrhinum majus</i> L.)	28,7	411	62,4	596	53,2	612
Настурция большая (<i>Tropaeolum majus</i> L.)	41,3	314	50,4	211	14,8	104
Огурец посевной (<i>Cucumis sativus</i> L.)	9,3	94	2,5	84	1,1	42
Ослинник двулетний (<i>Oenothera biennis</i> L.)	1,2	118	1,4	202	34,4	392
Паслен черный (<i>Solanum nigrum</i> L.)	52,6	124	33,7	69	26,1	60
Петуния гибридная (<i>Petunia hybrida</i> Hort.)	0,4	60	1,2	107	1,0	96
Помидор съедобный (<i>Lycopersicum esculentum</i> Mill.)	1,8	51	1,0	40	0,5	20
Чина душистая (душистый горошек) (<i>Lathyrus odoratus</i> L.)	90,3	540	92,2	548	86,6	462

них растений действительно улучшается, а у других, наоборот, несколько тормозится. Вообще же следует признать, что свет не играет существенной роли в прорастании пыльцы на искусственных средах. Но так как для прорастающей пыльцы не всегда можно создать яркое освещение, как и полную темноту, проще всего проращивать пыльцу при слабом освещении, т. е. на столах в лаборатории, как это обычно и делается.

Некоторое преимущество света перед темнотой, отмечаемое при проращивании пыльцы большинства видов на искусственных

средах, возможно, имеет и эволюционное значение. Ведь опыление с последующим прорастанием пыльцы на рыльцах столбиков в естественных условиях обычно осуществляется по утрам при ярком солнечном освещении. Опыление цветков под вечер в большинстве случаев снижает процент оплодотворения, что обуславливается, очевидно, помимо влияния пониженной к вечеру температуры и значительным ослаблением освещения, особенно внутри венчика. По данным наших, пока немногочисленных, наблюдений намечается еще и следующая закономерность. Пыльца растений с раскрытыми венчиками цветков (дыня, огурец, зверобой) лучше прорастает на свету и хуже — в темноте, тогда как пыльца растений, имеющих закрытые цветки с темным околоцветником (люпин, львиный зев) или цветущих в ночное время (ослиник), лучше прорастает в темноте.

В литературе встречаются сообщения и о влиянии излучения отдельных участков спектра на прорастание пыльцы. Так, исследования в инфракрасных лучах показали, что пыльцевые трубки как при непрерывном облучении, так и при прерывистом с различными интервалами росли медленнее, чем при других равных условиях на дневном свету (Sen, Datta, 1960).

Р. Датта и Т. Де (Datta, De, 1964) исследовали зависимость прорастания пыльцы дикорастущего вида джута (*Corchorus siliquosus* L.) от длины волны света в видимой области спектра. Пыльцу проращивали на агар-желатиновой среде, содержащей 4% сахарозы. В качестве светофильтров использовали голубой, желтый, красный и белый целлофан и черную бумагу — для проращивания в темноте. Прорастание пыльцы во всех вариантах опыта длилось не более трех часов. Рост пыльцевых трубок в контроле (под белым целлофаном) был менее интенсивным, чем под цветным целлофаном или в темноте. Максимальный процент пыльцы наблюдался в желтом свете, а наибольшая длина пыльцевых трубок — в голубом. Авторы полагают, что изменение спектрального состава света вызывает изменение химических реакций в пыльцевых трубках, что отражается на их росте, и предлагают для облегчения процесса оплодотворения при межвидовых скрещиваниях использовать голубые целлофановые изоляторы.

В более ранних исследованиях П. Браншайдта (Branscheidt, 1929) наилучшая прорастаемость пыльцы наблюдалась в синем свете и наихудшая — в коричневом.

Состав воздуха и прорастание пыльцы

Как известно, без доступа воздуха семена прорасти не могут. Вот почему семена большинства растений, будучи погруженными в воду, не прорастают и при продолжительном пребывании под водой теряют всхожесть. Казалось бы, подобное отношение к кислороду воздуха должно проявляться и со стороны пыльце-

вых зерен. Однако многие исследователи придерживаются противоположного мнения.

Г. Молиш (Molisch, 1893) проводил различие в отношении к кислороду начинающего прорастать пыльцевого зерна и пыльцевой трубки. Он считал, что пыльцевое зерно в начале прорастания требует обязательно кислорода, но пыльцевые трубки для своего роста в дальнейшем в кислороде не нуждаются, даже, наоборот, проявляют определенный отрицательный аэротропизм. К сходному заключению пришел и В. Остергаут: «Пыльцевые трубки растут в направлении от воздуха, следовательно, избегают краев капли сахара» (1924, с. 178). Того же мнения придерживались Е. Зандстен (Sandsten, 1909) и В. В. Знаменский (1913).

Нам же выводы указанных авторов кажутся неубедительными. Прежде всего их опыты поставлены методически довольно примитивно. Так, Молиш (Molisch, 1893), накрывая каплю среды — раствор сахара в агар-агаре — покровным стеклышком, обнаружил, что первыми прорастают пыльцевые зерна у края капли, тогда как зерна, размещенные внутри капли, не прорастали вовсе. Однако в дальнейшем рост пыльцевых трубок был направлен внутрь капли, т. е. трубки якобы стремились удалиться от воздуха под прикрытие покровного стеклышка *. Отсюда Молиш и приходит к выводу о необходимости кислорода в момент начала прорастания и о его вредном действии на пыльцевые трубки в процессе дальнейшего их роста.

В наших исследованиях закономерности, описываемые Молишем, не наблюдались. Правда, пыльцу мы проращивали не под покровными стеклышками, а в висячих каплях, главным образом в чашках Петри, и специальных опытов по проверке положений Молиша, используя принятую им методику, не ставили. В висячих каплях чашек Петри картина прорастания пыльцы была совершенно другая. В наших опытах пыльцевые зерна на поверхности капли среды прорастают и растут намного лучше, чем зерна, размещенные внутри капли. Пыльцевые трубки в дальнейшем растут так же, в основном по поверхности капли субстрата, мало или вовсе не внедряясь в него. Следовательно, здесь не может быть и речи об отрицательном аэротропизме пыльцевых трубок.

Неоднократные попытки проращивания пыльцы винограда на опытной станции в Цюрупинске, Херсонской области (Е. М. Овсянникова), по методу Молиша были безрезультатными, и только после нашего предложения проращивать пыльцу в висячих каплях в чашках Петри она начала прекрасно прорастать. Ничем иным, кроме как недостатком воздуха под стеклышком, нельзя объяснить плохое прорастание пыльцы. Многочисленные микрофотографии проросшей пыльцы, помещенные в сводке И. Н. Ря-

* Возможно, было бы правильным в этом случае допускать не отрицательный аэротропизм, а положительный гидротропизм.

бова (1930) и в работах других авторов, также подтверждают наши наблюдения. В связи с этим мы всегда стремились нанести каплю питательной среды в чашках Петри так, чтобы она была не выпуклой, близкой к шаровидной, а по возможности плоской, как бы размазанной, и все же весьма часто наблюдали прорастание пыльцевых трубок далеко за пределы капли. В этих случаях пыльцевые трубки как бы «тянули» за собой тонкую

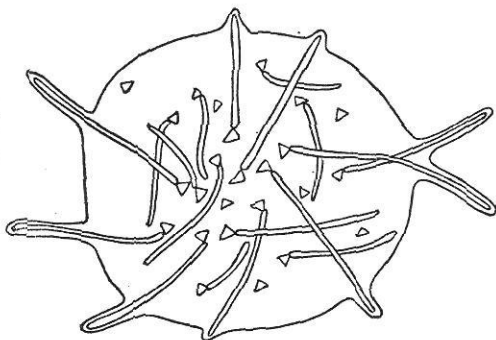


Рис. 3. Прорастание пыльцевых трубок *Vinca minor* за пределы капли среды.

нить раствора, обволакиваясь им наподобие футляра (рис. 3). Отсюда мы приходим к заключению о необходимости кислорода воздуха не только в начале прорастания, но и в дальнейшем для нормального роста пыльцевых трубок.

Увеличение содержания углекислоты в воздухе как-будто бы определенно положительно влияет на сроки

сохранения жизнеспособности пыльцы при хранении. Опыты по изучению влияния повышенного содержания углекислоты в момент прорастания пыльцы, насколько нам известно, никем не проводились, но такое влияние безусловно должно иметь место, и данный вопрос подлежит специальному исследованию. Также ничего не известно и о влиянии других газов на прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок.

Погодные условия и рост пыльцы

Собственно, все условия, рассмотренные нами в трех предыдущих разделах, являются в такой же степени метеорологическими, как и обсуждаемые в настоящем разделе. Но мы считаем необходимым рассмотреть влияние общих погодных условий и климата данной местности на характер прорастания пыльцы *in vitro* как отдельный вопрос.

Этим вопросом интересовались большинство авторов, проводивших опыты с пыльцой. Еще Г. Молиш в 1893 г. отмечал неодинаковое поведение пыльцы в разные годы, что он объяснял погодными условиями. Е. Зандстен (Sandsten, 1909), довольно подробно останавливаясь на влиянии внешних факторов на прорастаемость пыльцы, подчеркивал большое значение состояния погоды в период, предшествующий цветению растения, и во время самого цветения. Однако Зандстен не изучал и не анализировал причины наблюдаемых особенностей. Некоторые авторы

(Гребницкий, 1914; Florin, 1920; Алешин, 1936) подчеркивали отрицательное влияние дождя и туманной, сырой погоды на пыльцу плодовых деревьев.

Дождливая погода задерживает высыпание и созревание пыльцы, усложняет перенос ее при перекрестном опылении и часто ведет к побурению и гибели пыльников и пыльцы в них (Гребницкий, 1914). Высказывалась мысль, что дождевые капли приводят к вымыванию из рылец и пыльцевых зерен секретов, стимулирующих прорастание пыльцы (Алешин, 1936). А. Циглер и П. Браншайдт (Zeigler, Branscheidt, 1927), исследуя прорастаемость пыльцы одного и того же сорта яблони (ренет Ландсберга), полученной из 20 садов Баварии, установили значительные колебания в проценте прорастания (от 0 до 91%).

Варьирование в прорастании пыльцы одного сорта черешни из разных мест за один сезон (от 3 до 38% прорастания) отмечали также В. Туфт и Г. Фильп (Tuft, Phylp, 1925). Эти различия они объясняли не только условиями погоды во время цветения и в предшествующий цветению период, но и силой и здоровьем растения, окружающими (экологическими) условиями и т. д. На влияние погоды и экологических факторов указывал также Л. Аврамов (Avramow, 1956). А. Г. Пачев (1938) наблюдал при повторном (осеннем) цветении мандарина Уншиу, когда на дереве уже имеются плоды от первого цветения, образование жизнеспособной пыльцы *. Оказался самостерильным в первую половину сезона и самофертильным в конце вегетации виноград сорта Идеал (Whitten, 1899). Подобное явление наблюдалось и при пересадке винограда или уменьшении количества вносимых удобрений. Эти особенности автор объясняет изменением соотношения между белками и углеводами в пользу последних. По мнению В. А. Борковской (1937), при неблагоприятных погодных условиях в пыльце может возникать недостаток запасных питательных веществ, что, как правило, ведет к слабому росту пыльцевых трубок, а отсюда и к частичной или полной стерильности растения.

Г. И. Янин (1969), изучая фертильность десяти сортов винограда, установил зависимость между условиями погоды в период формирования пыльцы, степенью ее жизнеспособности и характером плодоношения. При выращивании кукурузы в условиях засухи заметно снижается жизнеспособность ее пыльцы (Кузнецов, 1966; Макаров, 1967), а у пыльцы ржи резко сокращается период сохранения жизнеспособности (Банникова, 1966). Особенно заметно снижение жизнеспособности при засухе у сортов груши со слабым ростом (Milovanič, Vidojkovič, 1966). Б. Кавецкая (Kaweska, 1925), а затем Л. М. Ро (1929), А. Дуракович (Durakovič, 1957a) и другие исследователи также пришли к заключению о существовании определенной зависимости между условиями

* Как известно, у мандарина Уншиу при обычном (весеннем) цветении почти никогда не бывает выполненной и жизнеспособной пыльцы.

погоды и всхожестью пыльцы, а также оптимальной концентрацией сахарных растворов. В частности, Кавецкая полагает, что низкая температура увеличивает содержание крахмала в пыльце яблонь и груш, что соответствует и более поздним данным А. Г. Пачева (1928) в отношении мандарина Уншиу. К тем же, по существу, выводам пришли еще ранее и другие авторы (Ewert, 1910; Knowlton, 1922; Stout, 1924).

И. Н. Рябов (1930) утверждал, что особенно большой изменчивостью процента прорастания, в зависимости от условий года и места прорастания плодовых растений, обладает пыльца сортов со средней прорастаемостью (от 30 до 70%), а по сообщению П. Браншайдта (Branscheidt, 1929) — сортов с плохой прорастаемостью. В урожайные годы, по наблюдениям Л. М. Ро, прорастаемость пыльцы выше, чем в неурожайные; сказываются также и условия лета, предшествующего цветению (Ро, 1929).

Лидфорс (Lidforss, 1909) усматривал некоторую закономерность в том, что пыльца водных, болотных и теневыносливых растений прорастает в средах с более низкой концентрацией сахара, тогда как пыльца ксерофитных растений, наоборот, требуются более высокие концентрации. По нашим данным, для пыльцы растений, цветущих ранней весной, также предпочтительны более слабые концентрации сахарных растворов. Эти особенности, по-видимому, объясняются большим разжижением клеточного сока водных и болотных (а также ранневесенних) растений, а отсюда и естественное требование более слабых сахарных растворов для прорастания пыльцы.

В этой связи известный интерес представляют наши исследования, показавшие, что на искусственных средах лучше прорастает пыльца энтомофильных растений (плодовые, значительная часть представителей мотыльковых, наперстянки и вообще норичниковые, некоторые лилейные и др.) и намного хуже (или даже вовсе не прорастает в обычных средах) — пыльца анемофильных (крапивные, коноплевые, маревые, злаки).

Наконец, весьма интересны наблюдения А. М. Маурина и И. А. Каурова. Оказывается, что «всхожесть пыльцы у ряда пород изменяется также в течение суток: в солнечную погоду в утренние часы она значительно выше, чем в полуденные» (Маурин, Кауров, 1956, с. 81). Большое влияние на жизнеспособность пыльцы оказывает гроза с дождем, после которой наблюдается повышенная активность прорастания пыльцы (Кауров, 1955). «Пыльца почти у всех подопытных растений, собранная в первые два-три часа после грозы, отличается от пыльцы, собранной в часы до начала грозы, своей неприхотливостью к среде, большей энергией прорастания и значительной длиной пыльцевых трубок» (Кауров, 1957, с. 279).

По данным А. Окса (Oakes, 1958), пыльца арахиса достигает максимального развития между пятым и седьмым часом утра; в это время и жизнеспособность ее самая высокая. Не установ-

лена заметная разница в прорастании пыльцы лука в зависимости от времени дня, когда ее собирали (Mann, Woodburg, 1939).

Метеорологические условия, влияющие на характер прорастания пыльцы, могут изменять и степень самостерильности или самофертильности в ту или иную сторону. Так, по данным Л. Н. Кохановской (1938), повышение влажности воздуха с одновременным понижением температуры ведет к преодолению самостерильности при самоопылении колумбийского картофеля (*Solanum rubinii* Juz. et Bun.). Ей же удалось повысить скрещиваемость между видами рода *Prunus* путем температурного воздействия (Кохановская, 1940). Мы (Голубинский, 1945б), как уже отмечалось, обнаружили заметные аномалии при прохождении мейоза в пыльниках хмеля в результате воздействия электрических разрядов во время грозы.

Влияние комплекса экологических факторов и особенностей агротехники

Нам неизвестны специальные исследования по влиянию агротехники на прорастаемость пыльцы в литературе, но в сопутствующих наблюдениях оно отмечается многими исследователями, главным образом плодоводами. Е. Зандстен (Sandsten, 1909), подчеркивая большое влияние, оказываемое состоянием здоровья дерева на жизнеспособность пыльцы, подкрепляет свое заключение результатами собственных опытов. Так, пыльца, собранная с деревьев запущенного участка сада, прорастала намного хуже, чем пыльца, взятая с деревьев хорошо присматриваемого участка, и трубки были значительно короче. Это же примерно отмечали и такие авторы, как Б. Лидфорс (Lidforss, 1899а, 1909), В. Туфт и Г. Фильп (Tuft, Phylp, 1925), В. В. Пашкевич (1930) и другие.

Через 30 лет данные Е. Зандстена были подтверждены В. П. Махлаюком (1939), а недавно — и В. С. Омельченко (1967). По данным Е. Андерсон (Andersson, 1954), пыльца ели от свободно произрастающих деревьев прорастает лучше, чем пыльца, взятая в насаждении.

Еще в 1899 г. Б. Лидфорс отмечал, что в зависимости от географических условий произрастания изменяется состав питательных веществ в пыльце, а следовательно, и ее прорастаемость. В северных широтах и в горах условия более благоприятствуют накоплению крахмала, чем в южных широтах. В опытах того же автора (Lidforss, 1909) пыльца *Tradescantia virginica*, выращенная в Лунде, хорошо прорастала в 1—2%-ном растворе сахара, а для пыльцы, выращенной в Лейпциге, концентрацию раствора уже пришлось повысить до 15—20%, что автор объяснял большей сухостью местного климата. Подобный материал находим и в более позднем сообщении Б. Кавецкой (Kaweska, 1925). Однако Е. Штернер (Sterner, 1913) не обнаружил существенных разли-

чий в прорастаемости пыльцы растений одних и тех же видов из Скандинавии и Средней Европы.

Как справедливо отмечала А. В. Дорошенко (1928, с. 219), противоречия в данных Б. Лидфорса и Е. Штернера могут объясняться индивидуальными особенностями исследованных растений. Правда, и Р. Р. Шредер (1929) также не обнаружил заметной разницы в прорастании пыльцы отдельных особей одного сорта плодовых, выращенных в разных географических условиях.

Сравнительное исследование пыльцы 17 сортов нарцисса из коллекции Ереванского ботанического сада (Зарян, 1968), собранной с одних и тех же сортов, произрастающих в трех зонах, с целью выяснения влияния условий произрастания растений на жизнеспособность их пыльцы показало, что наиболее высокой была фертильность пыльцы в умеренно влажной лесной зоне (Кировакан), несколько ниже — в сухой континентальной (Ереван) и наиболее низкой — в умеренно холодной зоне.

С. Ф. Черненко сообщал, что «пыльца, полученная с юга, несмотря на значительную разницу во времени между сбором и ее употреблением при опылении, нередко дает лучшие результаты, по сравнению с пылью, собранной перед ее употреблением на месте от стандартных сортов» (1934, с. 129). При выращивании картофеля на пойме фертильность пыльцы повышается (Детярева, 1965). На значительные различия в жизнеспособности пыльцы хлопчатника, в зависимости от фона почвенного питания, указывают С. С. Садыков и В. С. Омельченко (1966, 1969). Сильное влияние эколого-географических условий произрастания растений на избирательность оплодотворения наблюдала в опытах с махоркой П. В. Михайлова (1950в).

Многие авторы, хотя и не занимались специально вопросом проращивания пыльцы, отмечают различие в плодовитости одних и тех же растений в зависимости от географических и экологических условий произрастания. Так, например, многие сорта яблонь, давшие отрицательные результаты при самоопылении в саду, хорошо завязали плоды в теплицах (Rawes, 1922). Сорт яблони Джонатан при выращивании его в Виктории (Австралия) является самостерильным, тогда как в США он самофертилен. По нашим данным, в условиях Полтавы сорт Папировка один год полностью самостерилен, в другой же год дает довольно много плодов при самоопылении.

А. Циглер и П. Браншайдт (Ziegler, Branscheidt, 1927) подчеркивали большое значение питания дерева для образования хорошей, жизнеспособной пыльцы. Пыльца от здоровых, хорошо питающихся растений или даже отдельных их веток значительно лучше прорастает и менее капризна к изменениям концентраций растворов, чем пыльца от ослабленных, плохо питавшихся растений. Особенно показательны опыты по сравнению влияния питания дерева на прорастаемость пыльцы у разных растений одного сорта (клона).

Влияние агротехники на жизнеспособность пыльцы плодовых деревьев довольно подробно изучал Л. М. Ро (1929). Проведенные им параллельные опыты по проращиванию пыльцы с деревьев одного сорта, выращиваемых на разном агрофоне, показали, что у «плохо питающихся деревьев ранета Ландсбергского прорастаемость составляла 11,5 и 29,5%, в то время как у хорошо упитанных деревьев таковая доходила до 67,1%» (1929, с. 17).

Заметное влияние на энергию прорастания оказывает также возраст дерева. В опытах Л. М. Ро пыльца с молодых деревьев обладала более низкой прорастаемостью, чем со взрослых. К сходным выводам пришел в свое время и М. Крен (Crane, 1927), а еще ранее — С. Бич с сотрудниками (Beach, Bouth, Taylor, 1905). Однако по данным шестилетних исследований В. Г. Минаевой (1964), у большинства сортов яблони на протяжении почти всех лет исследования лучше прорастала пыльца более старых деревьев, вступивших в пору максимального плодоношения от 16 до 23 лет назад. В отдельные годы лучше прорастала пыльца молодых деревьев. С. Уэнтворту (Wentworth, 1929) не удалось установить заметной связи жизнеспособности пыльцы с различной силой и здоровьем дерева, что нам представляется весьма странным.

Последние, более тщательные наблюдения М. Бурга (Burg, 1965a, b) над пылью ивы белой (*Salix alba* L.) показали, что процент прорастания пыльцы из цветков молодых растений (на искусственных средах) намного выше, чем из цветков старых деревьев. Наши исследования целиком подтверждают наблюдения Бурга. Да это и вполне понятно, если принять во внимание здоровье и лучшие условия питания молодых растений.

Таким образом, особенности агротехники сказываются на прорастаемости пыльцы в такой же степени, как и на общем состоянии растения, энергии его роста и размере урожая. Однако несколько непонятными нам кажутся наблюдаемые Л. М. Ро случаи более низкой прорастаемости пыльцы с молодых деревьев. В опытах Ф. Мержана и С. Каттинга (Mergen, Cutting, 1957) с пылью хвойных, например, подобного несоответствия не установлено. Возможно, Ро имел дело с гибридными молодыми организмами в процессе их становления. Во всяком случае эти выводы требуют проверки.

Мы уже отмечали, что разные сроки посева однолетних растений отражаются на степени жизнеспособности и даже на внешнем виде пыльцы. В частности, по данным Р. Рустамовой (1966), пыльца сои из растений ранних сроков посева бывает значительно крупнее, чем из растений поздних сроков посева, а процент выполненных зерен и процент прорастания — выше.

Влияние грибковых заболеваний на процессы эмбриогенеза изучала Н. А. Чуксанова (1964). Оказалось, что у растений красного клевера, пораженных *Botrytis anthophila*, пыльцевые трубки растут в тканях пестика в разных направлениях и часто неспо-

собны обеспечить оплодотворение. При развитии грибки в пыльниках повышается количество стерильной пыльцы, пыльцевые зерна прорастают преждевременно (до образования яйцевого аппарата), и все это ведет к заметному снижению семенной продуктивности клевера.

Большой интерес представляют также многочисленные исследования И. М. Полякова и его сотрудников (Михайлова, 1950; Поляков, Колосова, Михайлова, 1959) по влиянию возраста, агрофона, прививок, эколого-географических условий произрастания и других факторов на направленную избирательность оплодотворения.

Влияние подвоя

Рассмотренные выше случаи определенного влияния условий питания как главного фактора агротехники на прорастаемость пыльцы несомненно могут быть отнесены и к влиянию подвоя. Особенности питания и характер обмена веществ при прививке одного и того же растения на разные подвои заметно различаются, можно аргументированно утверждать, что эти различия должны отразиться на поведении пыльцы при проращивании. Однако, насколько нам известно по литературе, на вопросе о влиянии подвоя останавливались только Л. М. Ро (1927) и автор настоящей книги (Голубинский, 1934; Голубинский, Рыбаченко, 1940). Ро, изучая биологию цветения одних и тех же сортов яблони на разных подвоях, отмечал повышенный процент деформированной пыльцы у растений, привитых на карликовых подвоях, в сравнении с привитыми на обыкновенных дичках.

Мы изучали влияние подвоя на характер прорастания пыльцы у нескольких сортов яблонь и груш в специальном опыте. Были получены довольно интересные результаты (табл. 13). Так, у груши Бере зимняя Мичурина, привитой на три подвоя, четко видна прямая зависимость прорастания пыльцы от вида подвоя. Лучше всего прорастает пыльца, взятая с деревьев, растущих на собственных корнях (не привитых), хуже — с деревьев, привитых на дикую грушу, еще хуже — на яблоне и айве. Следовательно, чем более далеким в ботаническом отношении является привой по отношению к подвою, тем менее жизнеспособную пыльцу он продуцирует. Подобное явление наблюдалось и у Бере Октябрьской, хотя здесь, к сожалению, были только две комбинации подвоя.

Несколько отличные результаты получены при проращивании пыльцы яблони Славянка; пыльца с дерева, привитого на дикую яблоню, не проросла вовсе, тогда как пыльца дерева, привитого на дикую грушу, дала все же небольшой процент прорастания. Однако эту «ненормальность» мы объясняем тем, что пыльцу со Славянки, привитой на дикую яблоню, брали от цветков позднего цветения, запоздалых, когда дерево полностью отцвело и на нем

оставались лишь единичные цветки. Очевидно, в связи с этим пыльца из этих цветков была уже нежизнеспособной. В доказательство можно привести тот факт, что процент прорастания пыльцы, взятой с ветки Славянки, привитой в крону Антоновки обыкновенной, которая, в свою очередь, была привита на дикую яблоню, был выше, чем с дерева, привитого на дикую грушу.

Таблица 13

Влияние подвоя на прорастаемость пыльцы
и длину пыльцевых трубок у яблони и груши

Подвой	Дистиллированная вода		10%-ный раствор сахара	
	р, %	l, мк	р, %	l, мк

Груша Бере зимняя Мичурина

Контроль	31,4	340	89,2	1110
Дикая груша	21,6	280	85,0	941
Айва *	0,0	—	4,1	189
Яблоня *	6,1	102	10,5	332

Груша Бере Октябрьская

Дикая груша *	15,7	168	40,1	1119
Айва **	0,0	—	1,0	—

Яблоня Славянка

Дикая яблоня	0,0	—	0,0	—
Дикая яблоня ***	11,6	140	29,4	310
Дикая груша	0,0	—	16,4	180

* Непроросшая пыльца полопалась.

** Длина пыльцевых трубок не превышала трех диаметров зерна.

*** Привой — Славянка в кроне Антоновки, привитой на дикую яблоню.

На основании изложенных опытов можно сделать достаточно определенный вывод о несомненном влиянии подвоя на способность пыльцы подвоя к прорастанию (Голубинский, 1934).

Аналогичные результаты получены нами (Голубинский, Рыбаченко, 1940) и при изучении характера прорастания пыльцы конопля, выращенной на собственных корнях и привитой на хмель (табл. 14). Как и у плодовых, прививка у конопля ведет к снижению качества пыльцы, часто в такой степени, что пыльца вообще не прорастает. Только в одном случае из пяти процент прорастания пыльцы с привитых растений был несколько выше, чем в контроле.

Интересно отметить и то, что пыльца растений конопля, привитых на хмель, не прорастает уже через сутки после сбора (рас-

тение 5), тогда как пыльца непривитых растений способна прорасти на искусственных средах до шести дней.

Б. Монтуэль и А. Генри (Montuelle, Henry, 1966), изучая морфологию и проращаемость пыльцы шести сортов яблони, привитых на разных подвоях (М I, II, VII, IX, XVI и на ММ 104 и 106), установили значительную разницу по этим показателям пыльцы, полученной на разных подвоях. На основании своих исследований авторы сочли возможным рекомендовать наиболее подходящие подвой для использования в питомниках.

Таблица 14

Влияние подвоя хмеля на проращаемость пыльцы конопля (1939 г.)

Растение конопля	Дата сбора и проращивания пыльцы	5%-ный раствор сахара + 0,25% агар-агара		10%-ный раствор сахара + 0,25% агар-агара	
		р, %	l, мм	р, %	l, мм
Привитое на хмель					
1	4.VIII	0,0	—	0,0	—
2	4.VIII	66,67	220	22,45	134
3	4.VIII	0,0	—	5,0	201
4	7.VIII	0,0	—	0,0	—
5	10.IX *	0,0	—	0,0	—
Непривитое	9.IX	45,55	73	45,54	103

* Дата проращивания пыльцы (сбор — 9.IX).

Таким образом, как видим, для садоводов-практиков недостаточно определить процент прорастания пыльцы и длину пыльцевых трубок того или иного сорта, но необходимо также знать, какой именно подвой и каким образом влияет на прорастание пыльцы данного сорта. Только на основе всестороннего изучения данного вопроса можно будет достичь надлежащего эффекта от посадки больших массивов садов с ограниченным ассортиментом. Однако в этом направлении опыты еще почти не проводились.

Особенности прорастания пыльцы в связи с местоположением цветка на растении

И. В. Мичурин в ряде своих статей подчеркивал, что на успешность процесса оплодотворения и увеличение процента выхода практически ценных гибридных семян сильно влияет местоположение на растении опыляемых цветков. В частности, И. В. Мичурин (1939) при работах по гибридизации отдавал предпочтение цветкам, размещенным с южной стороны кроны, ближе к основным проводящим ветвям. На это же указывают и последователи Мичурина (Беркут, 1936; Цвейгельт, 1936). Было бы неправильно оценивать эти замечания Мичурина как узкопрактиче-

ские соображения при работах по гибридизации. Значение их намного шире и общебиологический их характер очевиден. *

Особенности прорастания пыльцы из цветков, взятых с разных частей растения или даже в пределах одного соцветия, в зависимости от срока зацветания отмечали многие исследователи (Черняев, 1928; Ро, 1929; Пачев, 1938; Аслаян, 1948; Ильинский, 1948; Кострюкова, 1949; Голубинский, 1950в; Шайтан, 1951; Углов, 1959). Подобные работы встречаются и в зарубежной литературе (Andersson, 1954; Vondráček, 1963). Большинство авторов вполне солидаризуется с изложенными выше высказываниями Мичурина, но есть и некоторые расхождения.

Если в опытах Р. Р. Шредера (1929) проращивание пыльцы, взятой с разных сторон кроны дерева, не оказало заметного влияния на ее всхожесть, то в опытах И. М. Шайтана (1951), как и в наших опытах (Голубинский, 1950а), процент завязавшихся плодов у яблони оказался выше при опылении цветков, взятых с южной и западной стороны. Кроме того, Шайтан обнаружил, что на отдельном побеге косточковых пыльца лучше прорастает в его нижней и средней частях и что пыльца в разных местах побега не только имеет различную способность к прорастанию, но и различается по внешнему виду.

П. Д. Углов (1959) реакцией на пероксидазу (по Шардакову, 1940а) и прямым проращиванием на искусственных средах установил, что наибольшей жизнеспособностью обладает пыльца цветков, расположенных в средней части стебля, в пазухах листьев с наибольшей ассимилирующей поверхностью, притом в период массового цветения. Примерно то же показали и наши наблюдения над плодовыми и некоторыми травянистыми растениями (Голубинский, 1950а). По данным И. Вондрачека (Vondráček, 1963), у яблони лучше прорастала пыльца из средних цветков соцветия. По наблюдениям К. Ю. Кострюковой (1949), пыльца нижних цветков соцветия (к сожалению, автор не указывает вид растения) лучше прорастает и дает более длинные трубки, что автор пытается объяснить другими требованиями к среде более старых стадийно, верхних цветков соцветия. По данным А. Т. Даровой (1960), у винограда как раз в нижних цветках соцветия образуется более крупная пыльца.

Р. Р. Шредер, проращивая пыльцу разных тычинок одного и того же цветка, обнаружил заметное колебание процента прорастаемости, хотя и без определенной закономерности. Так, «у Долланской Венгерки всхожесть пыльцы 17 тычинок, начиная с самой длинной, оказалась следующей: 27, 10, 29, 30, 21, 17, 21, 19, 11, 25, 25, 10, 11, 3, 3, 12, 11. Короткие тычинки помещаются к центру цветка.

Разница в географическом положении мало влияла на всхожесть» (1929, с. 66).

В опытах Е. Е. Аслаяна по проращиванию пыльцы разных сортов винограда «при подсчетах оказалось, что прорастаемость

пыльцы одного и того же сорта резко колеблется не только по годам, но даже в одном и том же варианте опыта, в пределах одного соцветия» (1948, с. 28). Эти наблюдения автор, вслед за И. В. Мичуриным, объясняет «различием химической и физиологической структуры пыльцевых зерен, зависящих от условий питания, процессов формирования и созревания пыльцы и ряда других факторов» (там же, с. 28—29). К подобным выводам еще ранее пришел В. Валле (Valleau, 1918), а затем Л. Фаустус (Faustus, 1953).

По данным В. С. Шубенко, в опытах с кукурузой «при опылении более жизнеспособной пыльцой из центральных стержней соцветия формируются растения, более продуктивные по сравнению с растениями, полученными при опылении пыльцой со всего соцветия, в массе менее жизнеспособной» (1958, с. 122).

А. П. Ильинский, ссылаясь на опыты В. В. Письяуковой, отмечает, что у *Scabiosa atropurpurea* L. «краевые цветы в 1,5 раза крупнее срединных, и в то время как последние актиноморфны, краевые резко зигоморфны. Краевые цветы не увядают до распускания всех цветов соцветия, которое идет от периферии к центру. Наблюдаются все степени абортирования тычинок в краевых цветках. Количество пыльцы в них меньше, чем в пыльниках тычинок срединных цветков. Жизнеспособность пыльцы краевых цветков 74, срединных 89» (1948, с. 29).

Прорастаемость пыльцы зависит не только от расположения цветка на растении, но даже от размеров пыльцевых зерен в пределах одного пыльника. Так, в опытах Д. В. Тер-Аванесяна (1952, с. 156) при опылении цветков хлопчатника сорта 8517 пыльцой с нижней части тычиночной колонки было получено 53% завязавшихся коробочек; при опылении же цветков пыльцой с верхних тычинок завязалось только 17,3% коробочек, причем пыльцевые зерна в нижних пыльниках были крупнее, чем в верхних. Впрочем, подобные примеры мы уже приводили.

Наблюдая заметную разницу в поведении пыльцы, взятой на разных частях растения, мы решили провести соответствующий опыт. Полученные нами данные, с одной стороны, подтверждают основные принципы положений И. В. Мичурина и, с другой стороны, дают много новых деталей, освещающих интересующий нас вопрос (Голубинский, 1950). Исследование проводили на протяжении двух лет (1948—1949 гг.) в основном на пылеплодовых деревьев, а также некоторых дикорастущих растений — представителей нескольких, далеких друг от друга, семейств. Из цветков, у которых только начали растрескиваться пыльники, заготавливали пыльцу и немедленно высевали для проращивания, которое проводили в 15%-ном растворе сахара, в висячей капле на нижней поверхности крышек чашек Петри при температуре 20—24°.

Проверки осуществляли через сутки после посева. Процент прорастания определяли, подсчитывая все проросшие и непро-

росшие зерна в поле зрения микроскопа. Повторность — трехкратная. Одновременно с подсчетом зарисовывали пыльцевые трубки при помощи аппарата Аббе с целью измерения их длины. Учитывая установленное нами в предыдущих опытах (Голубинский, 1945а, 1946б) влияние густоты посева пыльцы на ее прорастание (этому вопросу мы посвящаем специальный раздел), мы на протяжении всего исследования стремились высевать по возможности одинаковое количество зерен в капле раствора.

Исследования проводили в таких направлениях: а) влияние сторон горизонта на прорастание пыльцы; б) прорастание пыльцы в зависимости от положения цветка в соцветии; в) влияние времени раскрытия цветков на прорастание пыльцы.

Первой задачей наших исследований было установить, как замечания И. В. Мичурина, в смысле выбора цветка для опыления, будут относиться к прорастаемости пыльцевых зерен. Цветки во всех случаях выбирали одновозрастные, но, по возможности, всегда с периферии и к тому же на одной высоте от поверхности земли. Проращивали пыльцу немедленно после срывания раскрытых цветков и притом одновременно со всех сторон горизонта.

Результаты исследований обоих лет оказались вполне тождественными и полностью подтвердили справедливость положений И. В. Мичурина (табл. 15). Как видно из приведенной таблицы, у представителей четырех семейств, довольно далеких друг от друга, результаты получены аналогичные: как процент проросших зерен, так и длина пыльцевых трубок из цветков, взятых с южной стороны растения, значительно выше, чем из цветков, взятых с северной стороны. Промежуточное в этом отношении положение занимает пыльца из цветков, взятых с восточной и западной стороны.

Установленные закономерности мы объясняем не столько особенностями питания, сколько условиями освещения в процессе развития бутонов и цветков. Лучшая освещенность, а возможно, и более повышенная температура на южной и западной стороне дерева содействуют более полноценному формированию пыльцевых зерен. По-видимому, этим же объясняется завязывание более крупных и красивых плодов с южной и западной стороны кроны.

Как известно, даже в одном соцветии отдельные цветки находятся далеко не в одинаковых условиях питания. Это, конечно, приводит к определенной разнице в величине пыльцевых зерен (Андреев, 1925), что, безусловно, не может не отразиться и на особенностях прорастания пыльцы. Для проверки этого положения мы провели соответствующий опыт. У ряда растений были взяты цветки из разных мест одного и того же соцветия или же разного времени раскрытия (зацветания). Пыльцу в разных местах соцветия брали в один и тот же день и сразу же проращивали. Результаты проращивания, приведенные в табл. 16, показали, что у яблонь и груш лучше прорастает пыльца цветков,

раскрывшихся (зацветших) первыми в соцветии. У бузины лучшую пыльцу имеют средние цветки соцветия, а у конского каштана — нижние цветки. У растений с цветками, размещенными по высоте стебля наподобие метелок (как у подмаренника весеннего), более жизнеспособна пыльца цветков нижней части, т. е.

Таблица 15

Характер прорастания пыльцы плодовых деревьев
в зависимости от положения цветка на растении

Вид *	Сторона растения	р, %	l, мк
Опыты 1948 г.			
Яблоня (Донешта)	Южная	88,9	786
	Северная	81,8	678
Смородина (Лия плодородная)	Южная	62,1	318
	Северная	53,8	223
Бузина черная	Южная	49,6	244
	Северная	23,4	148
Карагана древовидная	Южная	93,8	652
	Северная	87,4	470
Опыты 1949 г.			
Яблоня (Антоновка)	Южная	33,6	198
	Северная	6,3	115
	Восточная	11,4	120
	Западная	12,1	136
Яблоня (Ренет Шампанский)	Южная	27,6	492
	Северная	6,1	148
	Восточная	21,4	365
	Западная	12,5	279
Груша (Ильинка)	Южная	49,4	381
	Северная	24,1	227
	Восточная	31,6	298
	Западная	32,4	318
Черешня (Неизвестный)	Южная	25,8	403
	Северная	9,4	116
	Восточная	18,7	298
	Западная	18,1	308

* В скобках указан сорт.

опять-таки ранее зацветающих и лучше питающихся. Таким образом, различие в питании отдельных цветков соцветия отражается и на способности пыльцы этих цветков к прорастанию. Поэтому далеко не все равно, из каких цветков соцветия брать пыльцу для опыления.

Существенное влияние на прорастаемость пыльцы оказывает очередность зацветания цветков на растении. По данным К. А. Сапельниковой, «пыльца, взятая в конце периода полного цветения, дала заметно худшую прорастаемость, по сравнению с пыльцой, взятой на 1, 2 и 3 день периода полного цветения»

(1934, с. 118). В частности, всхожесть пыльцы персиков, взятой на десятый день после начала полного цветения, была вдвое ниже всхожести пыльцы в первый день массового цветения. То же наблюдала и А. Т. Дарова (1960) у пыльцы винограда. Это явление, по нашему мнению, объясняется ухудшением условий питания цветков к концу цветения дерева.

Сравнительные исследования особенностей прорастания пыльцы, взятой с цветков начала и конца цветения, проведены Р. Р. Шредером (1929). Проращивание пыльцы яблони сорта

Таблица 16

Влияние времени зацветания и места в соцветии
на прорастание пылевых зерен

Вид *	Цветки в соцветии	р, %	l, мк
Яблоня (Глогеровка)	Раскрывшиеся первыми	83,6	791
	последними	34,1	318
Груша (Ильинка)	первыми	52,8	467
	последними	19,3	203
Бузина черная	Из середины	12,8	153
	Наружные	32,1	240
Конский каштан обыкновенный	Нижние	83,2	321
	Средние	51,8	158
	Верхние	64,4	240
Подмаренник весенний	Верхний	5,8	73
	Средний	9,9	98
	Нижний	24,8	211

* В скобках указан сорт.

Поздноцветущее Тафтяное, взятой с цветка, раскрывшегося 25 апреля, дало 94,2% всхожести, а с цветков, раскрывшихся 9 мая, — 89,4%. Правда, сам автор эти результаты не считает вполне убедительными. Результаты опытов с пыльцой груш сорта Регентша были намного достовернее: всхожесть пыльцы цветков, собранных 19 апреля и 8 мая, составила 91,6% и 63,9% соответственно.

Е. Ф. Важническая (1960) отмечает, что пыльца культурных крестоцветных (брюквы, репы, турнепса) обладает наилучшей прорастаемостью в период массового цветения. То же установлено и В. М. Кудрявцевой (1964) для видов *Polygonum* sp.

Интересные результаты получены в опытах Г. В. Ткаченко (1957). Он наблюдал в прорастании пыльцы плодовых определенную закономерность: в первые дни цветения яблони, черешни и сливы процент прорастающей пыльцы несколько понижен, а в цветках, раскрывшихся в последующие дни, — увеличивается. Более резко это выражено у абрикоса. «...В течение первых четырех

дней периода цветения, когда процент раскрывшихся бутонов доходил до 23, процент прорастающей пыльцы был равен нулю, и только в последующие дни он начал постепенно повышаться... Исключением является груша, у которой процент проросших в первый день пылевых зерен даже выше, чем процент зерен в последующие дни» (Ткаченко, 1957, с. 68).

Мы провели аналогичный опыт с яблоней, грушей и акацией желтой (караганой древовидной): проращивали пыльцу как первых, так и последних по времени зацветания цветков, размещен-

Таблица 17

Влияние времени раскрывания цветка
на прорастание пыльцы

Вид	Цветки *	р, %	t, мк
Яблоня дикая	а	91,2	836
	б	44,6	319
Груша дикая	а	88,3	592
	б	24,7	289
Карагана древовидная	а	96,3	933
	б	76,6	692

* а — раскрывшиеся первыми; б — раскрывшиеся последними.

ных с южной стороны растения, приблизительно на одной высоте над поверхностью земли. Так как пыльцу первых и последних по времени раскрывшихся цветков проращивали неодновременно, обращали особое внимание на создание максимально сходных условий проращивания (температура помещения, растворы сахара и т. д.).

Разница в прорастании пыльцы сравниваемых цветков оказалась довольно значительной (табл. 17), причем во всех случаях в пользу цветков, раскрывающихся первыми.

У губоцветных, норичниковых и многих других растений длина тычинок в одном цветке бывает неодинаковой. По наблюдениям И. А. Кирюхина (1940а), при опылении цветков *Antirrhinum* смесью пыльцы из пыльников коротких тычинок завязывалось вдвое меньше семян, чем при опылении смесью пыльцы из длинных тычинок. Логично предполагать, что и прорастаемость пыльцы в этом случае должна различаться. Однако специальные исследования в этом направлении, насколько нам известно, не проводились. Наши ориентировочные опыты по проращиванию пыльцы из пыльников разной длины тычинок *Digitalis purpurea* L. и других видов не дали определенных результатов: всхожесть пыльцы во всех случаях оказалась примерно одинаковой.

Изложенные в настоящем разделе результаты исследований дают возможность сделать следующие выводы:

1. Положение И. В. Мичурина о выборе для опыления цветка с южной стороны растения находит подтверждение и при проращивании пыльцы. Пыльца цветков с южной стороны кроны прорастает гораздо лучше, чем с северной. Запад и восток занимают промежуточное положение. Таким образом, и сбор пыльцы для опыления следует проводить на цветках с южной или юго-западной стороны кроны.

2. Лучше прорастает пыльца первых по раскрытию цветков как в соцветии, так и на растении в целом, что связано с лучшим питанием этих цветков.

3. У бузины черной пыльца из цветков снаружи соцветия прорастает лучше, чем из цветков внутри соцветия.

4. У растений с метельчатыми и кистевидными соцветиями пыльца прорастает лучше с цветков нижней части соцветия.

В наших аналогичных опытах с пылью наперстянки пурпурной были получены, по существу, те же результаты, что и в опытах с пылью хмеля. По данным Е. Зандстена (Sandsten, 1909), на продолжительность прорастания пыльцы сильно влияет толщина и особенности стенок пыльцевых зерен.

ВЛИЯНИЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫХ ВЕЩЕСТВ НА ПРОРАСТАНИЕ ПЫЛЬЦЫ

Ботаническая литература изобилует сообщениями о положительном влиянии ничтожных количеств так называемых физиологически активных веществ (витамины, ферменты, ростовые вещества или регуляторы роста, гормоны, ауксины и т. п.) на рост и развитие растений. Одних только сводок и обзоров на эту тему насчитывается несколько десятков.

Пыльца растений исключительно чутко реагирует на малейшие изменения в условиях прорастания, особенно при проращивании ее на искусственных средах. Исследователям довольно часто приходится констатировать значительные расхождения в прорастании одной и той же пыльцы при, казалось бы, вполне идентичных условиях проращивания. Подобные расхождения можно объяснить только тем, что при проращивании пыльцы не были учтены те или иные «мелочи»: степень очистки дистиллированной воды, чистота реактивов, посуды, несоответствие в условиях температуры проращивания, освещения, качество (степень зрелости) самой пыльцы и т. д., на чем мы довольно подробно останавливались в предыдущих разделах. Само собой разумеется, что на проращивание пыльцы большое влияние оказывают физиологически активные вещества.

Уже Ван Тигему (Van Tieghem, 1869) было ясно, что действие диастазы и инвертирующего фермента играет определенную роль в питании пыльцевой трубки, а равно и в ее росте в тканях пестика. Во время роста пыльцевой трубки реакция на

крахмал постепенно слабеет, что свидетельствует о его превращении и потреблении. Диастаза и инвертирующий фермент были обнаружены также в пестике и рыльцах растений. Этот факт может указывать на то, что пыльцевая трубка, прорастая в тканях пестика, получает оттуда дополнительное питание (Sandsten, 1909; Знаменский, 1913).

В опытах Л. Найта (Knight, 1917) при прорастивании пыльцы яблони на искусственных средах «лучшие результаты получаются в 3% фруктозе с прибавлением незначительного количества аспарагина, который в нормальных условиях всегда присутствует в тканях столбика яблони. На этой среде пыльцевые трубки достигают длины, превосходящей даже длину пути от рыльца до семязачек» (цит. по Ро, 1929, с. 6). Аналогичные результаты получены и С. Эккерсоном, (Eckerson, 1917). По данным П. Браншайдта (Branscheidt, 1930), диастаза (амилаза) в сильной степени стимулирует прорастание пыльцы, и в особенности рост пыльцевых трубок. «При опытах над рН с диастазой, максимум прорастания лежит в области оптимума рН для действия диастазы. Пепсин тормозяще действует на прорастание и рост трубок. Это тормозящее действие пепсина основывается, возможно, на том, что оптимум влияния пепсина находится в столь кислой среде (рН = 1,5—1,6), что прорастание пыльцы невозможно» (Branscheidt, 1930, с. 451).

Как уже отмечалось, определенное влияние на прорастание пыльцы оказывают также протеиновые соединения, аспарагин, декстрин, фолликулин и другие вещества. Гликоколь и аспарагин в опытах Р. Бринка (Brink, 1924a) дали отрицательные результаты, пептон же значительно усиливал рост пыльцевых трубок.

Еще в начале текущего столетия в дрожжах и их экстрактах были обнаружены какие-то неизвестные в то время вещества, активизирующие жизненные процессы. Так, Е. Вильде (Wildiers, 1901) показал, что если к питательной среде, состоящей из сахара, аммонийной соли и зольных элементов, добавить дрожжевой экстракт, то посеянные на эту среду дрожжи начинают усиленно расти и размножаться, тогда как в отсутствие экстракта дрожжи не растут и не размножаются. При этом было установлено, что в группу «биос» входит витамин В₁, биотин и мезоинозит. Неудачное название «биос» дано этой группе веществ еще тогда, когда исследователи ничего не знали об их химическом составе и наблюдали только их влияние на рост растений (Генкель, 1962).

Присутствие дрожжей в питательном растворе в опытах Бринка (Brink, 1924a) повышало длину пыльцевых трубок у огурцов на 60%, у *Primula* — на 72%, а у *Lythrum* — даже на 142%. Вещества, находящиеся в клетках дрожжевых грибов, устойчивы к высокой температуре (подобно веществам в столбиках пестиков) и весьма активны в самых незначительных количествах. При добавлении двух капель разведенных в небольшом количестве воды дрожжей к 25 г раствора агар-агара длина пыльцевых

трубок исследованных автором видов весьма заметно увеличивается. Кипячение дрожжей в течение 15 мин даже увеличивает активность веществ, стимулирующих рост пыльцевых трубок. Даже прогревание дрожжей в автоклаве при температуре 120° не разрушило полностью этих веществ, и они все еще стимулировали рост трубок, хотя и значительно слабее, чем непрогретые дрожжи. Р. Бринк подчеркивал достоверность полученных им данных: опыты повторялись неоднократно и всегда приводили к аналогичным результатам.

Вещества дрожжевых клеток, усиливающие рост пыльцевых трубок, по мнению Бринка, являются производными белков или витаминов. К сходным выводам на основе глубоких и всесторонних исследований приходит И. М. Поляков (ряд работ). В одной из своих работ он писал: «...Исследуя рост пыльцы табака и махорки на искусственных средах, мы убеждались в том, что пыльца требует для своего оптимального развития наличия в средах некоторого количества веществ, которые именуются разными исследователями по-разному: дополнительными факторами роста, дополнительными факторами питания, веществами группы биос и т. д. По существу же речь идет о веществах группы витамина В, а именно о витамине В₁ (тиамине), биотине и пантотеновой кислоте.

Предварительные опыты показали, что пыльца разных видов (и даже сортов одного вида) требует различных количеств витаминов группы В₁ для своего оптимального развития. Так, оптимальная концентрация витамина В₁ (в мг/л) оказалась: для *Nicotiana tabacum* L., сорт Ходосевич — 0,0002; сорт Остроковец — 0,001; для *N. rustica* L., сорт Желтая 109 — 0,0001; для *N. alata* Link et Otto. — 0,005; для *N. suaveolens* — 0,001; для *N. acuminata* — 0,0001 и для *N. paniculata* — 0,0005» (1949, с. 683).

В поллиниях орхидей Г. Фиттинг (Fitting, 1909) обнаружил так называемый пыльцевой гормон. В многолетних экспериментах с этим гормоном Ф. Лайбах с сотрудниками (Laibach, 1932, 1933; Laibach, Fischnich, 1936a, b; Laibach, 1936) показали высокую их эффективность, подобную действию ростовых веществ колеоптилей, с которыми Лайбах, а также П. Бойсен-Йенсен (1938) его и отождествляют. Однако, как нам кажется, это отождествление не совсем правильно, так как в наших опытах (правда, пока предварительных) действие вещества, выделяемого поллиниями орхидных, на пыльцевые зерна, проращиваемые на искусственных средах, заметно отличается от действия веществ из верхушек колеоптилей. Пыльцевые гормоны, аналогичные обнаруженным в поллиниях орхидных, выявлены Лайбахом (Laibach, 1933) также в пыльце *Hibiscus*, а в пыльце секвойи, как указывает К. Тиман (Thiman, 1934), они еще более активны, чем в пыльце орхидей.

Установив факт выделения цветками растений этилена — вещества с высокой физиологической активностью, Ю. В. Ракитин и З. Г. Крейдлина (1945) высказали предположение, что этилен

является одним из существенных факторов репродуктивного процесса, подтверждаемое и нашими опытами по проращиванию пыльцы над лепестками цветков (см. об этом ниже).

«При исследовании настурции (*Tropaeolum majus* L.) как представителя двудольных и *Milla bifolia* семейства лилейных из однодольных было установлено, что кольчатый шестиатомный спирт инозитол усиливает прорастание пыльцы у *Milla* по сравнению с контролем на 90%, причем длина пыльцевых трубок в обоих случаях остается почти одинаковой. В то же время гуанин (пуриновое соединение) усиливал рост пыльцевых трубок по сравнению с контролем на 157%, почти не содействуя повышению процента прорастания пыльцы. Другие же вещества, например аценафтен и парааминобензойная кислота, напротив, стимулировали оба процесса в одинаковой степени; то же наблюдается и в отношении других соединений — витаминов, пиримидинов, пуринов» (Модилевский, 1953б, с. 70).

Г. Анхойзер (Anchaeusser, 1953) сообщает об успешных результатах проращивания пыльцы *Pinus montana* и *Ceratostylis* в растворах сахарозы разной концентрации (2—10%) с добавлением азефрина, аланина и амида никотиновой кислоты.

С. И. Лебедев (1949) отмечал, что бедная каротином пыльца бегонии или бузины гораздо лучше прорастает на искусственных средах в присутствии богатой им пыльцы акации или коровяка. Наибольшее количество каротина и каротиноидов Лебедев обнаружил в пыльце псудосолнечника, лилии и желтой акации, относящихся к разным семействам. Действие каротиноидов на пыльцу изучал также Ф. Шварценбах (Schwarzenbach, 1953).

Новейшие исследования

За последние годы количество исследований по влиянию активных веществ на прорастание пыльцы значительно возросло. Изыскиваются возможности использования для этих целей новых синтетических веществ. Ряд авторов пытается объяснить механизм действия активных веществ на процессы метаболизма в пыльце и пыльцевых трубках, увязывая их с наличием этих веществ в пыльце и тканях пестиков. В исследования вовлекаются самые разнообразные активные вещества.

Наряду со стимуляторами подвергаются исследованию и вещества-ингибиторы (Генчев, Гюров, 1964; Dhuria et al., 1965; Бритиков, Мусатова, Владимирцева, 1966; Kamienska, 1967; Simola, 1967; Goss, 1968). Встречаются попытки (Tanaka, 1958) объяснения слабого роста пыльцевых трубок отдельных растений присутствием в пыльце ингибиторов роста. К. Танака (Tanaka, 1964) выделил из эфирного экстракта пыльцы *Pinus densiflora* кислую фракцию, которую затем разделял при помощи хроматографии на бумаге. Хроматограммы разрезали на десять зон, каждую элюировали $\frac{1}{180}$ M фосфатным буфером (pH 5,4—6,1) и на

элюатах проращивали пыльцу сосны и традесканции. В пыльце было обнаружено два ингибитора с Rf 0,5—0,7 и 0,2—0,4. Ингибитор с Rf 0,5—0,7, судя по его биологическому действию, неидентичен *транс*-коричной кислоте, ингибирующей прорастание пыльцы многих видов (Goss, 1968). В качестве сильных ингибиторов прорастания пыльцы указываются канаванин и α , γ -диаминомасляная кислота (Simola, 1967). Допускается, что эти аминокислоты могут играть роль барьеров при гибридизации.

Из физиологически активных веществ в отношении влияния их на прорастание пыльцы, пожалуй, чаще других изучалось действие гиббереллинов (Chandler, 1957; Bose, 1959; Laboureu, 1960; Singh, Randhawa, 1961; Чайлахян, 1961; Кауров, Вакула, 1961а, б; Dhuria, Randhawa, 1963; Цанков, 1964, 1965; Datta, Chouhury, 1965; Vilasini et al., 1967; Голубинский, 1968а, 1969а, б; Хрянин, 1969). Большинство авторов отмечает положительное действие гиббереллина как на прорастание пыльцы, так и на рост пыльцевых трубок, однако в ряде случаев гиббереллин несколько снижал процент прорастания пыльцы, хотя и способствовал увеличению длины пыльцевых трубок (Singh, Randhawa, 1961; Dhuria, Randhawa, 1963; Лобанов, Тряпицина, 1965; Vilasini et al., 1967), или вообще не оказывал положительного влияния (Varas, 1962). В отдельных случаях (Кауров, Вакула, 1961а) действие гиббереллина проявлялось в тератологических изменениях пыльцевых трубок: изменялась форма их кончиков. Процент прорастания и длина пыльцевых трубок зависят от концентрации гиббереллина, которая, в свою очередь, зависит от свойств пыльцы исследованных растений. Оптимальные концентрации гиббереллина у разных авторов колеблются от 2,5 до 25 мг/л.

Все исследователи, работавшие с гиббереллином, сходятся на том, что оптимальная концентрация гиббереллина для получения максимального процента проросших зерен всегда ниже концентрации, необходимой для образования пыльцевыми трубками максимальной длины. Даже в тех случаях, когда концентрация раствора гиббереллина была столь высокой, что процент проросшей пыльцы оказывался значительно ниже контроля, пыльцевые трубки все еще значительно превосходили по длине и скорости роста пыльцевые трубки контроля (Dhuria, Randhawa, 1963; наши наблюдения).

Почти все авторы, изучавшие влияние активных веществ на прорастание пыльцы, в число объектов своих исследований включали витамины (Dandliker, Cooper, Stroub, 1938; Addicot, 1943; Wang, 1944; Овчаров, Низковская, 1948; Бритиков, 1952, 1954, 1957; Бритиков, Петропавловская, 1954; Генчев, Гюров, 1964; Овчаров, 1953, 1954; Овчаров и др., 1966; Врун, 1966а). Огромный интерес, проявляемый исследователями к витаминам, оправдывается той исключительной ролью, которую играют витамины в жизни растений вообще и в метаболических процессах в пыльце и пестиках в частности (Овчаров, 1969). Особенно большой

стимулирующий эффект оказывают такие витамины, как аскорбиновая кислота, тиамин, никотиновая кислота и каротин (Addicot, 1943; Wang, 1944; Лебедев, 1953; Бритиков, Петропавловская, 1954; Генчев, Гюров, 1964; Портянко, Дулова, 1969).

Однако данные отдельных авторов в отношении действия витаминов на пыльцу иногда весьма противоречивы. Так, в отличие от положительных результатов большинства исследователей, в опытах Ф. Ванга (Wang, 1944) аскорбиновая кислота задерживала, а никотиновая кислота, тиамин и пиридоксин заметно стимулировали прорастание пыльцы *Lotus corniculatus* L.; в других исследованиях (Вуцун, 1966а) получен отрицательный эффект тиамина, пиридоксина и никотиновой кислоты. В опытах К. Е. Овчарова (1953) тиамин и аскорбиновая кислота значительно стимулировали прорастание пыльцы. В отдельных случаях «витамины могут заметно усиливать прорастание пыльцы и слабо действовать на рост пыльцевых трубок, и наоборот» (Овчаров, 1969, с. 293).

Не отрицая значения витаминов для нормальной жизнеспособности пыльцы, Б. Жори и И. Вазил (Johri, Vasil, 1961) все же утверждают, что пыльцевые зерна сами по себе содержат достаточное количество витаминов и других стимулирующих веществ и что их добавление в питательные среды не может отразиться в такой степени, как добавление бора, количество которого в пыльце, по мнению упомянутых авторов, всегда недостаточно. Но наличие в пыльце даже достаточного количества витаминов все равно не снимает необходимости добавления их в питательную среду уже хотя бы потому, что значительная часть витаминов (как и других активных веществ) экстрагируется в питательные растворы (Кахидзе, Медведева, 1956), в результате чего содержание их в самой пыльце резко снижается, что отражается отрицательно на ее прорастании. Добавление к питательным растворам витаминов ослабляет, таким образом, экстрагирование их из пыльцы, и последняя нормально прорастает. Мы полагаем, что именно этим в значительной степени объясняется «стимулирующий» эффект внесения витаминов (и вообще активных веществ) в питательные растворы. Этим же, по-видимому, объясняется и небольшая длина пыльцевых трубок на искусственных средах в сравнении с длиной их в тканях столбиков.

При прорастании на рыльцах пыльца попадает в условия, оптимальные для нормального ее прорастания. Сtigматической жидкости мало, сравнительно с той, которая окружает пыльцу при прорастивании *in vitro*, и эта жидкость не может извлечь из пыльцы большого количества активных веществ. Кроме того, на рыльцах в процессе прорастания включаются активные вещества стигматической жидкости, стимулирующие и направляющие рост пыльцевых трубок.

Недооценка значения витаминов при прорастивании пыльцы обуславливается также и определенными недочетами в методике проведения опытов отдельными исследователями. Ошибки упо-

мянутых авторов, а отсюда и отрицание ими стимулирующего эффекта витаминов, обусловлены главным образом избыточным внесением изучаемых ими витаминов в питательные среды. В наших исследованиях (их описание приведено ниже) процент прорастания и длина пыльцевых трубок были максимальными при концентрации тиаминa всего лишь $10^{-8}\%$.

Неправоммерно стремление многих исследователей делать обобщающие выводы на основании результатов изучения прорастания пыльцы одного или немногих видов. Особенностью действия витаминов на пыльцу является их избирательность. Прорастание пыльцы одних видов отдельные витамины стимулируют в значительной степени, тогда как действие их на пыльцу других видов может оказаться гораздо слабее или даже вовсе не проявиться. Этого нельзя сказать о борной кислоте, действительно стимулирующей прорастание пыльцы всех исследованных нами видов.

Противоречивые данные получены при использовании индолуксусной кислоты (ИУК). Большинство авторов отмечает стимулирующий эффект ИУК на прорастание пыльцы, в частности пыльцы винограда (Портянко, Дулова, 1969), *Areca catechu* (Raghavan, Baruah, 1959), *Hibiscus* (Vilasini et al., 1967). В опытах других авторов (Sanford, Bonauos, Xanthakis, 1964) применение ИУК дало отрицательные результаты. Примерно то же самое имело место и с внесением в питательные среды 2,4-Д. Это вещество стимулировало прорастание пыльцы яблони, груши, джута стручкового (Červenka, 1964; Datta, Panda, 1964), но оказывало ингибирующее действие на пыльцу *Hibiscus* (Vilasini et al., 1967). Гидразид малеиновой кислоты давал отрицательные результаты (Datta, Panda, 1964).

В опытах Л. В. Ленсу (1964) по изучению ряда азотсодержащих веществ на прорастание пыльцы положительный эффект получен при использовании пролина и цистеина. Еще более убедительны результаты опытов Е. А. Бритикова, Н. А. Мусатовой и С. В. Владимирцевой (1966), проращивающих пыльцу ивы, петунии, традесканции и амариллиса на искусственной среде в присутствии *L*-форм пролина и его антиметаболитов — аналогов оксипролина и азецидин-2-карбоновой кислоты. Экзогенный пролин стимулировал прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок. Антиметаболиты пролина, особенно азецидин-2-карбоновая кислота, тормозили прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок. Кроме того, в их присутствии увеличивалось количество негроспших пыльцевых зерен. Это может указывать на возможность участия пролина в синтезе метаболически активных белков, связанных с процессами роста пыльцевых трубок и подготовительными процессами, ведущими к прорастанию пыльцы.

По данным И. Завада (Sawada, 1958), пыльцевые зерна *Paris hexapetala*, неспособные к прорастанию на сахарной среде, довольно быстро прорастают при добавлении к ней аспарагиновой и глутаминовой кислот, гистидина и цистина. Добавление

к питательной среде аргинина, валина или аланина сильно стимулирует прорастание пыльцы риса. В опытах Оно Масао и др. (1964) прорастание пыльцы групп стимулировали растворы винной, щавелевой кислоты и натриевой соли глутаминовой кислоты, а в опытах У. А. Петроченко (1966) с пыльцой целого ряда растений — комплексоны этилендиаминтетрауксусной кислоты, ее натриевой соли и натриевой соли диэтилентриаминпентауксусной кислоты в концентрациях 0,002, 0,001, 0,0002 и 0,0001 М. По мнению Петроченко, сильно разбавленные кислоты и их соли создают слабокислую и нейтральную среду, являющуюся оптимальной для прорастания пыльцы. Ускоряли прорастание и значительно увеличивали длину пыльцевых трубок ряда растений аденин и в особенности кинетин в опытах А. Горской-Брилас (Gorska-Brillas, 1959, 1960).

И. Туш с сотрудниками (Tury, Stanley, Linskons, 1965) установили заметную стимуляцию роста пыльцевых трубок душистого табака и петунии гибридной тиюрацилом и другими антиметаболитами основной нуклеиновой кислоты. Всего же было испытано действие 25 пуринов и пиримидинов и их производных. Гомоаргинин и латирин в разных концентрациях стимулируют прорастание пыльцы *Lathyrus niger*, в которой эти аминокислоты находятся, тогда как на пыльцу других видов они не действуют (Simola, 1967). Флавоны володушки оказывают положительное влияние на прорастание собственной пыльцы (Минаева, Горбалева, 1967).

Собственные исследования *

В последние годы нами проводятся исследования по влиянию активных веществ на процент прорастания и длину пыльцевых трубок многих видов покрытосеменных растений.

Свои опыты (первое время — чисто поисковые) мы начали с изучения влияния активных веществ, находящихся в колеоптилях некоторых злаков. В январе 1967 г. опыты продолжали с оранжерейными растениями, а затем с весенними эфемероидами. Корневища и луковицы последних выкапывали в лесу в январе — феврале и переносили в лабораторию, где и высаживали в ящики. В результате уже в феврале была получена в достаточном количестве пыльца таких растений, как гусиный лук желтый, хохлатка Галлера, чистяк весенний, пролеска сибирская, ветреница и др. На пыльце этих растений разрабатывалась методика и проводились первые опыты с колеоптилями, а в дальнейшем и с синтетическими препаратами.

* В проведении экспериментов, описанных в данном разделе (проращивание пыльцы и обработка цветков яблонь и групп активными веществами) принимали участие ассистенты кафедры ботаники Полтавского сельскохозяйственного института Т. П. Кривенко и М. И. Колесникова.

Проращивали пыльцу на жидких средах — растворах сахарозы разной концентрации, либо чистой дистиллированной воде, либо с добавлением к ней (кроме сахарозы) еще и 0,003% борной кислоты — как обычно, в висячих каплях на внутренней стороне чашек Петри. Посев пыльцы, как и проверку прорастания ее на другой день (через 24 ч) после посева, проводили в утренние часы. Температуру при проращивании все время поддерживали в пределах 20—22°. Повторность опыта — трехкратная.

Таблица 18

Влияние колеоптилей на прорастание пыльцы

Вид	Концент- рация сахарозы, %	Без колеоп- тиля		С колеоптилем	
		р, %	l, мм	р, %	l, мм
Колеоптили кукурузы (<i>Zea mays</i> L.)					
Ветреница лютиковая (<i>Anemone ranunculoides</i> L.)	10	2,27	350,0	0,60**)	125,0**)
	15	2,59	602,8	4,93	64,3**)
	20	0,00	—	2,21*)	114,0*)
Колеоптили ржи (<i>Secale cereale</i> L.)					
Ветреница лютиковая (<i>Anemone ranunculoides</i> L.)	5	27,78	211,0	31,63	169,0
	15	52,17	404,0	16,46*)	203,0*)
	20	52,17	438,0	13,11*)	296,0*)
Колеоптили овса (<i>Avena sativa</i> L.)					
Первоцвет обратноконический (<i>Primula obconica</i> Нансе.)	15	49,26	253,0	53,58	679,0*)
	15 *	43,08	814,0	44,30	1113,0*)
Гиацинт восточный (<i>Hyacinthus orientalis</i> L.)	15	0,0	—	0,0	—
	15 *	23,58	385,0	40,56*)	1033,0*)

* С добавлением 0,003% борной кислоты.

Использовали колеоптили от только начавших прорастать зерновок кукурузы, ржи и овса, проращивавшихся до этого на фильтровальной бумаге в чашках Петри. Колеоптили длиной 2 мм срезами бритвой и накладывали срезом на поверхность капли раствора немедленно после посева пыльцы. Там они оставались до момента проверки результатов проращивания, т. е. на протяжении 24 ч.

Подсчет числа проросших пыльцевых зерен и измерение длины пыльцевых трубок проводили в трех полях зрения микроскопа. В случае каких-либо сомнений в результатах проращивания опыт повторяли. Особенно часто приходилось прибегать к пересевам пыльцы при разработке вопросов методики исследования.

Первые опыты с колеоптилями несколько разочаровали нас. Учитывая высокую эффективность физиологически активных веществ колеоптилей, мы ожидали значительного воздействия их на прораставшую пыльцу. Однако вместо ожидаемого стимулирования прорастания пыльцы, мы, как правило, наблюдали заметное торможение прорастания, особенно при использовании колеоптилей кукурузы и ржи (табл. 18).

Возникло подозрение, что концентрация физиологически активных веществ, содержащихся в верхушке колеоптиля того или иного злакового растения, излишне высока для одной капли питательного раствора и что ослабление этой концентрации улучшит прорастание пыльцы. В целях проверки этого допущения мы провели следующий опыт. На капли искусственной среды (0,003%-ный раствор борной кислоты в дистиллированной воде) с только что высеванной пылью короткостолбчатой формы первоцвета обратноконического (*Primula obconica* Н. п. с.) наносили верхушки колеоптилей (по одной в каждую каплю). Через определенные промежутки времени их извлекали, а пыльца продолжала прорастать далее, используя лишь то количество активных веществ, которое успевало перейти из колеоптилей в раствор. Результаты проверки прорастания пыльцы, приведенные ниже, целиком подтвердили наше предположение: во всех вариантах опыта различия оказались существенными на 1%-ном уровне значимости.

Продолжительность воздействия колеоптиля, мин	P, %	t, мк
Контроль	37,68	729,0
5	48,89	379,0
10	24,89	258,0
30	17,56	191,0
60	16,10	183,0
Сутки	11,15	200,0

Как видим, чем дольше находились колеоптили в каплях питательной среды, тем ниже оказывался процент прорастания пыльцы и тем короче вырастали пыльцевые трубки в этих каплях. Только пятиминутное пребывание колеоптилей в каплях среды несколько (правда, достоверно) стимулировало прорастание. Получается, что даже столь короткий период экстрагирования активных веществ в каплю раствора, как 5 мин, все же еще чрезмерно продолжителен для выявления стимулирующего эффекта при проращивании пыльцы. Отсюда напрашивается вывод о необходимости значительного уменьшения количества активных веществ в среде.

В дальнейшем мы стали использовать для проращивания пыльцы не сами колеоптили, помещенные в каплю среды, а водные вытяжки из них. Это давало возможность разбавлять полученные вытяжки до любой (но достаточно определенной) концентрации, аналогично тому, как это мы делали в свое время с вытяжками

из рылец петунии и других растений (Голубинский, Соловйова, 1947).

Вначале экстрагирование проводили чистой дистиллированной водой, затем из вытяжек готовили растворы сахарозы необходимой концентрации. В дальнейшем, после соответствующей проверки, для удобства экстрагирования осуществляли непосредственно 15%-ным раствором сахарозы либо в чистой воде, либо с добавлением 0,003% борной кислоты. Для проращивания пыльцы ранневесенних растений наиболее оптимальным оказался 15%-ный раствор сахарозы.

Практически вытяжки из колеоптилей получали следующим образом. В небольшие склянки (стеклянные бюксы или скляночки из-под пенициллина) наливали 3, 15, 30 см³ воды или 15%-ного раствора сахарозы (как с борной кислотой — 0,003%, так и без нее), туда же помещали по десять свежесрезанных колеоптилей длиной 2 мм и оставляли на столе в лаборатории при рассеянном дневном (точнее, утреннем) свете, с температурой в помещении около 20—22°. Через 1 ч колеоптили извлекали из растворов, и последние в то же утро использовали для посевов пыльцы. На другой день вытяжки из колеоптилей готовили заново. Результаты этих опытов приведены в табл. 19.

Что же показало испытание вытяжек из колеоптилей?

Прежде всего, как свидетельствуют данные таблиц, физиологически активные вещества колеоптилей злаков при соответствующем разбавлении их безусловно, и притом в значительной степени, стимулируют как прорастание пыльцевых зерен, так и увеличение длины пыльцевых трубок покрытосеменных растений. Из этого вытекает, как и следовало ожидать, что в пыльцевых зернах не содержится такое количество активных веществ, которое могло бы полностью обеспечить их нормальное прорастание на искусственных средах и соответственно длину пыльцевых трубок, равную расстоянию от поверхности рылец до семязачатков. Эти недостающие им вещества пыльцевые трубки, прорастая *in vivo*, получают из тканей рылец и столбиков (Сергеев, 1948; Anhaeusser, 1953; Бритиков, 1951, 1952, 1954; Бритиков, Петропавловская, 1954; Linskens, 1954; Linskens, Esser, 1959). Неопределенность и нечеткость данных табл. 18 (с колеоптилями в каплях растворов) мы объясняем чрезмерным количеством активных веществ, выделяемых колеоптилями в раствор. Считаем необходимым отметить, что в этой таблице мы приводим данные только для видов, да и то не всех, пыльца которых прорастала, пусть и хуже, чем в контроле, в присутствии колеоптилей. Не прорастала совсем в присутствии колеоптилей кукурузы пыльца первоцвета обратноконического, гусяного лука желтого, хохлатки Галлера, цикламена, гиацинта, каллы эфиопской, в присутствии колеоптилей ржи — пыльца первоцвета, гусяного лука, хохлатки, цикламена, гиацинта, каллы, в присутствии колеоптилей овса — пыльца гусяного лука, цикламена, каллы. Несколько стимулиро-

Таблица 19

Влияние водных вытяжек из колеоптилей на прорастание пыльцы

Вид	Среды *	Контроль		Вытяжка из 10 колеоптилей в объеме воды, см. ³									
		р, %	l, мм	30			15			3			
				р, %	l, мм	.	р, %	l, мм	р, %	l, мм			
Вытяжки из колеоптилей кукурузы													
Гиацинт восточный	Б	7,45	491,0	10,76	423,5	20,00**			668,5*	15,15	207,5*		
Гусиный лук желтый	Б	37,33	2402,0	19,24*	1584,0*	5,06*			446,0*	0,0	—		
Калла эфиопская	Б	14,28	380,0	22,43**	499,0*	16,41			165,0*	10,32	259,0		
Первоцвет обратноконический	Б	19,49	595,0	24,74	823,0*	26,32			1082,0*	23,63	832,0*		
форма короткостолбчатая	Б	30,60	540,5	41,86	200,5*	41,00			302,0*	16,67*	65,0*		
форма длинностолбчатая													
Вытяжки из колеоптилей ржи													
Гиацинт восточный	С	0,0	—	86,69*	2064,0*	87,21*			1508,0*	87,38*	1045,0*		
Гусиный лук желтый	Б	11,29	516,0	10,74	510,0	12,75			654,5	10,45	581,0		
Первоцвет обратноконический	Б	37,34	2402,0	10,48*	847,0*	3,90*			225,0*	0,0	—		
форма короткостолбчатая	Б	59,39	1079,0	84,91*	928,0*	90,70*			1268,0*	58,80	989,0		
форма длинностолбчатая	Б	81,44	470,0	95,39*	848,0*	94,66*			840,0*	89,26*	611,0**		
Хохлатка Галлера	Б + С	8,18	437,0	27,18*	1485,0*	19,63*			521,0*	18,30*	503,0*		
Вытяжки из колеоптилей овса													
Ветреница лютиковая	С	0,0	—	7,93*	124,0*	20,79*			320,0*	24,65*	301,0*		
Гиацинт восточный	С	0,0	—	0,0	—	66,67*			192,0*	39,23*	112,0*		
Гусиный лук желтый	Б + С	23,58	385,0	77,89*	1238,0*	82,41*			2097,0*	25,69	615,0		
Первоцвет обратноконический	Б + С	21,28	750,0	20,86	578,0*	28,86			939,0*	32,23*	1091,0*		
форма короткостолбчатая	С	49,26	273,0	92,95*	876,0*	78,93*			525,0*	58,0**	408,0*		
Хохлатка Галлера	Б	19,50	595,0	20,61	912,0*	36,27*			1628,0*	19,80	1326,0*		
Цикламен персидский	Б + С	43,08	814,0	49,62	1636,0*	57,32*			1883,0*	54,12*	1676,0*		
	Б + С	9,56	487,0	34,66*	983,0*	26,60*			950,0*	15,45**	695,0**		
	Б + С	0,0	—	8,62*	128,0*	32,49*			297,0*	28,37*	235,0*		
	Б + С	24,31	220,0	31,97**	413,0*	62,24*			497,0*	69,16*	601,0*		

* Б — 0,003%-ный раствор борной кислоты; С — 15%-ный раствор сахарозы.

вали прорастание (увеличение процента прорастания и длины пылевых трубок) пыльцы чистяка лютичного колеоптилии кукурузы, а пыльцы гиацинта восточного — колеоптилии овса. В то же время колеоптилии овса тормозили прорастание пыльцы хохлатки Галлера.

Почти у всех видов растений, пыльцу которых мы проращивали, наблюдалось значительное (статистически достоверное) увеличение длины пылевых трубок и довольно заметное (хотя зачастую недостоверное) повышение процента прорастания, что, как нам кажется, можно объяснить способностью к прорастанию большинства жизнеспособных пылевых зерен в обычной среде — растворах сахарозы, в особенности со следами борной кислоты.

Немногочисленные случаи отрицательного влияния вытяжек из колеоптилий на прорастаемость пыльцы некоторых видов растений (например, гусяного лука желтого) легко объяснить тем, что для таких видов даже столь слабые концентрации вытяжек, как из десяти колеоптилий кукурузы или ржи на 30 см³ раствора, все же оказались излишне высокими. В подтверждение этого можно указать на резкое снижение прорастания пыльцы с повышением концентрации вытяжки. Пыльца ряда видов (ветреница лютиковая, гиацинт восточный, цикламен персидский и др.), не прораставшая на применяемых нами растворах сахарозы, нормально прорастала в вытяжках из колеоптилий (см. табл. 19).

Полученные нами результаты дают основание допускать определенную специфичность физиологически активных веществ, выделяемых в растворы колеоптилиями разных растений, что объясняется, по-видимому, различием в химизме и процентном соотношении этих веществ у разных растений. Об этом свидетельствует различие в реакции пыльцы одного и того же растения на колеоптилии или вытяжки из них у отдельных растений: сравним, например, влияние вытяжек из кукурузы и ржи на пыльцу гиацинта восточного или вытяжек из колеоптилий кукурузы и ржи с вытяжками колеоптилий овса — на пыльцу гусяного лука желтого. Сказывается при этом, безусловно, и неодинаковое (как абсолютное, так и относительное) содержание физиологически активных веществ в самих пылевых зернах разных видов. Наконец, на характере прорастания пыльцы в определенной мере может отразиться и разница в размерах отрезков колеоптилий отдельных злаков (например, кукурузы и ржи или овса). Но поскольку мы брали вытяжки разных концентраций, размеры колеоптилий отдельных злаков могли отразиться только на оптимальном количестве воды на 10 колеоптилий.

Особенно интересно и даже несколько загадочно поведение пыльцы гусяного лука желтого. В вытяжках из колеоптилий кукурузы и ржи прорастание пыльцы этого растения заметно тормозилось, и тем сильнее, чем более высокой была концентрация вытяжек, вплоть до полной потери всхожести при концентрации 10 колеоптилий на 3 см³ воды. Вместе с тем пыльца гусяного лука

с повышением концентрации вытяжки из колеоптилей овса прорастала лучше. Различием в количестве физиологически активных веществ, обусловленным неодинаковыми размерами отрезков колеоптилей, это явление объяснить невозможно. Здесь действительно может иметь значение только качественная специфичность веществ в колеоптилях разных растений.

Как показывают материалы табл. 19, пыльца даже такого небольшого количества видов, какое было нами исследовано, требуются неодинаковые концентрации физиологически активных веществ*. Чаще наиболее действенными оказывались самые слабые из взятых нами концентраций (порядка 10 колеоптилей на 15 или даже на 30 см³ воды), однако пыльца отдельных видов, например, ветреницы лютиковой или гусяного лука желтого, в вытяжках из колеоптилей овса лучше прорастала в наиболее концентрированных растворах (10 колеоптилей на 3 см³ воды). Все же в вытяжках из колеоптилей кукурузы и ржи пыльца гусяного лука снижала прорастание с увеличением концентрации вытяжки, что опять-таки свидетельствует об определенной специфичности активных веществ, выделяемых колеоптилями разных растений.

Своеобразным оказалось поведение пыльцы отдельных форм у гетеростильного первоцвета обратноконического. У формы короткостолбчатой этого растения пыльца положительно реагировала на присутствие в растворах вытяжек из колеоптилей как кукурузы, так и ржи и овса. У формы же длинностолбчатой процент прорастания пыльцы в вытяжках из колеоптилей кукурузы повышался, а длина трубок заметно укорачивалась, в то время как в вытяжках из колеоптилей ржи процент прорастания и длина пыльцевых трубок явно увеличивались.

Как и в предыдущих наших исследованиях (Голубянский, 1963а), добавление к питательным растворам 0,003% борной кислоты значительно улучшало прорастание пыльцы. В настоящих опытах самая высокая эффективность наблюдалась при сочетании борной кислоты с вытяжками из колеоптилей в растворах сахарозы. Особенно убедительны примеры проращивания пыльцы гиацинта восточного и первоцвета обратноконического. Без борной кислоты пыльца гиацинта вообще не прорастала, даже в оптимальных, 15%-ных растворах сахарозы. Однако при добавлении вытяжек из колеоптилей (того же овса) эта пыльца прорастала лучше, чем с борной кислотой (см. табл. 19).

Вообще же следует отметить, что приведенные в настоящей книге данные свидетельствуют о высокой эффективности влияния физиологически активных веществ из колеоптилей на прорастание пыльцы на искусственных средах. Эту особенность, нам

* В наших опытах проращивалась пыльца более 30 видов растений. Включать их все в таблицы мы сочли нецелесообразным. Приведены лишь наиболее типичные примеры, дающие представление о характере влияния вытяжек из колеоптилей на прорастание пыльцы.

кажется, можно использовать селекционерам при установлении жизнеспособности пыльцы проращиванием ее на искусственных средах, в особенности для видов, пыльца которых прорастает плохо или вовсе не прорастает в чистых растворах сахарозы (как, например, пыльца ветреницы лютиковой, гиацинта восточного, цикламена персидского). Вместе с тем результаты наших опытов вселяют надежду на возможность положительного влияния вытяжек из колеоптилей на процессы оплодотворения в естественных условиях.

Получив положительные результаты в опытах с вытяжками из колеоптилей, содержащих, как известно, целый комплекс активных веществ, мы перешли к изучению влияния на прорастание пыльцы каждого из активных веществ порознь. Для исследований взяты следующие вещества: тиамин, никотиновая кислота, рибофлавин, α -нафтилуксусная кислота, гетероауксин, гиббереллин, 2,4-Д и некоторые другие.

Изучение каждого активного вещества начиналось с выявления наилучшей концентрации препарата на фоне оптимального для пыльцы каждого вида процента сахарозы. Проращивали пыльцу по принятой нами методике в чашках Петри при трехкратной повторности. Количество измеренных пылевых трубок в каждом варианте равнялось 20. Водные растворы активных веществ приготавливали заново перед началом каждой серии опытов. Растворы сахарозы меняли ежедневно. Подсчет проросшей пыльцы и измерение пылевых трубок осуществляли через 20 ч после посева. Результаты опытов подвергались математической обработке. Ниже приводятся результаты небольшой части наиболее интересных из многочисленных проведенных нами опытов.

Опыты с тиамином. Влияние витамина В₁ на прорастающую пыльцу изучали на восьми видах растений. У пыльцы семи видов проявился явный стимулирующий эффект тиамина, и только в одном случае (пыльца гусиного лука желтого) наблюдалось угнетение прорастания. Наиболее эффективным оказался 10⁻⁸%-ный раствор тиамина. В табл. 20 приведены результаты проращивания пыльцы четырех видов растений.

Опыты с никотиновой кислотой. Влияние никотиновой кислоты (витамина РР) изучали на пыльце десяти видов растений, и у восьми из них наблюдался явный положительный эффект (см. табл. 20). Наилучшим оказался 0,0001%-ный раствор кислоты. Процент прорастания в нем пыльцы был наивысшим, в отдельных случаях достигал семикратного увеличения (у пролески сибирской), длина пылевых трубок — наибольшей (у гусиного лука — двадцатикратное удлинение).

Опыты с гиббереллином. Прорастание пыльцы в присутствии гиббереллина мы изучали у 36 видов растений, принадлежащих к 35 родам из 17 семейств, довольно отдаленных систематически. Растворы сахарозы готовили для большинства видов параллельно на дистиллированной воде и на 0,003%-ном растворе бор-

Таблица 20

Влияние тиамина и никотиновой кислоты на прорастание пыльцы
в 15%-ном растворе сахарозы

Тиамин			Никотиновая кислота		
концентрация, %	p, %	l, мк	концентрация, %	p, %	l, мк
Калужница болотная (<i>Caltha palustris</i> L.)			Ветреница лютиковая (<i>Anemone ranunculoides</i> L.)		
Контроль	14,89	34	Контроль	0,0	—
10 ⁻⁹	23,77	128*	10 ⁻⁵	14,89*	612*
10 ⁻⁸	38,57*	256*	10 ⁻⁴	30,56*	1106*
10 ⁻⁷	36,55*	149*	10 ⁻³	4,81*	566*
Медуница темная (<i>Pulmonaria obscura</i> Dumort.)			Вишня обыкновенная (<i>Cerasus vulgaris</i> Mill.)		
Форма короткостолбчатая			Контроль	4,00	162
Контроль	3,72	4	10 ⁻⁵	12,12**	238
10 ⁻⁹	16,19*	123	10 ⁻⁴	20,37*	562*
10 ⁻⁸	44,09*	292*	Гусиный лук желтый (<i>Gagea lutea</i> (L.) Ker. - Gawl.)		
10 ⁻⁷	7,20	124	Контроль	5,80	80
Форма длинностолбчатая			10 ⁻⁵	39,77*	1585*
Контроль	6,67	148	10 ⁻⁴	65,38*	1615*
10 ⁻⁹	16,67*	212	10 ⁻³	6,25	82
10 ⁻⁸	43,61*	332*	Пролеска сибирская (<i>Scilla sibirica</i> Andr.)		
10 ⁻⁷	12,87	266**	Контроль	8,08	59
Пролеска сибирская (<i>Scilla sibirica</i> Andr.)			10 ⁻⁵	50,00*	46
Контроль	11,76	98	10 ⁻⁴	59,46*	200*
10 ⁻⁹	21,43	111	10 ⁻³	0,0	—
10 ⁻⁸	65,00*	408*	Первоцвет обратноконический (<i>Primula obconica</i> Hance.)		
10 ⁻⁷	7,20	124	Контроль	13,10	58
Чистяк весенний (<i>Ficaria verna</i> Huds.)			10 ⁻⁵	35,19*	171*
Контроль	0,0	—	10 ⁻⁴	33,53*	435*
10 ⁻⁹	8,33	208*	10 ⁻³	31,76*	172*
10 ⁻⁸	11,32*	683*	Контроль *	6,30	164
10 ⁻⁷	10,91*	172*	10 ⁻⁵	24,62*	276*
			10 ⁻⁴	37,04*	465*
			10 ⁻²	7,05	133

* Вода дистиллированная (сахарозу не добавляли).

ной кислоты. Использован гиббереллин отечественного производства. Активность его — 92%. После предварительной проверки выяснилось, что наиболее эффективны 0,0001, 0,0005 и 0,001%-ная концентрации гиббереллина. Их мы и использовали в своей работе.

Во всех опытах с гиббереллином установлено явное стимулирование прорастания пыльцы, особенно на фоне борной кислоты. Эффективность стимулирующего действия гиббереллина намного усиливалась при совместном воздействии его со стигматической жидкостью (в присутствии рылец). Результаты действия гиббереллина на прорастание пыльцы 10 видов растений приведены в табл. 21.

Опыты с α -нафтилуксуеной кислотой (α -НУК). Влияние этого препарата изучалось на пыльце 22 видов, принадлежащих к 21 роду из 13 семейств, как на фоне чистой дистиллированной воды, так и с добавлением 0,003% борной кислоты. Во всех случаях установлено положительное влияние α -НУК, особенно в растворах с борной кислотой. При проращивании в растворах α -НУК на чистой воде пыльцы некоторых видов прорастаемость стимулировалась или даже снижалась, но на фоне борной кислоты наблюдался несомненный положительный эффект. Лучшими оказались 0,001- и 0,0005%-ная концентрации. В табл. 22 приведены результаты проращивания пыльцы шести видов.

Опыты с 2,4-Д. Действие этого препарата изучалось на пыльце только шести видов (из трех семейств). Во всех случаях установлен положительный эффект. В табл. 23 приведены результаты проращивания пыльцы четырех видов.

Обсуждение результатов. Стимулирование прорастания пыльцы почти всеми из взятых активных веществ у нас не вызывает сомнений. В наших опытах только рибофлавин не дал положительных результатов. Однако следует оговорить, что данный препарат мы изучали в меньшей степени — на небольшом числе видов при недостаточном наборе концентраций раствора. Вполне возможно, что с увеличением числа вариантов удастся получить положительные результаты и в опытах с этим витамином.

Особенно заметно положительное действие физиологически активных веществ на фоне борной кислоты. Присутствие в растворах борной кислоты часто как бы смягчает отрицательное действие повышенного содержания активных веществ. Наивысший эффект достигался в растворах с борной кислотой в более высоких концентрациях, сравнительно с концентрациями без борной кислоты. Наиболее ярко это проявилось в опытах с вытяжками из колеоптилей (пыльца первоцвета) и гиббереллином (пыльца ветреницы, гусиного лука, калужницы).

Пыльца ряда видов — глицията восточного, цикламена персидского и др., не способная к прорастанию в применяемых нами растворах сахарозы, довольно хорошо прорастала при добавлении

Таблица 21

Влияние гиббереллина на прорастание пыльца

Концентрация гиббереллина, %	Без борной кислоты		В присутствии 0,003% борной кислоты	
	р, %	l, мк	р, %	l, мк

В 15 %-ном растворе сахарозы

Абрикос обыкновенный (*Armeniaca vulgaris* Lam.)

Контроль	11,61	373,5	68,38	1117,0
0,0001	22,61**)	696,0*)	90,99*)	1353,0*)
0,0005	44,54*)	773,0*)	79,39	1186,0
0,001	13,33	408,0	73,83	1035,0**)

Груша обыкновенная дикая (*Pyrus communis* L.)

Контроль	5,95	73,0	88,48	1440,5
0,0001	4,52	62,0*)	89,94	1868,0*)
0,0005	0,0	—	93,38	2209,0*)
0,001	0,0	—	86,93	1904,0*)

Гусиный лук желтый (*Gagea lutea* (L.) Ker.-Gawl.)

Контроль	2,51	157,0	24,53	540,5
0,0001	0,0	—	29,97	834,5*)
0,0005	0,0	—	70,48*)	1524,5*)
0,001	0,0	—	81,13*)	1945,0*)

Медуница темная (*Pulmonaria obscura* Dumort.)

Цветок красный (молодой)

Контроль	55,29	468,5	90,41	932,5
0,0001	43,05**)	271,5*)	55,25*)	421,5*)
0,0005	41,67*)	196,5*)	72,68*)	646,0*)
0,001	23,42*)	100,5*)	91,94	1167,0*)

Цветок синий (отцветающий)

Контроль	8,20	48,0	39,91	289,5
0,0001	14,35**)	104,5*)	39,66	218,0*)
0,0005	22,27*)	128,0*)	43,08	430,0*)
0,001	16,20*)	117,0*)	39,13	397,0*)

Черешня (*Cerasus avium* Moench.)

Контроль	10,14	83,0	80,56	557,5
0,0001	10,88	90,0	79,44	784,0*)
0,0005	20,90**)	130,5*)	84,92	1071,5*)
0,001	13,87	76,5	77,31	1007,0*)

Чистяк весенний (*Ficaria verna* Huds.)

Контроль	6,50	65,5	9,89	262,0
0,0001	8,53	93,5*)	42,72*)	596,5*)
0,0005	8,85	96,0*)	26,53	732,5*)
0,001	7,99	96,5*)	21,15*)	906,5*)

Продолжение табл. 21

Концентрация гиббереллина, %	Без борной кислоты		В присутствии 0,003% борной кислоты	
	р, %	l, мм	р, %	l, мм

В 5 %-ном растворе сахарозы

Жимолость татарская (*Lonicera tatarica* L.)

Контроль *			5,81	118,0
0,0001			11,05	348,0*)
0,0005			13,48**)	415,5*)
0,001			14,79*)	668,0*)

Карагана древовидная (*Caragana arborescens* Lam.)

Контроль	6,50	69,5	71,11	1906,5
0,0001	14,59*)	101,0*)	74,05	2111,5*)
0,0005	19,10*)	118,0*)	82,35**)	2354,0*)
0,001	16,18*)	113,5*)	86,60*)	2446,0*)

Слива домашняя (*Prunus domestica* L.)

Контроль	7,98	282,0	10,70	469,5
0,0001	8,02	294,0	16,02	647,5*)
0,0005	6,42	228,0	19,70**)	866,5*)
0,001	4,93	149,5*)	17,48**)	592,5

Яблоня домашняя (*Malus domestica* Borkh.) **

Контроль	14,89	383,5	54,30	1000,0
0,0001	14,52	233,0*)	78,72*)	1572,0*)
0,0005	15,59	348,5	37,57*)	911,0**)
0,001	8,51**)	151,0*)	39,50*)	536,5**)

* Без борной кислоты прорастания не наблюдалось.

** Сорт Ренет бергамотный.

к ним физиологически активных веществ, в том числе вытяжек из колеоптилей.

Немногочисленные случаи отрицательного действия активных веществ (снижение прорастаемости гусино лука в вытяжках из колеоптилей) можно объяснить высокой для пыльцы данного вида концентрацией препарата, доказательством чего является уже сам факт закономерного снижения прорастания с повышением концентрации раствора.

Материалы наших исследований дают основание допускать некоторую специфичность активных веществ, причем не только целых групп их, таких, как ауксины, витамины или другие, но и в пределах одной группы. В частности, наблюдалась заметная разница в реагировании пыльцы одного и того же растения на вытяжки из колеоптилей разных видов злаков. Так, прорастание пыльцы гусино лука в вытяжках из колеоптилей кукурузы или ржи с увеличением концентрации раствора ухудшалось, а в вытяжках из колеоптилей овса, наоборот, заметно улучшалось.

Таблица 22

Влияние α -нафтилуксусной кислоты (α -НУК) на прорастание пыльцы

Концентрация α -НУК, %	Без борной кислоты		В присутствии 0,003% борной кислоты	
	р, %	l, мм	р, %	l, мм

В 15 %-ном растворе сахарозы

Медуница темная (*Pulmonaria obscura* Dumort.)*

Контроль	5,78	133,0	38,83	239,0
0,00001	5,81	152,0	41,96	242,5
0,0001	12,03**)	261,5*)	50,34*)	287,5*)
0,0005	9,46	196,5*)	62,90*)	363,5*)
0,001	9,17	158,5	50,71*)	223,5

Пролеска сибирская (*Scilla sibirica* Andr.)

Контроль	6,03	75,5	78,06	545,0
0,00001	8,95	126,5**)	91,53*)	923,5
0,0001	6,28	75,5	91,72*)	2148,0*)
0,0005	0,0	—	91,56*)	2102,5*)
0,001	0,0	—	86,18**)	1568,5*)

В 5 %-ном растворе сахарозы

Вишня обыкновенная (*Cerasus vulgaris* Mill.)

Контроль	7,11	102,5	10,33	214,0
0,00001	7,03	141,5	10,00	327,5*)
0,0001	8,42	160,5	11,00	394,5*)
0,0005	6,95	112,5	10,75	672,0*)
0,001	5,76	93,5	7,77	223,0

Карагана древовидная (*Caragana arborescens* Lam.)

Контроль	31,46	105,0	81,71	1756,0
0,00001	54,24*)	523,5*)	84,53	1889,0*)
0,0001	44,68*)	408,0*)	96,26*)	2295,0*)
0,0005	41,76*)	137,5	34,43*)	913,0*)
0,001	31,37	93,0	45,74*)	829,0*)

Слива домашняя (*Prunus domestica* L.)

Контроль	8,10	222,0	14,15	353,0
0,00001	8,45	439,5*)	14,22	639,0*)
0,0001	8,17	249,5	19,14	704,5*)
0,0005	8,21	193,5	20,20	679,5*)
0,001	11,76	125,0*)	19,14	308,5

Яблоня домашняя (*Malus domestica* Borkh.)

Контроль	15,90	445,0	63,86	712,5
0,00001	16,34	600,5*)	69,79	1463,5*)
0,0001	10,05	339,0*)	69,44	2124,0*)
0,0005	8,50**)	271,5*)	73,66**)	1863,0*)
0,001	8,91**)	164,0*)	19,02*)	177,0*)

* Форма короткостолбчатая.

Пыльца калужницы болотной и некоторых других растений лучше прорастала в наиболее концентрированных растворах тиамина, требуя, однако, самых слабых растворов гиббереллина и средней концентрации растворов α -НУК.

При сопоставлении данных проращивания пыльцы разных видов в растворах активных веществ обращает на себя внимание сравнительно небольшое повышение процента прорастания при

Таблица 23
Влияние 2,4-Д на прорастание пыльцы в 10%-ном
растворе сахарозы

Концентрация 2,4-Д, %	Без борной кислоты		В присутствии 0,003%-ной борной кислоты	
	р, %	l, мм	р, %	l, мм

Льнянка обыкновенная (*Linaria vulgaris* Mill.)

Контроль	7,97	158,0	63,96	847,0
10^{-5}	63,35*)	751,5*)	65,62	962,0**)
10^{-4}	9,38	202,0**)	95,95*)	1271,0*)
10^{-3}	7,96	140,5	91,93*)	994,0*)
10^{-2}	5,83	107,0**)	86,98*)	790,5

Паслен черный (*Solanum nigrum* L.)

Контроль	0,0	—	3,44	130,0
10^{-5}	11,88	373,0	5,00	126,0
10^{-4}	0,0	—	6,13	199,5*)
10^{-3}	0,0	—	10,71*)	342,0*)
10^{-2}	0,0	—	6,11	204,0*)

Настурция большая (*Tropaeolum majus* L.)

Контроль	0,0	—	71,96	635,5
10^{-5}	31,19*)	117,5*)	75,00	691,0
10^{-4}	0,0	—	80,50**)	1092,0*)
10^{-3}	0,0	—	84,00*)	1355,5*)
10^{-2}	0,0	—	78,52	946,0**)

Табак крылатый (*Nicotiana glauca* Link. et Otto.)

Контроль	2,58	69,5	19,80	276,5
10^{-7}	12,40*)	102,5*)	23,24	512,0*)
10^{-6}	14,62*)	133,0*)	26,39**)	769,5*)
10^{-5}	10,91*)	103,0*)	31,52*)	826,0*)
10^{-4}	9,88*)	91,0*)	31,10*)	612,0*)
10^{-3}	8,94*)	53,5**)	31,46*)	643,0*)

значительном увеличении длины трубок у большинства видов (особенно у тех растений, пыльца которых хорошо прорастает). Можно полагать, что в данном случае и без стимулирования прорастала почти вся способная к прорастанию пыльца и эффект воздействия активных веществ проявлялся главным образом в удлинении пылевых трубок. Пыльца же видов, плохо прорастающих на растворах сахарозы, реагировала на физиологически

активные вещества как раз повышением процента прорастания за счет не проросшей в сахарозе, но потенциально способной к прорастанию пыльцы.

В отличие от данных других авторов (Chandler, 1957; Кауров, Вакула, 1961а), в наших опытах с гиббереллином при резком стимулировании им прорастания (у некоторых видов отмечалось почти пятикратное увеличение процента проросшей пыльцы и длины пыльцевых трубок) не было случаев, чтобы не способная к прорастанию в сахарозе без гиббереллина пыльца проросла в его присутствии. В то же время подобное явление довольно часто наблюдалось в опытах с борной кислотой.

Своеобразным оказалось поведение пыльцы медуницы темной (короткостолбчатая форма) в зависимости от возраста цветка. Проращивали пыльцу двух цветков одного и того же растения. Процент прорастания и длина трубок пыльцы из свежераскрытого цветка (цветок розово-красного цвета) в растворах без борной кислоты явно снижался в присутствии гиббереллина, причем прямо пропорционально его концентрации. В растворах же с борной кислотой реакция на присутствие гиббереллина была несколько иной. Наиболее слабое прорастание отмечалось при самых низких концентрациях гиббереллина; с увеличением его концентрации прорастаемость пыльцы улучшалась и в самом крепком растворе (0,001%) превысила контроль. Пыльца более старого (посиневшего) цветка медуницы показала совсем другую закономерность. Прежде всего, пыльца такого цветка проросла намного хуже (в контроле по длине трубок почти в десять раз) по сравнению с пылью молодого цветка, но действие гиббереллина сказалось намного сильнее, к тому же во всех вариантах — в положительную сторону.

Пыльца разных видов в основном положительно реагирует на присутствие гиббереллина. У одних видов, таких, как бирючина, бузина, ежевика, жимолость, карагана, конский каштан, лук гусиный, робиния белая, хохлатка, чубушник (их большинство), с увеличением концентрации гиббереллина прорастаемость пыльцы усиливается, с максимальным эффектом при самой высокой концентрации (0,001%). У других видов, таких, как горох, живучка, лютик, мак, наперстянка, петуния, прострел, фиалка, наилучшие результаты дала средняя концентрация гиббереллина (0,0005%). У третьих видов — ветреницы, калужницы — усиление концентрации гиббереллина в водных растворах снижало прорастание пыльцы, а в растворах с борной кислотой, наоборот, повышало. Объяснения этим несоответствиям мы пока еще дать не можем — нужны дальнейшие исследования.

Характерной и пока еще неясной для нас является обнаруженная закономерность в увеличении разницы между самыми длинными и самыми короткими трубками в растворах гиббереллина и α -НУК. Создается впечатление, что под влиянием указанных препаратов увеличивается рост (удлинение) не всех, а определен-

ной, хотя и значительной, части пыльцевых трубок. Возможно, что это функционально самые жизнедеятельные трубки, способные проникнуть по столбику к семязачаткам и принять участие в оплодотворении.

ВЛИЯНИЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫХ ВЕЩЕСТВ НА РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫЛЕНИЯ

Как отмечено выше, и пыльца с пыльцевыми трубками, и ткани пестика изобилуют активными веществами, однако качественный состав и количественные соотношения отдельных веществ в значительной степени различны. Этим в основном и объясняется заметная разница в характере прорастания пыльцы на искусственных средах и в тканях пестика. В изучении данного вопроса большую роль сыграли исследования Е. А. Бритикова с сотрудниками, И. М. Полякова, В. А. Поддубной-Арнольди и ее сотрудников, а также других, главным образом отечественных, исследований.

По данным В. А. Поддубной-Арнольди, «при гистохимическом исследовании пестиков неопыленных и опыленных цветков различных представителей покрытосеменных обнаружено наличие в них пероксидазы, цитохромоксидазы, полифенолоксидазы, дегидраз, каталазы, аскорбиновой кислоты, гетероауксина, SH-групп, аминокислот, белков, нуклеиновых кислот, жира, крахмала, сахара, пектиновых и дубильных веществ, клетчатки и древесины в разных комбинациях и разной степени интенсивности; эти вещества были обнаружены в рыльцах, столбиках, завязях и семяпочках. По качественному составу химических веществ пестики неопыленных и опыленных цветков в основном сходны между собой, но по количеству этих веществ более или менее сильно различаются. Как правило, пестики опыленных цветков показывают более яркие положительные реакции на такие вещества, как пероксидаза, цитохромоксидаза, каталаза, аскорбиновая кислота, SH-группы, гетероауксин, нуклеиновые кислоты, крахмал, белки, жиры, аминокислоты и т. д. Это подтверждает тот факт, что опыление вызывает подъем физиологической активности и приток большого количества различных питательных и физиологически активных веществ, в том числе ферментов и витаминов, к растущим и развивающимся генеративным органам» (1964, с. 203—204).

В пыльце и пыльцевых трубках полифенолоксидаза обычно отсутствует, в то время как в пестиках многих растений она встречается в большем или меньшем количестве. Активность пероксидазы, цитохромоксидазы и аскорбиновой кислоты в пыльце, как правило, слабее, чем в пестиках (Поддубная-Арнольди, 1964). Ряд авторов (Львова, 1950, 1953; Васильева, 1954; Хасидзуме, Кондо, 1962) отмечают также существенные различия

между пылью, пыльцевыми трубками и проводящей тканью пестиков по кислотности (рН) клеточного сока, изоэлектрическим свойствам белков плазмы (ИЭТ), величине биоэлектрических потенциалов, уровню и соотношению окислительных и восстановительных процессов и т. п. По Е. А. Бритикову (1954, 1957), в пыльце и пыльцевых трубках гораздо выше активность ферментов, больше содержание витаминов и активных веществ типа ауксинов, по сравнению с тканями пестиков. Показано также, что сосочки рылец обладают кислой реакцией, тогда как пыльца и пыльцевые трубки — нейтральной или слабощелочной.

Уже сразу после попадания пыльцы на рыльца, а тем более после начала прорастания и с внедрением пыльцевых трубок в ткани столбика, резко изменяется характер обмена веществ в пестике: значительно возрастает интенсивность дыхания, усиливается приток воды в ткани пестика, увеличивается количество аскорбиновой кислоты, крахмала, сахаров, белков, фосфорных соединений и т. д. (Бритиков, 1954, 1957). По И. М. Полякову (1955), важнейшим условием прорастания пыльцы и роста пыльцевых трубок является наличие в тканях пестиков витаминов группы В, и нормальный рост, питание и обмен веществ в них возможны лишь в результате нормального взаимодействия активных веществ пестика и пыльцевых трубок.

Взаимодействие между веществами пыльцы, пыльцевых трубок и рылец выражается во взаимной активации содержащихся в них веществ: аскорбиновая кислота и сульфгидрильные соединения рылец активируют гидролитические ферменты, а также усиливают превращение жиров и каротина, в изобилии содержащихся в пыльце. Кислая реакция среды и окислительные ферменты рылец способствуют активному взаимодействию биохимических компонентов пыльцы и рылец (Бритиков, 1957).

По данным Ю. В. Ракина (1947), обработка цветков синтетическими активными (ростовыми) веществами способствует уменьшению опадания цветков и завязей у большинства растений (плодовые и ягодные растения, томаты и др.). На то же указывают и другие авторы (Duchter, 1942; Максимов, 1946).

Обнаруженные исследователями биохимические особенности пыльцы привели Е. А. Бритикова и его сотрудников к мысли воспроизвести эффект полового ментора путем применения чистых препаратов ферментов, витаминов и веществ типа ауксинов при искусственном самоопылении растений-перекрестников, создавая тем самым своеобразную химическую модель ментора. Опыты, поставленные на озимой ржи (Бритиков, Петропавловская, 1954), увенчались успехом: при инкубации ржи в присутствии этих веществ процент завязывания зерновок увеличился по сравнению с обычным инкубатором в 10—13 раз. Значительно возрастал также и абсолютный вес семян в опытных вариантах (Бритиков, Лащенникова, Виссарионова, 1955). Все же, как полагают многие ис-

следователи, подобная модель еще весьма далека от естественного состояния: уж очень велико количество физиологически активных веществ в тканях пестика и пыльцевой трубке и слишком сложны их взаимодействия.

В гистохимических исследованиях процессов оплодотворения у некоторых орхидей, проведенных Н. В. Цингер и В. А. Поддубной-Арнольди (1958), установлено наличие в пыльцевых трубках и зародышевых мешках этих растений больших запасов жиров, особенно в момент оплодотворения, что авторы объясняют необходимостью растворения в них каротиноидов, выполняющих важную роль в процессах оплодотворения.

Накопление физиологически активных веществ в органах цветка начинается уже задолго до образования пыльцы и созревания пестиков, хотя отдельные активные вещества появляются недолго. Так, по данным Каменской (Kamienska, 1967), в покоящихся цветочных почках мужских и женских соцветий черного тополя гиббереллоподобные вещества не обнаружены; они появляются только при набухании почек и в наибольшем количестве — за несколько дней до опыления. Во время опыления содержание гиббереллоподобных веществ убывает, особенно в женских соцветиях, а после оплодотворения, по мере развития плодов, опять повышается.

Как показывают результаты исследований многих авторов, активные вещества, стимулирующие прорастание пыльцы на искусственных средах, почти столь же эффективно влияют и на прорастание пыльцы на рыльцах пестиков.

Из всех физиологически активных веществ, влияющих на процессы опыления и оплодотворения, чаще всего, пожалуй, исследователи применяли гиббереллин, описанию влияния которого посвящено очень много работ с самыми разнообразными видами культурных растений (Гукова, Фаустов, 1961; Чайлахян, 1961, 1963; Чувашина, 1961, 1963; Попов, 1963; Crane, 1963; Decourty, 1963; Prasad, 1963; Rao S., Subba, Rao P., 1963; Thomas, 1963; Лилов, 1964; Цанков, 1964; Randhawa, Dhuria, Nair, 1964; Thompson, 1964, 1967; Barker, Collins, 1965; Wierszyllowsky, Rebandal, Babilas, 1966; Врублевский, 1966; Ducom, 1968; Crane, Hicks, 1968). Все авторы отмечают образование партенокарпических плодов под влиянием гиббереллинов и их производных в разные сроки обработки растений: перед цветением, во время цветения, после отцветания (Crane, 1963; Wierszyllowsky, Rebandal, Babilas, 1966; Thompson, 1967), иногда даже задолго до цветения, например осенью предыдущего года (Rao S., Subba, Rao P., 1963). Обработке гиббереллинами подвергались как непосредственно завязи или цветки, так и плодоносящие побеги, хотя в последнем случае эффективность воздействия оказалась значительно слабее (Thompson, 1967; Jackson, 1968).

Действие гиббереллинов на цветение и плодообразование покрытосеменных растений довольно разносторонне: изменяется

Форма цветков и соцветий обработанных растений (Гукова, Фаустов, 1961; Перепелицина, 1965), наступает более раннее созревание плодов и семян в них (Чувашина, 1963; Лилев, 1964; Thompson, 1967). Партеокарпические плоды, полученные под воздействием гиббереллина, часто бывают более крупными (Чувашина, 1963; Цанков, 1964; Randhawa, Dhuria, Nair, 1964), хотя в отдельных случаях бывают и более мелкими — плоды слив в опытах Н. А. Уголик (1966), плоды персиков в опытах А. Прасада (Prasad, 1963) или яблони в опытах Л. Томаса (Thomas, 1963), М. Уэствуда и Г. Берстеда (Westwood, Bjorostad, 1968).

Форма партеокарпических плодов, как правило, заметно изменяется, обычно в сторону удлинения их (Rao S., Subba, Rao P., 1963; Thomas, 1963; Randhawa, Dhuria, Nair, 1964; Лилев, 1964; Ефремкина, 1965; Westwood, Bjorostad, 1968). Довольно часто менялся химизм партеокарпических плодов: повышался — при обработке во время цветения — или понижался — при обработке после цветения — процент сахара в ягодах винограда (Цанков, 1964; Перепелицина, 1965); увеличивалась толщина мякоти в плодах персика (Prasad, 1963); в плодах мушмулы возрастало количество сахаров и витамина С, но уменьшалось количество оптически активных веществ (Rao S., Subba, Rao P., 1963).

В связи с лучшей завязываемостью плодов и увеличением их размеров значительно повышалась общая урожайность растений, особенно таких, как виноград (Чайлахян, 1961, 1963), земляника (Dicshit, Prasad, Kumar, 1965, 1966) и других. В отдельных случаях обработка гиббереллином снижала поражаемость ягод винограда милдью (Мананков, 1963) или являлась защитным средством при весенних заморозках во время цветения груш (Decourtue, 1963), что, однако, имело место и в отношении других активных веществ (Сергеев, 1948).

В тех случаях, когда обработка цветков или вегетативных частей растения растворами гиббереллина не вызывала партеокарпии, увеличивалось количество семян в плодах обработанных растений. Более того, обработка цветков растворами гиббереллина иногда способствовала образованию гибридных семян при межвидовых и межродовых скрещиваниях, например при гибридизации черной смородины с золотистой, груши Тонковетки с яблоней Бельфлер-китайка (Чайлахян, 1961; Чувашина, 1963).

При обработке растворами гиббереллина (10 и 20 мг/л) увеличивалось число цветков и удлинялись сроки цветения у таких растений, как гloxсиния и петунья, стимулировался рост гloxсинии (на 41%), ускорялось зацветание азалии (Блузманас, Урбетите, 1965).

Известна довольно успешная попытка преодоления первых этапов барьера несовместимости между рожью и ячменем воздействием гибберелловой кислоты (ГК) и ИУК (Larter, Chaubery, 1965). Применение этих веществ — $(25 \div 100) \cdot 10^{-6}\%$ -ные растворы ГК и $1 \cdot 10^{-6}\%$ -ный раствор ИУК — содействовало про-

растанию пыльников трубок и начальному развитию завязей в обычно несовместимых комбинациях скрещивания тетраплоидного ячменя и диплоидной ржи. После обработки в завязях заметно возрастает частота возникновения зародышей, однако развитие последних не идет далее фазы проэмбрио.

Вместе с тем встречаются указания и на отрицательное действие гиббереллина, выражавшееся в подавлении формирования цветочных почек у черешни (Craze, Hicks, 1968) и груши (Decourtye, 1963).

Довольно много работ проведено исследователями по изучению влияния на процессы опыления и оплодотворения растворов α -НУК (Батджер, 1958; Гребинский, 1961; Илиев и др., 1962; Chvojka, 1964; Калинин, Мережковский, 1965; Bini, Raddi, 1965; Sahulka, 1967; Литвин, 1968).

α -НУК используют главным образом для предупреждения опадания плодов в садах (Гребинский, 1961; Калинин, Мережковский, 1965). Однако применение этого препарата, как, впрочем, и большинства других физиологически активных веществ, требует большой осторожности, точных дозировок и строгого соблюдения времени обработки; в противном случае можно получить эффект, противоположный ожидаемому. Лучше всего проводить опрыскивание в течение 3—7 дней до самого раннего срока опадания плодов (Гребинский, 1961). При обработке плодовых растений раствором α -НУК оптимальной является концентрация его от 2,5 до 10 мг/л (Батджер, 1958). Более концентрированные растворы (0,0025—0,005%) приводят к осыпанию завязей плодовых растений, при этом часть остающихся плодов оказываются партенокарпическими (Chvojka, 1964). Особенно высок процент партенокарпических плодов при обработке α -НУК томатов, баклажанов и огурцов (Bini, Raddi, 1965). Даже многократная обработка побегов яблони растворами α -НУК (15 мг/л) перед началом дифференциации не повлияла на образование плодовых почек (Sahulka, 1967). Внекорневая подкормка семенников сахарной свеклы в опытах Н. Л. Литвин (1968) приводила к увеличению урожая семян на 12,2%. А. С. Каспарян и Е. Н. Зайцева (1958), обработав рыльца стерильных форм лилий 0,01%-ным раствором α -НУК, получили нормальные семена.

В отношении действия препаратов α -НУК на химический состав плодов подопытных растений литературные сведения немногочисленны. Есть, однако, сообщения о повышении содержания сахаров в плодах обработанных растений томата, огурцов, арбузов (Rini, Raddi, 1965).

Ряд авторов отмечает положительное действие очень слабых растворов 2,4-Д на прорастание пыльцы не только на искусственных средах, но и на рыльцах пестиков (Ковальчук, 1963; Savinova, Löbl et al., 1963; Cervenka, 1964; Barker, Collins, 1965; Bini, Raddi, 1965). При обработке растворами 2,4-Д соцветий огурцов в теплицах урожай ранних плодов увеличивался в 1,5—2,5 раза

и общий урожай — на 15—20% (Savinova, Löbl, 1963). Опрыскивание яблонь и груш раствором 2,4-Д в концентрации до 40 мг/л за 3—5 недель до сбора плодов предотвращает преждевременное опадание их, но при этом ускоряется созревание и сокращаются сроки хранения плодов на 1—3 недели. Обработка плодовых растений перед июльским опаданием плодов, хотя и предотвращает в значительной степени это опадание, неблагоприятно сказывается на величине и качестве их (Сервенка, 1964). Комбинированное опрыскивание во время цветения растворами 2,4-Д и гиббереллина способствует образованию партенокарпических плодов у черешни (Crane, Hicks, 1968), что, по-видимому, объясняется действием гиббереллина.

При межвидовых скрещиваниях в роде *Solanum* (Dionne, 1958), как и в роде *Gossypium* (Ковальчук, 1963), и даже при гибридизации ржи и ячменя (Larter, Chabey, 1965) заметно увеличивается количество гибридных семян после обработки растений растворами 2,4-Д.

Под влиянием 2,4-Д повышалось содержание восстанавливающих сахаров и сахарозы в плодах томатов, огурцов, а также сахарозы — в плодах арбузов (Bini, Raddi, 1965).

Воздействие растворами β-нафтоксиуксусной кислоты увеличивает количество завязей у перца стручкового (Srivastava, 1964), способствует успешному образованию гибридных семян при скрещиваниях яблони с грушей (Brock, 1954), дает партенокарпические плоды при обработке пестичных цветков земляники в условиях оранжерей (Thompson, 1964); то же отмечается и при опрыскивании цветков томатов, баклажанов, огурцов (Bini, Raddi, 1965) или голубики узколистной (Barker, Collins, 1965).

Двукратная (через 5—6 дней) обработка соцветий томатов растворами натриевой соли трихлорфеноксисуksусной кислоты в концентрации 10 мг/л почти вдвое увеличивает урожай плодов и на 10 дней ускоряет их созревание. Положительно сказывается обработка растворами 2,4,5-Т на грушах (Илиев и др., 1962; Decourtye, 1963; Василев, 1964), яблонях (Уголик, 1966), клюкве (Charles, 1962), сахарной свекле (Литвин, 1968). Сходное действие оказывала также обработка плодовых растений 2,4,5-Т (Илиев и др., 1962; Charles, 1962; Decourtye, 1963; Уголик, 1966).

Большой положительный эффект дает обработка цветков и вегетативных частей растений витаминами и ауксинами. Первым из известных нам исследователей успешно применил растворы витаминов в целях повышения урожайности, и в частности преодоления самонесовместимости у перекрестноопыляющихся растений, Е. А. Бритиков, работы которого уже цитировались. Помимо Бритикова и его сотрудников влияние витаминов (ауксинов, витаминов В₁, С и др.) изучали С. Гюров и С. Генчев (1964), П. Блузманас и П. Урбетите (1965) и другие авторы (Оно и др. 1964; Kovačik, 1964; Стойлов, 1965; Radzevičius, 1966; Lučinskienė, 1967).

В опытах Гюрова и Генчева, при обработке цветков томатов, выращиваемых в парниках (с интервалами 4—5 дней), растворами гетероауксина (5 мг/л), а также витаминами В₁ и С (10 мг/л), получена значительная прибавка урожая при более раннем созревании плодов. Первый сбор плодов с контрольных растений томатов составлял 13 100, а с опытных — 16 500—18 070 кг/га. Раннеспелость растений, опрысканных витамином В₁, повысилась на 38%, а опрысканных другими веществами — на 25—28%. До массового сбора томатов культуры открытого грунта растения, обработанные витамином В₁, дали на 9170, витамином С — на 5110 и гетероауксином — на 4810 кг/га больше томатов по сравнению с необработанными растениями, урожай которых составлял 91 490 кг/га (Гюров, Генчев, 1964). В опытах литовского исследователя А. Радзевицуса (Radzevičius, 1966) со многими сортами томатов получены примерно те же результаты при обработке растений растворами тиамин и никотиновой кислоты. Обработка растений петунии гибридной растворами тиамин приводила к увеличению числа цветков и удлинению сроков их цветения (Блузманас, Урбетите, 1965), а обработка семян примулы (*Primula denticulata*), алиссума (*Alissum argenteum*) и других цветочных растений повышала процент прорастания семян (Lučinskienė, 1967).

Опрыскивание цветков пшеницы растворами витаминов В₁ и РР не только оказывает благоприятное влияние на повышение плодородия, но и удлиняет жизнеспособность неопыленных рылец (Kovácsik, 1964), что может иметь существенное значение при гибридизации.

У видов растений с плохой прорастаемостью пыльцы Л. У. Кравченко (Краўченка, 1967) удавалось получить положительные результаты обработкой цветочных почек и раскрывшихся цветков растворами нефтяного ростового вещества (НРВ). Это же вещество увеличивало вдвое вес кистей лимонника китайского в опытах А. К. Ефремкиной (1965).

Совместное применение растворов индолилмасляной и гиббереллиновой кислот способствовало образованию партенокарпических плодов у разных сортов черной смородины (Thompson, 1967) и земляники (Thompson, 1964).

Быстрое и одновременное цветение многих (около 20) видов бромелиевых наблюдалось при обработке их 0,06- и 0,3%-ным растворами β-оксиэтилгидразина, тогда как контрольные растения не зацветали вовсе (Cibes, Santiago, 1965).

Испытание многих гербицидов, в частности фэбрама, цинеба, пирама (Lockhart, 1967), в качестве стимуляторов прорастания пыльцы, оплодотворения и предохранения плодов от опадания в большинстве случаев не увенчалось успехом (за исключением ранее упомянутых). Отрицательным оказалось и действие алара при обработке его раствором деревьев яблони после отцветания (Fisher, Looney, 1967). Нам думается, однако, что названные авторы использовали в своей работе излишне концентрированные рас-

творы гербицидов, близкие к летальным для растений. Более слабые растворы, по нашему убеждению, дали бы другие результаты, подтверждением чего могут служить наши опыты с использованием очень слабых растворов 2,4-Д и других гербицидов (см. выше).

Собственные исследования

Как известно, принудительное самоопыление перекрестноопыляющихся растений обычно связано с заметным снижением процента завязывания семян и с ослаблением потомства инпухтированных особей. Это в значительной степени усложняет работу селекционера с перекрестноопыляющимися растениями.

В литературе все чаще встречаются сообщения о положительном влиянии многих физиологически активных веществ не только на прорастание пыльцы на искусственных средах, но и на завязывание плодов и семян при самоопылении перекрестноопыляющихся растений (работа Бритикова и его сотрудников; Smith, 1942; Raghavan, Bruah, 1959; Овчаров и др., 1966). К таким веществам могут относиться: гетероауксин и другие производные уксусной кислоты, производные бутиловой кислоты, витамины, гиббереллины и целый ряд других веществ.

Действие физиологически активных веществ изучалось на таких культурах, как озимая рожь (Харьковская 194), кукуруза (гибрид Буковинский 3), самостерильные и слабосамофертильные сорта яблонь (Папировка, Боровинка, Бойкен, Кальвиль снежный) и груш (Александровка, Лимонка, Любимица Клаппа).

Полевые опыты проводились на полях учебного хозяйства Полтавского сельскохозяйственного института «Юбилейный» и в садах Полтавского техникума плодоовощеводства в 1966—1969 гг.

В опыты были включены следующие физиологически активные вещества: гиббереллин, α -НУК, витамины B_1 и PP, гетероауксин, водные вытяжки из coleoptiles овса, вытяжки из эндосперма зерновки кукурузы и, наконец, растворы борной кислоты. Обработку рылец активными веществами осуществляли нанесением их в жидком виде (змакивая рыльца в растворы или опрыскивая их с помощью пульверизатора) и в сухом виде (опыляя рыльца активными веществами совместно с наполнителем — тальком). Концентрацию растворов устанавливали на основании наших предварительных опытов по проращиванию пыльцы на искусственных средах, несколько увеличивая концентрации растворов в полевых опытах, а количество активных веществ в тальке — по данным работы Е. А. Бритикова и Р. Н. Петропавловской (1954). В процессе работы мы отказались от нанесения активных веществ в сухом виде, как менее удобного и несколько мешкотного.

Обработку активными веществами проводили обычно в четыре срока: одновременно с опылением пыльцой, через 3, 6 и 24 ч после опыления. Схема опытов была следующей:

— опыление естественное перекрестное, без изоляции цветков;

- самоопыление естественное, под изолятором, без кастрации;
- самоопыление искусственное, под изолятором, с предварительной кастрацией;
- самоопыление с обработкой активными веществами в таких концентрациях, %: α -НУК — 0,005, витамином В₁ — 0,0000001, витамином РР — 0,0001, гетероауксином — 0,01, гиббереллином — 0,001, борной кислотой — 0,03, а также с обработкой водными вытяжками из колеоптилей овса (10 колеоптилей в 10 см³ воды) и из эндосперма зерновки кукурузы (20 мг эндосперма в 10 см³ воды).

Всего по каждому сорту изучалось 35 вариантов.

Опыты с яблонями и грушами. Подготовка цветков к проведению опытов заключалась в следующем. На предварительно намеченных подопытных деревьях, как правило, ежегодно на одних и тех же, перед началом цветения подбирали ветки с соцветиями и проводили прореживание бутонов, оставляя не более трех лучше развитых в соцветии, с одновременной кастрацией их. Кастрацию осуществляли, осторожно удаляя пинцетом только пыльники, без повреждения околоцветника. После кастрации соцветия заключали в изоляторы из марли. Одновременно с кастрацией заготавливали пыльцу: взрослые (накануне раскрытия) бутоны собирали в марлевые мешочки, этикетировали и переносили в помещение лаборатории, где в тот же день из них выбирали пыльники в чашки Петри для дозаривания.

Опыление и обработку физиологически активными веществами осуществляли при полном созревании рылец, что имело место обычно на третий день после кастрации. В вариантах с одновременной обработкой водными растворами активных веществ рыльца цветков погружали, не намачивая околоцветника, в раствор и уже после этого на них наносили пыльцу. При обработке активными веществами в сухом виде опыление, наоборот, предшествовало нанесению препарата. После опыления и обработки рылец на соцветия опять одевали изоляторы, подвешивали этикетки, и изоляторы оставались в таком виде до созревания и сбора плодов.

В течение вегетационного периода проводили по две ревизии: первую — после опадания неоплодотворенных завязей (недели через две после цветения), вторую — после июльского опадания. По мере созревания плоды снимали, взвешивали, определяли высоту и диаметр каждого плода, затем учитывали количество пустых и выполненных семян и после высушивания их взвешивали.

За четыре года исследований всего обработано 22 493 цветка, из них 12 456 цветков яблони и 10 037 цветков груш. Результаты наших исследований по двум сортам яблонь и двум сортам груш за 1968 и 1969 гг. сведены в табл. 24 и 25.

В результате наших исследований можно считать установленным положительный эффект обработки активными веществами рылец самостерильных (да и не только самостерильных) сортов яблонь и груш. Все же, несмотря на большое количество обрабо-

Завязывание плодов у яблонь в результате обработки

Самоопыление с обработкой	Папировка							
	1968 г.					1969 г.		
	обработано цветков	завязалось плодов	созрело пло- дов	процент за- вязывания	процент со- зревания	обработано цветков	завязалось плодов	созрело пло- дов
Контроль	41	5	0	12,20	0,0	47	13	0
α-НУК								
одновременно	19	9	0	47,37*)	0,0	33	18	0
через 3 ч	24	8	0	33,33**)	0,0	23	3	0
» 6 »	24	1	0	4,17	0,0	32	6	0
» 24 »	18	1	0	5,56	0,0	27	15	0
Витамином В ₁								
одновременно	20	2	0	10,00	0,0	42	17	0
через 3 ч	27	11	0	40,74**)	0,0	48	20	0
» 6 »	21	0	0	0,0	0,0	41	7	0
» 24 »	19	1	0	5,26	0,0	39	12	0
Витамином РР								
одновременно	22	3	1	13,63	4,55	47	30	0
через 3 ч	27	0	0	0,0	0,0	61	35	1
» 6 »	21	2	0	9,52	0,0	30	6	0
» 24 »	20	0	0	0,0	0,0	39	15	0
Гетероауксином								
одновременно	21	5	0	23,81	0,0	41	22	0
через 3 ч	26	5	0	19,23	0,0	26	4	1
» 6 »	18	1	0	5,56	0,0	42	7	0
» 24 »	18	2	0	11,11	0,0	35	5	0
Гиббереллином								
одновременно	21	1	0	4,76	0,0	36	19	0
через 3 ч	20	6	0	30,00	0,0	39	14	0
» 6 »	18	0	0	0,0	0,0	35	3	0
» 24 »	18	0	0	0,0	0,0	38	12	0

***) В этой таблице и табл. 25 различие существенно на 10%-ном уровне значимости.

танных цветков этих растений и в ряде случаев — на статистическом достоверную эффективность воздействия, метод обработки рылец этих растений нельзя считать безотказным при использовании его в практической селекции потому, что по годам результаты обработки сильно варьируют, надо полагать, в зависимости от метеорологических условий. Кроме того, использование при обработке какого-либо одного из активных веществ, по-видимому, недостаточно для уверенного применения его в работе. Для получения максимального эффекта необходимо использование какой-то смеси (комбинации) витаминов или других веществ, и в этом направлении следует продолжать поиски. Наконец, однократное нанесение активных веществ, как вытекает из наших опытов, является недостаточным для обеспечения завязей до конца развития (созревания) плодов.

Таблица 24

рылец физиологически активными веществами

		Боровинка									
		1968 г.					1969 г.				
процент за- вязывания	процент со- зревания	обработано цветков	завязалось плодов	созрело пло- дов	процент за- вязывания	процент со- зревания	обработано цветков	завязалось плодов	созрело пло- дов	процент за- вязывания	процент со- зревания
27,26	0,0	16	1	0	6,25	0,0	25	17	0	68,00	0,0
54,54**)	0,0	36	2	0	5,56	0,0	33	20	0	60,60	0,0
13,04	0,0	21	6	0	28,57***)	0,0	28	16	0	57,14	0,0
18,75	0,0	23	8	0	34,78**)	0,0	27	15	0	55,56	0,0
55,56**)	0,0	23	2	0	8,70	0,0	36	17	1	47,22	2,78
40,40	0,0	22	4	0	18,18	0,0	31	10	0	32,26	0,0
41,67	0,0	18	3	0	16,67	0,0	35	17	2	48,57	5,71
17,07	0,0	18	6	0	33,33**)	0,0	31	10	0	32,26	0,0
30,77	0,0	21	4	1	19,05	4,76	28	18	0	64,29	0,0
63,83**)	0,0	33	9	4	27,27***)	12,12	24	20	0	83,33	0,0
57,38*)	1,64	16	2	0	12,50	0,0	32	16	0	50,00	0,0
20,00	0,0	23	13	1	56,52*)	4,35	43	17	1	39,53	2,33
38,46	0,0	19	3	0	15,79	0,0	31	21	1	67,74	3,23
55,66**)	0,0	24	4	0	16,67	0,0	39	29	0	74,36	0,0
15,36	3,85	17	4	1	23,53	5,88	49	39	1	79,59	2,04
16,67	0,0	27	4	2	14,81	7,41	48	27	2	56,25	4,17
14,29	0,0	21	9	0	42,86*)	0,0	29	13	0	44,83	0,0
52,78**)	0,0	27	13	2	48,15*)	7,41	50	19	1	38,00	2,00
35,90	0,0	21	4	0	19,05	0,0	40	27	0	67,50	0,0
8,57	0,0	16	4	0	25,00	0,0	32	14	0	43,75	0,0
31,58	0,0	19	2	1	10,52	5,26	25	14	0	56,00	0,0

Подтверждением последнего положения может служить сравнение данных по проценту завязывания после первого опадания плодов и окончательных результатов (после созревания плодов). Такое сравнение показывает, что после первой ревизии результативность активных веществ, особенно у груши, намного выше, чем под конец вегетации.

Можно полагать, что привнесенные при обработке активные вещества стимулировали начальное плодообразование, но в дальнейшем их запас довольно быстро иссяк и последующее нормальное развитие плодов стало невозможным, вследствие чего значительная часть плодов осыпалась. Эта закономерность особенно заметно проявлялась у более строго самостерильных сортов, т. е. сортов, наиболее остро испытывавших недостаток отдельных активных веществ.

Завязывание плодов у груш в результате обработки

Самоопыление с обработкой	Александровка									
	1968 г.					1969 г.				
	обработано цветков	завязано пло- дов	созрело пло- дов	процент за- вязывания	процент со- зревания	обработано цветков	завязано плодов	созрело пло- дов	процент за- вязывания	процент со- зревания
Контроль	24	0	0	0,0	0,0	56	1	0	1,79	0,0
α-НУК										
одновременно	21	0	0	0,0	0,0	61	0	0	0,0	0,0
через 3 ч	18	0	0	0,0	0,0	50	0	0	0,0	0,0
» 6 »	24	2	0	8,33	0,0	39	0	0	0,0	0,0
» 24 »	12	3	1	25,00	8,33	24	1	0	4,17	0,0
Витамином В ₁										
одновременно	32	0	0	0,0	0,0	33	0	0	0,0	0,0
через 3 ч	18	0	0	0,0	0,0	38	2	0	5,26	0,0
» 6 »	25	0	0	0,0	0,0	36	1	0	2,78	0,0
» 24 »	20	0	0	0,0	0,0	22	2	0	9,09	0,0
Витамином РР										
одновременно	17	0	0	0,0	0,0	32	0	0	0,0	0,0
через 3 ч	20	0	0	0,0	0,0	36	0	0	0,0	0,0
» 6 »	30	0	0	0,0	0,0	27	0	0	0,0	0,0
» 24 »	23	1	0	4,34	0,0	35	1	0	2,86	0,0
Гетероауксином										
одновременно	31	0	0	0,0	0,0	35	0	0	0,0	0,0
через 3 ч	18	0	0	0,0	0,0	35	1	0	2,86	0,0
» 6 »	32	0	0	0,0	0,0	30	1	0	3,33	0,0
» 24 »	17	0	0	0,0	0,0	35	3	0	8,75	0,0
Гиббереллином										
одновременно	24	3	0	12,50	0,0	33	3	0	9,09	0,0
через 3 ч	21	3	0	14,28	0,0	69	3	0	4,35	0,0
» 6 »	18	2	0	11,11	0,0	41	3	0	7,32	0,0
» 24 »	24	7	2	29,16	8,33	40	2	0	5,00	0,0

Следует также отметить сильное варьирование завязываемости плодов после обработки активными веществами по годам, а также у разных сортов. Так, для группы Александровки наиболее благоприятными следует считать 1966 и 1969 гг. (возможно, в связи с лучшим обеспечением растений влагой в период цветения), когда после опыления завязался самый высокий процент плодов, в дальнейшем, однако, осыпавшихся. В 1966 г. три плода Александровки — один после обработки α-НУК и два после обработки никотиновой кислотой — сохранились во время второй ревизии, но позднее, к сожалению, пропали, и не представляется возможным утверждать, что эти плоды сохранились бы до созревания. В 1969 г., как показывают данные табл. 25, завязалось наибольшее количество плодов у всех сортов груш, но до созревания у Александровки не сохранилось ни одного. За четыре года удалось со-

Таблица 25

рылец физиологически активными веществами

Лимонка									
1968 г.					1969 г.				
обработано цветков	завязано плодов	созрело пло- дов	процент за- вязывания	процент со- зревания	обработано цветков	завязано пло- дов	созрело пло- дов	процент за- вязывания	процент со- зревания
32	3	2	9,37	6,25	42	4	4	9,52	9,52
24	4	1	16,66	4,16	27	10	5	37,03*)	18,52
24	3	1	12,50	4,16	20	5	3	25,00	15,00
26	17	4	65,28*)	15,36	26	19	12	73,07*)	46,15*)
23	7	4	30,43***)	17,39	21	13	13	61,90*)	61,90*)
27	8	6	29,91**)	22,22***)	17	3	2	17,63	11,76
27	3	1	11,11	3,70	21	12	6	57,14*)	28,57**)
24	1	0	4,16	0,0	24	9	7	37,50*)	29,17**)
18	3	2	16,66	11,11	20	5	5	25,00	25,00
21	0	0	0,0	0,0	32	7	5	21,85	15,63
21	0	0	0,0	0,0	26	8	4	30,76**)	15,36
23	5	5	21,73	21,73**)	21	14	9	66,66*)	42,86*)
14	0	0	0,0	0,0	21	6	4	28,57**)	19,04
15	5	2	33,33***)	13,33**)	29	3	3	10,34	10,34
18	1	1	5,55	5,55	21	13	9	61,90*)	42,86*)
20	2	2	10,00	10,00	21	4	1	19,04	4,76
21	0	0	0,0	0,0	21	10	8	47,61*)	38,09*)
Опыт погиб					26	21	5	80,77*)	19,23
					21	15	11	71,45*)	52,38*)
					23	9	7	39,13*)	30,43**)
					29	23	13	79,31*)	44,83

брать только три зрелых плода этого сорта — один после обработки α-НУК и два после обработки гиббереллином, — в контроле не получено ни одного.

Сходные результаты получены при обработке облигатно само-стерильного сорта яблони — Папировка, в контроле которой также не удалось довести до созревания ни одного плода, тогда как в результате обработки активными веществами получено (в 1968—1969 гг.) четыре плода.

Наконец, необходимо отметить массовое образование партено-карпических плодов у груш сорта Любимица Клаппа в результате обработки рылец раствором гиббереллина.

Опыты с кукурузой и рожью. Для опытов с кукурузой отбирали хорошо развитые растения, образующие на стебле не менее двух нормальных початков. Один из них служил контролем.

а другой обрабатывали тем или иным активным веществом. После выбрасывания мужских соцветий, но еще до раскрытия цветков, на метелки надевали изоляторы из пергаментной бумаги. При первом появлении верхушек рылец из-под оберток початков надевали изоляторы и на початки.

Основной трудностью при изоляции являлся подбор растений с минимальным разрывом в цветении мужских и женских соцветий на одном растении, чтобы можно было обеспечить самоопыление, учитывая, что пыльца кукурузы довольно быстро теряет жизнеспособность. Другая трудность заключалась в подборе таких растений, у которых должен нормально развиваться второй початок. Точно установить это в начале опыта не всегда удается, и довольно часто отмечались случаи (до 50%) выделения подопытных растений (изоляция мужских соцветий, обработка первых соцветий женских), которые в дальнейшем приходилось выбраковывать.

В связи с неодинаковым развитием (размерами) обоих початков на растении у одной половины растений кукурузы контролем служил верхний початок, а нижний обрабатывали активными веществами. У другой половины растений в качестве контроля оставляли нижний початок, а обработке подвергали верхний. Этим приемом мы достигали максимальной однородности и эффективности опыта. Одновременно с обработкой рылец опытного початка активными веществами контрольный початок опрыскивали водой.

После опыления второго початка на растении изолятор с мужских соцветий снимали, а на початках изоляторы оставляли до полного созревания и уборки. Убранные початки очищали, высушивали, часть их фотографировали и проводили дальнейшее изучение.

Анализ полученных початков показывает, что физиологически активные вещества, как правило, стимулируют образование зерновок при самоопылении кукурузы, увеличивая количество зерновок в початке и их абсолютный вес. Разница между початками в контроле и подопытными в ряде случаев резко бросается в глаза. Лучшие результаты получены в опытах с обработкой рылец витаминами B₁ и PP (рис. 4).

Обработка материалов, полученных в опытах с кукурузой, затрудняется той особенностью данной культуры, что только у незначительного количества растений удается получить более или менее одинаково развитые початки. У значительного большинства растений первый початок развит намного сильнее второго, что очень затрудняет сравнение контроля с початком, обработанным активными веществами. Получение убедительных данных требует весьма большого количества подопытных растений для сравнения. При сравнении початков (опытного и контрольного) с неодинаковой озерненностью довольно трудно установить истинную причину различия в величине и абсолютном весе зерновок

в них. Дело в том, что в початках со слабой озерненностью зерновки намного крупнее в связи с лучшей обеспеченностью питанием. Следовательно, только в том случае, когда менее выполненный початок контроля имел вместе с тем и более мелкие зерновки (а такие случаи встречались все же довольно часто), можно

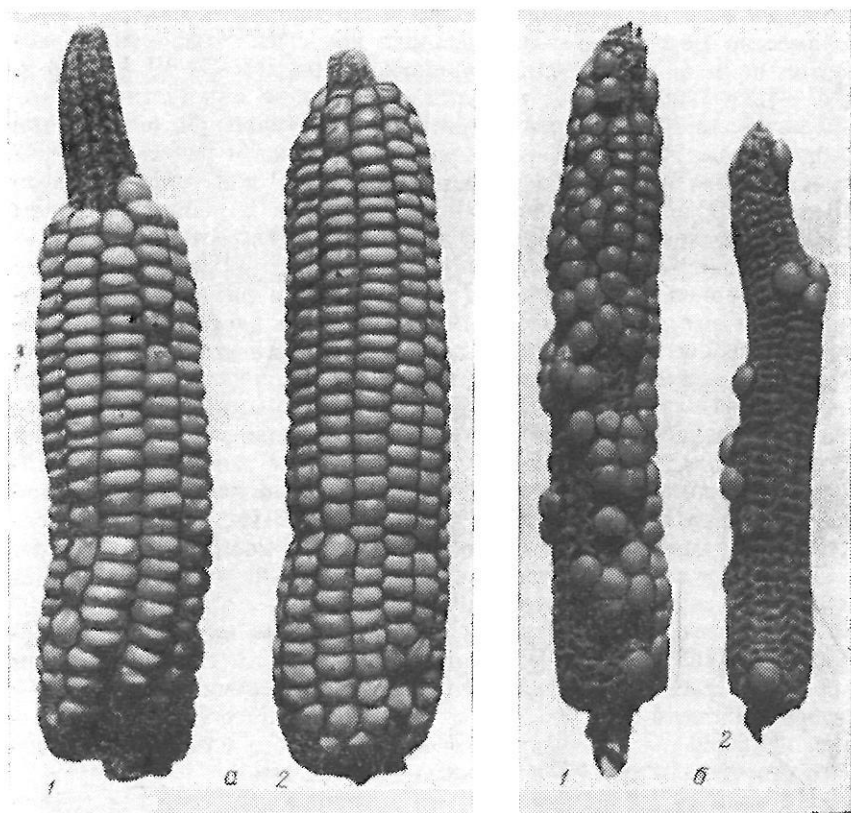


Рис. 4. Действие витамина B_1 (а) и витамина PP (б) на кукурузу.

1 — початок, обработанный витамином; 2 — початок, обработанный водой. Обработка проводилась одновременно с искусственным самоопылением.

было довольно уверенно говорить о положительном влиянии активных веществ. Сложность исследования усугубляется также тем, что кукуруза является растением относительно самофертильным, хотя в потомстве в результате инцухта и наблюдается определенная депрессия. Для более глубокого анализа действия физиологически активных веществ необходимо изучение поведения потомства, что и намечено нами проводить в будущем.

Наши исследования влияния активных веществ на плодообразование у ржи, по сравнению с кукурузой, пожалуй, оказались более результативными, и работу с этим растением можно считать более перспективной.

На участке, отведенном под опыты с активными веществами, проводили сильно разреженный посев ржи (25×15 см), с тем чтобы от каждой зерновки можно было получить максимальное количество нормально плодоносящих колосьев. Число таких колосьев на одном растении равнялось в среднем 8—10 в 1968 г. и 10—12 в 1969 г. Перед началом цветения на подопытные колосья надевали изоляторы из пергаментной бумаги. По одному или по два колоса (в 1969 г. — несколько) на каждом растении оставляли без изоляторов — в качестве контроля для перекрестного опыления. Один из изолированных колосьев служил контролем для самоопыления без обработки активными веществами. Остальные колосья под изоляторами также самоопылялись, но вместе с тем в период цветения обрабатывались еще растворами физиологически активных веществ. Все колосья на растении обрабатывали раствором только одного из взятых нами активных веществ. Обработку колосьев активными веществами осуществляли дважды: первый раз — в начале массового цветения, второй раз — через два дня после обработки (конец массового цветения). Во время обработки предпринимали все меры, чтобы не занести под изоляторы постороннюю пыльцу. С этой же целью данную операцию проводили не ранее середины дня (после 12 ч), когда резко сокращалось (практически сводилось на нет) количество пыльцы, носящейся в воздухе. Колосья убирали после полного созревания зерновок (вместе с изоляторами).

Кроме того, в 1969 г. мы изучали потомство растений, обработанных в 1968 г. активными веществами. В 1969 г. был проведен также опыт по обработке активными веществами колосьев при свободном опылении, без изоляции их. Для этого половину колосьев на растении обрабатывали раствором того или иного активного вещества, а другую половину — чистой водой.

Изучали те же физиологически активные вещества и в той же концентрации, что и в опытах с кукурузой и плодовыми.

Несмотря на сравнительно скромные размеры проведенных исследований, результаты их оказались довольно убедительными. Так, в опытах 1968 г. из 12 подопытных растений с общим количеством обработанных и изученных колосьев, равным 94, только у 4 растений были получены зерновки от самоопыления без воздействия физиологически активными веществами (в контроле), а в 1969 г. из 10 растений — только у трех. Самоопыление цветков колосьев остальных 15 растений оказалось безрезультатным. В то же время при самоопылении с одновременной обработкой активными веществами получено значительное количество зерновок, причем в ряде случаев они почти не уступают по весу зерновкам от свободного (без изоляции) переопыления,

а в опытах с гетероауксином и витаминами B₁ и PP даже превышают их по весу. Зерновки из колосьев, обработанных активными

Таблица 26
Влияние активных веществ на завязывание зерновок ржи

Вариант опыта	Обработано колосьев	Получено		Средний вес 1000 зерновок
		колосьев с зерновками	зерновок	

Опыты 1968 г.

Самоопыление	1	0	—	—
Перекрестное опыление	1	1	59	51
Обработка витамином B ₁	4	4	11	47
Самоопыление	1	1	2	50
Перекрестное опыление	1	1	98	45
Обработка витамином B ₁	4	4	45	57
Самоопыление	1	1	3	42
Перекрестное опыление	1	1	56	53
Обработка витамином PP	3	2	43	50
Самоопыление	1	1	13	49
Перекрестное опыление	1	1	53	50
Обработка гиббереллином	1	1	11	49
Самоопыление	1	0	—	—
Перекрестное опыление	1	1	68	46
Обработка гетероауксином	5	3	15	48
Самоопыление	1	0	—	—
Перекрестное опыление	1	1	—	—
Обработка α-НУК	5	3	24	40

Опыты 1969 г.

Самоопыление	1	0	—	—
Перекрестное опыление	4	4	115	55
Обработка витамином B ₁	6	3	3	52
Самоопыление	1	0	—	—
Перекрестное опыление	2	2	53	42
Обработка витамином PP	5	3	4	52
Самоопыление	1	0	—	—
Перекрестное опыление	5	5	222	44
Обработка гетероауксином	5	3	35	43
Самоопыление	1	1	1	38
Перекрестное опыление	4	4	145	35
Обработка гиббереллином	6	6	14	42

веществами, оказались более выполненными, тяжеловесными и, главное, количество их было значительно больше, чем зерновок от принудительного самоопыления без обработки (табл. 26).

Наиболее результативной в наших опытах оказалась обработка витаминами B₁ и PP, а также гетероауксином. Несколько сла-

бее действовали растворы гиббереллина и α -НУК. Не оказали положительного влияния растворы борной кислоты, дававшие всегда прекрасные результаты при проращивании пыльцы на искусственных средах, что можно объяснить отсутствием бора в пыльце, тогда как в тканях пестиков большинства растений бор, как известно, содержится в достаточном количестве.

Положительные результаты получены также и при обработке соцветий без изоляции их. Всего было обработано шесть таких растений (три — витамином В₁ и три — витамином РР). Во время созревания два растения, обработанные витамином В₁, были случайно повреждены и поэтому не учитывались. По остальным проведен учет урожая и установлен вес 1000 зерновок (табл. 27).

Таблица 27

**Влияние активных веществ на завязывание зерновок ржи
при естественном опылении**

Обработка	Обработано колосьев	Получено зерновок		Средний вес зерновок, г	
		всего	с одного колоса	с одного колоса	1000 шт.
Водой	4	174	43,5	1,809	41,6
Витамин В ₁	6	358	59,7	2,280	38,2
Водой	2	76	36,0	1,416	37,3
Витамин РР	3	139	46,3	2,828	39,4
Водой	3	130	43,3	1,409	32,5
Витамин РР	3	182	60,7	2,367	39,0
Водой	7	318	45,4	1,731	38,1
Витамин РР	6	283	47,2	1,986	42,1

Как показывают данные табл. 26, 27, целый ряд активных веществ (в наших опытах главным образом из группы витаминов) оказывает положительное действие, в смысле преодоления самостерильности при индуктировании ржи. Даже растения полностью самостерильные при обработке растворами активных веществ способны завязывать полноценные зерновки, часто с большим весом 1000 зерновок, чем при перекрестном (свободном) опылении. Более того, наши опыты показывают, что даже при естественном (свободном) опылении в значительной степени сказывается положительное действие витаминов. И если в результате обработки растворами витамина В₁ при свободном опылении вес 1000 зерновок (38,2 г) оказался несколько ниже, чем в контроле (41,6 г), то количество зерновок в колосе было значительно большим (59,7 против 43,5 в контроле).

Особый интерес представляют результаты опыта 1969 г. по изучению последствий активных веществ — витаминов В₁ и

РР — при выращивании потомства растений, обработанных в 1968 г. (в каждом варианте 20 заданий):

	Среднее количество продуктив- ных стеблей на 1 растении	Средний урожай с 1 растения, г	Вес 1000 зерновок, г
Контроль	9,4	13,19	48,6
Витамин В ₁	10,9	17,11	51,2
Витамин РР	11,4	18,18	51,9

Как видим, на потомстве первого года от растений, обработанных витаминами, ясно сказалось положительное действие активных веществ. Депрессия, вызываемая инцухтом, не только не проявилась, но наоборот, растения после самоопыления дали более высокий урожай с несколько повышенным весом 1000 зерновок, по сравнению с растениями, полученными от свободного опыления.

Мы полагаем, что результаты этих опытов могут представить определенный интерес не только для селекционеров, работающих методом инцухта, но, пожалуй, и для растениеводов. Вполне возможно, что эффективность обработки активными веществами нормально самоопыляющихся растений может оказаться еще более высокой, но это, конечно, требует экспериментальной проверки.

Выводы

1. Целый ряд физиологически активных веществ как естественного происхождения, так и синтетических (вытяжки из колониелей злаков, эндосперма зерновки кукурузы, витамины В₁ и РР, гетероауксин, α -НУК 2,4-Д, гиббереллин и другие) в очень слабых концентрациях заметно стимулируют прорастание пыльцы на искусственных средах. Пыльца видов, неспособная к прорастанию в чистых растворах сахарозы, в ряде случаев прорастает при добавлении в среду активных веществ.

2. Введение в растворы борной кислоты намного усиливает эффект воздействия активных веществ и как бы «смягчает» их действие, допуская применение более высоких концентраций этих веществ.

3. Эффект воздействия физиологически активных веществ усиливается при проращивании «старой» (лежалой) пыльцы. Пыльца в растворах активных веществ прорастает быстрее, чем в чистых растворах сахарозы.

4. При обработке активными веществами рылец ряда растений (плодовые, кукуруза, рожь) наблюдается повышение процента завязывания плодов с более полновесными семенами.

5. Обработка рылец плодовых активными веществами может способствовать образованию партенокарпических плодов (у яблона Папировка — под воздействием никотиновой кислоты, у груши Любимица Клаппа — под воздействием гиббереллина).

6. Эффект обработки активными веществами проявляется не только при принудительном самоопылении, но и на растениях, опыляющихся перекрестно. Положительное действие активных веществ при самоопылении сказывается и на потомстве, обеспечивая более высокую урожайность и несколько повышенный вес 1000 зерновок у ржи.

7. Действие активных веществ в естественных условиях проявляется слабее, чем при проращивании пыльцы на искусственных средах, что, по-видимому, объясняется наличием значительного количества активных веществ на рыльцах и в тканях пестиков.

8. Наиболее действенными активными веществами в наших опытах оказались гиамин в концентрации $10^{-7}\%$ и никотиновая кислота в концентрации $10^{-4}\%$.

ВЛИЯНИЕ ФИТОНЦИДОВ НА ПРОРАСТАНИЕ ПЫЛЬЦЫ

Установив факт стимулирования прорастания пыльцы летучими выделениями околоцветника (об этих опытах речь пойдет ниже), мы наметили себе изучение действия летучих выделений плодов, в первую очередь яблок, на прорастание пыльцы. Сообщения о стимулирующем влиянии этих выделений на созревание других плодов и развитие растений встречались во многих работах (Молиш, 1933; Суржина, 1938; Ракитин, Крейдлина, 1945а, б, и др.). Не имея в то время в своем распоряжении яблок, мы решили испытать некоторые овощи, и в том числе лук обыкновенный.

Первый же опыт с луком дал весьма неожиданные результаты (Голубинский, 1949а). Оказалось, что посеянная над свежепорезанным луком пыльца ряда растений совершенно не проросла, хотя прекрасно проросла в контрольных чашках. Повторные попытки проращивания и включение в эксперимент пыльцы все новых видов растений дали те же результаты. При этом удалось установить, что пребывание посеянной на питательных средах пыльцы над порезанным луком не только тормозит прорастание пыльцы, но нацело убивает ее, так как при переносе пыльцы на свежий воздух, после пятиминутного пребывания в атмосфере летучих выделений лука, она бесповоротно теряла способность к прорастанию.

Знакомство с работами Б. П. Токина и его сотрудников (Токин, 1942, 1944, 1946, 1951, 1960; Коваленок, 1944; Певгова, 1944, и др.; Карпов, 1946) убедило нас в том, что в данном случае мы имели дело с летучими фракциями фитонцидов. Как показали исследования Р. В. Певговой (1944), летальное действие фитонцидов лука и чеснока проявляется не только на микроорганизмах, но и на клетках ряда высших растений (элодея, фасоль, брюква, кукуруза и др.).

Прецеденты наших и Б. П. Токина опытов можно встретить

и в более старой литературе. Так, Ч. Дарвин отмечает, что еще А. Кернер (Kerner, 1875) утверждал, что лепестки у большинства растений содержат вещества, неприятные для насекомых, а потому редко поедаются ими, благодаря чему, таким образом, защищаются органы плодоношения. «Мой дед в 1790 г. («Loves of the Plants», песнь III, примечание к стихам 184 и 188) указал на то, что «цветы или лепестки растений, вероятно, в общем более едки, чем листья; они значительно реже поедаются насекомыми» (Дарвин, 1948, примеч. на с. 46).

М. В. Рытов писал о розмарине (*Rosmarinus officinalis* L.): «В средних губерниях и на севере его разводят для украшения в оранжереях и комнатах; в последних он, как лаванда и другие губоцветные, имеет большое дезинфицирующее значение» (1918, с. 235).

По-видимому, как в том, так и в другом случае мы наблюдаем примеры фитонцидного действия растений на насекомых, подтвержденные в дальнейшем как самим Б. П. Токиным (1944, 1960), так и другими исследователями (Драбкин, 1951; Дьякова, 1953; Распопов, 1952, 1953).

Действие фитонцидов разных растений на пыльцу

Как показали наши исследования, летальным действием обладают летучие вещества лука, выделяемые в первые минуты после его раздробления. Летучие вещества, выделяемые луком через 20—30 мин после размельчения, уже не обладают летальным действием, а в некоторых случаях оказывают даже явное стимулирование.* Интересно также то, что фитонциды лука убивают пыльцевые зерна только во время их прорастания или роста. Сухая пыльца, находившаяся в течение суток в атмосфере, насыщенной фитонцидами лука, и посеянная затем для проращивания в чистом воздухе, прорастала нормально.

Своеобразное действие на прорастающую пыльцу оказывают целые луковички, не очищенные от наружных чешуй. В цилиндрики, емкостью около 150 см³, помещали по несколько маленьких луковичек (аржабейка). Чтобы создать влажную атмосферу в цилиндре, на дно его наливали немного воды. Цилиндр накрывали стеклянной пластинкой, с внутренней стороны которой были нанесены капли питательной среды с посеянной пыльцой. Оказалось, что в этом случае, хотя пыльца и прорастала как будто вполне успешно, толщина пыльцевых трубок ее значительно уступала нормальной (контрольной). Кроме того, трубки как бы консер-

* Стимулирование прорастания пыльцы под воздействием «выветрившихся» фитонцидов, подобное активизирующему действию на организм всяких ядов, принимаемых в минимальном количестве, мы объясняем действием очень слабых доз фитонцидов, оставшихся на то время.

вировались, оставаясь без изменения до 6—8 дней (при температуре 20°). Характерно также, что при этом не приходилось наблюдать столь мечающих в обычных посевах мицелиев грибков.

Одновременно мы обратили внимание и на то, что пыльца более устойчива к фитонцидам, чем к микроорганизмам, и фитонциды многих растений, в частности черемухи (как цветков ее, так и листьев), чемерицы и других, губительно действующие на микроорганизмы, не оказывают такого действия на пыльцу.

Таблица 28

Влияние фитонцидов листьев хрена на прорастание пыльцевых зерен

Вид	В контроле		Над листьями хрена	
	р, %	l, мк	р, %	l, мк
Конский каштан обыкновенный (<i>Aesculus hippocastanum</i> L.)	53,7	165	79,3	346
Мак самосейка (<i>Papaver rhoeas</i> L.)	44,8	578	61,3	284
Очиток едкий (<i>Sedum acre</i> L.)	58,3	578	66,6	687
Подснежник белоснежный (<i>Galanthus nivalis</i> L.)	64,2	391	88,7	512
Черемуха обыкновенная (<i>Padus racemosa</i> (Lam.) Gilib.)	88,4	385	96,9	522
Чубушник широколистный (<i>Philadelphus latifolia</i> Schrad.)	94,3	427	97,1	547
Яблоня дикая (<i>Malus silvestris</i> Mill.)	5,7	113	40,6	402

Мы допускали возможность найти такие фитонцидоносные растения, которые действовали бы на пыльцу не в меньшей степени, а, возможно, даже в большей, чем лук. Таким растением оказался хрен обыкновенный.

Мы изучали фитонцидное действие корней хрена и его листьев (Голубинский, 1948в). Корневища хрена резали поперек на тонкие (2—3 мм) кружочки и раскладывали на дне чашек Петри, в которых проращивали пыльцу. Так же поступали и с измельченными листьями.

Во всех опытах над порезанными корнями хрена пыльца не прорастала; листья, наоборот, стимулировали прорастание пыльцы, значительно повышая как процент прорастания, так и длину пыльцевых трубок, что видно из табл. 28. Чтобы установить продолжительность воздействия фитонцидами хрена, достаточную для умерщвления посеянной пыльцы, мы провели посев пыльцы очитка едкого (*Sedum acre* L.) над ломтиками корней хрена в чашках Петри. Через определенные промежутки времени крышку соответствующей чашки переносили на другую, свободную от хрена чашку, т. е. пыльца в дальнейшем освобождалась от воздействия фитонцидов. Через сутки подсчитывали проросшие зерна

и измеряли длину трубок. Для проращивания использовали 10%-ный раствор сахарозы. Результаты опыта приведены ниже.

Продолжительность воздействия	p , %	l , мк	Продолжительность воздействия	p , %	l , мк
Контроль	58,3	578	10 мин	65,6	132
1 сутки	0,0	—	5 »	96,1	1081
30 мин	0,0	—	3 »	92,9	858
20 »	51,2	78	1 »	88,7	866

Полная гибель пыльцы в атмосфере, насыщенной фитонцидами хрена, как оказалось, наступает после 20-минутного воздействия. При продолжительности воздействия от 10 до 20 мин заметно сильное угнетение прорастания, в частности роста пыльцевых трубок, тогда как короткие сроки, в особенности 5-минутное воздействие, наоборот, даже стимулируют прорастание пыльцы, и притом в значительной степени. Стимулирующее действие на прорастание пыльцы наблюдалось также при кратковременном воздействии фитонцидами лука и других растений.

Представляло интерес изучение влияния фитонцидов на уже начавшую прорасть пыльцу. Мы предполагали, что действие фитонцидов на проросшую пыльцу должно сказаться более резко. Для изучения этого пыльцу оттока едко высевали в атмосферу, не содержащей фитонцидов, и в момент начала прорастания (выпячивание пыльцевых трубок у единичных зерен) переносили на определенный срок в атмосферу, насыщенную фитонцидами хрена. Результаты опыта приведены ниже.

Продолжительность воздействия	p , %	l , мк	Продолжительность воздействия	p , %	l , мк
Контроль	60,5	572	10 мин	47,8	143
1 сутки	0,0	—	5 »	27,2	218
30 мин	0,0	—	3 »	28,8	278
20 »	0,0	—	1 »	87,9	896

Ожидания наши подтвердились: летальное действие фитонцидов на проросшую пыльцу оказалось действительно гораздо сильнее, чем на свежевысеянную.

Задачей наших дальнейших исследований являлось изучение фитонцидного действия новых видов растений, т. е. поиски растений-фитонцидоносителей, убивающих прорастающую пыльцу. Для этого мы использовали свежемолотые листья исследуемых растений, над которыми и размещали искусственные среды с высеянной пыльцой (Голубинский, 1952).

Результаты первых исследований были отрицательные — нам не удалось установить фитонцидное действие листьев большинства из взятых видов. Как выяснилось в дальнейшем, нами не была выяснена и учтена одна из специфических особенностей действия летучих фитонцидов: смачивание водой измельченных листьев фитонцидоносителей резко ослабляет действие летучих фракций фитонцидов, а иногда даже стимулирует рост пыльцевых трубок.

Возможно, это связано с поглощением летучих фитонцидов водой или торможением их выделения при попадании воды на поверхность срезов. Обнаружив эту особенность, мы начали проращивать пыльцу, не смачивая листья фитонцидоносителей. При этом удалось установить фитонцидное влияние выделений листьев весьма многих видов растений.

Мы изучали фитонцидное действие всех имевшихся в нашем распоряжении растений флоры Ровенской области и культурных растений с делянок коллекционного питомника Дубенского сельскохозяйственного техникума. Использовали все растения без выбора еще и потому, что, как показали предварительные опыты, по внешнему виду растения далеко не всегда можно заподозрить, тем более установить точно, его фитонцидоносность. Как показали наши исследования, наличие эфирных масел или алкалоидов еще не свидетельствует о фитонцидности содержащего их растения, что согласуется с предварительными исследованиями Б. П. Токина и его сотрудников (Токин, 1942; Коваленок, 1944).

Методика изложенных ниже исследований заключалась в следующем. Свежие листья или кончики веточек с листьями исследуемых растений измельчали острым ножом и немедленно помещали на дно чашек Петри, на крышку которых, с внутренней стороны их, были нанесены капли питательного раствора с посеянной пыльцой. Средой для проращивания служил 15%-ный раствор сахара в дистиллированной воде. Индикатором, т. е. растением, пыльцу которого проращивали для выявления фитонцидов у исследуемых видов, был душистый горошек (*Lathyrus odoratus* L.). В отдельных случаях, когда, например, приходилось иметь дело с сильным фитонцидоносителем, испытывали пыльцу и других видов. Проращивание вели в двукратной повторности. Процент проросших зерен исчисляли, подсчитывая их в трех полях зрения микроскопа каждой повторности. Измеряли по 10 пыльцевых трубок в каждом из трех полей зрения каждой повторности опыта по предварительным зарисовкам на бумаге с помощью аппарата Аббе.

Подсчет и зарисовку проводили через 12 и 24 ч после посева. 12 ч было вполне достаточно для полного окончания роста пыльцевых трубок душистого горошка, рост которых заканчивался часто уже через 4—5 ч после посева. В случаях заметного расхождения между повторностями эксперимент повторяли, одновременно пересевали и контроль данного опыта. Опыт обязательно повторяли и при отсутствии прорастания пыльцы в опытных чашках, чтобы удостовериться в действительно фитонцидном действии данного растения. Результаты опытов приведены в табл. 29.

Как видим из приведенной таблицы, значительная часть обычных, казалось бы вполне «невинных» и «безобидных», растений, имеющих вполне съедобные и даже без острого привкуса листья, вроде чернобыльника, боярышника, подсолнечника, земляной

Таблица 29

Результаты изучения фитонцидного действия разных видов растений на прорастание пыльцы душистого горошка

Вид	Исуча- емая часть растения	Р, %		I, мк	
		в кон- троле	под влия- нием ис- следу- емого рас- тения	в кон- троле	под влиянием исследуемого растения
<i>Abutilon avicennae</i> Gaertn. — канатник	Листья	96,9	0,0	256	—
<i>Acer negundo</i> L. — клен ясенелистный	»	94,7	63,2	338	< 1—1,5d *
<i>Acer platanoides</i> L. — клен остролистный	»	96,9	0,0	464	— *
<i>Acer tataricum</i> L. — клен татарский	»	96,6	63,0	464	96
<i>Achillea millefolium</i> L. — тысячелистник обыкновенный	»	96,2	53,5	279	192
<i>Aesculus hippocastanum</i> L. — конский каштан обыкновенный	»	98,3	0,0	280	—
<i>Allium cepa</i> L. — лук репчатый	»	94,8	0,0	311	—
	Цветочная стрелка	92,8	0,0	372	—
	Луковица	92,8	0,0	372	—
<i>Amaranthus retroflexus</i> L. — щирица запрокинутая	Листья	90,8	94,6	321	335
<i>Antirrhinum majus</i> L. — львиный зев садовый	»	91,4	94,3	254	168
<i>Arctium lappa</i> L. — лопушник большой	»	91,4	97,0	254	483
<i>Arctium minor</i> Bernh. — лопушник малый	»	79,7	0,0	318	—
<i>Armoracia rusticana</i> (Lam.) Schur. — хрен обыкновенный	»	94,7	0,0	338	— *
<i>Artemisia absinthium</i> L. — полынь горькая	»	98,8	83,1	221	198
<i>Artemisia vulgaris</i> L. — полынь чернотыльник	»	94,9	0,0	370	— *
<i>Aster salicifolia</i> Scholl. — астра иволистная	»	91,4	0,0	254	— *
<i>Atriplex nitens</i> Schurh. — лебеда лоснящаяся	»	90,8	31,2	321	69
<i>Ballota nigra</i> L. — белокудреник черный	»	94,7	32,1	338	223 **
<i>Beta vulgaris</i> L. — свекла столовая	»	98,3	96,1	288	147
<i>Betula verrucosa</i> Ehrh. — береза бородавчатая	»	94,7	0,0	338	—
<i>Brassica nigra</i> (L.) Koch. — горчица черная	»	98,2	96,8	491	477

* Вся или почти вся пыльца полопалась.

** Трубки сильно искривленные.

Вид	Исследуемая часть растения	Р, %		I, мк	
		в контроле	под влиянием исследуемого растения	в контроле	под влиянием исследуемого растения
<i>Brassica oleracea</i> var. <i>capitata</i> L. — капуста белокачанная	Листья	97,4	96,2	406	408
<i>Cannabis sativa</i> L. — конопля посевная	»	97,3	84,6	384	195
<i>Capsicum annuum</i> L. — перец стручковый однолетний	»	94,1	0,0	411	—
<i>Caragana arborescens</i> Lam. — чилига древовидная	Плоды	86,6	0,0	227	—
<i>Carduus nutans</i> L. — чертополох поникший	Листья	96,6	42,9	464	107
<i>Carpinus betulus</i> L. — граб обыкновенный	»	79,7	76,3	318	223
<i>Cerasus avium</i> (L.) Moench. — черешня	»	96,9	0,0	255	—
<i>Cerasus vulgaris</i> Mill. — вишня	»	97,1	92,8	358	147
<i>Chamaemelum inodorum</i> (L.) Vis. — ромашка непахучая	»	97,1	89,3	358	92
<i>Chelidonium majus</i> L. — чистотел большой	»	89,8	87,1	221	155
<i>Chenopodium album</i> L. — марь белая	»	96,2	95,7	279	292
<i>Cichorium inthybus</i> L. — цикорий дикий	»	90,8	49,8	321	163 *
<i>Cirsium arvense</i> L. — бодяк полевой	»	96,2	79,4	279	133
<i>Citrullus vulgaris</i> Schrad. — арбуз обыкновенный	»	96,9	68,1	258	62
<i>Convolvulus arvensis</i> L. — вьюнок полевой	»	98,3	96,8	288	154
<i>Crataegus oxyacantha</i> L. — боярышник колючий	»	94,7	36,3	338	113
<i>Cucumis sativus</i> L. — огурец	»	96,6	0,0	464	— *
<i>Cucurbita pepo</i> L. — тыква обыкновенная	»	98,3	98,3	288	270
<i>Datura stramonium</i> L. — дурман обыкновенный	»	98,3	89,9	288	98
<i>Daucus sativus</i> (Hoffm.) Rochl. — морковь съедобная	Стебель	97,4	53,5	406	132 *
<i>Dianthus barbatus</i> L. — гвоздика бородастая	Листья	95,9	66,1	491	133
<i>Echinochloa crus-galli</i> (L.) Roem. et Schult. — куриное просо	»	97,4	98,8	401	477
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Des v. — пырей ползучий	»	91,4	36,2	254	151 *
	»	91,4	82,5	254	92 **
	»	96,9	0,0	256	—

* Вся или почти вся пыльца попалаась.

** Очень толстые пыльцевые трубки.

Вид	Изучаемая часть растения	р. %		г. мк	
		в контроле	под влиянием исследуемого растения	в контроле	под влиянием исследуемого растения
<i>Erigeron canadense</i> L. — мелко- лепестник канадский	Листья	96,2	94,4	279	371
<i>Erodium cicutarium</i> (L.) L' He- rit. — аистник цинтулист- ный	»	97,9	0,0	459	—
<i>Fuchsia coccinea</i> Ait. — фуксия багряная	»	96,9	97,1	256	304
<i>Galinsoga parviflora</i> Cav. — галинзога мелкоцветная	»	96,6	91,0	464	74
<i>Helianthus annuus</i> L. — под- солнечник однолетний	»	94,7	0,0	338	—
<i>Helianthus tuberosus</i> L. — зем- ляная груша	»	94,7	0,0	338	—
<i>Hibiscus cannabinus</i> L. — кенаф коноплеvidный	»	94,9	69,2	370	128 *
<i>Ipomaea purpurea</i> Roth. — ипомея пурпурная	»	88,7	0,0	271	—
<i>Iris germanica</i> L. — касатик германский	»	98,3	97,0	288	269
<i>Juglans nigra</i> L. — орех чер- ный	»	98,3	67,9	288	168
	Около- плодник	98,3	0,0	288	—
<i>Juglans regia</i> L. — орех грец- кий	»	91,4	0,0	254	—
<i>Kochia scoparia</i> Schrad. — ко- хия веничная	Листья	97,4	0,0	401	—
	»	94,7	74,9	338	244
<i>Lactuca sativa</i> L. — салат по- севной	»	88,7	0,0	271	— *
<i>Lathyrus odoratus</i> L. — душис- тый горошек	»	89,8	0,0	221	—
<i>Leonurus cardiaca</i> L. — пустыр- ник обыкновенный	»	79,7	74,9	318	239
<i>Lepidium ruderae</i> L. — клопов- ник мусорный	»	96,9	97,3	256	258
<i>Liriodendron tulipifera</i> L. — ли- риодендрон тюльпанный	»	96,6	0,0	464	—
<i>Lupinus angustifolius</i> L. — лю- пин узколистный	»	89,8	82,4	221	203
<i>Lupinus luteus</i> L. — люпин желтый	»	89,8	94,7	221	240
<i>Lucium barbarum</i> L. — лиций варварский	»	94,9	46,1	370	119
<i>Lycopersicum esculentum</i> Mill. — помидор съедобный	»	97,4	61,0	401	95
<i>Malva pusilla</i> With. — прос- вирняк маленький	»	90,8	41,4	321	127
<i>Malva silvestris</i> L. — просвир- няк лесной	»	97,1	62,6	358	53

* Вся или почти вся пыльца попалаась.

Вид	Исследуемая часть растения	p, %		I, мк	
		в контроле	под влиянием исследуемого растения	в контроле	под влиянием исследуемого растения
<i>Matricaria discoidea</i> D. C. — ромашка безязычковая	Листья	89,8	87,1	221	155
<i>Medicago sativa</i> L. — люцерна посевная	»	94,7	41,7	338	183
<i>Melilotus officinalis</i> Desr. — донник лекарственный	»	91,4	41,5	254	90*
<i>Mentha arvensis</i> L. — мята полевая	»	98,2	97,4	491	453
<i>Mentha pulegium</i> L. — мята блошиная	»	89,4	0,0	347	—
<i>Mirabilis jalapa</i> L. — ночная красавица	»	96,9	73,6	256	167
<i>Nicotiana glauca</i> Link. et Otto. — табак пахучий	»	96,9	73,6	256	167
<i>Nicotiana glauca</i> L. — махорка	»	97,4	0,0	401	—*
<i>Nicotiana glauca</i> L. — табак турецкий	»	97,4	0,0	401	—
<i>Papaver rhoeas</i> L. — мак самосейка	»	97,9	61,3	459	162*
<i>Parthenocissus quinquefolia</i> (L.) Planch. — дикий виноград пятилиственный	»	96,6	0,0	464	—
<i>Petroselinum crispum</i> (Mill.) Nym. — петрушка посевная	»	97,4	0,0	401	—
<i>Petunia hybrida</i> Hort. — петуния гибридная	»	97,4	0,0	401	—*
<i>Phacelia tanacetifolia</i> Benth. — фацелия пыжмолистная	»	94,7	77,5	338	209
<i>Phaseolus vulgaris</i> L. — фасоль обыкновенная	»	98,3	0,0	288	—
<i>Picea excelsa</i> Link. — ель европейская	Веточка с хвоей	96,6	0,0	464	—
<i>Picea abies</i> Link. — ель белая	То же	96,6	0,0	464	—
<i>Plantago lanceolata</i> L. — подорожник ланцетный	Листья	97,9	69,2	459	212**
<i>Plantago media</i> L. — подорожник средний	»	96,2	64,9	279	212
<i>Polygonum aviculare</i> L. — горец птичий	Стебли с листьями	89,8	97,5	221	291
<i>Populus alba</i> L. — тополь белый	Листья	96,6	0,0	464	—*
<i>Potentilla anserina</i> L. — лапчатка гусиная	»	89,8	81,9	221	117
<i>Prunus domestica</i> L. — слива домашняя	»	97,1	0,0	358	—*
<i>Rubus communis</i> L. — груша обыкновенная	»	97,1	0,0	358	—*

* Почти вся пыльца полопалась.

** Трубки сильно изогнутые, много зерен полопалось.

Вид	Исследуемая часть растения	р, %		I, фак	
		в контроле	под влиянием исследуемого растения	в контроле	под влиянием исследуемого растения
<i>Quercus robur</i> L. — дуб обыкновенный	Листья	89,8	0,0	221	—
<i>Ranunculus polyanthemum</i> L. — лютик многоцветковый	»	88,7	0,0	271	—
<i>Ranunculus repens</i> L. — лютик ползучий	»	97,9	0,0	459	—
<i>Raphanus sativus</i> L. — редька посевная	»	97,9	39,8	459	160
<i>Ribes aureum</i> Pursh. — смородина золотистая	»	88,7	0,0	271	—
<i>Ribes nigrum</i> L. — смородина черная	»	97,1	47,1	271	250
<i>Ribes vulgare</i> Lam. var. <i>alba</i> — смородина белая	»	97,1	0,0	271	—
<i>Ribes vulgare</i> Lam. var. <i>rubra</i> — смородина красная	»	97,1	43,1	271	42
<i>Ricinus communis</i> L. — клещевина обыкновенная	»	97,9	47,0	459	53
<i>Robinia pseudoacacia</i> L. — робиния ложноакация белая	»	96,6	0,0	464	—
<i>Rubus idaeus</i> L. — малина обыкновенная	»	97,1	91,9	358	121
<i>Sabix alba</i> L. — ива белая	»	94,9	0,0	370	—*
<i>Sambucus nigra</i> L. — бузина черная	»	79,7	0,0	318	—
<i>Setaria glauca</i> P. B. — мышей сизый	»	91,4	97,1	254	337
<i>Solanum melongena</i> L. — баклажан синий	»	97,4	91,2	401	310
<i>Solanum tuberosum</i> L. — картофель	»	98,3	98,2	288	384
<i>Sorghum saccharatum</i> (L.) Pers. — сорго сахарное	»	91,4	91,4	254	254
<i>Stellaria media</i> (L.) Cyr. — звездчатка средняя	»	96,9	94,4	256	169
<i>Stellaria nemorum</i> L. — звездчатка дубравная	»	97,9	98,3	459	484
<i>Syringa vulgaris</i> L. — сирень обыкновенная	»	97,8	0,0	358	—
<i>Sysimbrium officinale</i> Scop. — гулявник лекарственный	»	96,2	47,8	279	114
<i>Tagetes patulus</i> L. — бархатцы мелкоцветные	»	90,8	0,0	321	—*
<i>Taraxacum officinale</i> Wieg. et Wigg. — одуванчик лекарственный	»	96,2	31,3	279	192*
<i>Thuja occidentalis</i> L. — туя западная	Кончики веточек	79,7	73,6	318	81

* Вся или почти вся пыльца помопалась.

Вид	Исучае- мая часть растения	р, %		с, мк	
		в кон- троле	под влия- нием исследу- емого растения	в кон- троле	под влиянием исследуемого растения
<i>Tilia cordata</i> L. — липа сердце- листная	Листья	96,6	0,0	464	—
<i>Trifolium pratense</i> L. — клевер луговой	»	89,8	94,8	221	141
<i>Tropaeolum majus</i> L. — настур- ция большая	»	91,4	0,0	254	— *
<i>Ulmus campestris</i> L. — берест листовидный	»	94,9	0,0	370	—
<i>Urtica dioica</i> — крапива двудом- ная	»	90,8	68,3	321	170
женская особь	»	94,7	66,9	338	163
<i>Urtica urens</i> L. — крапива жгу- чая	»	96,2	80,2	279	288
<i>Verbascum phlomoides</i> L. — ко- ровяк шерстистый	»	96,2	0,0	279	— *
<i>Vicia faba</i> L. — бобы конские	»	96,9	89,6	256	281
<i>Vicia sativa</i> L. — вика посевная	»	89,4	59,2	247	100
<i>Viola tricolor</i> Witt. — фиал- ка трехцветная	»	91,4	27,9	254	285 *
<i>Zea mays</i> L. — кукуруза сахар- ная	»	96,9	0,0	256	—
<i>Zinnia elegans</i> L. — цинния изящная	»	96,2	78,6	279	233

* Большая часть пыльцы попалаась.

груши, робинии или душистого горошка, не говоря уже о таких растениях, как пырей или кукуруза, характеризуются сильно выраженным фитонцидным действием, вполне исключающим прорастание пыльцы душистого горошка. Это дает основание полагать, что внешняя «незащищенность» листьев обуславливается именно наличием в них сильнодействующих фитонцидов, защищающих их от вторжения болезнетворных зародышей и вредителей.

Всего нами проверено на прорастание пыльцы душистого горошка 128 видов растений. Из них 47 видов, или 36,7%, полностью убивали прорастающую пыльцу душистого горошка — пыльцу, к слову сказать, довольно стойкую и выносливую к неблагоприятным условиям прорастания. Кроме того, 21 вид резко снизил процент прорастания в сравнении с контролем, а 32 вида сильно сократили длину трубок. Из всех проверенных видов только 16 не оказали заметного действия, а 6 видов — лопушник большой, морковь, фуксия, ночная красавица, спорыш (горец птичий) и мышей сизый — даже несколько стимулировали про-

растание и длину пыльцевых трубок, хотя и в незначительной степени.

Особенно сильным фитонцидоносителем оказалась сирень, листья которой убивали пыльцу не только горошка, но и всех других исследованных видов.

При этом уместно обратить внимание на тот интересный факт, что фитонциды листьев душистого горошка убивают пыльцу не только чужих видов, но и собственную. Подчеркиваем при этом, что столь сильное действие фитонцидов листьев душистого горошка на собственную пыльцу ни в коем случае не является случайным или не вполне проверенным. Посевы пыльцы горошка над собственными листьями повторялись нами неоднократно и всегда с одинаковыми результатами. Это как бы не согласуется с данными Р. В. Певговой, в исследованиях которой действие сока лука на клетки лука и чеснока, а также сока чеснока на клетки этих же растений было малоэффективным.

С другой стороны, действие этих же соков на клетки растений, более отдаленных в филогенетическом отношении, как, например, гороха, фиалки, кукурузы и брюквы, оказалось более ясно выраженным (Певгова, 1944, с. 98). Так же кажется невероятным вредное действие веществ, вырабатываемых самим растением (хотя бы и в целях самозащиты), на отдельные органы той же особи.

Однако подобная нелогичность является, как нам кажется, условной. Прежде всего в опытах Певговой изучалось действие сока лука и чеснока не на пыльцу этих же растений, а на их вегетативные клетки. Кроме того, действие сока безусловно не идентично действию летучих фракций фитонцидов. Наконец, как это вытекает из наших прежних исследований (Голубинский, 1949, 1967), фитонцидное действие свойственно (во всяком случае в наших опытах) только измельченным листьям или луковичам, в то время как наличие неповрежденных листьев или лукович не влияет на прорастание пыльцы. Таким образом, в естественных условиях фитонциды листьев не могут действовать отрицательно на прорастание пыльцы того же растения, тем более что ранения листьев, в особенности поблизости от цветков, в естественных условиях бывают сравнительно редкими и незначительными, а микродозы фитонцидов даже стимулируют рост пыльцевых трубок.

Все же этот вопрос еще нельзя считать в достаточной степени выясненным. В. П. Токин отмечает, что в естественных условиях растения постоянно травмируются ветром, дождями, насекомыми и т. п. Это, с одной стороны, облегчает болезнетворным зародышам проникновение в организм растения, но, с другой стороны, усиливает выделение и активность действия фитонцидов, оберегающих растения от повреждения. Если придерживаться такой точки зрения, то выявленные нами факты имеют очень большое экологическое значение.

Результаты проведенных нами исследований с пылью душистого горошка еще не свидетельствуют о том, что летучие фитонциды всех растений, действующие на пыльцу горошка, будут в такой же степени убивать и пыльцу всех других видов. Вполне возможна большая устойчивость пыльцы отдельных видов к летучим выделениям листьев исследованных растений, как и, наоборот, более сильное действие на пыльцу еще не изученных видов фитонцидов тех растений, которые не оказали заметного действия на пыльцу душистого горошка*. После исследований по выявлению фитонцидности разных растений к пыльце одного вида (Голубинский, 1952) мы, естественно, решили выяснить особенности фитонцидного действия одних и тех же растений на пыльцу нескольких видов. Эти опыты мы и провели в очень больших размерах в 1955 г. Особенностью опытов являлось то, что в качестве растений-индикаторов, т. е. растений, пыльца которых прорастивалась, служил не один вид, как в 1951 г., а уже 16 видов. Последнее давало возможность ответить на вопрос, в какой степени фитонцидное действие того или иного растения специфично при испытании нескольких индикаторов. Кроме того, использование в качестве индикаторов растений нескольких видов давало нам возможность без особого напряжения провести изучение фитонцидного действия большого числа растений, растягивая исследование на более продолжительный срок (Голубинский, 19566).

В связи с очень большим количеством проведенных опытов мы лишены возможности представить здесь таблицу со всеми полученными цифровыми данными и ограничиваемся только наиболее характерным и показательным цифровым материалом.

Всего в 1955 г. мы проверили на фитонцидоносность 201 вид растений, из них 109 видов, не охваченных исследованиями 1951 г. Из 128 видов, изученных в 1951 г., не проверено в 1955 г. 36. Таким образом, 92 вида изучали как в 1951 г., так и в 1955 г., что дало возможность сравнивать данные за два года, заметно отличавшиеся метеорологическими условиями (1951 г. — засушливый, 1955 г. — с большим количеством осадков).

Анализируя полученные в 1955 г. цифровые данные, необходимо подчеркнуть, что основной и, по существу, единственной задачей наших исследований являлись поиски новых растений-фитонцидоносителей и что эта односторонность не позволила нам осветить новые интересные моменты природы фитонцидов и их влияние на прорастание пыльцы. Такие работы проводились в дальнейшем.

В предыдущих исследованиях (Голубинский, 1952) мы выдвинули допущение, что пыльца разных растений будет по-разному реагировать на влияние фитонцидов того или иного расте-

* О неоднородности влияния фитонцидов одного растения на разные виды инфузорий свидетельствуют наблюдения Б. П. Токина (1944).

ния, а поэтому в 1955 г. в качестве растений-индикаторов, как уже отмечено, использовали не один душистый горошек как в 1951 г., а 16 видов из разных семейств, а именно:

1. Колокольчик персиколистный (*Campanula persicifolia* L.)
2. Колокольчик сибирский (*Campanula sibirica* L.)
3. Душистый горошек (*Lathyrus odoratus* L.)
4. Чина луговая (*Lathyrus pratensis* L.)
5. Ляденец рогатый (*Lotus corniculatus* L.)
6. Майник двулистный (*Maianthemum bifolium* J. W. Schmidt)
7. Табак турецкий (*Nicotiana tabacum* L.)
8. Петуния гибридная (*Petunia hybrida* Hort.)
9. Чубушник садовый (*Phyladelphus latifolius* Schrad.)
10. Первоцвет обратноконический (*Primula obconica* Hance).
11. Первоцвет лекарственный (*Primula officinalis* (L.) Hill.)
12. Робиния лжеакация белая (*Robinia pseudoacacia* L.)
13. Бузина черная (*Sambucus nigra* L.)
14. Очиток едкий (*Sedum acre* L.)
15. Молодило русское (*Sempervivum ruthenicum* (Koch.) Schittsp et Lehm.)
16. Барвинок малый (*Vinca minor* L.)

Чтобы избежать в дальнейшем многократного повторения названий растений-индикаторов при ссылке на них, будем указывать только их порядковый номер согласно приведенному выше списку.

Из числа исследованных в 1951 г. 126 видов фитонциды 47 (или 36,7%) полностью убивали пыльцу душистого горошка. Из числа этих видов 10 не удалось проверить в 1955 г., 12 видов полностью подтвердили данные 1951 г. (т. е. погибала пыльца всех исследованных растений-индикаторов); была частично подтверждена фитонцидность 13 видов (пыльца одних растений погибала под влиянием их фитонцидов, тогда как пыльца других прорастала) и не подтверждена фитонцидность 12 видов.

На первый взгляд столь большой процент (почти 50%) растений, фитонцидность которых не подтвердилась в 1955 г., вызывает определенное сомнение в прежних выводах, однако для подобных сомнений нет веских оснований, если принять во внимание другие материалы исследований 1955 г.

Приводим перечень видов, высокая фитонцидоносность которых полностью подтвердилась в исследованиях 1955 г.

Растения-индикаторы

Клен остролистный (<i>Acer platanoides</i>)	4, 10
Лук овощной (<i>Allium cepa</i>)	1, 5, 6, 9, 10, 14—16
Пырей ползучий (<i>Elytrigia repens</i>)	10
Аистник цикутolistный (<i>Erodium cicutarium</i>)	10
Орех грецкий (<i>Juglans regia</i>)	9, 12, 16
Виноградовник пятилистный (<i>Parthenocissus quinquefolia</i>)	2, 9, 10, 12
Слива домашняя (<i>Prunus domestica</i>)	1
Груша обыкновенная (<i>Pyrus communis</i>)	1, 4, 6, 9, 10, 12, 14, 16

Дуб обыкновенный (<i>Quercus robur</i>)	9, 10, 14, 16
Смородина черная (<i>Ribes nigrum</i>)	10
Липа мелколистная (<i>Tilia cordata</i>)	4, 7, 10
Настурция большая (<i>Tropaeolum majus</i>)	10, 14, 16

К этим двенадцати проверенным видам необходимо добавить еще семь, выявленных в 1955 г.:

Растения-индикаторы	
Лещина обыкновенная (<i>Coryllus avellana</i>)	9, 10, 14, 16
Повидия европейская (<i>Cuscuta europaea</i>)	4
Ясень высокий (<i>Fraxinus excelsior</i>)	10
Красоднев желтый (<i>Heimerocallis flava</i>)	10
Любисток лекарственный (<i>Levisticum officinale</i>)	4
Лютик едкий (<i>Ranunculus acer</i>)	6, 10, 16
Черника (<i>Vaccinium myrtillis</i>)	10, 14, 16

Наряду с этими 19 фитонцидоносителями, убивающими пыльцу всех изучавшихся нами индикаторов (для 15 из них — более одного растения-индикатора), приводим перечень 32 видов, оказавших никакого влияния на пыльцу изучавшихся растений или даже стимулировавших ее прорастание:

Растения-индикаторы	
Альцея розовая (<i>Alcea rosea</i>)	4, 10
Очный цвет пашенный (<i>Anagallis arvensis</i>)	9, 10
Капуста белокочанная (<i>Brassica oleracea</i> var. <i>capitata</i>)	6, 10, 14
Калужница болотная (<i>Caltha palustris</i>)	6, 10, 14
Колокольчик сибирский (<i>Campanula sibirica</i>)	16
Вишня обыкновенная (<i>Cerasus vulgaris</i>)	10
Космос раздельнолистный (<i>Cosmos bipinnatus</i>)	9, 10, 12, 16
Огурец посевной (<i>Cucumis sativus</i>)	3
Мелколепестник канадский (<i>Erigeron canadensis</i>)	3, 10
Молодач лозный (<i>Euphorbia virgata</i>)	1
Касатик германский (<i>Iris germanica</i>)	6, 10
Клоповник мусорный (<i>Lepidium ruderalis</i>)	1, 3, 9
Лен обыкновенный (<i>Linum usitatissimum</i>)	3, 9
Плаун булавовидный (<i>Lycopodium clavatum</i>)	9, 10, 14, 16
Мята водная (<i>Mentha aquatica</i>)	10
Незабудка болотная (<i>Myosotis palustris</i>)	6, 10, 16
Нарцисс полевичный (<i>Narcissus poeticus</i>)	10
Ослинник двулетний (<i>Oenothera biennis</i>)	4
Ятрышник пятнистый (<i>Orchis maculata</i>)	6, 10, 16
Щавель конский (<i>Rumex confertus</i>)	9, 10
Рожь посевная (<i>Secale cereale</i>)	9, 10
Очиток едкий (<i>Sedum acre</i>)	9, 10, 14, 16
Молодило русское (<i>Sempervivum ruthenicum</i>)	4, 15
Картофель (<i>Solanum tuberosum</i>)	3, 9, 10
Звездчатка ланцетовидная (<i>Stellaria holostea</i>)	3
Клевер горный (<i>Trifolium montanum</i>)	9, 10, 16
Клевер луговой (<i>Trifolium pratense</i>)	3, 9, 10, 12, 16
Клевер ползучий (<i>Trifolium repens</i>)	2, 3, 10, 12, 16
Пшеница мягкая (<i>Triticum aestivum</i>)	2, 4, 9, 10, 14, 16
Вика посевная (<i>Vicia sativa</i>)	2, 9, 10

Таким образом, из общего количества 239 проверенных на фитонцидность растений 19 (или 8%) проявили фитонцидность

к пыльце всех исследованных нами растений-индикаторов, из них 12 видов — на протяжении двух лет. В то же время 32 вида не проявили фитонцидности к пыльце взятых индикаторов, а некоторые из них, как, например, калужница болотная (растение, считающееся ядовитым), космос раздельнолистный, клоповник мусорный, лен обыкновенный, незабудка болотная, нарцисс поэтический, ослинник двулетний, щавель конский, рожь посевная, очиток едкий, пшеница мягкая и вика посевная, даже явно стимулировали прорастание пыльцы.

Большинство остальных видов (188, или 79,1%) оказались, так сказать, «факультативными» фитонцидоносителями: пыльцу одних растений-индикаторов они убивали, тогда как пыльца других видов, хотя бы частично, оставалась живой. В отдельных случаях прорастание такой пыльцы по своему характеру не отличалось от прорастания контроля или даже усиливалось, но в большинстве случаев все же имело место некоторое ослабление его, проявляясь то ли в снижении процента прорастания, то ли в меньшей длине пыльцевых трубок.

Факультативность фитонцидности указанных растений была разной — от почти полной, когда среди некоторых растений-индикаторов большинство не давало прорастания, а пыльца одного или двух видов прорастала к тому же довольно плохо (например, фитонциды чеснока*, чилиги древовидной, граба обыкновенного, ломоноса прямого, раkitника регенсбургского, лядвенца рогатого, табака душистого, грушанки круглолистной, медуницы лекарственной, клевера альпийского, клевера полевого и др.), до совсем незначительной, когда обнаруживалось лишь мало заметное снижение процента прорастания или сокращения длины пыльцевых трубок (фитонциды аира тростникового, погребка большого, ольхи клейкой, водосбора обыкновенного, абрикоса обыкновенного, ваточника сирийского и многих других растений).

Как раз эта, наиболее обширная группа факультативных фитонцидоносителей и позволила целиком отбросить всякие сомнения относительно слабого распространения фитонцидоносителей в нашей флоре. Действительно, из общего количества 239 видов растений только 32 (или 13,4%) не проявили никаких признаков наличия фитонцидов. Однако и этот незначительный процент при дальнейших исследованиях может (и должен) значительно сократиться, доказательством чего является тот факт, что многие растения в наших опытах, убивая пыльцу одного индикатора, не только не убивали пыльцу другого, но даже стимулировали ее прорастание. Возможно, для указанных растений просто случайно не нашлся индикатор, фитонциды которого убивали бы пыльцу.

* Обращаем внимание читателей на тот интересный факт, что чрезвычайно активно действующие на микроорганизмы фитонциды чеснока (Токин, 1960) проявляют менее заметную активность, воздействуя на прорастающую пыльцу.

Приведем несколько таких примеров. Пыльца первоцвета обратнokonического нацело погибала под влиянием фитонцидов овса, тогда как пыльца чубушника садового в той же чашке Петри давала вдвое длиннее пылевые трубки. Точно такая же картина, с теми же индикаторами, наблюдалась у березы бородавчатой. Под влиянием фитонцидов колокольчика сибирского, наоборот, пыльца чубушника не проросла вовсе, тогда как пыльца робинии лжеакации проросла вдвое лучше пыльцы контроля — без воздействия фитонцидами.

Все это дает основание полагать, что подавляющему большинству растений (вполне вероятно, что даже всем) свойственна большая или меньшая фитонцидность, но фитонцидность эта специфична: убивая пыльцу одних растений, конкретные фитонцидоносители могут не действовать на пыльцу других или даже стимулировать ее прорастание. Подобное положение вытекает также и из наблюдений Б. П. Токина над влиянием фитонцидов на животные организмы.

Замечательно, что даже столь общепризнанные фитонцидоносители, как чеснок, хрен, черемуха и другие, далеко не универсальны. В наших опытах обнаружены растения, пыльца которых прорастала над измельченными листьями этих растений. Следовательно, нельзя безоговорочно утверждать, что для таких фитонцидоносителей, как лук, в наших опытах убивавший пыльцу семи видов, не найдутся растения, пыльца которых была бы устойчивой к их фитонцидам. В этом направлении следует провести дополнительные исследования, и мы не сомневаемся, что тогда список «облигатных» фитонцидоносителей значительно сократится. Исходя из этого, можно прийти к выводу, что при использовании фитонцидов в борьбе с теми или иными вредителями и болезнями поиски какого-то универсального фитонцидоносителя малоперспективны. Целесообразнее в каждом конкретном случае искать свой, наиболее эффективный фитонцидоноситель.

Подтверждением того, что фитонциды свойственны почти всем (мы уверены — всем) растениям, могут служить наши исследования. Изучая особенности прорастания пыльцы в каплях росы ряда растений, мы обратили внимание на довольно знаменательный факт. В то время как роса, взятая с поверхности листьев большинства видов растений, резко стимулировала прорастание пыльцы, роса с листьев альцеи розовой (шток-розы) влияла токсически на пыльцу всех проверенных нами растений. Токсическое действие росы с листьев альцеи неоднократно проверялось и не вызывает сомнений *. Отсюда вытекает, что листья альцеи, лишен-

* Летом 1970 г. студент В. Самородов под нашим руководством изучал действие на пыльцу росы с листьев других (помимо шток-розы) представителей семейства мальвовых. Роса всех восьми проверенных видов этого семейства губительно действовала на пыльцу ряда растений.

ные летучих фитонцидов (или, точнее, фитонцидов, убивающих пыльцу проверенных нами трех растений-индикаторов: 4, 10 и 11), все же содержат в своих клетках растворимые в воде фитонциды, которые, экстрагируясь в капли росы, губят прораставшую в этой росе пыльцу.

Как известно, значительная часть возбудителей заболеваний растений заражает последние путем прорастания в каплях росы на листьях. Интересно отметить при этом, что некоторые растения с сильно действующими на пыльцу летучими фитонцидами, такие, как лук, хрен, груша и другие, не содержат в своей росе фитонцидов, способных умерщвлять пыльцу. Отсюда вытекает, что разные растения по-разному вырабатывают иммунитет к возбудителям заболеваний: одни защищаются летучими фитонцидами, другие вырабатывают в клеточном соке фитонциды иного состава, которые, экстрагируясь в капли росы, выполняют все ту же защитную функцию*.

Направляется вопрос: какова устойчивость пыльцы разных растений-индикаторов к фитонцидам, выделяемым измельченными листьями исследованных нами растений? Следовало бы полагать, что пыльца, энергично прорастающая или нетребовательная к определенным концентрациям сахарного раствора, окажется и более устойчивой к фитонцидам, т. е. сможет прорасти над фитонцидами малоэнергичных фитонцидоносителей. Однако наши наблюдения не подтверждают такого положения, за исключением разве пыльцы майника двулистного, которая не прорастала над фитонцидами только тех растений, фитонциды которых убивали пыльцу всех взятых нами растений-индикаторов (лук, груша, лютик едкий). Из пыльцы исследованных растений-индикаторов наиболее энергично прорастала пыльца барвинка малого. Но и она неспособна была прорасти над фитонцидами таких растений, как тысячелистник или подмаренник цепкий, над фитонцидами которых пыльца других растений нормально прорастала. Это же относится и ко многим другим видам с энергично прорастающей пыльцой, как, например, очиток едкий, чубушник садовый, разные бобовые и т. п.

Тератологические изменения пыльников трубок под воздействием фитонцидов

До сих пор мы обсуждали влияние фитонцидов главным образом на процент прорастания пыльцы и длину пылевых трубок и почти не касались особенностей поведения пылевых трубок, да и самих зерен пыльцы, под воздействием фитонцидов. Продолжая исследования в 1955 г., мы обратили внимание на

* Не окажутся ли фитонциды нелетучих фракций еще более активными, в смысле защиты растений от вредителей и болезней, чем фитонциды летучие?

своеобразную форму кончиков пыльцевых трубок барвинка малого (*Vinca minor* L.), наблюдаемую в каплях среды, подвергавшихся влиянию летучих фитонцидов листьев черешни дикой. Некоторые

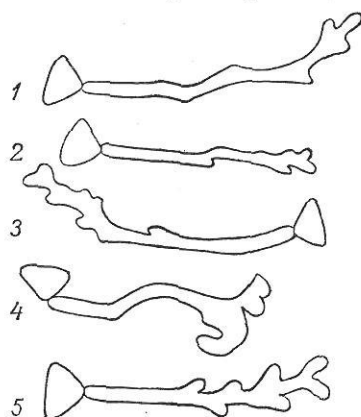


Рис. 5. Тератологические изменения пыльцевых трубок *Vinca minor* под воздействием фитонцидов.

1—3 — над фитонцидами *Cerasus avium*, 4, 5 — над фитонцидами *Humulus lupulus*.

пыльцевые трубки имели в верхней части почкообразные вздутия, тогда как в контроле подобных изменений не наблюдалось. Это заставило нас более внимательно присмотреться к форме трубок в других растворах, и вскоре были обнаружены еще более интересные тератологические изменения трубок барвинка при прорастании пыльцы над фитонцидами других растений.

Многочисленные и многообразные изменения возникали под воздействием фитонцидов хмеля (*Humulus lupulus* L.). Они выражались в образовании вздутий и разветвлений трубок, причем всегда у окончания (на верхушке) последних (рис. 5). Подобные трубки наблюдались примерно у 30% всех проросших над фитонцидами хмеля пыльцевых зерен барвинка малого. В то же время в кон-

троле к этим опытам, как и в контроле к 140 другим опытам, подобных изменений обнаружить не удавалось; все они возникали только под влиянием фитонцидов.

Особенно резкими были тератологические изменения пыльцевых трубок при воздействии фитонцидами донника лекарственного (рис. 6). Здесь наблюдалось сильное разветвление трубок, по внешнему виду напоминавших проросшие семена с разветвленными корнями. Почкообразных вздутий (как при воздействии фитонцидами черешни, хмеля или чистотела) не обнаружено, что свидетельствует о некоторой специфичности влияния фитонцидов разных растений.

Помимо фитонцидов ранее отмеченных растений на пыльцу барвинка малого заметное действие оказывают также фитонциды следующих растений: *Abutilon*

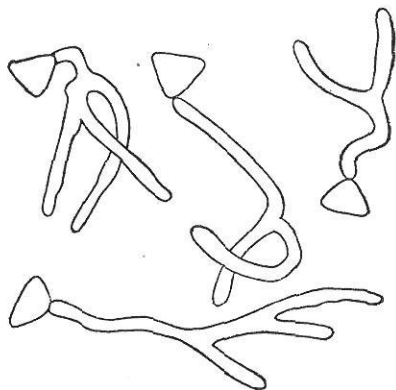


Рис. 6. Пыльцевые трубки *Vinca minor* над фитонцидами *Melilotus officinalis*.

hybridum, *Cirsium arvense*, *Clivia miniata*, *Digraphis arundinacea*, *Ficus, elastica*, *Hordeum distichum*, *Lathyrus pratensis*, *Lavatera thuringiaca*, *Leucanthemum vulgare*, *Rosa canina*, *Triticum aestivum*.

Интересно, что почти все обнаруженные нами формативные изменения пыльцевых трубок наблюдались главным образом у барвинка малого, хотя мы просматривали прорастающую пыльцу многих видов растений. Нам удалось наблюдать изменение трубок (в небольшом количестве) еще у колокольчика персиколистного (*Campanula persicifolia*) под воздействием фитонцидов ячменя (*Hordeum distichum*), причем в данном случае изменения имели уже другой вид — форму булавовидных утолщений верхней части трубок.

Особенно знаменательно то, что подобные изменения (под воздействием фитонцидов того же ячменя) наблюдались и среди пыльцевых трубок барвинка (рис. 7). Интересно, наконец, и то, что пыльцевые трубки, измененные под влиянием фитонцидов, в большинстве случаев мало отличались от контрольных по длине и проценту прорастания (Голубинский, 1956б).

В этой связи имеют определенное значение и наши прежние наблюдения над характером прорастания пыльцы на искусственных средах. В тех случаях, когда взятый раствор не вполне соответствовал физиологическим требованиям прорастания пыльцы, она весьма часто в значительном проценте лопалась, выпуская содержимое в раствор (образуя перед этим вздутия на концах), либо, прорастая, давала короткие, сильно искривленные трубки.

Как показывают данные наших многолетних исследований, сильное искривление пыльцевых трубок при прорастании на искусственных средах является несомненным доказательством несоответствия концентрации взятого для опыта раствора.

Чем более подходящим является раствор для проращивания, тем прямее вырастают пыльцевые трубки. Правда, у некоторых растений, даже при самых оптимальных растворах, пыльцевые трубки вырастают искривленными, тогда как у других растений, таких, как, например, *Corylus avellana*, *Calla*, они, наоборот, всегда прямые.

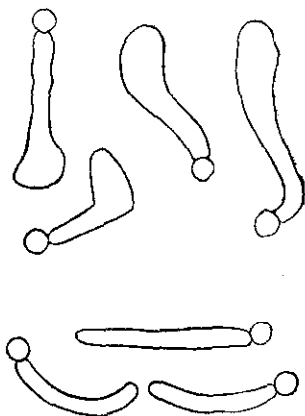


Рис. 7. Пыльцевые трубки *Campanula persicifolia* над фитонцидами *Hordeum distichum*.

Внизу три нормальные трубки (контроль).

О природе и особенностях действия фитонцидов на пыльцу

Усматривая в выделении растениями фитонцидов явление защитного порядка, В. П. Токин (1944, 1960) приводит в качестве примера наблюдения практиков, свидетельствующие о том, что при совместном посеве некоторых растений резко снижается число случаев заболевания их и что при посадке картофеля по предшественнику конопле ослабляется проявление фитофторы. В связи с этим Токин считает, что фитонциды выделяются вегетативными частями растения в течение всего периода вегетации. Однако в наших опытах помещение неповрежденных листьев растений-фитонцидоносителей или целых луковиц лука обыкновенного в камеру с проращиваемой пыльцой, как правило, не препятствовало ее нормальному прорастанию, в то время как в присутствии минимального количества измельченных листьев или луковиц пыльца неизменно погибала. У нас сложилось убеждение, что летучие фракции фитонцидов продуцируются и выделяются растениями только в момент ранения их органов (механически, в результате повреждения насекомыми) или внедрения гифов грибов в клетки и ткани растения (Голубинский, 1967).

Фитонциды, выделяемые в момент ранения клеток растения, довольно быстро улетучиваются, и уже через короткий срок выделение их прекращается, а в поврежденных клетках начинаются процессы разложения*. Этим, по нашему мнению, и объясняется быстрое, уже через 10—15 мин после измельчения органов растения, исчезновение летучих фракций фитонцидов в приготовленной кашице с восстановлением способности пыльцы к прорастанию, что подтверждается и наблюдениями Токина (1942). А. М. Гродзинский также понимает выделение фитонцидов как «выделения тканей, возникающие вследствие нарушения целостности вместилищ веществ и автолиза» (1965, с. 7).

В подобной интерпретации становится понятной относительная фитонцидоносность некоторых растений в наших опытах. Наряду с растениями-фитонцидоносителями, полностью убивающими пыльцу в посевах *in vitro*, имеется немало растений, фитонциды которых лишь снижают в той или иной степени процент прорастания и длину пыльцевых трубок. У нас возникло предположение, что в данном случае фитонциды, быстро улетучиваясь, просто не успевают подействовать токсически на часть пыльцы с более поздним началом прорастания (Голубинский, 1965).

Для проверки этого предположения мы весной 1959 г. провели небольшой, но весьма показательный опыт. В одну из чашек Петри, с посеянной пыльцой сливы, черемухи и яблони (сорт Антоновка), одновременно с посевом пыльцы помещали свеже-

* Ср., например, данные Н. Красильникова и А. Коренько (1939) по этому вопросу.

измельченные листья сливы, в другую чашку — листья черемухи, в третью и четвертую — также листья сливы и черемухи, но с той разницей, что через 2 ч эти листья заменяли свежемолотыми. В тех чашках, где кашка не менялась, резко снизился процент прорастания пыльцы слив, но все же часть ее проросла; пыльца яблони проросла примерно так же, как и в контроле, а прорастание пыльцы черемухи над листьями сливы даже стимулировалось. В чашках со сменой листьев сливы пыльца всех взятых нами видов не проросла, а над листьями черемухи прорастаемость пыльцы сливы и черемухи резко снизилась; пыльца яблони не проросла вовсе.

Таблица 30

Поведение пыльцы некоторых видов при смене измельченных листьев фитонцидоносителя

Вариант опыта	Слива		Черешня		Яблоня	
	р, %	l, мк	р, %	l, мк	р, %	l, мк
Контроль	12,9	212	69,4	108	38,0	384
Над листьями сливы						
без смены их	6,1	69	73,6	245	42,1	328
со сменой через 2 ч	0,0	—	0,0	—	0,0	—
Над листьями черемухи						
без смены их	12,7	251	62,6	103	39,7	393
со сменой через 2 ч	4,4	195	48,1	106	0,0	—

Интересно отметить, что в момент смены листьев сливы начала прорасти довольно значительная часть пыльцы черемухи, но после смены листьев в чашках этот процесс прекратился и в дальнейшем пыльца утратила жизнеспособность. Интересно и то, что в чашках со сменой листьев в течение четырех дней после посева не замечалось появления мицелиев, и среда (10%-ный раствор сахара) оставалась совершенно чистой, тогда как в контроле мицелий наблюдался уже на второй день. Результаты проращивания (при температуре 20°) приведены в табл. 30.

Летучие фитонциды растений, по-видимому, легко растворяются в воде и поглощаются ею. Когда измельченные листья фитонцидоносителя покрыты водой или даже обильно смочены ею, действие фитонцидов на проращиваемую пыльцу заметно ослабляется или даже полностью исчезает. Поэтому при изучении фитонцидного действия измельченных листьев необходимо наливать на дно чашек Петри очень тонкий слой воды и, накладывая кашку, стараться не перемешивать ее с водой. Правда, фитонциды лука репчатого действуют в полной мере и при смачивании свежепорезанных ломтиков лукавицы водой.

Количество фитонцидов, продуцируемых растением, колеблется в зависимости от возраста и местоположения листьев (Голубинский, 1962б, 1965), метеорологических и экологических условий

прорастания (Голубинский, 1963а) и других факторов. Т. Д. Янович и Н. В. Плахова отмечают, что «чеснок, выращенный в дождливое и холодное лето, в меньшей степени обладает фитонцидными свойствами» (1946, с. 231). Этим, по-видимому, и объясняется наблюдавшееся нами некоторое несоответствие в действии фитонцидов отдельных растений на пыльцу в разные годы (Голубинский, 1956а, 1962а).

ВОЗДЕЙСТВИЕ ДРУГИМИ ФАКТОРАМИ НА ПЫЛЬЦУ

Воздействие на пыльцу искусственными физико-химическими агентами

Биологи используют воздействие сильными физическими или химическими агентами главным образом для экспериментального вызывания мутаций. Однако в слабых дозировках эти же агенты могут играть роль стимуляторов различных процессов. Изучением этих факторов применительно к пыльце занимались сравнительно немногие исследователи, но все же получены довольно интересные результаты. На некоторых из них мы и остановимся.

По данным И. Н. Никитина (1934а, б), определенное воздействие на пыльцу оказывает облучение ее рентгеновскими лучами. Так, прорастаемость пыльцы липы крупнолистной после трехчасового облучения увеличивалась в три раза. У шиповника и чубушника садового облучение вызывало замедление прорастания. Прорастание пыльцы безвременника осеннего (*Colchicum autumnale*) стимулировалось рентгеновскими лучами, а пыльцы люпина узколистного (*Lupinus angustifolius*) — тормозилось. При этом Никитин подчеркивает, что обработка пыльцы рентгеновскими лучами ведет к сокращению срока жизнеспособности ее при хранении и поэтому облучение необходимо проводить перед самым опылением.

В опытах Н. Д. Потаниной и В. Н. Шмигель «воздействие электростатического поля на пыльцу яблони и груши оказывает стимулирующее влияние на ее жизнеспособность: повышается энергия прорастания, увеличивается длина пылевых трубок» (1960, с. 271).

Под влиянием облучения пыльцы косточковых растений ультрафиолетовыми лучами (длина волны 240—360 нм, интенсивность энергетического потока 7300 эрг/(см²·сек), продолжительность 5—6 мин) и рентгеновскими (в дозе 2—40 р) в ней возрастала интенсивность окислительных процессов, и эти изменения устойчиво сохранялись продолжительное время. При использовании облученной пыльцы для гибридизации оплодотворяющая способность ее по мере возрастания доз облучения сначала повышалась, а затем снижалась. Облучение пыльцы повышало про-

цент завязывания плодов в 2—7 раз, а также содействовало в отдельных случаях преодолению нескрещиваемости при межвидовой гибридизации (Остапенко, 1963а, б). При опылении облученной пыльцой (у косточковых) в большей степени проявляются в потомстве признаки отцовской особи, что В. И. Остапенко объясняет повышением энергетического обмена (интенсивности дыхания, активности полифенолоксидазы, цитохромоксидазы, пероксидазы, дегидраз, величины рН, rH_2 , Eh), вызванного облучением пыльцы (Остапенко, 1963).

Однако в литературе встречаются указания и иного характера. По данным В. С. Семина, В. Д. Кондратьева и др. (1961), пыльца винограда, облученная в дозах 10—15 кр, способна к оплодотворению, но в потомстве сильно доминируют признаки материнской формы, а при дальнейшем увеличении дозы завязываются партенокарпические плоды. Такую пыльцу, еще не потерявшую окончательно оплодотворяющей способности, но почти неспособную к передаче своих свойств потомству, авторы называют «генетически нейтральной». Они отмечают, что при межродовых скрещиваниях в опытах с айвой, парадизкой, грушей, яблоней добавлением к пыльце отцовского вида пыльцы, облученной в дозе 45 кр, удавалось получить положительные результаты, т. е. облученная пыльца является как бы стимулятором при отдаленных скрещиваниях.

По данным И. В. Дрягиной (1966а, б), облучение пыльцы яблони (сорт Антоновка) в дозах 2—10 кр приводит к снижению ее прорастаемости, уменьшению рН и окислительно-восстановительного потенциала. Большие дозы радиации (5—14,5 кр) подавляют активность пероксидазы, а малые (0,2—0,5 кр), наоборот, повышают. На завязывание плодов облучение пыльцы почти не влияет, но количество семян в них бывает меньшим.

Разные сорта яблони по-разному реагируют на облучение γ -лучами (Таранова, 1965). В условиях Прибалтики у диких видов и старых, приспособившихся к местным условиям и более зимостойких и позднеспелых сортов, пыльца оказывалась более стойкой к облучению, чем пыльца более ранних и менее зимостойких сортов. Однако во всех случаях процент прорастания пыльцы после облучения заметно снижался, причем оптимальными для проращивания оказывались более высокие концентрации сахарозы и, в отличие от данных Дрягиной (1966а, б), количество нормально развитых плодов и семян, полученных от опыления обработанной пыльцы, оказывалось большим, чем при естественном свободном опылении или опылении обильным количеством облученной пыльцы.

В опытах К. Р. Тавдумадзе и В. А. Тодуа (1967) при обработке пыльцы табака γ -лучами Co^{60} в дозах 1,5—3,5 кр количество завязавшихся коробочек пропорционально возрастало, а в дозах выше 3,5 кр — понижалось. При дозе 10 кр и выше пыльца полностью теряла жизнеспособность.

Интересно отметить, что и предпосевное облучение семян γ -лучами не только приводит к стерильности пыльцы в потомстве, например, у хлопчатника в опытах Е. Х. Узенбаева и М. Рахимовой (1966), но и способствует, как и в результате облучения пыльцы, образованию гибридных семян при отдаленных скрещиваниях. Так, при межвидовой гибридизации в роде *Triticum*, с предварительным γ -облучением семян (в дозах 1—10 кр), в 1,5—2 раза увеличивалось число гибридных сеянцев, особенно в тех случаях, когда облучению подвергались зерновки отцовской формы (Янушкевич, 1962).

Знаменательным является и то, что при γ -облучении сахарозы (до приготовления из нее питательного раствора) в различных дозах (от источника Co^{60} с мощностью дозы 3 кр/мин) замечается резкое снижение прорастания пыльцы настурции. С повышением дозы от 0,5 до 3 Мрад/мин снижается процент прорастания (Kesavan, Swaminathan, 1967).

Прорастание пыльцы в зависимости от возраста

В практике принято считать самой лучшей для опыления пыльцу из свежераскрытых пыльников. После высыпания пыльцы из пыльников жизнеспособность ее начинает снижаться, причем у некоторых видов, например у злаков, она снижается довольно быстро.

Пыльца, как известно, заканчивает свое формирование задолго до раскрытия пыльников и у ряда видов уже в то время часто бывает способной к прорастанию, хотя, как правило, прорастаемость ее еще понижена. В частности, у ячменя при опылении пыльцой, взятой из пыльников за 2—3 ч до их вскрытия, процент оплодотворения составлял только 30, при опылении пыльцой, взятой в момент раскрытия пыльников, оплодотворяемость повышалась до 60%, а при опылении через 2—3 ч после вскрытия опять снижалась до 40%. К. Корренс (Correns, 1924) отмечал, что при опылении старой пыльцой заметно снижается жизнеспособность полученного потомства. К подобному заключению пришел и М. Пфундт (Pfundt, 1910). Он утверждал, что свежесобранная пыльца целого ряда растений является намного пластичнее к изменению концентрации искусственной среды, чем старая, требующая для своего прорастания более строго подобранных, в частности более крепких, концентраций сахарного раствора.

Несколько иного мнения придерживаются некоторые плододы. Еще Ф. Пассекер (Passecker, 1927a) показал, что пыльца груши, взятая для проращивания сразу же после раскрытия пыльников, прорастала хуже, чем после 24-часового хранения. В первом случае ее всхожесть равнялась 14%, тогда как через сутки она поднялась до 22%.

К аналогичному заключению, на основании многолетних исследований, пришел Л. М. Ро (1929). Он установил, что пыльца плодовых растений после высыпания из пыльников имеет несколько пониженную всхожесть, требуя для себя как бы некоторого периода для «дозаривания». В опытах Ро по проращиванию пыльцы плодовых «контрольной проверке были подвергнуты в 1926 году все сорта, показавшие при первом подсчете низкую прорастаемость; изредка брали для контроля свежую пыльцу с дерева, но в большинстве случаев пользовались оставшейся порцией пыльцы от первого сбора. Проверка производилась обычно на второй день после первого подсчета, и при этом подчас обнаруживалось, за очень редкими исключениями, резкое повышение прорастаемости пыльцы, сравнительно с первым подсчетом. Получалось впечатление, что пыльца, подобно семенам, должна некоторое время «дозреть» для того, чтобы проявить максимум прорастаемости. Таким образом, вторичная, а иногда и третья проверка совершенно меняли картину, и многие сорта, показавшие при первом осмотре отсутствие или очень низкий процент прорастаемости, давали удовлетворительный и даже иногда очень высокий процент проросших в дальнейшем» (1929, с. 18).

Аналогичное мнение высказывали еще раньше и другие исследователи (Anthony, Harlan, 1920; Morris, 1924). К выводам Ро присоединились его сотрудники (Козьманов, 1929; Козьманов, Ю. И. Хоментовский, 1930). С. И. Козьманов, отмечая лучшую прорастаемость «дозревшей» пыльцы, указывал, что «у сортов с рано созревающими плодами, и рано закладывающими почки и цветущими — пыльца также раньше созревает, чем у других сортов, позднее достигающих этих моментов» (1929, с. 80).

По данным В. Н. Былова и Н. Г. Гринкевич, у гиацинта восточного (*Hyacinthus orientalis* L.) «свежая пыльца прорастала на 35%, а после хранения в течение 20 дней в холодильнике при плюс 3—5° жизнеспособность ее повысилась до 59%» (1960, с. 8). На постепенное дозаривание пыльцы гиацинта при хранении указывает и Р. К. Гамбарова (1968). Необходимость дозаривания пыльцы других растений отмечают также Е. Н. Седов (1955), М. Йорданов (1963), И. Кинг и Т. Джонстон (King, Jonston, 1958) и другие исследователи. Вместе с тем целый ряд авторов не выявил необходимости дозаривания пыльцы после ее высыпания из пыльников, а многие даже, наоборот, отмечают более высокую жизнеспособность еще не высypавшейся пыльцы. Так, по данным В. И. Власова (1966), экспериментировавшего с большим числом видов *Nicotiana*, самая высокая оплодотворяющая способность пыльцы наблюдалась перед началом раскрытия бутонов. То же, по данным Л. В. Ильиной (1968), и у пыльцы *Phaseolus multiflorus* Willd., а также сои в опытах Д. М. Рустановой (1965). В дальнейшем пыльца постепенно стареет, качество и количество завязавшихся при опылении ею семян быстро

снижаются. У клевера лугового, по данным Н. А. Чуксановой (1952), при очень высокой атмосферной влажности наблюдалось массовое прорастание пыльцы уже в пыльниках, следовательно, о дозаривании ее у этого растения говорить не приходится. В наших опытах по проращиванию пыльцы наперстянки пурпурной (*Digitalis purpurea* L.) закономерности, установленной Л. М. Ро и его сотрудниками для плодовых деревьев, также не обнаружено.

По данным П. Л. Богданова, пыльца ивы, «собранная в первый день цветения, обладает наилучшей способностью прорасти, собранная на другой день, когда она появляется в массе, показала значительно более низкую способность прорасти, а собранная в самом конце цветения с засохших уже тычинок проросла в незначительном проценте и то только при оптимальной концентрации сахара (10%)» (1935, с. 103-104).

По наблюдениям А. И. Алексеенко, «пыльца у люпина белого начинает прорасти в фазе бутона длиной 14 мм, с венчиком, превышающим чашечку на 4—5 мм, где большие пыльники ниже рыльца на 2 мм, а мелкие у основания больших (2-й день наблюдения). Прекращается прорастание пыльцы в фазе четырехдневного раскрытого цветка (7-й день наблюдения).

Наиболее активной оказалась пыльца в раскрытых цветках в первый и второй день их раскрытия (4-й и 5-й день наблюдения), у которых сильно пылили большие пыльники в 1-й день и мелкие на 4-й день раскрытия. В этих фазах количество прорастания пыльцы равнялось 80,8 и 81,4%.

Однако, судя по длине пыльцевых проростков, активность пыльцы бывает разная. Пыльца из мелких пыльников, а также вчерашняя на больших значительно уступает по длине проростков пыльцы из больших пыльников в день ее выхода из пыльников» (1951, с. 54).

Чтобы установить наиболее подходящее время заготовки пыльцы для гибридизации у хмеля, мы провели опыт по проращиванию пыльцевых зерен, взятых из пыльников разного возраста и степени зрелости:

I — вполне раскрытых, когда большинство зерен уже вылетело в воздух;

II — раскрытых, но еще сохранивших значительную часть пыльцевых зерен;

III — только начавших раскрываться;

IV — готовых к раскрытию;

V — достигших нормальных размеров, но приблизительно за сутки до их раскрывания;

VI — достигших только трех четвертей нормального размера.

Пыльцу для проращивания брали непосредственно из пыльников соответствующего возраста, без какого-либо дозаривания их. Половину пыльцевых зерен проращивали немедленно, а половину — на следующий день. Размер и форма пыльцевых зерен, т. е. внешний вид их, во всех вариантах опыта, даже в варианте VI, бы-

ли вполне нормальными. Зерна, взятые из нераскрытых пыльников (в вариантах V и VI), были лишь несколько влажнее. Как показывают исследования, сведенные в табл. 31, наибольшей жизнеспособностью обладает пыльца, взятая из вполне раскрытых пыльников, и вовсе не прорастает пыльца хотя внешне и вполне зрелая (нормальных размеров и формы), но полученная из пыльников, не достигших нормального размера. Пыльца, взятая из пыльников нормального размера, но за сутки до их раскрывания, прорастает только при посеве на другой день после сбора, и то в незначительной степени. Посеянная же в день сбора пыльца не прорастает вовсе.

Таблица 31
Результаты проращивания пыльцы хмеля,
взятой из пыльников разной степени зрелости

Степень зрелости пыльников	В день сбора		На следующий день	
	р, %	l, мк	р, %	l, мк
I	19,8	134	19,3	129
II	17,9	113	18,8	126
III	13,0	77	19,2	131
IV	3,8	59	18,4	123
V	0,0	—	8,6	61
VI	0,0	—	0,0	—

Аналогичные результаты получены А. Н. Кныш (1958б) в исследованиях над пыльцой огурцов, а также П. Л. Богдановым (1935) в его опытах с пыльцой *Salix viminalis* L. Следовательно, процессы дозревания пыльцы в пыльниках интенсивны в самые последние дни (точнее, часы) и частично уже после начала раскрывания пыльников. Этот момент, а особенно результаты прорастания при посеве на другой день после сбора, до некоторой степени подтверждают наблюдения Л. М. Ро и С. И. Козьманова, если допустить, что в их опытах пыльца была взята из не вполне зрелых (возможно, задолго до растрескивания) пыльников.

Наши опыты с пыльцой наперстянки пурпурной привели, по существу, к тем же результатам, что и опыты с пыльцой хмеля.

По данным Е. Зандстена (Sandsten, 1909), на время, необходимое для прорастания пыльцы, сильно влияют толщина и особенности строения стенок пыльцевых зерен.

Особенности прорастания пыльцы некоторых растений

Оптимальные условия прорастания пыльцы сильно отличаются у разных видов растений, что в значительной степени усложняет точное определение наиболее удачных комбинаций. Как мы уже отмечали, у многих видов пыльца способна прорасти не

только в сахарных растворах разных концентраций и в разных видах сахаров, но даже в чистой воде, тогда как у других растений диапазон колебаний подходящих растворов очень узок и пыльца их прорастает только при одной-двух оптимальных концентрациях. Большая часть видов не довольствуется чистым раствором сахара, а требует для своего прорастания уплотнения среды желатином или агар-агаром. Однако противопоставление чистых растворов сахара желатиновым или агаровым смесям нам кажется далеко не всегда правильным. В наших опытах пыльца разных видов, способная прорасти не только в сахарных растворах почти любой концентрации, но даже и в чистой воде, при добавлении некоторого количества агар-агара прорастала еще лучше.

Дать перечень оптимальных сред для прорастания пыльцы всех исследованных видов не представляется возможным. Уже в сводке А. В. Дорошенко, изданной в 1929 г., подобный перечень, без комментариев, занимает 46 страниц; в настоящее время его пришлось бы увеличить, по крайней мере, втрое. С другой стороны, вопрос о том, можно ли назвать действительно оптимальными растворы, приводимые в той же сводке Дорошенко, является довольно спорным. Полагаем, правильнее было бы считать их лучшими среди изучавшихся в данном исследовании. Мы никак не можем согласиться со следующим определением оптимального раствора: «Оптимальным раствором считался тот, в котором средний процент проросшей пыльцы оказался наибольшим» (Нестерович, 1948). На самом деле большинство авторов, цитированных в сводке Дорошенко, испытывало ограниченный набор сред, следовательно, считать лучшую из изучавшихся ими сред оптимальной нельзя. Оптимальной средой, в нашем понимании, следует считать среду, обеспечивающую получение длины пыльцевых трубок не короче наблюдаемой в столбиках данного вида, а это, мы уже отмечали, встречается очень и очень редко.

В опытах, не требующих строгого придерживания или установления оптимальной концентрации раствора, для большинства растений нашей флоры, способных прорасти в растворах сахарозы, наиболее подходящей можно считать 10—15%-ную концентрацию. Для многих видов, в частности для многих розоватных (Колесников, 1927; Черняев, 1928; Suszkowa, 1960, 1961; Fideghelli, Saccardo, 1962; Шарашенидзе, 1963; Vondraček, 1963; Naurigal, Rana, 1965), мотыльковых (Атабекова, 1956), норичниковых, некоторых лилейных и других растений (Singh, 1957; Dvornic, 1960; Prasad, Dikshit, Tyagi, 1964; Jovančević, Petrović, 1965; Eaton, 1966; Лисишин, 1968; Турсунов, 1967), эта концентрация сахара является вообще наилучшей.

На основании проращивания пыльцы большого числа видов у нас создалось впечатление, что лучше прорастает на искусственных средах пыльца энтомофильных растений и хуже (или не прорастает совсем) пыльца анемофильных растений, хотя, конечно,

известно и много отклонений от этой закономерности. Пыльца эволюционно древних видов как-будто лучше прорастает, чем пыльца молодых видов, хотя опять-таки и здесь много исключений.

Нам представляется, что по способности к прорастанию пыльцы на искусственных средах покрытосеменные растения можно разделить (разумеется, приблизительно, в самых общих чертах) на такие три группы: 1) энтомофильные с обоеполыми цветками — хорошее прорастание пыльцы; 2) энтомофильные с однополыми цветками — слабое прорастание пыльцы; 3) анемофильные растения — плохое прорастание пыльцы или неспособность ее к прорастанию *in vitro*. У растений-самоопылителей пыльца прорастает примерно так же, как и у ближайших к ним в систематическом отношении перекрестноопыляющихся растений.

Пыльца анемофильных форм требует для своего прорастания более высоких концентраций сахара (или уплотнителей среды), чем пыльца энтомофильных растений, хотя явным исключением из этого правила является якобы такой вид, как *Corydalis cava* Schwegg. et Körte, пыльца которого, по наблюдениям Л. Йоста (Jost, 1907), способна прорасти только при ограниченной влажности. Нам, правда, не приходилось проращивать пыльцу данного растения, поэтому мы и не можем окончательно подтвердить или опровергнуть заключение Йоста, однако сомневаться в точности его наблюдений у нас есть веские основания. Прежде всего мы успешно проращивали в обычных растворах сахарозы пыльцу весьма близкого вида *C. Halleri* Willd., а это уже серьезное основание для недоверия. Кроме того, можно привести и ряд косвенных, но довольно убедительных соображений.

И. Мартин (Martin, 1913, 1915) подчеркивал большую чувствительность к воде пыльцы люцерны посевной и клевера лугового, утверждая, что она способна прорасти только при очень ограниченном количестве воды. В наших опытах, наоборот, пыльца этих видов лучше всего проросла (и притом давала прекрасные пыльцевые трубки) в 15%-ном растворе сахара (Голубинский, 1959а; Голубинский, Жаринов, 1967). Е. Михальченкова (1947) подчеркивала весьма слабую прорастаемость пыльцы малины в растворах сахара, тогда как в наших опытах, как и в опытах М. Харди (Hardy, 1931), пыльца малины прекрасно проросла в 10-15%-ном растворе сахарозы. Как отмечает Ю. П. Васильев, «пыльца *Gagea lutea* Ker.-Gawl. не проросла ни в одной из испытанных сред, в то время как пыльца *Gagea minima* Ker.-Gawl. проросла в 12 и 15%-ном растворе сахарозы» (1934, с. 334).

Нам кажется, что это явное недоразумение. В наших опытах пыльца *Gagea lutea* прекрасно проросла в 15%-ном растворе сахарозы (правда, с добавлением 0,003% борной кислоты). Отсюда приходится сделать заключение, что и в упомянутых случаях на прорастаемость пыльцы клевера лугового, люцерны или

малины влияли какие-то экологические или метеорологические факторы.

Специфические особенности прорастания пыльцы у видов того или иного рода (Шебитченко, 1965, 19666) могут иметь место и в пределах одного ботанического вида. Часто подобные особенности обусловлены плоидностью отдельных форм (сортов). Так, по данным Ф. Кобеля (Kobel, 1927) и Е. Квела (Kvaale, 1927), сорта яблонь и груш с повышенным числом хромосом дают пониженный процент прорастания пыльцы. Подобное явление наблюдалось и в опытах В. Плюмье (Plumier, 1955) — у винограда; У. Я. Борматова, В. М. Загрековой и С. Я. Семерихиной (1969) и других авторов (Jassem, 1967; Magassy, 1962, 1967) — у сахарной свеклы; М. Венкатасубрамания (Venkatasubramanian, 1953) — у риса; Б. Кубицкого (Kubiccki, 1962) — у дыни. Пыльца равно созревающих сортов плодовых растений, по наблюдениям Ф. Пассекера (Passecker, 1930) и В. Ковачевой (Ковачова-Ferjančikova, 1959), дает более высокий процент прорастания, чем пыльца поздно созревающих сортов, а по данным В. Татевосян (1964), пыльца раннеспелых сортов граната прорастала быстрее пыльцы средне- и позднеспелых сортов.

Изменение погодных условий по-разному отражается на прорастании пыльцы отдельных форм или сортов одного вида (Голод-рига, 1954; Avramov, 1956; Петрушина, 1963; Джинчарадзе, 1967; Раинчикова, 1967).

По-разному прорастает пыльца отдельных половых типов цветков в пределах одного вида. Так, по наблюдениям И. М. Сафарян (1966), у арбузов пыльца мужских цветков прорастала быстрее пыльцы, взятой из пыльников обоеполых цветков.

Садоводам известна громадная разница в способности к прорастанию пыльцы отдельных сортов плодоягодных растений — от высокой прорастаемости у одних сортов до полной неспособности к прорастанию у других (Ро, 1929; Пашкевич, 1934; Дуракович, 1957a; Duracović, 1957b; Tombesi, 1964; Пирумян, 1965; Zielinski, Thompson, 1966). Возможно, сортовыми особенностями (или условиями произрастания) объясняются большие расхождения в данных отдельных авторов при установлении лучшей среды для проращивания пыльцы сахарной свеклы. Так, Л. Федоровичу (1928) удалось прорастить пыльцу свеклы только на поверхности чистого покровного стекла (без среды) во влажной камере. Ни в одном из растворов сахара эта пыльца в опытах Федоровича не прорастала, а А. Н. Балышев, И. П. Фирсов и И. Р. Орлов (1965) получили удовлетворительные результаты при проращивании пыльцы в 30%-ном растворе сахарозы.

Н. В. Фаворский (1928) в опытах по проращиванию пыльцы сахарной свеклы на агаре достиг наилучших результатов при добавлении в среду 40% сахарозы. Аналогичные результаты получены и другими авторами (Artschwager, Starrett, 1933), тогда как, по данным Е. И. Харечко-Савицкой (1940), лучшей при про-

рацивании на агар-агаре оказалась 20%-ная концентрация сахарозы, особенно при добавлении 5% пептона. В наших опытах самым эффективным оказался 15%-ный раствор сахарозы с добавлением 0,003% борной кислоты (Голубинский, Горб, 1971). Наконец, даже в пределах одного сорта отдельные растения могут давать пыльцу, сильно отличающуюся как по проценту прорастания, так и по длине пыльцевых трубок. Более того, и на одном растении отдельные ветви или соцветия и даже отдельные цветки в одном соцветии часто дают неоднородную пыльцу. Даже в пределах одного пыльника пыльца может отличаться по своей прорастаемости и генетическому эффекту (Овчинников, 1952б, 1959; Овчинников, Шиханова, 1953, 1954, 1958). По этой причине мы настойчиво рекомендуем при всяких опытах по проращиванию пыльцы пользоваться тщательно подготовленной смесью пыльцы, заготовленной единовременно в количестве, достаточном для обеспечения всего опыта. Только в этом случае можно ожидать достоверных результатов.

ВЗАИМОВЛИЯНИЕ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН ПРИ ПРОРАСТАНИИ

СОСТОЯНИЕ ВОПРОСА

Еще в 1924 г. в довольно обстоятельной работе Р. Бринка, помещенной в американском ботаническом журнале (*Amer. Journal of Botany*), описано много интересных опытов по проращиванию пыльцы на искусственных средах. Среди многочисленных исследований автора имеется и весьма интересное (но, к сожалению, почти не обратившее в то время на себя внимания) наблюдение: рост пыльцевых трубок был лучше в тех местах капли питательного раствора, где пыльцевые зерна размещались более густо и, наоборот, хуже в местах поодиначного размещения пыльцевых зерен. Особенно заметной была эта разница в опытах с пылью таких растений, как огурец и барвинок (*Vinca minor* L.). Бринк пытался объяснить наблюдаемые им явления выделением прорастающими пыльцевыми зернами особых веществ каталитической или гормональной природы, которые могут диффундировать в питательный субстрат, стимулируя рост пыльцевых трубок.

Для того чтобы установить наличие в пыльце упомянутых веществ, Бринк осуществил следующий опыт. На агаровую среду перед посевом пыльцы для проращивания была нанесена кашица из тщательно растертой в ступке пыльцы того же вида. Результаты опыта не подтвердили предположения автора: достоверной разницы в длине трубок* в чистых посевах и с добавлением кашицы растертой пыльцы установлено не было. Возможно, этот неудачный опыт Бринка оказал ему «медвежью услугу», и принципиальный, биологически важный факт взаимостимулирования пыльцевых зерен при совместном проращивании не привлек к себе внимания современников.

После Бринка на взаимостимулирование пыльцевых зерен при проращивании обращал внимание немецкий исследователь П. Браншайдт (*Branscheidt*, 1929, 1930). Несомненной заслугой Браншайдта является подмеченный им факт взаимовлияния пыльцевых зерен разных видов при совместном проращивании на искусственных средах. Им было довольно убедительно показано,

* Бринк интересовался только длиной пыльцевых трубок, не обращая особого внимания на процент прорастания пыльцы

что пыльца двух видов при совместном проращивании в одной и той же капле раствора, как правило, прорастает не так, как прорастала бы пыльца каждого вида порознь. При этом Браншайдт установил, что подобного рода взаимовлияние носит самый разнообразный характер. Так, при совместном проращивании пыльцы лещины (*Corylus*) и морозника (*Helleborus*) заметно угнетается прорастание пыльцы лещины, тогда как рост пыльцевых трубок морозника стимулируется. Пыльца груши стимулирует прорастание и рост пыльцевых трубок нарцисса и тюльпана, угнетая прорастание пыльцы калужницы (*Caltha palustris*) и прострела (*Pulsatilla*). Вместе с тем пыльца нарцисса и калужницы угнетает прорастание пыльцы груши, тогда как пыльца прострела и тюльпана заметно стимулирует ее прорастание. Особенно интересно то, что наиболее заметно стимулирует прорастание пыльцы нарцисса пыльца тех сортов груш, которые в чистых посевах прорастают хуже всего.

Браншайдт, как и Бринк, объясняет наблюдаемые им явления наличием в пыльце специфических секретов, экстрагируемых в среду. Однако его путанные и противоречивые объяснения, по-видимому, и послужили причиной некоторого недоверия многих исследователей к его наблюдениям и выводам из них. По Браншайдту, секреты, выделяемые пыльцой, не являются специфическими и даже не отличаются от секретов рылец и выделяются в среду якобы не протопластами пыльцевых зерен, а их оболочкой. Они не относятся к веществам, необходимым пыльце или тканям пестика, а служат просто средой, создающей определенную реакцию и концентрацию раствора, способствующую нормальному прорастанию пыльцы. Как выражается Браншайдт, «для среды необходимо определенное физико-химическое равновесие». Сам же наблюдая и описывая случаи несомненного влияния секреции рылец, Браншайдт вместе с тем склонен отбрасывать какое-либо влияние выделений рылец на прорастание пыльцы и в доказательство своего утверждения приводит примеры прорастания пыльцы многих растений вне рылец — в растворах сахарозы и даже в чистой воде. Тем более этот автор не придавал какого-либо практического или эволюционного значения наблюдаемым им явлениям.

После Браншайдта о лучшем прорастании пыльцы в загущенных посевах упоминают и другие авторы (Kuhn E., 1937; Kuhn R., 1938; Savelli, 1940; Savelli, Caruso, 1940; Becu, Russel, Joly, 1941). Р. Куну (Kuhn, 1938) будто бы удалось даже добиться повышения прорастания пыльцы в вытяжках из пыльцевых мешков.

В опытах Р. Савелли и К. Карузо (Savelli, Caruso, 1940) при проращивании разного количества пыльцевых зерен в капле питательного раствора объемом $\frac{1}{60}$ см³ пыльца махорки вела себя следующим образом. При помещении в каплю двух-трех пыльцевых зерен они, как правило, не прорастали или, в лучшем случае,

только наклеивались. При посеве в каплю 10 зерен длина трубок достигала 10 мк, при посеве 100 зерен — 250 мк, а в капле с 559 пыльцевыми зернами — 600 мк. Как видим, наблюдается ясно выраженная зависимость между количеством пыльцевых зерен в капле питательного раствора и длиной образующихся в результате прорастания трубок. Но и эти авторы не сделали практических выводов из своих наблюдений.

НАШИ НАБЛЮДЕНИЯ

В 1944 г. пыльца почти всех исследованных нами видов покрытосеменных растений показывала исключительно низкую прорастаемость на искусственных средах. В частности, обычно хорошо прорастающая в сахарных растворах почти любой концентрации пыльца разных видов *Digitalis* давала значительно пониженный процент прорастания и очень короткие пыльцевые трубки (Голубинский, 1937).

Пытаясь вскрыть причину этого явления и прибегая к многократным повторениям проращивания большого числа образцов, мы обратили внимание на значительное увеличение длины трубок и процента прорастания при увеличении густоты посева пыльцевых зерен. Разница в проценте прорастания и длине пыльцевых трубок оказалась весьма значительной. Это заставило нас вспомнить незаслуженно игнорированные и затем почти забытые опыты Бринка, а также самим заняться изучением взаимного стимулирования прорастающих пыльцевых зерен у ряда видов, представителей разных, далеких между собой семейств (Голубинский, 1945а, 1946б).

Средой для проращивания пыльцы всех видов в наших опытах служил 15%-ный раствор сахарозы. Ни агар-агар, ни желатин в раствор не добавляли, полагая, что для получения ответа на поставленный вопрос нет необходимости в выборе наиболее подходящей среды для каждого вида в отдельности. Кроме того, нам хотелось проверить свои наблюдения на возможно большем числе видов, что при поисках лучшей питательной среды намного бы усложнило задачу.

Проращивание вели в чашках Петри. Повторность двукратная. На крышку чашки Петри наносили шесть капель раствора: две с малым количеством пыльцы (порядка нескольких десятков зерен в капле), две со средним количеством (несколько сотен) и две капли с большим количеством (несколько тысяч) пыльцевых зерен. Чашки с посеянной пылью помещали на столе в светлом помещении лаборатории (но без прямого попадания солнечных лучей на чашки) при температуре в помещении 22—24°. Результаты проращивания определяли через 20—24 ч после посева. Измеряли пыльцевые трубки по предварительным зарисовкам с помощью аппарата Аббе. Процент прорастания устанавливали,

подсчитывая общее число зерен и число проросших зерен в поле зрения микроскопа.

В качестве подопытных растений мы старались подбирать по возможности представителей разных семейств, чтобы тем самым установить общность наблюдаемых закономерностей. Из довольно большого числа (свыше 30) видов изученных растений мы у 15 добились прорастания пыльцы. Как показали результаты наших

Таблица 32
Результаты проращивания пыльцы при разной густоте посева

Вид	р, %			L, жк		
	при густоте высева					
	малой	средней	большой	малой	средней	большой
<i>Campanula persicifolia</i> L.	56,0	88,5	95,5	269	549	556
<i>Datura stramonium</i> L.	0,0	0,0	5,5	—	—	52
<i>Digitalis ambigua</i> Murr.	3,0	51,5	68,0	156	291	413
<i>D. purpurea</i> L.	9,5	57,0	73,5	134	260	335
<i>Helianthus annuus</i> L.	6,5	11,0	12,5	28	32	32
<i>Humulus lupulus</i> L.	1,3	14,5	13,5	80	107	133
<i>Hypericum perforatum</i> L.	58,5	78,5	86,5	170	215	250
<i>Linaria vulgaris</i> Mill.	14,0	49,5	58,0	96	290	527
<i>Lycopersicum esculentum</i> Mill.	38,0	49,5	51,0	156	295	314
<i>Medicago sativa</i> L.	37,0	89,5	98,0	193	547	867
<i>Oenothera biennis</i> L.	27,5	32,0	49,0	454	530	712
<i>Papaver somniferum</i> L.	0,0	21,5	34,5	—	75	89
<i>Rubus caesius</i> L.	85,0	96,5	98,0	165	228	436
<i>Tanacetum vulgare</i> L.	4,5	8,0	7,5	32	34	36
<i>Tropaeolum majus</i> L.	84,5	91,0	92,5	212	410	508

опытов, сведенные в табл. 32, у всех исследованных видов без исключения ясно выражена определенная зависимость между количеством пыльцевых зерен в капле раствора, с одной стороны, и процентом прорастания и длиной пыльцевых трубок, с другой, а именно: с увеличением густоты посева намного увеличивается длина пыльцевых трубок и возрастает процент проросших зерен. Пыльца некоторых видов, имея слабую склонность к прорастанию в принятом нами растворе, при увеличении густоты посева дала незначительный эффект (представители семейства сложноцветных — подсолнечник и пыжма), большинство же видов дало резкое увеличение как процента прорастания, так и длины пыльцевых трубок. Особенно яркое стимулирование взаимного прорастания наблюдалось у пыльцы наперстянки, люцерны посевной, льнянки обыкновенной и других видов, а пыльца дурмана проросла только при обилии зерен в капле раствора.

Установить предел загущенности пыльцевых зерен при посеве на искусственных средах в наших исследованиях не удалось. Мы пробовали класть в каплю раствора целые комья пыльцевых зерен

(количество ни в коей мере недопустимое для подсчета даже до прорастания) и в подобных случаях наблюдали особенно сильный рост пыльцевых трубок (рис. 8).

В первой опубликованной нами по этому вопросу работе (Голубинский, 1945а), цифровые данные из которой вошли в табл. 32, приведено 15 видов из 11 семейств, давших при загущении посева пыльцы положительный эффект. Знакомая с работами (Модилевский, 1953а, 1963; Поддубная-Арнольди, 1964, и др.), в которых цитируются наши статьи, можно прийти к за-

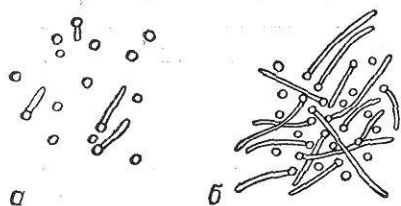


Рис. 8. Влияние густоты посева на прорастание пыльцы хмеля.

а — разреженный посев пыльцы, б — загущенный посев пыльцы.

ключению, что наши исследования ограничиваются только упомянутыми 15 видами. На самом деле далеко не так. Наши первые сообщения были подтверждены затем на десятках других видов (Голубинский, 1946а, б, 1947б, 1948а, и др.), в том числе на представителях из класса однодольных, отсутствовавших в первых наших опытах.

Ознакамливая студентов и аспирантов с методикой проращивания пыльцы на искусственных средах, мы начинаем обычно с простого, но убедительного опыта — влияние густоты посева на прорастание пыльцы, стремясь при этом использовать те виды, пыльцу которых еще не проращивали с этой целью. Во всех случаях эффект загущения повторяется неизменно во всей его убедительности. Кроме того, после опубликования наших работ появилось большое количество сообщений как советских, так и зарубежных авторов, подтверждающих наши выводы (Kühlwein, 1948; Daniel, 1952, 1953; Remy, 1953; Visser, 1955; Бахарева, 1958; Ariyasu, 1959; Johri, Vasil, 1961; Puri, Lehman, 1965; Kwacu, Macdonald, 1964; Rosen, 1968; Лисишин, 1968).

Положительный эффект загущения сказывается не только при проращивании пыльцы. Н. А. Наумов (1937) показал, что и споры головневых грибов также гораздо лучше прорастают, находясь в массе, чем в небольшом количестве, а одиночные споры могут даже совсем не прорасти.

Как уже было отмечено, некоторые авторы пытались использовать для стимулирования прорастания пыльцы вытяжки из пыльцы и пыльников (Kuhn, 1938; Якушкина, 1947; Kühlwein, 1948; Visser, 1955). Результаты этих попыток, однако, менее эффективны и часто противоречивы. В наших опытах водные вытяжки также чаще давали отрицательные результаты, хотя при проращивании семян водные вытяжки из пыльцы несомненно стимулируют их прорастание (Лось, 1965; наши со студентом В. Самородовым исследования). В настоящее время нам представ-

ляется, что малоудачные результаты в опытах с вытяжками из пыльцы можно объяснить излишне высокими концентрациями использованных вытяжек, однако для окончательного заключения требуются дополнительные исследования.

Остроумный способ изучения влияния вытяжек из пыльцы предложил итальянский исследователь Йона Роберто (Jona Roberto, 1967, 1968). Он высевал пыльцу яблони на проницаемую пленку (отверстия 0,8 или 8,0 μ к), покрывающую агаровую среду с 0,6 М сахарозой и 0,01% борной кислоты. Через 24 ч пленки с пыльцой снимали, а на среде культивировали свежую партию пыльцы. Наблюдался сильный стимулирующий эффект, особенно при густом первом (на пленке) посеве пыльцы.

Взаимное стимулирование пыльцевых зерен имеет место и при нанесении пыльцы на рыльце пестиков. По сообщению И. Н. Симакова, «чем большее количество пыльцы удерживается на рыльце, тем энергичнее происходит прорастание» (1935, с. 242). Об этом же сообщает и В. Ю. Базавлук: чем больше пыльцы наносится на рыльце, тем выше процент завязывания и тем жизнеспособнее вырастают растения. В открытом грунте одно, два, три зерна на рыльце *Mirabilis jalapa* вовсе не завязывали семян. В теплице завязывалось 14% при одном пыльцевом зерне на рыльце, 20 — при двух, 26,7 — при трех, 44,7 — при пяти и 68,7% — при большом количестве зерен на рыльце (Базавлук, 1953).

И. Модлибовская (Modlibowska, 1942) отмечала, что чрезмерное количество пыльцы, нанесенной на рыльце *Primula obconica*, задерживает скорость прорастания трубок в полости пестика. Эту задержку Модлибовская, однако, склонна объяснить в основном чисто механическими причинами: при избытке пыльцевых зерен на рыльце значительная часть их просто не имеет возможности соприкоснуться с поверхностью рыльца и вступать во взаимодействие с секретами его.

Учитывая результаты наших опытов с большим набором видов, как и многочисленные опыты других исследователей, мы считаем правомочным вывод о всеобщности установленной закономерности покрытосеменных растений. Эта закономерность имеет большое эволюционное значение и должна учитываться селекционерами. Тем большее удивление вызывает у нас заявление К. Ю. Кострюковой (1949) об отсутствии эффекта загущения посевов пыльцы в ее опытах с лилейными и амариллисовыми. Нам кажется, в данном случае имело место какое-то упущение в методике проведения исследования, тем более что при проверке нами ее опытов (на тех же растениях) получены данные, целиком подтверждающие наши выводы. Другое дело, что и в загущенных посевах пыльцевые трубки не достигали длины, равной длине столбиков, но такова уж участь почти всех опытов на искусственных средах, где пока не представляется возможным воссоздать полностью все условия, в которые попадает пыльца, прорастающая на поверхности рыльца и в тканях столбика.

Таким образом, при опылении растений нельзя довольствоваться минимальным количеством пыльцы. Количество пыльцевых зерен должно в сотни раз превышать потребность их в оплодотворении наличных семязачатков. На это неоднократно указывал в своих работах И. В. Мичурин и его последователи. Следует также подчеркнуть, что необходимость значительного преобладания количества пыльцевых зерен над числом семязачатков в завязи заключается, конечно, не только во взаимной стимуляции прорастания, но и в обеспечении метаболического множественного эффекта оплодотворения (Поляков, Михайлова, 1950, 1951а; Поляков, 1955).

Аналогично и в практике животноводства так называемые микродозы спермы, необходимые для успешного искусственного осеменения животных, должны содержать такое количество сперматозоидов, которое во много раз превышает потребность в оплодотворении (Милованов, 1941; Соколовская, 1947, и др.). Причем «увеличение числа сперматозоидов, по сравнению с минимальными дозами, повышает процент оплодотворения только до определенного минимума, дальнейшее увеличение процент оплодотворения снижает» (Соколовская, 1947, с. 10).

ВЗАИМОВЛИЯНИЕ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН РАЗНЫХ ВИДОВ ПРИ СОВМЕСТНОМ ПРОРАЩИВАНИИ

Явление несомненного и притом резко выраженного стимулирования прорастания пыльцы при увеличении густоты посева ее в условиях искусственного проращивания и, как в дальнейшем оказалось, проращивания на рыльцах пестиков не только представляет большой теоретический интерес, но и имеет, несомненно, исключительно важное практическое значение.

Еще в середине XVIII в. И. Кёльрейтер * впервые использовал при отдаленной гибридизации смесь пыльцы разных сортов и видов, а в отдельных случаях — и родов. Позднее И. В. Мичурин (1939) рекомендовал смесь пыльцы разных форм и сортов как один из методов преодоления трудностей отдаленной гибридизации, дающий, по его сообщению, а также судя по результатам работ его учеников и последователей (Жуков, 1934; Беркут, 1936; Дука, Соколовский, 1937, 1938; Кузьмин, 1940; Толмачев, 1940; Черненко, 1940; Лесик, 1950), положительные, и притом весьма эффективные, результаты. Необходимо оговорить, что И. В. Мичурин, предлагая для гибридизации, в частности отдаленной, смесь пыльцы, никогда не рассматривал ее как механическую смесь, из которой рыльце может использовать на выбор только один компо-

* См. его «Второе продолжение предварительного сообщения о некоторых опытах и наблюдениях, относящихся к полу у растений» (Кёльрейтер, 1940, с. 132).

нент, способный оплодотворить материнские семязачатки в чистом виде. В свое время некоторые исследователи именно так и пытались истолковать метод смеси пыльцы. И. В. Мичурин в смеси пыльцы видел особую форму взаимодействия разных видов пыльцы и секретов рылец и столбиков, как бы открывающую дорогу чужой (другого вида или сорта) пыльце. Эта форма взаимодействия безусловно гораздо сложнее, чем в смесях пыльцы, проращиваемых на искусственных средах (Бабаджанян, 1947, 1962).

Проращивая смеси пыльцы разных форм на искусственных средах, П. Браншайдт, как мы уже отмечали, наблюдал значительную разницу в прорастании пыльцы двух форм при совместном проращивании и при проращивании порознь. В опытах Ф. Цанони (Zanoni, 1930) обычно наблюдалось взаимное угнетение партнеров. Сходные результаты получены в исследованиях и других авторов (Kearney, Harrison, 1932; Дука, Соколовский, 1938). Последние авторы указывали на неодинаковое взаимовлияние взятых компонентов даже среди сортов одного вида (в частности, сортов черешни), что подчеркивает необходимость экспериментальной проверки любой комбинации, используемой для гибридизации.

Опытами Н. Арендт (1934) с маслиной установлено, что смесь дефективной пыльцы того же вида может тормозить развитие нормальной, хорошо прорастающей пыльцы.

Анализируя данные своих исследований, с несомненностью свидетельствующих о наличии в пыльцевых зернах специфических веществ весьма сложной природы, П. Браншайдт приходит, однако, к довольно странному, на наш взгляд, выводу, что действие выделяемых пыльцой веществ зависит только от различий в условиях проведения отдельных опытов или от количественных различий выделяемых веществ (концентрации раствора), но не от их структуры (химизма). Как нам кажется, даже опыты самого Браншайдта полностью опровергают подобное заключение, не говоря уже о том, что и «химизм» активных веществ был исследован Браншайдтом весьма поверхностно.

Наблюдая столь значительное повышение проращаемости пыльцы в загущенных посевах и сделав отсюда заключение о наличии в пыльце активных веществ, стимулирующих ее прорастание, мы решили провести исследования по влиянию пыльцы одного вида растений на прорастание пыльцы другого вида при совместном проращивании на искусственных средах (Голубинский, 1946а, б).

Посев пыльцевых зерен проводили в 15%-ном растворе сахаразы в чашках Петри. В каждую чашку наносили шесть капель раствора: по две для посева чистой пыльцы каждого вида и две — для посева пыльцы обоих видов в соотношении 1 : 1. Повторность в каждом варианте опыта, таким образом, была двукратной. Просмотр и учет результатов проращивания проводили через сутки после посева. Компоненты для совместного проращивания подби-

рали, принимая во внимание размер и форму пыльцевых зерен, чтобы при проверке прорастания их легко можно было различить в растворе.

Таблица 33

Взаимное влияние пыльцы в смеси на процент прорастания и длину пыльцевых трубок при проращивании на искусственных средах

Номер комбинации	Вид	Р, %		L, мк	
		в чистом посеве	в смеси	в чистом посеве	в смеси
1 *	<i>Linaria vulgaris</i> Mill.	19,0	65,0 *)	265	547 *)
	<i>Campanula persicifolia</i> L.	63,5	74,0 **)	103	248 *)
2 **	<i>Salvia sclarea</i> L.	0,0	0,0	—	—
	<i>Digitalis purpurea</i> L.	57,0	11,0 *)	260	137 *)
3	<i>Oenothera biennis</i> L.	35,0	80,0 *)	808	124 *)
	<i>Linaria vulgaris</i> Mill.	44,5	92,5 *)	185	471 *)
4	<i>Linaria vulgaris</i> Mill.	47,0	39,5 **)	381	294 *)
	<i>Medicago sativa</i> L.	66,5	78,5 **)	1082	143 *)
5 ***	<i>Digitalis ambigua</i> Murr.	44,0	89,0 *)	186	278 *)
	<i>Digitalis purpurea</i> L.	64,5	—	118	—
6	<i>Tropaeolum majus</i> L.	82,5	88,5	216	251 **)
	<i>Digitalis purpurea</i> L.	63,0	63,0	207	213
7	<i>Digitalis ambigua</i> Murr.	87,0	84,5	336	284 **)
	<i>Cichorium inthysus</i> L.	0,0	0,0	—	—
8	<i>Cucurbita pepo</i> L.	0,0	0,0	—	—
	<i>Papaver somniferum</i> L.	29,5	28,0	113	109
9	<i>Althaea rosea</i> Cav.	0,0	0,0	—	—
	<i>Digitalis purpurea</i> L.	57,0	56,5	260	265
10	<i>Digitalis ambigua</i> Murr.	57,5	55,0	242	229
	<i>Althaea rosea</i> Cav.	0,0	0,0	—	—

* В чистом посеве *C. persicifolia* трубки короткие, согнутые; в смеси с *L. vulgaris* — длинные и более тонкие.

** В смеси с *S. sclarea* значительная часть пыльцы *D. purpurea* попопалась.

*** Различить в смеси пыльцу *D. purpurea* и *D. ambigua* не представляется возможным.

Как и следовало ожидать, при анализе результатов проращивания (табл. 33) выяснилось, что в значительном числе случаев пыльца взятых видов взаимно влияет как на процент прорастания, так и на длину пыльцевых трубок (рис. 9). Однако общего стимулирования прорастания и удлинения пыльцевых трубок, как это имело место при увеличении густоты высева, мы не наблюдали. В некоторых случаях (комбинации 1 и 3) отмечалась несомненная и взаимная стимуляция обоих компонентов, в других — стимуляция прорастания лишь одного из взятых видов (комбинация 6) или полное ее отсутствие (комбинации 3, 9 и 10). Нако-

нец, наблюдались и гораздо более сложные взаимоотношения, как, например, стимулирование прорастания пыльцы одного вида при одновременном угнетении прорастания пыльцы другого (люцерны и льнянки соответственно в комбинации 4), или же сама по себе не прорастающая пыльца одного компонента резко сокращала прорастание пыльцы другого (комбинация 2). Все это подтверждает наше предположение, что выделяемые прорастающей пыльцой секреты специфичны для каждого вида и влияют на прорастание другого вида по-разному. Одновременно эти данные опровергают утверждение П. Браншайдта (Branscheidt, 1930), что особенности влияния выделяемых пыльцевыми зернами веществ обуславливаются исключительно их количеством.

Для более глубокой проверки действия выделяемых прорастающей пыльцой секретов

мы повторили с двумя комбинациями (1 и 2) смеси пыльцы экспериментер, несколько усложнив его. Пыльца каждого компонента (вида а и вида б) была взята в соотношениях не только 1:1, но и 2:1 и, кроме того, 1:2 с тем, чтобы в добавочно взятых соотношениях мог превалировать секрет одного из взятых видов и тем самым удалось также выяснить влияние каждого.

Данные табл. 34 наглядно показывают, что с изменением соотношения взятой пыльцы того или иного вида меняется и характер прорастания. Так, в первой комбинации, при совместном прорастании пыльцы льнянки и колокольчика, прорастание пыльцы взаимно стимулируется, с той лишь разницей, что небольшое добавление пыльцы льнянки к пыльце колокольчика усиливает прорастание последней, но дальнейшее увеличение количества пыльцы льнянки действует уже несколько отрицательно; пыльца льнянки ведет себя в смеси с пыльцой колокольчика иначе, прорастая тем лучше, чем больше в смеси пыльцы партнера. Очевидно, небольшое количество секрета пыльцы льнянки стимулирует прорастание пыльцы колокольчика, а с увеличением концентрации прорастаемость падает; секрет же колокольчика по отношению к пыльце льнянки усиливает свое положительное влияние с увеличением концентрации. Во второй комбинации отрицательное действие секрета пыльцы шалфея усиливается прямо пропорционально концентрации, приводя к полной потере способности прорасти при соотношении шалфея и наперстянки 2:1. Отсюда с нагляд-

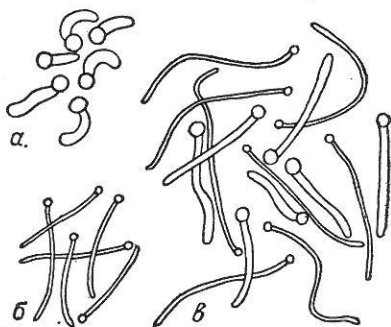


Рис. 9. Взаимовлияние пыльцевых зерен *Campanula persicifolia* и *Linaria vulgaris* при совместном прорастании.

а — пыльца чистого *C. persicifolia*, б — пыльца чистого *L. vulgaris*, в — совместное прорастание *C. persicifolia* и *L. vulgaris*.

ностью выступает исключительная сложность взаимоотношений и поведения пыльцевых зерен на рыльцах пестиков в естественных условиях, где при перекрестном опылении, как правило, всегда образуется самая разнообразная смесь пыльцы различных форм и сортов.

Уже в первых наших работах по взаимовлиянию пыльцевых зерен при совместном проращивании (Голубинский, 1945а, 1946б) была высказана мысль о желательности изучения характера

Т а б л и ц а 34

Взаимодействие пыльцевых зерен разных видов при совместном проращивании пыльцы компонентов а и б

Компонент	Вид	В чистом посеве		Совместно в соотношении					
				2 : 1		1 : 1		1 : 2	
		р, %	l, мк	р, %	l, мк	р, %	l, мк	р, %	l, мк
а	<i>Linaria vulgaris</i> Mill.	22,5	160	29,0	416	31,5	427	56,0	488
б	<i>Campanula persicifolia</i> L.	79,0	267	96,5	617	95,5	791	98,5	1107
а	<i>Salvia sclarea</i> L.	0,0	—	0,0	—	0,0	—	0,0	—
б	<i>Digitalis purpurea</i> L.	64,5	339	0,0	—	5,5	—	11,0	127

этих взаимоотношений в более сложных пыльцесмесях, состоящих из трех или большего числа видов. Мы ожидали, что в подобных смесях взаимоотношения будут еще более сложными и изучение их позволит глубже проникнуть в этот чрезвычайно интересный процесс.

Летом 1964 г. мы провели ряд опытов, в которых наряду с пыльцесмесями из двух компонентов были использованы смеси из пыльцы трех видов во всевозможных комбинациях. Смесей из четырех или большего числа видов нам использовать не пришлось из-за слишком больших трудностей при попытках разобраться в видовой принадлежности пыльцевых трубок в подобных пыльцесмесях. При подборе пыльцесмесей мы использовали пыльцу, не только хорошо или удовлетворительно прорастающую на искусственных средах, но и плохо прорастающую или вовсе неспособную к прорастанию. В частности, широко использовали почти не способную к прорастанию на применяемых нами средах пыльцу представителей семейства сложноцветных. Делалось это сознательно, с целью получить возможно больше новых данных по влиянию пыльцы видов этого семейства на прорастание пыльцы представителей других семейств в связи с противоречивыми данными по этому вопросу в литературе (Borris, Krolor, 1955; Голубинский, 1963).

Методика проведения настоящих опытов, по существу, не отличалась от примененной нами в предыдущих исследованиях. Для максимальной однородности в условиях все варианты одного опыта размещали обязательно в одной чашке. Во второй и третьей

чашках закладывали соответственно вторую и третью повторности. Проверку прорастания пыльцы, подсчеты и зарисовки проросших трубок для последующего измерения их проводили через 24 ч после посева.

На протяжении вегетационного периода нами проведены многочисленные исследования с включением в изучение нескольких десятков видов растений. В табл. 35 приведены результаты лишь наиболее характерных из наших опытов. Они свидетельствуют о значительной неоднородности физиологически активных веществ и, по-видимому, их концентрации в пыльце разных видов.

При совместном проращивании пыльцы чины душистой и настурции большой наблюдалось ясно заметное стимулирование прорастания пыльцы обоих компонентов (в особенности настурции). Если же к пыльце этих видов примешивалась пыльца третьего вида, характер прорастания заметно менялся. Так, добавление пыльцы шпашника еще более усиливало прорастание пыльцы настурции, но в значительной степени снижало прорастание пыльцы чины душистой. Несколько иной была картина при добавлении к³ пыльце чины и настурции пыльцы космоса. В такой смеси характер прорастания пыльцы чины не изменился, но повысилось прорастание пыльцы настурции. Однако это повышение прорастания вряд ли можно считать полезным или хотя бы нормальным для пыльцы настурции, потому что, хотя процент проросших зерен значительно превысил контроль, длина пыльцевых трубок namного сократилась, к тому же эти трубки не были нормальными: они имели булабовидные утолщения на концах, что явно свидетельствовало об их дефективности.

Примесь пыльцы подсолнечника не отразилась заметно на проценте прорастания пыльцы чины и настурции, но трубки последних вырастали более короткими, особенно у настурции, и, что особенно важно, с тератологическими отклонениями, что опять-таки свидетельствует об их функциональной неполноценности. Присутствие пыльцы подсолнечника в смесях с пылью других растений обычно приводило к снижению прорастания пыльцы последних. Единственным исключением из этой закономерности в наших исследованиях явилась пылесмесь чина + + очный цвет + подсолнечник, в которой пыльца чины проросла namного лучше, чем в контроле.

Заслуживает внимания поведение в смесях пыльцы ослинника двулетнего и очного цвета пашенного. Не прорастающая в чистом посеве, пыльца этих растений под влиянием активных веществ пыльцы других видов проявила способность к прорастанию, влияя в свою очередь и на пылцу партнеров. В частности, пыльца очного цвета в смеси с пылью чины и подсолнечника не только нейтрализовала отрицательное влияние пыльцы подсолнечника на пылцу чины, но и стимулировала прорастание пыльцы обоих этих видов. Пылца ослинника также положительно повлияла на прорастание чины, даже в присутствии отрицательно влияющей

Таблица 35

Влияние смесей пыльцы на процент прорастания и длину пыльцевых трубок при проращивании на искусственных средах

Вид	р. %	l, мк	Вид	р. %	l, мк
Лето 1964 г.					
В чистом посеве			Чина + очный цвет + ослинник		
Космос раздельнолист- ный	0,0	—	Чина	49,5	236
Настурция большая	62,4	196	Очный цвет	21,8	152
Ноготки аптечные	0,0	—	Ослинник	7,9	205
Ослинник двулетний	0,0	—	Чина + очный цвет + космос		
Очный цвет пашен- ный	0,0	—	Чина	86,9	426
Подсолнечник однолет- ный	25,8	42	Очный цвет	9,2	85
Чина душистая	84,6	407	Космос	0,0	—
Шпажник садовый	0,0	—	Чина + очный цвет + подсолнечник		
В смесях			Чина	92,9	683
Чина + настурция			Очный цвет	0,0	—
Чина	93,8	451	Подсолнечник	31,4	58
Настурция	87,5	212	Чина + очный цвет + ноготки		
Чина + настурция + шпажник			Чина	85,6	377
Чина	52,6	234	Очный цвет	9,3	62
Настурция	94,3	298	Ноготки	0,0	—
Шпажник	0,0	—	Настурция + очный цвет + шпажник		
Чина + настурция + космос			Настурция	17,3	89
Чина	83,8	214	Очный цвет	0,0	—
Настурция	79,6	75 *	Шпажник	0,0	—
Космос	0,0	—	Настурция + ослинник + шпажник		
Чина + настурция + подсолнечник			Настурция	49,3	122
Чина	83,5	387 **	Ослинник	23,0	985
Настурция	64,3	50 ***	Шпажник	0,0	—
Подсолнечник	19,8	60	Чина + ослинник + шпажник		
Чина + настурция + ноготки			Чина	95,1	588
Чина	87,5	498	Ослинник	0,0	—
Настурция	89,4	381	Шпажник	0,0	—
Ноготки	0,0	—	Чина + настурция + ослинник		
Чина + очный цвет			Чина	72,0	276
Чина	57,9	236	Ослинник	0,0	—
Очный цвет	0,0	—	Настурция	92,4	386
			Чина + ослинник + космос		
			Чина	88,1	484
			Ослинник	12,2	506
			Космос	0,0	—
			Чина + ослинник + подсолнечник		
			Чина	18,1	62
			Ослинник	0,0	—
			Подсолнечник	6,3	40

* Булавовидные утолщения на кончиках трубок.

** Трубки ветвистые и с булавовидными утолщениями на концах.

*** Трубки искривленные и с булавовидными утолщениями на концах.

Вид	р, %	л, мк	Вид	р, %	л, мк
Чина + ослинник + ноготки			Чина + шпажник + подсолнечник		
Чина	60,5	372	Чина	0,0	—
Ослинник	41,4	596	Шпажник	0,0	—
Ноготки	0,0	—	Подсолнечник	12,3	45
Чина + шпажник + космос			Чина + шпажник + ноготки		
Чина	60,1	209 *	Чина	77,4	389 **
Шпажник	0,0	—	Шпажник	0,0	—
Космос	0,0	—	Ноготки	0,0	—
Сентябрь 1964 г.					
В чистом посеве			Паслен + львиный зев + настурция		
Горох посевной	49,7	114	Паслен	9,7	124
Клевер луговой	11,4	619	Львиный зев	26,4	461
Львиный зев большой	5,4	40	Настурция	18,1	186
Настурция большая	60,4	412	Паслен + львиный зев + чина		
Паслен черный	44,2	463	Паслен	16,4	173
Чина душистая	92,7	339	Львиный зев	21,2	365
В смесях			Чина	94,6	431
Паслен + львиный зев			Паслен + горох + клевер		
Паслен	56,8	912	Паслен	0,0	—
Львиный зев	68,5	956	Горох	61,6	416
Паслен + клевер			Клевер	14,7	891
Паслен	7,4	669	Паслен + горох + настурция		
Клевер	0,0	—	Паслен	0,0	—
Паслен + горох			Горох	36,4	68
Паслен	0,0	—	Настурция	16,3	192
Горох	59,1	298	Паслен + горох + космос		
Паслен + чина			Паслен	6,3	88
Паслен	0,0	—	Горох	9,6	211
Чина	4,2	50	Космос	0,0	—
Паслен + настурция			Паслен + чина + клевер		
Паслен	0,0	—	Паслен	0,0	—
Настурция	36,4	378	Чина	4,5	50
Паслен + львиный зев + космос			Клевер	0,0	—
Паслен	0,0	—	Паслен + чина + настурция		
Львиный зев	57,4	738	Паслен	0,0	—
Космос	0,0	—	Чина	5,6	45
Паслен + львиный зев + клевер			Настурция	3,5	40
Паслен	55,9	922	Паслен + настурция + клевер		
Львиный зев	69,8	973	Паслен	0,0	—
Клевер	8,2	763	Настурция	7,1	103
			Клевер	0,0	—

*Равствления пыльников трубок и булавовидные утолщения на кончиках трубок.

** Непросшие зерна полопались.

Вид	p, %	l, мк	Вид	p, %	l, мк
Паслен + настурция + космос			Клевер + львиный зев		
Паслен	12,6	63	Клевер	9,4	593
Настурция	14,3	85	Львиный зев	41,7	558
Космос	0,0	—			
Чина + клевер			Клевер + настурция		
Чина	8,7	62	Клевер	0,0	—
Клевер	0,0	—	Настурция	0,0	—
Чина + клевер + львиный зев			Горох + настурция + космос		
Чина	0,0	—	Горох	0,0*	—
Клевер	0,0	—	Настурция	71,8	903
Львиный зев	62,8	491	Космос	0,0	—
Горох + клевер			Горох + львиный зев + космос		
Горох	78,4	232	Горох	5,8*	97
Клевер	0,0	—	Львиный зев	62,4	713
			Космос	0,0	—

* Большая часть пыльца попопалась.

пыльцы шпажника. Лучше всего проросла пыльца очного цвета в смеси с пылью чины и ослиника, хотя при этом и понизилось прорастание пыльцы чины. В этой смеси проросла и пыльца ослиника. Лучше всего она проросла в смесях с пылью чины и ноготков и в смесях с пылью настурции и шпажника.

Самым плохим компонентом в пыльцесмесях оказалась пыльца шпажника садового, присутствие которой почти всегда приводило к сильному снижению процента прорастания и длины пыльцевых трубок партнеров. Так, в смеси с пылью подсолнечника пыльца шпажника привела к полной потере способности к прорастанию столь нетребовательной пыльцы, какой является пыльца душистого горошка. Тормозила прорастание многих видов и пыльца подсолнечника, хотя в смеси с пылью очного цвета она заметно повысила процент прорастания и особенно длину пыльцевых трубок того же душистого горошка. Пыльца космоса, хотя сама и не проросла, как правило, и не влияла отрицательно на прорастание пыльцы своих партнеров в смесях. В сложных пыльцесмесях, с участием пыльцы чины душистой и настурции большой, прорастание обычно было хорошее даже в присутствии пыльцы видов, тормозящих прорастание. Заметным исключением явилась смесь чина + шпажник + подсолнечник, в которой пыльца чины не проросла вовсе.

Для сравнения в табл. 35 приведены данные аналогичного опыта, проведенного, однако, почти через месяц (27 сентября 1964 г.) после первого опыта и к тому же с другими видами растений. Нельзя не обратить внимание на значительно большее количе-

ство неудачных комбинаций по сравнению с летним опытом. Это тем более знаменательно, что из всех растений, указанных в настоящей таблице, пыльца только одного вида (космоса раздельнолистного) не проросла в чистом посеве, тогда как в предыдущем опыте растений с плохо прорастающей пыльцой было большинство.

Наиболее отрицательно действовало на поведение компонентов присутствие в пыльцесмесях пыльцы паслена и клевера. В связи с тем что в большинство комбинаций была включена пыльца одного из этих видов (или даже обоих видов), все результаты, приведенные в таблице, оказались столь низкими. Только на пыльцу львиного зева и гороха пыльца паслена и клевера действовала положительно. К слову сказать, пыльца львиного зева во всех без исключения комбинациях смесей с участием паслена проросла лучше, чем в чистом посеве. Отрицательно влияло на прорастание пыльцы партнеров, особенно чины и настурции, и присутствие в смесях пыльцы одного лишь клевера лугового (Голубинский, 1966а).

Приведенные здесь материалы являются еще одним подтверждением наших прежних выводов о том, что лучше всего пыльца прорастает в таких пыльцесмесях, в которых партнерами являются виды, в естественных условиях произрастающие и цветущие одновременно (Голубинский, 1951).

Опыты по изучению взаимовлияния компонентов пыльцы при совместном проращивании на искусственных средах проводили и другие исследователи и, как правило, с одинаковыми результатами. В работе С. Х. Дука и И. С. Соколовского (1937, 1938) при проращивании пыльцы чистых сортов плодовых и их смеси установлены примерно те же закономерности, что и в наших опытах при проращивании чистой пыльцы отдельных ботанических видов и их смесей, т. е. и взаимная стимуляция, и взаимное торможение, и индифферентные взаимоотношения и т. д.

Весьма сходные с нашими данные получил Г. Н. Самохвалов (1964) в опытах с пыльцой плодовых растений. Заслуживающим внимания в опытах Самохвалова является то, что описанные нами случаи сложных взаимоотношений в разных комбинациях смесей пыльцы наблюдались им у разных сортов в пределах одного вида, подобно тому, что наблюдали в своих опытах С. Х. Дука и И. С. Соколовский (1938).

В опытах Е. И. Устиновой «выявлено более интенсивное прорастание пыльцевых зерен и более длинные трубки у орешника и ольхи в смеси по сравнению с чистым посевом. Смешанные посевы пыльцы осины и березы совсем не дали прорастания пыльцевых зерен» (1951а, с. 459). Тем же автором при опылении подсолнечника выявлена большая скорость роста пыльцевых трубок пыльцесмесей по сравнению с чистой пыльцой в тканях столбика (Устинова, 1951б, 1954). Аналогичные взаимоотношения компонентов пыльцесмесей у плодовых деревьев отмечены и в опытах

И. М. Шайтан (1952), а также А. Т. Даровой (1960) — у винограда. По данным А. М. Лисишина (1968), пыльца картофеля в присутствии пыльцы огурца увеличивает прорастаемость, в то время как сама на пыльцу огурца не действует.

Мы уже отмечали, что в ряде случаев в пыльцесмесях пыльца не только прорастает лучше, чем в чистых посевах, но и само прорастание ее наступает раньше и проходит значительно дружнее. Особенно заметное ускорение начала прорастания наблюдалось в опытах Х. Т. Пашук (1969) при проращивании пыльцы сольданеллы венгерской (*Soldanella hungarica* Simk.). В чистом посеве пыльца этого вида прорастает обычно через 2—3 ч после посева, тогда как в смеси с пыльцой подбельника альпийского (*Homogyne alpina* (L.) Cass.) она прорастала уже через 40 мин. Статистически достоверным оказалось преимущество пыльцесмесей в сравнении с чистым посевом и в опытах Л. Даниеля (Daniel, 1953).

В опытах П. В. Михайловой (1950а) и И. М. Полякова (1950б) с табаком и махоркой отмечен лучший рост пыльцевых трубок в пыльцесмесях того компонента, пыльцы которого меньше. П. В. Михайлова выдвигает предположение, что пыльца такого компонента получает больше секретов от пыльцы другого компонента и поэтому лучше стимулируется последним. Подобное заключение высказывается и в совместной работе названных авторов (Поляков, Михайлова, 1950), усматривающих причину наблюдаемых явлений в физиологической гетерогенности при увеличении численной неравномерности взятых в опыт компонентов смеси.

Интересные работы по изучению характера взаимовлияния пыльцевых зерен разных видов при совместном проращивании на искусственных средах проведены Г. Боррисом и Г. Кролопом (Borris, Krolor, 1955). Авторы проводили опыты с пыльцой форзиции и бальзамина. Пыльца этих растений в растворах сахарозы прорастала довольно плохо. Пыльцевые трубки по достижении в длину нескольких микрон лопались. Однако при добавлении к раствору 0,001% борной кислоты была обнаружена ясно выраженная стимуляция прорастания и лучший рост пыльцевых трубок. Еще лучшие результаты были получены при добавлении в посевы пыльцы других видов. Характерно при этом, что, как и в наших опытах, с увеличением количества посторонней пыльцы в растворе пропорционально возрастала и прорастаемость пыльцы исследуемого вида, а плохо прорастающая пыльца часто вызывала у своего партнера, действующего стимулирующе, заметное снижение процента прорастания и роста пыльцевых трубок. Авторы подчеркивают, что добавление к раствору борной кислоты менее эффективно, чем влияние чужой пыльцы.

В довольно обстоятельной сводке Г. Грюммера (1957) приводятся многие неопубликованные данные Борриса и Кролопа о взаимовлиянии пыльцевых зерен при проращивании их на искус-

ственных средах, свидетельствующие о той громадной роли, которую играют пыльцесмеси в естественных условиях при обычных для растений процессах опыления и оплодотворения.

Стимулирующее действие, подобное действию добавляемой пыльцы, оказывали в опытах Борриса и Кролопа также экстракты из пыльцы соответствующих видов. Правда, авторы отмечают, что данная стимуляция все же слабее стимуляции, оказываемой прибавкой пыльцы. Умерщвление пыльцы высокой температурой (до 100°), в отличие от данных П. Браншайдта (Branscheidt, 1930), не лишает ее стимулирующей способности. Несколько непонятно, правда, почему экстрагирование секретов пыльцы сложноцветных, тормозящих прорастание пыльцы других видов, в их опытах не дало подобных результатов. Конечно, объяснять это тем, что тормозящие вещества находятся где-то внутри пыльцевых зерен, было бы неверно. Если эти вещества способны диффундировать в питательную среду для торможения прорастания пыльцы других видов, то почему они не экстрагируются в вытяжки?

Боррис и Кролоп отмечают также сильное угнетающее действие пыльцы любого из видов сложноцветных, добавляемой в качестве одного из компонентов в пыльцесмесях. В их опытах пыльца сложноцветных сильно угнетала рост пыльцы всех других видов, даже если примесь ее была весьма незначительной. Причем даже добавка в питательный субстрат такого энергичного стимулятора, как борная кислота, не снимала оказываемого пыльцой сложноцветных угнетения. Попытки извлечь из пыльцы сложноцветных вещества, угнетающие прорастание пыльцы, не дали положительных результатов, хотя поверхностный слой эскины и растворяется эфиром. Отсюда авторы делают заключение, что вещества, вызывающие угнетение прорастания пыльцы, находятся не в наружном слое пыльцевого зерна.

Отмечая угнетающее действие пыльцы сложноцветных, добавляемой к пыльце других видов, Боррис и Кролоп (Borris, Krolor, 1955) усматривают в этом противоречие нашим данным о взаимовлиянии пыльцевых зерен в пыльцесмесях. Мы же не находим особых противоречий между данными Борриса и Кролопа и нашими выводами.

Прежде всего, мы никогда не утверждали, как это приписывают нам Боррис и Кролоп, что торможение прорастания пыльцевых зерен может наблюдаться только при произвольно подобранных пыльцесмесях, а в смесях из пыльцы растений, являющихся сочленами естественных растительных ассоциаций, возможна лишь взаимостимуляция. Подобная общая закономерность действительно наблюдается, да это и вполне закономерно, как результат исторически, в процессе эволюции сложившихся особенностей опыления. Но мы всегда заявляли, что взаимоотношения в пыльцесмесях гораздо сложнее и не укладываются в одну узкую схему. Ведь в наших опытах наблюдалось (и мы на это указывали) не только взаимостимулирование, но и все другие возмож-

ные особенности взаимовлияния: торможение прорастания одного вида при одновременном стимулировании прорастания другого, стимулирование или торможение прорастания пыльцы одного компонента при индифферентном поведении другого и т. д. (Голубинский, 1946).

Возможно, наконец, и такое явление, хотя оно теперь и кажется нам маловероятным, когда пыльца одного или нескольких растений, или даже целого семейства (например, сложноцветных — в опытах Борриса и Кролопа), тормозит прорастание пыльцы всех других видов даже в пределах естественной ассоциации, и в этом противоречий своим выводам не видим. Однако уже наш небольшой описанный выше опыт (Голубинский, 1951) дает все основания усомниться в справедливости столь категорических утверждений Борриса и Кролопа. В шестом варианте опыта (см. указанную статью), когда к пыльце мака полевого одновременно с пыльцой ржи была добавлена и пыльца двух видов из семейства сложноцветных (*Centaurea cyanus* L. и *Cirsium arvense* L.), наблюдалось явное стимулирование прорастания.

Чтобы получить более убедительные данные, мы специально изучали, как влияет пыльца сложноцветных на прорастание пыльцы других, одновременно цветущих, видов в пыльцесмесях. Пыльца сложноцветных во многих случаях действительно тормозит прорастание пыльцы других видов, что и дало, по-видимому, основание Боррису и Кролопу для заключения об ошибочности наших наблюдений. Подобное торможение вызывалось и пыльцой представителей других семейств (гвоздичные и др.), не прорастающей обычно в растворах сахарозы. Однако имеют место случаи, когда пыльца сложноцветных не оказывает тормозящего действия, а иногда даже усиливает прорастание пыльцы других видов. Так, в наших опытах пыльца *Digitalis purpurea* L. под влиянием пыльцы *Centaurea cyanus* L. несколько снизила процент прорастания (с 54,2 до 51,8%) и длину (со 124 до 101 мк) пыльцевых трубок, в смеси с пыльцой подсолнечника не прорастала вовсе, а в смеси с пыльцой *Leucanthemum vulgare* L. увеличила как процент прорастания (с 54,2 до 71,2%), так и длину (со 124 до 154 мк) пыльцевых трубок. Заметно повышает процент прорастания и длину трубок пыльца *Phyladelphus latifolius* L. в присутствии пыльцы *Centaurea cyanus* L.

Пыльца некоторых бобовых, в особенности *Lathyrus pratensis* L., или не реагировала на пыльцу сложноцветных, или даже лучше прорастала в ее присутствии. В одном случае со смесью пыльцы чины луговой и ромашки непахучей (*Chamaemellum inodorum* (L.) Vis.), не прораставшей в чистом виде в 15%-ном растворе сахара, не только увеличилась длина пыльцевых трубок чины (с 203 мк в чистом посеве до 392 мк в смеси с пыльцой ромашки), но и пыльца ромашки дала до 2% проросших зерен. Даже в тех случаях, когда в кашлю раствора сахара с большим количеством пыльцы ромашки непахучей высевалось всего десять

пыльцевых зерен чины луговой, последняя прорастала вполне нормально. К видам, стимулирующим прорастание пыльды представителей других семейств, относятся, в частности, одуванчик и осот полевой.

Как явствует из табл. 36, пыльца разных видов сложноцветных в пыльцесмесях ведет себя по-разному, как и пыльца других семейств покрытосеменных растений. Категорическое утверждение

Таблица 36

**Влияние пыльцы сложноцветных на прорастание пыльцы
других видов в пыльцесмесях**

Вид	Р, %		l, мк	
	в чистом по- севе	с примесью пыльцы сло- жноцветного	в чистом по- севе	с примесью пыльцы сло- жноцветного
Пыльца одуванчика				
<i>Caragana arborescens</i> Lam.	98,4	99,3 *)	1180	1390 *)
<i>Primula obconica</i> Hance.				
длинностолбчатая форма	19,2	65,6 *)	61	395 *)
короткостолбчатая форма	5,3	8,8 **)	38	127 *)
<i>Tulipa gesneriana</i> L.	0,8	54,7 *)	185	448 *)
Пыльца осота полевого				
<i>Antirrhinum majus</i> L.	3,1	32,4 *)	164	380 *)
<i>Elaeagnus angustifolia</i> L.	2,2	38,1 *)	1	276 *)
<i>Medicago falcata</i> L.	6,5	98,2 *)	150	970 *)
<i>Melilotus officinalis</i> (L.) Lam.	36,9	88,3 *)	246	692 *)
<i>Petunia hybrida</i> Hort.	0,0	1,3	—	88
<i>Tropaeolum majus</i> L.	4,1	11,2 *)	64	203 *)
<i>Vicia villosa</i> Roth.	62,4	68,3	335	432 *)

Борриса и Кролопа о тормозящем действии пыльцы всех видов сложноцветных в пыльцесмесях с другими видами объясняется, по-видимому, малым количеством исследованных ими видов (Голубинский, 1963в).

Особенно большой интерес и практическое значение представляет изучение взаимовлияния пыльцевых зерен не случайно взятых видов, а растений, произрастающих совместно — в смесях, высеваемых искусственно человеком, или в естественных ассоциациях дикорастущих растений. Особенно важно изучить влияние на пыльцу культурного вида примеси пыльцы сорняков, окружающих данное культурное растение и уже давно приспособившихся к подобному сожительству.

Трудно себе представить, чтобы в естественных условиях на рыльца пестиков, особенно анемофильных растений, попадала пыльца только одного вида. Безусловно, там должны присутство-

вать в большом количестве и пыльцевые зерна других видов растений, произрастающих по соседству. Не принимая участия непосредственно в оплодотворении, эти «посторонние» пыльцевые зерна все же должны оказывать влияние на прорастание пыльцы основного вида.

Для выяснения этого вопроса мы взяли некоторые полевые и луговые растения, пыльца которых легко прорастала в растворах сахарозы без примеси желатина или агар-агара. К сожалению, при подборе смесей с хорошо прорастающей пыльцой встречаются довольно большие затруднения. Чаще приходится примешивать к пыльце, нормально прорастающей в растворах сахара, пыльцу не прорастающую, во всяком случае не прораставшую в наших экспериментах. Изучалось прорастание пыльцы следующих видов:

1) вики посевной (*Vicia sativa* L.) — в чистом посеве и с примесью пыльцы овса (*Avena sativa* L.), гороха посевного (*Pisum sativum* L.), куколя (*Agrostemma githago* L.), дикой редьки (*Raphanus raphanistrum* L.);

2) гороха посевного — в чистом посеве и с примесью пыльцы пелюшки (*Pisum arvense* L.), щирицы загнутой (*Amaranthus retroflexus* L.), мышея сизого (*Setaria glauca* (L.) P. B.);

3) конопля посевной (*Cannabis sativa* L.) — в чистом посеве и с примесью пыльцы мари белой (*Chenopodium album* L.), крапивы двудомной (*Urtica dioica* L.), мышея сизого, куриного проса (*Echinochloa crusgalli* (L.) Roem. et Schult.);

4) клевера лугового (*Trifolium pratensis* L.) — в чистом посеве и с примесью пыльцы эспарцета (*Onobrychis viciifolia* Scop.), клевера ползучего (*Trifolium repens* L.), шалфея лугового (*Salvia pratense* L.), лядвенца рогатого (*Lotus corniculatus* L.);

5) эспарцета виколистного — в чистом посеве и с примесью пыльцы клевера ползучего, шалфея лугового, лядвенца рогатого и тимьяна обыкновенного (*Thymus serpyllum* L.);

6) мака полевого (*Papaver rhoeas* L.) — в чистом посеве и с примесью пыльцы ржи (*Secale cereale* L.), васильков синих (*Centaurea cyanus* L.), бодяка полевого (*Cirsium arvense* (L.) Scop.).

Пыльцу проращивали в 10%-ном растворе сахара в чашках Петри при температуре 21—25°. Подсчет проросших зерен и зарисовку (с помощью аппарата Аббе) для измерения длины трубок проводили через 20—24 ч после посева.

Как показывает сравнение результатов проращивания, приведенных в табл. 37, прорастание пыльцы всех изучавшихся нами видов в значительной степени усиливается при добавлении к исследуемой пыльце пыльцы видов, окружающих данное растение во время цветения.

В данном опыте усиление влияния пыльцы других видов было более заметно, чем в наших исследованиях взаимного влияния пыльцевых зерен в случайных пыльцесмесях (Голубинский,

1946а, б). Достоин внимания также и то, что в этих исследованиях (хотя и с небольшим числом видов) не наблюдалось ни одного случая угнетающего действия чужой пыльцы, что иногда, хотя и не так часто, имело место при добавлении пыльцы случайных видов в наших предыдущих исследованиях. Мы полагаем, что это свидетельствует об эволюционном значении примеси пыльцы других видов при опылении растений, присутствие которой неизбежно в естественных условиях, особенно у перекрестноопыляющихся растений. Подтверждением этому, как нам кажется, может служить и то, что на виды, анемофильные или обладающие широко раскрытыми и доступными для заносимой ветром пыльцы

Таблица 37

Прорастание пыльцевых зерен в чистых посевах и с примесью пыльцы окружающих растений

Вид	Чистый посев		Посев в смеси	
	р, %	l, мк	р, %	l, мк
Вика посевная	69,9	347	84,1	423
Горох посевной	77,3	309	91,8	597
Копыль посевная	16,3	86	34,7	192
Клевер луговой	28,4	162	37,9	302
Эспарцет виколистный	42,5	219	64,6	388
Мак полевой	32,6	31	67,3	319

цветками, примесь чужой пыльцы влияет особенно благоприятно. Последнее соображение пока предположительно ввиду небольшого количества видов, исследованных в наших опытах.

Считаем уместным остановиться здесь на рассмотрении понятия «стимулирование» применительно к загущенным посевам пыльцы или при анализе «взаимовлияния» в посевах смесей пыльцы разных сортов или видов. Если говорится о стимулировании прорастания пыльцы под воздействием тех или иных активных веществ внесением последних в питательную среду извне, тогда такая стимуляция вполне понятна и объяснима. Когда же речь идет о взаимостимулировании при посеве на искусственную среду большего или меньшего числа пыльцевых зерен, вопрос в значительной степени усложняется, и термин «стимуляция» в этом случае не вполне конкретен. Ведь в самом деле: почему секреты одного пыльцевого зерна стимулируют прорастание соседних зерен с такими же активными веществами и в том же количестве? Почему в таком случае они сами себя не «стимулируют»?

Обсуждая наши данные (Голубинский, 1945а, 1946а, б) по влиянию загущенных посевов на прорастание пыльцы, Я. С. Модилевский приходит к заключению, что «по-видимому, обилие пыльцы заметно повысило концентрацию выделяемого пыльцой комплекса веществ и благоприятствовало прорастанию пыльцы и росту пыльцевых трубок» (1963, с. 76). Н. Т. Кахидзе и

Г. А. Медведева (1956) также объясняют это явление выделением в питательную среду значительного количества витаминов. Напрашивается вопрос: почему витамины и другие активные вещества должны быть предварительно экстрагированы из пыльцы в искусственную среду, чтобы затем стимулировать ее прорастание?

Объяснение здесь может быть только одно, к тому же очень простое. В пыльцевых зернах содержатся активные вещества, способствующие их прорастанию: витамины, ферменты и т. д. Прорастаи пыльцевое зерно может только при наличии необходимых для этого внешних условий, в первую очередь соответствующей влажности, каковые оно и находит в капле искусственной среды (раствор сахарозы). Объем капли раствора, в которой высеяна пыльца, намного больше, чем объем самой пыльцы. Активные вещества, содержащиеся в пыльце, легко экстрагируются раствором, и количество их в пыльцевых зернах резко снижается, что, естественно, заметно отражается на нормальном прорастании. Вместе с тем экстрагированные в раствор активные вещества из-за сильного разжижения фактически почти не могут всасываться обратно и усваиваются пыльцой в самом минимальном количестве, явно недостаточном для интенсивно растущих пыльцевых трубок. Если же пыльцевых зерен в растворе много, активных веществ из каждого зерна экстрагируется гораздо меньше, зато в самом растворе (в связи с большим количеством пыльцы) их концентрация заметно повышается, что дает возможность части их обратно усваиваться из раствора и, следовательно, способствовать лучшему росту пыльцевых трубок. Эффект, аналогичный загущению посева, может быть достигнут значительным уменьшением размера капли искусственной среды (см. табл. 1).

Из сказанного следует вывод, что при загущении посева пыльцы имеет место не стимуляция прорастания в точном смысле этого слова, а, так сказать, «взаимозащита» пыльцевых зерен от чрезмерной потери необходимых для прорастания активных веществ пыльды.

В последнее время в литературе появляется все больше сообщений о высокой эффективности чужеродного доопыления растений (многочисленные работы Г. А. Бабаджаняна, В. Г. Вольфа, А. Е. Коварского, И. М. Полякова, Н. В. Турбина и др.). Феномен чужеродного доопыления тесно связан с описанными нами явлениями в пылесмесьах на искусственных средах, но значительно усложнен наличием физиологически активных веществ в тканях рылец и столбиков. Рассмотрение вопросов дополнительного опыления не входит в нашу задачу, и читателей, интересующихся этими вопросами, мы отсылаем к сводке Г. А. Бабаджаняна (1962).

Отмечая значительное сходство эффекта чужеродного доопыления с явлениями взаимовлияния пыльцевых зерен при прорастании на искусственных средах, мы отнюдь не склонны отождествлять их. Взаимовлияние пыльцевых зерен на искусствен-

ных средах и даже при прорастании их на рыльцах пестиков в начале прогамной фазы оплодотворения — только один из многих моментов весьма сложного физиологического явления, называемого в настоящее время множественностью оплодотворения.

Дополнительное нанесение пыльцы на рыльца пестиков, даже после прорастания ранее нанесенной пыльцы, усиливает рост пыльцевых трубок и благоприятно сказывается на завязывании плодов. Так, в наших опытах с хмелем (Голубинский, 1948а) дополнительное опыление одной и той же пылью значительно изменяло (в сторону повышения) жизнеспособность семян, их выполненность и морфологические признаки семянцев.

Применяя опыление смесью пыльцы, многие авторы (Жуков, 1934а; Беркут, 1936; Дука, Соколовский, 1937; Зорин, 1939, 1940; Новиков, 1939, 1940; Дука, 1940; Черненко, 1936, 1940; Кузьмин, 1940; Тихонсв, 1940; Толмачев, 1940; Татаринцев, 1940, 1948; Горшкова, 1946; Лесик, 1950; Михайлова, 1950б; Поляков, Михайлова, 1951а; Черненко С., Черненко Е., 1955, и др.) успешно осуществили сложные отдаленные скрещивания — межвидовые и даже межродовые.

Исходя из допущения наличия в пыльце специфических веществ (секретов), влияющих на поведение другой пыльцы, находящейся в смеси с первой, И. В. Мичурин (1939) рекомендовал с целью облегчения гибридизации помещать чужую пыльцу в капсуле из папиросной бумаги в пакет с собственной пылью для приобретения чужой пылью родственного материнской формы запаха.

Одним из первых высказал мысль о наличии в пыльцевых зернах подобного рода секретов П. Браншайдт (Branscheidt, 1929, 1930). В результате своих исследований он пришел к заключению, что наличие упомянутых секретов можно считать установленным, и как одно из доказательств отмечал, что после промывания чистой водой пыльца не прорастает не только на искусственных средах, но и на рыльцах пестиков.

Выделение секретов, как известно, происходит при помещении пыльцы в жидкую среду. Если же в такой среде пыльца почему-либо не прорастет в надлежащие сроки, то пыльцевые зерна, лишившись в результате вымывания своих секретов (активных веществ), потеряют способность к прорастанию, что бывает, например, вследствие продолжительных морозящих дождей, вымывающих из пыльцевых зерен содержащиеся в них активные вещества (Алешин, 1936, 1937). В качестве доказательства наличия в пыльце соответствующих секретов Н. А. Максимов (1932, с. 295) ссылается на опыты Фиттинга, в которых под влиянием опыления мертвой пылью или пылью отдаленных видов наблюдалось типичное явление отцветания.

Очевидно, что только действием таких веществ исследователи получают партенокарпические плоды, опыляя цветки мертвой или чужой пылью. Так, еще И. Массар (Massart, 1902), нанося на

пыльца столбиков растертую в тестообразную массу пыльцу, получал партенокарпические плоды тыквы, а А. Мильярде (Millardet, 1901) — партенокарпические ягоды винограда, воздействуя пылью *Ampelopsis hederacea*. Таким же путем Р. Веллингтон (Wellington, 1913) получил партенокарпические плоды груши (сорта Seckel) опылением пылью яблони, а К. Гартнер (Gärtner, 1849) — тыквы под воздействием спор *Lycoperdium*. Никакого оплодотворения при этом, конечно, не происходило, и ягоды были бессемянными. Аналогичные результаты получали и более поздние авторы. В частности, обработкой завязей вытяжкой из пыльцевых зерен получены партенокарпические плоды С. Ясудой (Jasuda, 1934), Ф. Густафсоном (Gustafson, 1937) и другими исследователями.

Густафсон (Gustafson, 1937, 1942) получал партенокарпические плоды у целого ряда растений (тыква, томаты, табак и многие другие), воздействуя на рыльца пестиков многими химическими веществами индолилуксусной, индолилмасляной, индолилпропионовой, нафталенуксусной кислотами или инъецируя в завязи экстракты из пыльцы. Он выдвинул теорию (Gustafson, 1942, 1950), согласно которой партенокарпические плоды образуются лишь в тех случаях, когда в завязи содержится значительное количество ауксинов. У растений, требующих для развития плодов опыления и оплодотворения, ауксины вносятся в завязь пыльцевыми трубками, а у растений, склонных к партенокарпии, количество ауксинов в завязи достаточно для развития плодов и без участия пыльцы. По этой причине обработка завязей ауксинами часто обеспечивает образование партенокарпических плодов. Сходного мнения придерживается и В. А. Поддубная-Арнольди (1964). Н. Г. Холодный (1957) высказал мысль о возможности получения партенокарпических плодов у плодовых растений воздействием физиологически активных веществ на цветочные почки на ранних фазах их дифференциации.

Допущением наличия в пыльце активно действующих веществ объясняется и явление так называемого полового ментора в опытах Г. А. Бабаджаняна, А. Е. Коварского, И. М. Полякова. В этой связи Бабаджанян пишет: «...Действие полового ментора аналогично действию гибридизации. И поэтому, когда мы говорим о самооплодотворении растений (в данном случае ржи.— И. Г.) в присутствии пыльцы пшеницы, то мы должны понимать под этим своеобразное явление, когда оплодотворение происходит пылью собственной цветков ржи, но при участии, в определенный период этого процесса, пыльцы пшеничных растений» (1947, с. 107).

И. М. Поляков отмечает, что «взаимодействие растущей пыльцы с тканями пестика создает определенные физиологические условия, необходимые для развития самой пыльцы... становится понятным, почему пыльца, растущая в тканях пестика, может нормально взаимодействовать с этими тканями, создавая в тканях

необходимую ей физиологическую среду только в том случае, если она представлена в достаточном количестве. Малые количества не могут создавать в тканях пестиков оптимальных условий, что не может не отразиться и на развитии самой пыльцы. С этими явлениями могут быть связаны также некоторые стороны избирательности оплодотворения и действия пыльцы как полового ментора» (1949, с. 686).

Приходя к выводу о наличии в пыльце секретов, стимулирующих ее прорастание, многие исследователи пытаются экстрагировать эти вещества из пыльцы, и уже Е. Тиман (Thimann), 1934) и П. Бойсен-Йенсен (1938) дают методику их извлечения. В дальнейшем П. Ларсен и С. Тунг (Larsen, Tung, 1950) «экстрагируют эфиром из пыльцы вещества, стимулирующие рост, что они доказали с помощью пробы на овес» (цит. по Грюммеру, 1957, с. 223). Н. И. Якушкина (1947) несколько видоизменяет метод Е. Тимана и успешно использует его в своей работе. Г. Кюльвайн (Kühlwein, 1938) показал, что и экстракты из пыльников *Nymphaea* и *Paeonia*, а также из рылец *Nymphaea* способны стимулировать прорастание пыльцевых зерен. В наших опытах прекрасные результаты при проращивании пыльцевых зерен и семян некоторых растений давали водные вытяжки из пыльников бурачка морского (*Alyssum maritima* Lam.) и других видов.

К выяснению вопроса о биологической роли большого количества пыльцы при опылении довольно близко подошел в экспериментальной части еще К. Корренс (Correns, 1900, 1917). Опыляя цветки мальвы ограниченным количеством пыльцы, Корренс наблюдал заметное уменьшение веса образовавшихся семян и ослабление мощности полученного из них потомства (Correns, 1900). При опылении цветков двудомных растений (*Brionia*, *Melandrium*, *Rumex*) минимальным количеством пыльцы он, неожиданно для себя, обнаружил нарушение процентного соотношения полов в потомстве (Correns, 1917). Сходные результаты получены несколько позднее и в опытах К. Бонда (Bond, 1927).

Химическая природа активно действующих веществ, выделяемых пыльцой и влияющих на прорастание, еще не полностью установлена, что объясняется не недостатком внимания к этому вопросу или малым количеством работ, а исключительным многообразием и сложностью содержащихся в пыльце активных веществ (свыше двадцати ферментов, не меньшее количество витаминов, ауксины, вещества группы биос и др.). В настоящее время еще трудно установить, в какой степени принимают участие в процессах прорастания пыльцы и оплодотворения те или иные из этих веществ, каким из них принадлежит главенствующая роль и в чем она выражается. Несколько приближают к разрешению данного вопроса интересные работы Е. А. Бритикова и его сотрудников по созданию так называемой биохимической модели пыльцевого зерна.

ПОВЕДЕНИЕ ПЫЛЬЦЫ В ПЫЛЬЦЕСМЕСЯХ ПРИ РАЗНОМ СООТНОШЕНИИ ВЗЯТЫХ КОМПОНЕНТОВ

Положительное влияние примеси чужой пыльцы к собственной при опылении выработалось в процессе исторического развития. Трудно себе представить, чтобы в естественных условиях опыление растений осуществлялось исключительно пыльцой своего вида (сорта), без примеси посторонней пыльцы. Для растений перекрестноопыляющихся это само собой разумеющийся факт, но даже и для самоопылителей участие чужой пыльцы в опылении — явление обычное.

Ярким примером этому может служить пшеница. Для пшеницы характерным является самоопыление: созревшая пыльца высыпается из пыльников еще до раскрытия цветка и, высыпаясь в массу на поверхность рылец, обеспечивает почти стопроцентное опыление и оплодотворение. Все же к концу цветения нити тычинок заметно удлиняются, прицветные и колосковые чешуйки раздвигаются и пыльники с остатками (иногда еще значительными) пыльцы свешиваются по сторонам колосьев, высыпая пыльцу в воздух. Эта пыльца легко может попасть на рыльца цветков других растений (других сортов или видов). Если даже рыльца таких цветков уже были опылены, дополнительная пыльца, конечно, оказывает определенное физиологическое воздействие на развивающийся зародыш, изменяя процессы метаболизма в нем — типичный эффект взаимовлияния.

Само собой разумеется, что количество чужой пыльцы на рыльцах пестиков (или, точнее, процентное отношение ее к пыльце собственной формы) бывает далеко не постоянным. В одних случаях количество чужой пыльцы может быть очень большим, в других — ничтожным, чужая пыльца даже может вообще отсутствовать. Уже а priori следует ожидать, что разное соотношение своей и чужой пыльцы в смеси при проращивании как на искусственных средах, так и на рыльцах пестиков будет по-разному отражаться на ее поведении и, в конечном счете, на результатах опыления и оплодотворения.

В литературе по этому вопросу имеется обширный материал, представленный главным образом результатами исследований И. М. Полякова и П. В. Михайловой (Поляков, 1950б; Поляков, Михайлова, 1949, 1950, 1951а, б; Михайлова, 1950а, б, 1951, 1962), подтвержденными в дальнейшем исследованиями других авторов (Прохоренко, 1951; Петруня, 1954; А. Медведева, 1956).

В работах И. М. Полякова и П. В. Михайловой основными объектами исследований были многочисленные представители рода *Nicotiana*, по ряду особенностей оказавшиеся очень удачными для таких опытов. Так, один из видов этого рода, *N. suaveolens*, характеризовался пыльцой, резко отличающейся от пыльцы других видов величиной и формой пыльцевых зерен. Благодаря этой особенности представлялась возможность изучать поведение

пыльцы отдельных видов при совместном проращивании в разном количественном соотношении взятых компонентов. Проводя опыты по опылению цветков смесями пыльцы, можно было брать в качестве одного из компонентов пыльцу видов или сортов, имеющих желтые проростки, и по ним (уже в состоянии молодых сеянцев) анализировать влияние различных количественных соотношений пыльцы отдельных видов, взятых для опыления, на потомство.

Род *Nicotiana* интересен также тем, что отдельные его виды и формы ведут себя по-разному при межвидовой гибридизации — от вполне нормально скрещивающихся и образующих нормальное жизнеспособное потомство до полной несовместимости при обычных условиях скрещивания. Это давало возможность установить степень влияния смесей пыльцы на семенную продуктивность и возможность получения межвидовых гибридов. И, наконец, высокая семенная продуктивность табаков (при совместимых скрещиваниях) обеспечивала проведение исследований на очень большом материале.

И. М. Поляков и П. В. Михайлова (Поляков, Михайлова, 1949; Поляков, 1950б) на протяжении ряда лет «проводили опыты по выяснению влияния количественных соотношений компонентов в пыльцесмесях на избирательность оплодотворения при межсортных скрещиваниях махорки (*Nicotiana rustica*) и табака (*N. tabacum*). Опытами было установлено что в 68—89% случаев получается относительно большее потомство от пыльцы, находящейся в пыльцесмесях в относительно меньших количествах (т. е., например, исходя из результатов, получаемых при соотношении компонентов, равном 1 : 1)» (Михайлова, 1950, с. 773).

Одновременно с этим Михайлова провела и специальный опыт по проращиванию пыльцесмесей табаков в разных соотношениях на искусственных средах. Составлялись следующие пыльцесмеси: *N. suaveolens* + *N. calycina*, *N. suaveolens* + *N. glauca* в соотношениях 50 : 50, 17 : 83, 83 : 17 и *N. suaveolens* + *N. rustica* в соотношениях 50 : 50, 25 : 75 и 75 : 25. Контролем служил посев чистой пыльцы. Общее количество пыльцевых зерен в каждой капле было примерно равным, средней густоты. В тех случаях, когда пыльцы обоих компонентов в смесях было поровну, наблюдались по существу те же закономерности, что и в наших опытах с пыльцесмесями: в одних случаях — торможение, в других — стимулирование прорастания то ли одного из компонентов, то ли обоих и т. д. Так, пыльцесмесь *N. suaveolens* + *N. calycina* оказалась неблагоприятной для роста пыльцевых трубок: наблюдалось заметное снижение длины трубок и того и другого компонента. В пыльцесмесях *N. suaveolens* + *N. rustica* длина пыльцевых трубок второго вида оказывалась почти вдвое выше, чем в контроле, тогда как длина пыльцевых трубок *N. suaveolens* заметно уменьшилась.

По-иному вела себя пыльца в пыльцесмесях с нарушением количественных соотношений взятых компонентов. В этих случаях

наблюдалась ясно выраженная закономерность, заключающаяся в том, что пыльца, находящаяся в пыльцесмеси в меньшем количестве, дает пыльцевые трубки более длинные, чем пыльца, представленная в смеси большим количеством. В самом деле, в чистом посеве пыльцы *N. calycina* средняя длина пыльцевых трубок составляла 34,72 мк, в смеси с пыльцой *N. suaveolens* в соотношении 83:17 — уже 66,14 мк, а в соотношении 17:83 — даже 94,67 мк. Аналогично вели себя пыльцевые трубки второго партнера, а также трубки в пыльцесмесях других видов. П. В. Михайлова подчеркивает, что в данном случае «речь идет не о значении густоты высева пыльцы, а только о влиянии на рост пыльцевых трубок относительных количеств пыльцы, входящих в пыльцесмеси... Во всех вариантах опытов... посев пыльцы был достаточной густоты для обеспечения ее оптимального роста» (Михайлова, 1950, с. 772).

Эта особенность прорастания пыльцы в пыльцесмесях Михайлова объясняет тем, что, с одной стороны, «пыльца, находящаяся в смешанной культуре в меньшем количестве, сможет найти здесь более благоприятные условия для питания и использования веществ, находящихся в среде в небольших количествах, чем пыльца, преобладающая в пыльцесмеси». С другой стороны, возможно, «что пыльца одного вида, стимулируемая веществами, выделяемыми пыльцой другого вида, будет испытывать эту стимуляцию особенно сильно в тех случаях, когда ее меньше» (там же, с. 772—773).

Аналогичные результаты, полученные этим автором и при межвидовых скрещиваниях табаков, в дальнейшем подтверждены опытами Л. Н. Прохоренко (1951) с кукурузой, М. И. Петруня (1954) и А. С. Медведевой (1956) — со свеклой.

Мы считаем, что выявленная И. М. Поляковым и П. В. Михайловой закономерность имеет большое эволюционное значение в том смысле, что возникшая новая форма не «рассосется» в процессе гибридизации, а, будучи в меньшем количестве, при опылении даст больший процент потомков, что будет способствовать ее сохранению и распространению.

ВЗАИМОВЛИЯНИЕ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН У ГЕТЕРОСТИЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ

Еще Ч. Дарвин, ссылаясь на наблюдения Ф. Гильдебранда, а затем и на собственные эксперименты, отмечал значительное преимущество легитимного скрещивания в сравнении с иллегитимным у гетеростильных растений, и в первую очередь у разных видов *Primula*.

Это преимущество выражается в том, что гетеростильные растения при иллегитимном опылении либо вовсе не дают нормально развитых семян, либо образуют их значительно меньше. Растения,

выращенные из семян, полученных от легитимного скрещивания, гораздо лучше растут и более плодovиты (Дарвин, 1928, 1948). При этом Дарвин отмечал некоторое преимущество иллегитимного опыления между отдельными растениями, представителями определенной формы, по сравнению с опылением в пределах одного и того же растения. В дальнейшем эти положения неоднократно подтверждались другими исследователями и в настоящее время ни у кого не вызывают возражений.

Вполне логично допустить, что и особенности поведения и взаимовлияния противоположных форм* гетеростильных растений при взаимном опылении объясняются влиянием специфических (различающихся у этих форм) веществ, выделяемых рыльцами и прорастающей пылью. В том случае, когда вещества, выделяемые рыльцами противоположных форм, являются действительно специфическими, прорастание пылевых зерен и быстрота роста пылевых трубок должны различаться в зависимости от того, своей ли формы рыльце присутствует в питательном растворе, или же там находится рыльце формы противоположной.

В этом направлении нами были проведены специальные эксперименты над длинностолбчатыми и короткостолбчатыми формами примулы весенней (*Primula veris* L.) (Голубинский, 1948б). Материал для исследования заготавливали в лесу, там же сорванные соцветия с уже раскрывшимися первыми цветками помещали в сосуды с водой, которые затем переносили в помещение лаборатории. Пыльцу, как и в других наших опытах, проращивали в чашках Петри. Эксперименты вели в двух повторностях. Для всех вариантов опыта использовали совершенно свежую пыльцу, причем только с одного цветка и, по возможности, из одного пыльника.

Небезынтересно отметить при этом, что пыльца и рыльца короткостолбчатой и длинностолбчатой форм *P. veris*, как, впрочем, и других гетеростильных видов (Дарвин, 1948; Поддубная-Арнольди, 1948), резко разнятся своими размерами и легко и безошибочно распознаются. Пыльца короткостолбчатой формы значительно крупнее (примерно в 2,5 раза) пыльцы длинностолбчатой формы, но зато количество ее значительно уступает количеству пыльцы из коротких пыльников. Последняя более влажная и в питательном растворе часто размещается небольшими комочками. Размеры рылец у короткостолбчатой формы, наоборот, значительно меньше, чем у длинностолбчатой. Таким образом, при легитимном скрещивании более крупная пыльца должна попадать на более крупное рыльце, и наоборот.

В первом, рекогносцировочном опыте с примулой средой для проращивания служил 15%-ный раствор сахара. Как короткостолбчатую, так и длинностолбчатую форму проращивали в трех

* Под «противоположными» формами мы понимаем формы короткостолбчатую и длинностолбчатую.

вариантах: а — пыльца чистая; б — пыльца в присутствии собственного рыльца; в — пыльца в присутствии рыльца противоположной формы. Результаты опыта оправдали наши предположения.

Коротко- столбчатая	р, %	l, мк	Длинно- столбчатая	р, %	l, мк
а	7,3	63	а	36,0	124
б	0,0	—	б	4,8	68
в	44,1	212	в	83,3	504

Уже первые признаки прорастания пыльцы в этих опытах показали интересную закономерность. Через 4 ч после посева пыльца из пыльников длинностолбчатой формы еще не начинала прорастать ни в чистом посеве, ни в присутствии собственного рыльца. В капле с рыльцем длинностолбчатой формы, но другого растения, отмечено начало прорастания единичных пыльцевых зерен, а в капле с рыльцем короткостолбчатой формы наблюдалось дружное прорастание значительной части зерен и в конечном итоге — разительное положительное влияние рыльца противоположной формы.

Убедившись в хорошем прорастании пыльцы примулы даже в чистой дистиллированной воде, мы продолжали опыты в средах без сахара, что упростило исследование, так как отпала необходимость в мерах предосторожности против попадания мицелиев грибов в питательные среды и уменьшилось в связи с этим число пересевов. Кроме того, был включен еще вариант опыта г — внесение в питательные растворы рылец своей формы, но взятых от других растений. Результаты оказались примерно те же, что и в предыдущем опыте. Правда, стимулирование прорастания пыльцы под влиянием «чужих» рылец было несколько сильнее выражено на растворах сахара.

Коротко- столбчатая	р, %	l, мк	Длинно- столбчатая	р, %	l, мк
а	9,2	122	а	11,7	84
б	17,6	175	б	2,3	71
в	34,2	403	в	34,2	306
г	26,9	311	г	15,6	193

Таким образом, результаты настоящих исследований позволяют сделать следующие выводы:

1. Подмеченные еще Ч. Дарвином затруднения и биологическая вредность illegitimного скрещивания у гетеростильных форм *Primula veris* подтверждается проращиванием пыльцы *in vitro* в присутствии рылец своей и противоположной формы.

2. Рыльца *Primula veris*, находясь в питательных растворах, выделяют туда активные вещества, влияющие на процент прорастания и длину пыльцевых трубок.

3. Рыльца собственного цветка тормозят прорастание пыльцы, тогда как рыльца противоположной формы стимулируют ее про-

растание. Следовательно, активные вещества, выделяемые рыльцами гетеростильных растений, являются специфическими.

4. Активные вещества, выделяемые рыльцами собственной формы, но взятыми от других растений, действуют менее отрицательно по сравнению с рыльцами того же цветка, являясь по характеру влияния их (а следовательно, и по химизму) чем-то промежуточным между активными веществами рыльца того же цветка и рыльца цветка противоположной формы.

При смешивании пыльцы двух противоположных форм *Primula vulgaris* Г. Цанони (Zanoni, 1930) наблюдал взаимное угнетение прорастания пыльцы. Прорастаемость пыльцы при этом снижалась примерно вдвое. Данные, не подтверждающие выводов Цанони, но вполне согласующиеся с нашими заключениями, получены в опытах И. М. Полякова с сотрудниками по опылению пыльцой обеих форм цветков гречихи сорта Богатырь. Как показали цитологические исследования развивающихся плодиков, сочетание при опылении «своей» и «чужой» пыльцы стимулирует процессы развития семян, размеры их увеличиваются, что авторы объясняют проявлением «множественного характера оплодотворения, менторального действия пыльцы» (Поляков, Колосова, Чинго-Чингас, 1959, с. 165).

Оригинальное строение цветков гетеростильных растений (в особенности у видов *Primula* и *Pulmonaria*) привлекало внимание многих исследователей, старавшихся понять механизм перекрестного опыления у этих растений. Проще всего объяснить его следующим образом (речь идет об опылении у *Primula veris*): «Благодаря разностолбчатости пестики одних цветков могут быть опылены пыльцой только с других цветков, что происходит следующим образом. Если шмель сядет на цветок с низким пестиком, то он касается головой высокостоящих тычинок. Перелетая на другой цветок с высокостоящим пестиком, он касается головой головчатого рыльца и производит перекрестное опыление» (Нейштадт, 1963, с. 437). То же — применительно к *Pulmonaria obscura* (там же, с. 54). Как будто просто и понятно.

В старых учебниках и пособиях по ботанике такое объяснение механизма опыления было общепринятым (Кернер, 1902; Фаворский, 1914). Встречается оно иногда и в новейшей литературе (Исаин, Юрцев, 1966, с. 148). Однако подобное, внешне хотя и вполне правдоподобное, объяснение можно дать (да и то с большой натяжкой) только таким растениям, как первоцвет или медуница, обладающим трубчатыми цветками. А как быть с гетеростильными растениями, имеющими открытые цветки, садясь на которые насекомое равномерно, всей поверхностью своего тела захватывает пыльцу как той, так и другой формы? К тому же установлено, что пчелы, посещая, например, цветки гречихи, не делают различий между коротко- и длинностолбчатыми особями, перелетая с растений одной формы на растения другой и обратно (Давыдова, 1954).

Внимательно ознакомившись со строением цветков ряда гетеростильных растений, в частности, таких, как *Primula veris* и *Pulmonaria officinalis*, мы уже без проведения специальных исследований пришли к выводу о несостоятельности и механистичности утвердившегося в литературе объяснения гетеростилии как средства обеспечения переноса насекомыми на рыльца цветков пыльцы только противоположной формы. Соответствующие наблюдения и опыты (Голубинский, 1959б, 1961) полностью подтвердили этот вывод.

В самом деле, как себе представить, чтобы насекомое могло перенести пыльцу одной формы гетеростильного растения на рыльце другой формы в чистом виде, без перемешивания ее в самых разнообразных соотношениях? Это тем более невероятно, что насекомое за один вылет посещает цветки обеих форм примерно в одинаковом количестве, и на всей поверхности его хоботка всегда будет не только смесь пыльцы обеих форм, но и примесь (правда, обычно незначительная) пыльцы других видов, в чем мы убедились, исследовав пойманных насекомых.

При продвижении хоботка насекомого между почти вплотную сближенными в зеве венчика пыльниками короткостолбчатой формы (по крайней мере, у *Primula* и *Pulmonaria*), даже в том случае, если на хоботке находится пыльца исключительно длинностолбчатой формы, на рыльце неизбежно будет занесена и собственная пыльца; при посещении других цветков эта смесь будет все более усложняться.

Еще невероятнее допущение подлинно легитимного опыления у таких растений, как гречиха, где насекомое (пчела), садясь на раскрывшиеся цветки и касаясь брюшком пыльников разных форм, неизбежно набирает на его поверхность смесь пыльцы, и этой смесью в дальнейшем осуществляется опыление. Здесь уже не может быть и речи об опылении пыльцой одной формы.

Помимо просмотра рылец и других частей цветка, а также изучения хоботков на поверхности тела насекомых, пойманных на гетеростильных растениях, мы проводили опыты по введению в зев венчика тонких волосков, имитирующих продвижение хоботков насекомых в поисках нектара. Наши наблюдения показали, что даже при самом внимательном и осторожном введении волосков (подобной аккуратности у насекомых, безусловно, допустить нельзя) невозможно избежать прикрепления к их поверхности собственной пыльцы и стряхивания ее на рыльца пестиков.

При продвижении волоска внутрь цветка короткостолбчатой формы пыльца прикреплялась к волоску на всем его протяжении, а не только в верхней части, как это, казалось бы, должно быть при легитимном опылении. Если же на таком волоске предварительно находилась, хотя бы только в нижней его части, пыльца длинностолбчатой формы, то она при продвижении волоска внутрь короткостолбчатого цветка часто снималась его пыльниками и примешивалась к пыльце этих пыльников (т. е. к пыльце проти-

воположной формы), частью же перемещалась вдоль волоска и в дальнейшем смешивалась с другой пылью. Это тем более легко осуществляется, что пыльца длинностолчатой формы, по нашим наблюдениям, более влажная, а следовательно, легче прилипает к поверхности хоботка. После многократного повторения эксперимента волосок при просмотре под микроскопом оказывался густо покрытым смесью пыльцы растений коротко- и длинностолчатой форм в соотношении 6,2 : 3,8.

При исследовании цветков ряда гетеростильных растений нами установлено, что на всей поверхности внутренних частей цветка имеется значительное количество пыльцы противоположной формы, а также примесь небольшого количества пыльцы других видов растений. В цветках *Primula veris* наблюдалась несколько бóльшая примесь чужой пыльцы на рыльцах короткостолчатой формы в сравнении с формой длинностолчатой, что легко объяснить наклонным положением цветков.

Особенно много пыльцы других видов мы наблюдали на внутренних частях цветка гречихи, что объясняется, по-видимому, бóльшей открытостью цветка этого растения и обилием цветущих растений других видов во время цветения гречихи, особенно видов анемофильных.

Одновременно с визуальными наблюдениями мы провели ряд экспериментов по искусственному опылению цветков обеих форм *Primula veris* как смесью пыльцы коротко- и длинностолчатой формы, так и пылью чистой или с примесью пыльцы собственного цветка. При созревании семян проводили подсчет образовавшихся коробочек и семян в них.

Как и в исследованиях Ч. Дарвина и других авторов, в наших опытах опыление пылью противоположной формы дало более высокий процент завязавшихся коробочек и количество семян в них, чем при опылении пылью своей формы. Однако примесь хотя бы небольшого количества пыльцы материнской формы всегда давала более высокий процент завязывания семян в сравнении с опылением чистой пылью противоположной формы. Принимая во внимание исключительную трудность образования семян при самоопылении у гетеростильных растений, единственно правильным будет искать объяснение полученным данным во взаимовлиянии выделяемых пылью активных веществ, содействующих более или менее нормальному оплодотворению. При искусственном самоопылении примесь даже самого ничтожного количества пыльцы другой формы всегда намного повышала процент образовавшихся семян и увеличивала их абсолютный вес и выполненность. Все это служит доказательством справедливости нашего положения о роли гетеростилии.

Таким образом, наши исследования полностью подтверждают тезис Ч. Дарвина о большом биологическом преимуществе перекрестного опыления у растений. Но, с другой стороны, мы не можем согласиться с утверждением Ч. Дарвина, что «выгода, полу-

чаемая гетеростильными диморфными растениями от существования двух форм, достаточно очевидна, ибо таким образом обеспечивается перекрестное опыление между разными растениями. Ничто не может быть лучше приспособлено для этой цели, как относительное положение пыльников и рылец двух форм» (Дарвин, 1948, с. 61).

В том, что перекрестное опыление является полезным для растений, уже никто не сомневается, но то, что гетеростилия «обеспечивает перекрестное опыление», и притом наиболее полно, нами оспаривается. Ведь и сам Ч. Дарвин отмечал наличие смеси пыльцы разных форм на теле насекомого, а следовательно, и опыление рылец не чистой пыльцой определенной формы, а смесью пыльцы. Правда, он подчеркивал, что в смеси якобы всегда преобладает пыльца теоретически требуемой формы, однако это положение, как уже отмечено выше, нашими наблюдениями не подтверждается, да и не имеет принципиального значения. В наших опытах в смеси пыльцы как на рыльцах цветков, так и на хоботках насекомых всегда преобладала пыльца короткостолбчатой формы. Очевидно, это связано с более обильным образованием пыльцы в пыльниках короткостолбчатых форм.

Отсюда мы делаем заключение, что даже такие строго гетеростильные растения, как различные виды *Primula* или *Pulmonaria*, в смысле обеспечения частоты перекрестного опыления не имеют каких-либо особых преимуществ перед обычными диогогамными видами, и гетеростилия как биологически полезное явление не могла возникнуть как фактор, обеспечивающий более совершенное перекрестное оплодотворение. Это тем более относится к гречихе, у которой на поверхности и рылец и пыльников всегда наблюдается (да и не может быть иначе) самая пестрая смесь разнообразной пыльцы. В этом отношении двудомные растения обладают гораздо большими преимуществами перед гетеростильными видами, и если гетеростилию, вслед за Ч. Дарвином, считать приспособлением для обеспечения опыления пыльцой противоположной формы, то тогда никак нельзя понять строение цветка гречихи в качестве переходного к гетеростилии, наблюдаемой у первоцвета и медуницы. Кроме того, многочисленные исследования последних лет (работы А. Е. Коварского, Г. А. Бабаджаняна и др.) убедительно доказывают, что перекрестное опыление чистой пыльцой менее благоприятно по сравнению с опылением смесью пыльцы или даже с добавлением собственной пыльцы.

Исходя из изложенного выше, мы приходим к выводу, что биологическая сущность гетеростилии заключается не в обеспечении опыления чистой пыльцой рылец противоположной формы и что явление гетеростилии не так просто, как оно представлялось Ч. Дарвину. Для гетеростилии необходимо искать другое объяснение, что требует дальнейших исследований.

Ф. Мёвус (Moewus, 1950) для объяснения физиологических причин бесплодия при illegitimном опылении выдвинул следую-

щую гипотезу. Пыльца гетеростильных растений содержит тормозящие рост вещества. Так, в пыльце короткостолбчатой формы *Forsythia intermedia* содержится рутин, а в пыльце длинностолбчатой формы — кверцитрин. Оба эти вещества относятся к группе витамина Р. В клетках тканей рыльца короткостолбчатой формы вырабатывается фермент, разлагающий рутин. Этим и объясняет Мёвус трудности illegитимного опыления. Угнетающее действие рутина и кверцитрина в значительной степени ослабляется борной кислотой, поэтому присутствие ее в питательных средах (или на рыльцах пестиков в естественных условиях) содействует лучшему прорастанию пыльцы. При экспериментальной проверке другими исследователями (Esser, Straub, 1954) на ряде видов *Forsythia* гипотеза Мёвуса не подтвердилась. При самоопылении пыльца проросла в 39 случаях из 41, а борная кислота якобы не улучшала прорастания.

К. Эссер и И. Штрауб делают вывод, что гипотеза Мёвуса ошибочна. Нам же кажется, что и критика названными авторами этой гипотезы не является достаточно убедительной (по крайней мере в отношении влияния борной кислоты), так что этот вопрос требует дальнейших исследований и доработки.

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ПЫЛЬЦЫ В «ПОКОЯЩИХСЯ» ПЫЛЬЦЕСМЕСЯХ

Руководствуясь наличием в пыльце специфических веществ, взаимодействующих при хранении в пыльцесмесях, И. В. Мичурин использовал эту особенность для преодоления нескрещиваемости при отдаленной гибридизации и, как он писал, «при скрещивании не симпатизирующих друг другу сортов за день до опыления помещал небольшое количество нужной пыльцы, завернутой в тонкую капсулу из папиросной бумаги, в пакет с пыльцой родственного сорта материнскому растению и помещал все это в теплое место в надежде, что испаряющееся эфирное масло пыльцы большого пакета насытит и парализует запах пыльцы в капсуле, и результат во многих случаях блестяще оправдал мое предположение» (1939, с. 481—482).

Одним из убедительных подтверждений действительности указаний И. В. Мичурина являются опыты И. М. Полякова по опылению желтолистного табака (сорт Ходосевич) пыльцесмесями из пыльцы этого же сорта и пыльцы одного из восьми зеленолистных сортов. Пыльцу каждого сорта собирали из нескольких растений и после тщательного перемешивания делили на две части. Одну часть хранили в чистом виде на протяжении 12 дней и за 1—2 ч до опыления смешивали с равным количеством пыльцы сорта Ходосевич. Другую часть пыльцы зеленолистного сорта смешивали с пыльцой сорта Ходосевич в день сбора и сохраняли 12 дней (до дня опыления) в смеси. О результатах эксперимента судили

по окраске проростков, полученных из гибридных семян (Поляков, Михайлова, 1950). «...В 6 сериях опытов из 8 резко возрастает избирательность к пыльце чужого сорта после того, как эта пыльца лежала 12 дней в смеси с пыльцой своего сорта» (Поляков, 1950б, с. 199).

Из этих опытов вытекает, что в «покоящихся» пыльцесмесях проходят довольно активно физиологические и биохимические процессы. При этом продукты обмена веществ пыльцы одного сорта влияют на пыльцу другого, что, безусловно, должно отразиться соответствующим образом и на результатах оплодотворения.

Ссылаясь на работы ряда исследователей (Балаховский, 1941—1943, 1945; Холодный, 1943; Мейсель, 1947; Лебедев, 1953; Голубинский, 1950б; Frey-Wissling, 1935), Поляков допускает взаимное действие эфирных масел разных сортов пыльцы (в понимании И. В. Мичурина), основой которых являются терпены. К терпенам принадлежат каротины и каротиноиды, играющие важную роль в процессах ассимиляции, дыхания, а также прорастания пыльцевых зерен. Продукты распада каротина и близких к нему по структуре веществ летучи и, как показывают данные С. И. Лебедева (1949, 1953), запах одного из них (β -ионона) присущ пыльце многих растений. Эти продукты пыльцы одного сорта, как полагает Поляков, могут влиять в пыльцесмесях на пыльцу другого сорта. Далее Поляков отмечает: «... Различные виды одного рода и даже в ряде случаев различные сорта одного вида отличаются друг от друга по реакции с веществами из группы витамина В₁. Не исключена поэтому возможность, что в явлениях взаимодействия в «покоящихся» пыльцесмесях какую-то роль играют и воздействия одной пыльцы на другую путем выделения летучих соединений из группы витамина В₁, никотиновой кислоты и др.» (1950б, с. 201). Это тем более вероятно, что, как показали работы М. Н. Мейселя и его сотрудников (Мейсель, Трофимова, 1946; Мейсель, 1947; Мейсель, Медведева, 1947), вещества типа витамина В₁, витаминного тиазола, никотиновой кислоты способны улетучиваться и тем или иным способом воздействовать на микроорганизмы.

В другой работе Полякова, при опылении смесью 12-дневной пыльцы табака сорта Ходосевич и пыльцы сорта Острокопец, в большем проценте избиралась пыльца сорта Острокопец. Когда же в пыльцесмесь была вместо 12-дневной взята 2-дневная пыльца Остроконца, то вместо усиления действия этой пыльцы, как более молодой и энергичной, наблюдалось, наоборот, значительное уменьшение потомства Остроконца. Получилось, что оплодотворяющая сила старой пыльцы возросла под воздействием пыльцы молодой. Поляков полагает, что «мы имеем здесь дело прежде всего с изменением способности тканей реагировать на старую пыльцу в присутствии молодой пыльцы. Молодая пыльца своей интенсивной жизнедеятельностью так «раздражает» (употребляем мичуринское выражение) пестик, вызывает в тканях пестика та-

кие физиологические изменения, которые создают иные, более благоприятные условия для развития старой пыльцы второго компонента. Следовательно, и в этой серии опытов мы встречаемся с фактами, которые могут быть объяснены изменением физиологических свойств тканей пестика в самом процессе оплодотворения» (Поляков, 1950а, с. 181). Поэтому Поляков предлагает, говоря о едином процессе оплодотворения, различать в нем две фазы — фазу прогамную и фазу гамогенеза. Подобное же мнение высказывает и Я. И. Модилевский (Модилевский, 1953, с. 86).

Конечно, высказанные положения до некоторой степени гипотетичны и требуют дальнейших глубоких исследований, однако несомненным является вывод, что возникающие в пыльце при ее хранении изменения — «старение пыльцы» — безусловно, будут отражаться не только на успешности оплодотворения, но и на особенностях полученного потомства, напоминая, до некоторой степени, изменения, наблюдаемые при «старении семян» (Навашин, 1933а, б; Айзенштат, 1954а—в).

ВЛИЯНИЕ ОКОЛОЦВЕТНИКА И ДРУГИХ ЧАСТЕЙ ЦВЕТКА НА ПРОРАСТАНИЕ ПЫЛЬЦЫ

Из предыдущего раздела явствует, что многочисленные активные вещества, содержащиеся в пыльцевых зернах, играют решающую роль в прорастании пыльцы как на искусственных средах, так и на рыльцах пестиков, и привнесение их извне заметно отражается на прорастании, в особенности при проращивании *in vitro*. Так как в естественных условиях пыльцевые зерна прорастают на рыльцах и их трубки проникают внутрь столбиков точно по направлению к семязачаткам, вполне естественно полагать, что это прорастание, его характер и темпы роста регулируются активными веществами, находящимися в тканях столбиков. Это тем более очевидно, что прорастание пыльцы на рыльцах пестиков существенно отличается от прорастания ее на искусственных средах. В тканях пестиков рост пыльцевых трубок ускоряется по мере приближения к семязачатку, в то время как на искусственных средах темп роста пыльцевых трубок замедляется к концу прорастания и длина их, как правило, намного меньше, чем в тканях столбиков.

Для объяснения подобного явления исключительно или хотя бы даже главным образом уменьшением питательных веществ в субстрате нет оснований. Скорее всего объяснение следует искать в присутствии на рыльцах и в тканях пестиков веществ, стимулирующих и направляющих рост пыльцевых трубок. Это положение подтверждается многочисленными исследованиями целого ряда авторов, на чем мы остановимся ниже, хотя, как увидим далее, по данному вопросу в литературе встречаются довольно противоречивые суждения.

ВЛИЯНИЕ РЫЛЬЦА И ЕГО СЕКРЕТОВ

Положительное влияние рыльца на прорастание пыльцы отмечается почти в самом начале планомерных исследований по проращиванию пыльцы на искусственных средах. Уже Г. Молиш (Molisch, 1893) обнаружил положительное действие частей гинецея и экстрактов из рылец на пыльцевые трубки при прорастании. То же самое в отношении целого ряда растений отмечал и М. Миоши (Miyoshi, 1894). Он наблюдал положительные

тропизмы у трубок однодольных растений даже к рыльцам двудольных, что свидетельствует о химической близости активных веществ рылец у столь отдаленных по своему происхождению растений. В дальнейшем целый ряд исследователей подтверждает наблюдения первых авторов (Lidforss, 1896, 1899b; Burek, 1900; Richer, 1902; East, Tark, 1918).

Г. Наултон (Knowlton, 1922) показал, что пыльца львиного зева (*Antirrhinum majus* L.), утратившая способность прорасти в чистых растворах сахара, хорошо росла при добавлении в каплю раствора рыльца этого растения. Г. Йоргенсен (Jorgensen, 1929) отметил положительное влияние активных веществ рылец (при их экстрагировании) на прорастание пыльцы тюльпана.

Многочисленными опытами Т. Шмуккера (Schmucker, 1932 a, b, 1933, 1939) показано также большое положительное влияние вытяжек из рылец на прорастание пыльцы на искусственных средах. При посеве пыльцы одного из видов *Nymphaea* на 10%-ном растворе глюкозы прорастания почти не наблюдалось, однако при добавлении к среде вытяжек из рылец того же вида пыльца прорастала хорошо. Установив наличие в секретах рыльца *Nymphaea* борной кислоты, Шмуккер начал вводить ее в искусственную среду. Как оказалось, пыльца на растворах с борной кислотой прорастала так же хорошо, как и с вытяжками из рылец. Отсюда Шмуккер пришел к несколько одностороннему заключению, что решающее значение для прорастания пыльцы среди активных веществ рылец играет борная кислота, тем более, что она стимулировала в его опытах прорастание пыльцы большинства изучавшихся им видов (Schmucker, 1935).

Особенно много сообщений о положительном влиянии рылец на прорастание пыльцы и направление роста пыльцевых трубок в сторону рыльца находим в литературе после опубликования ряда работ Т. Браншайдта (Ziegler, Branscheidt, 1927; Branscheidt, 1929, 1930; Branscheidt, Philippi, 1940), детально и всесторонне разрабатывавшего этот вопрос. В совместной с Е. Филиппи работе Браншайдт показал, что пыльца слив при проращивании ее на искусственных средах в присутствии собственного рыльца прорастает на 1530% лучше, чем в контроле, а при добавлении рыльца другого сорта слив — в отдельных случаях даже на 2700% (Branscheidt, Philippi, 1940).

Однако, наряду с многочисленными сообщениями о положительном эффекте воздействия рылец, встречаются (правда, все реже) работы, в которых отрицается положительное влияние рылец или даже указывается на тормозящее действие гинецея на прорастающую пыльцу. Так, И. Мартин (Martin, 1913, 1915; Martin, Josum, 1918) сообщает об индифферентном действии как чужих, так и собственных рылец, в том числе у яблони и клевера (*Trifolium pratense*). На то же указывают и некоторые другие авторы (Tokugawa, 1914; Andronesku, 1915; Alderman, 1917).

В частности, В. Альдерман пришел к заключению об отсутствии положительного влияния рыльца на пыльцу на том довольно странном основании, что в его опытах пыльца яблони хорошо прорастала в экстракте из рылец цветков томатов и других растений, т. е. не наблюдалось специфичности действия рылец.

Многие авторы отмечали специфичность действия активных веществ разных видов и форм на прорастание пыльцы (Kühlwein, 1938). Так, Е. Йоганссон (Johansson, 1929) наблюдал у плодовых растений различное в зависимости от сорта влияние рылец — от сильно стимулирующего эффекта до резко отрицательного. С. Ясуда (Jasuda, 1934) отмечал, что в некоторых случаях присутствие в капле среды собственного рыльца приводит к угнетению прорастания пыльцы, тогда как в присутствии рыльца другого растения того же вида пыльца прорастала вполне удовлетворительно. Позднее на то же указывали и другие исследователи (Еуе, 1953; Brewbaker, 1957; наши исследования).

Иногда наблюдались еще более интересные взаимоотношения между прорастающей пыльцой и рыльцами. Так, пыльца *Petunia nictaginiflora* в присутствии собственного рыльца давала более длинные пыльцевые трубки, чем в присутствии рыльца *P. defecta*, в то время как пыльца второго вида в присутствии собственного рыльца образовывала самые короткие трубки (Еуе, 1953).

Такое несоответствие результатов исследований разных авторов тем более удивительно, что оно сохранялось почти до 30-х гг. текущего столетия (Passecker, 1927; Kobel, 1926a, b) *. Правда, более поздние авторы осторожнее в своих утверждениях. В частности, Ф. Кобель (Kobel, 1926a) как бы колеблется в выводах, получив противоречивые результаты. Ф. Пассеккер (Passecker, 1927a) отрицает влияние рыльца более решительно и склонен положительные результаты исследований объяснять косвенным его воздействием путем изменения концентрации среды под влиянием помещенных туда рылец.

Как мы уже отметили, И. Мартин (Martin, 1913) отрицал положительное действие рылец на прорастание пыльцы. Того же мнения он придерживался и в дальнейшем. В совместной с Л. Йокумом работе (Martin, Yocum, 1918) он утверждал, что прорастание пыльцы на рыльцах не зависит от присутствия в них каких-либо особых веществ — пыльцевые трубки используют лишь влагу, находящуюся между сосочками рылец. В подтверждение своему мнению Мартин и Йокум указывают на способность пыльцы прорасти даже в чистой воде.

Противореча сами себе, эти авторы идут еще далее, утверждая, что на рыльцах якобы вообще нет никакой стигматической

* Даже в 1935 г. П. Л. Богданов еще утверждал, что попытки проращивания пыльцы осины и тополей в присутствии кусочка рыльца не показали преимуществ в прорастании. По данным И. Иванами (Iwanami, 1956b), в пестиках *Lilium longiflorum* содержится какое-то вещество, задерживающее рост пыльцевых трубок *Camellia japonica* в культуре.

жидкости и что последняя является просто обманом зрения, обусловленным преломлением света сосочками рылец. Не говоря уже о том, что для экстрагирования активных веществ из рылец вовсе не необходимо наличие свободной жидкости на их поверхности, последнее утверждение Мартина и Иокума является очевидной нелепостью, если принять во внимание многочисленные работы по проращиванию пыльцы на мазках из рылец энотеры и других растений (Renner, 1919; Knowlton, 1922; Кемпаро, 1929; Соопер, 1936; Кострюкова, 1949; наши исследования): нет жидкости — не может получиться и мазков.

Кроме того, как отмечает А. Н. Добровольский (1953), — да это известно и всем, кто когда-либо имел дело с цветками винограда, — что в ранние утренние часы на рыльцах пестиков винограда, в особенности под изоляторами, выделяются столь крупные капли стигматической жидкости (довольно быстро затем испаряющейся), что при малейшем сотрясении они капают на землю. Однако В. Миддлбрук (Middlebrocke, 1915—1916), хотя и наблюдал на рыльцах цветков винограда капли жидкости, все же утверждал, что они якобы мешают прорастанию пыльцы; оплодотворение происходит, по его мнению, лишь в том случае, когда опылению предшествует удаление этих капелек. В наших опытах, наоборот, в каплях из рылец (или даже при добавлении их к сахарным растворам) процент прорастания и длина пыльцевых трубок были наивысшими.

Вполне возможно, что в опытах Миддлбрука имело место сбрасывание на землю крупных капель стигматической жидкости вместе с попавшими на них пыльцевыми зернами. Последнее, однако, может случиться только при опылении под изоляторами. На открытом воздухе капельки на рыльцах винограда можно заметить только ранним утром, а уже к 10 ч, а то и ранее, эти капли подсыхают.

Е. Ист и И. Пэрк (East, Park, 1918), подметив несомненное положительное действие рылец на прорастающую пыльцу, показали, что действие это зависит от того, какого вида пыльца взята для опыта. В частности, они проращивали пыльцу самостерильных видов в 20%-ном водном растворе сахарозы с уплотнением среды 2%-ным агар-агаром в присутствии рылец и семязачатков как своего растения, так и видов, фертильных с ним. Во втором случае пыльца прорастала намного быстрее и лучше, чем в присутствии собственного рыльца. Отсюда Ист и Пэрк приходят к выводу, что рыльца при их совместимых комбинациях с пыльцой выделяют особое вещество, которое стимулирует прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок и в то же время тормозит эти процессы при несовместимых комбинациях *. Т. Тсао (Tsao, 1949) отмечал

* Это несколько напоминает наблюдаемый нами факт тормозящего действия рыльца собственного цветка при проращивании пыльцы первоцвета лекарственного (см. с. 221—222). Подобное отмечают также С. И. Венгровский и А. А. Постолатий (1969) для люцерны.

видоспецифическую реакцию на присутствие частей цветка в растворах с прорастающей пылью.

Влияние рылец на прорастание и поведение пылевых трубок у разных сортов яблони изучали И. Бьюмо и Л. Найт (Beaumont, Knight, 1922; Beaumont, 1927). Проращивание велось в 5%-ном растворе сахарозы с 1% желатина. Во всех случаях рыльце оказывало несомненное стимулирующее действие как на процент прорастания, так и на скорость роста пылевых трубок. Прорастание пыльцы отдельных сортов яблони увеличивалось в присутствии рылец на 65%. Однако авторы подчеркивали, что усиление прорастания у разных сортов проявляется не в одинаковой степени. Возможно, здесь сказывается феномен самофертильности и перекрестной фертильности (East, 1918).

В опытах И. П. Черняева, проведенных с 11 сортами груши в каплях среды с рыльцем, «проросших зерен было больше на 7%, чем в капле без рылец: пылинки, находящиеся у самого рыльца, давали более длинные ростовые трубки, изгибающиеся и вступающие в рыльце» (1928, с. 15). В наших опытах характер поведения прорастающих пылевых трубок вблизи и на некотором расстоянии от рылец был несколько иным.

Сходные результаты получены и в исследованиях А. Циглера и П. Браншайдта (Ziegler, Branscheidt, 1927), наблюдавших в некоторых комбинациях рылец и пыльцы яблони повышение прорастаемости в 2—3 раза, а в некоторых — даже торможение ее (пыльца сорта Золотой ренет в присутствии собственного рыльца). Стимулирующее действие рылец усиливалось с повышением концентрации сахарного раствора. Возможно, в данном случае и проявляется некоторая (относительная) обоснованность замечаний Ф. Пассеккера (Passecker, 1927a) о разжижении питательной среды рыльцем, на чем мы остановимся ниже. Особенно показательным было проращивание в одной капле раствора, когда, в зависимости от специфики рыльца, по мере удаления от него прорастание пыльцы либо усиливалось, либо, наоборот, замедлялось. Такого рода явление наблюдали и мы в опытах с разными видами растений.

Особенность поведения рылец в своих опытах Циглер и Браншайдт связывали со степенью фертильности комбинаций (если рыльце одного сорта стимулирует прорастание *in vitro* пыльцы другого сорта, то это указывает якобы на фертильность данной комбинации), естественно делая отсюда практические выводы, по нашему мнению, не вполне обоснованные. Однако Г. Камлах (Kamlah, 1928), на основании своих исследований, воздерживался от подобных выводов и отрицал прямую связь между данными лабораторного и полевого опытов. Вместе с тем Камлах разделял мнение о различном влиянии рылец — от резко положительного до отрицательного. Подобного взгляда придерживался и Ф. Кобель (Kobel, 1926a), а также Е. Йоганссон (Johansson, 1929). Возможно, что противоречивость выводов Камлаха и выводов Циглера

и П. Браншайдта только кажущаяся и обусловлена лишь недостаточной изученностью (в частности, наблюдаемыми колебаниями полученных данных по годам или в зависимости от изменений экологических условий) вопросов взаимофертильности и стерильности разных сортов яблони.

Р. Бринк (Brink, 1924a) наблюдал у ряда видов явственную хемотропическую реакцию пыльцевых трубок как на присутствие рылец в питательной среде, так и на другие части гинецея. Одни растения (нарцисс, львиный зев) проявляли положительный хемотропизм пыльцевых трубок к собственному рыльцу, тогда как другие (огурец, первоцвет, табак) никаких признаков хемотропизма не проявляли.

Влияние рыльца на прорастание пыльцы Е. Катц (Katz, 1926) связывал с наличием на поверхности рыльца стигматической жидкости. Рыльца, лишённые этой жидкости, давали отрицательные результаты как при проращивании пыльцы *in vitro*, так и в естественных условиях при опылении. Правда, этот факт Катц был более склонен объяснять защитой от пересыхания пыльцевых зерен.

Ф. Пассеккер (Passecker, 1927a) в опытах с яблонями и сливами наблюдал лишь незначительное стимулирующее влияние рылец, тогда как пыльца груши и вишни заметно усиливала прорастание в присутствии рыльца. Отсюда Пассеккер пришел к заключению, что в данном случае дело вовсе не в стимуляции, а в более благоприятном изменении концентрации сахарного раствора в связи с поглощением рыльцами части воды из раствора. Пыльца яблони, менее чувствительная к концентрации раствора, слабо реагирует на присутствие рыльца. Однако это утверждение, по нашему мнению, совершенно не убедительно. Оно легко опровергается опытами с употреблением разных концентраций сахарного раствора, при которых стимулирование рылец проявляется в одинаковой степени. В наших опытах стимуляция прорастания пыльцы в присутствии рылец столь же резко выражена в чистой воде, как и в растворах сахарозы всевозможных концентраций, допускающих вообще ее прорастание.

В опытах Р. Р. Шредера с разными сортами яблони «за исключением Сахарного белого, у всех сортов в присутствии своего рыльца всхожесть была выше, чем в присутствии чужого рыльца. С чужим рыльцем всхожесть оказалась даже ниже, чем без рыльца (у Александра и Хасана). У Сахарного белого чужое рыльце вызывало значительное удлинение пыльцевых трубок» (Шредер, 1929, с. 75), на основании чего Шредер делает вывод: «...Для сортов свое собственное рыльце стимулирует всхожесть, но встречаются сорта (Сахарный белый), у которых свое рыльце действует хуже, чем чужое» (там же, 76). Одновременно этот автор обнаружил, что на поведение рылец существенное влияние оказывает концентрация среды, ибо «в 5%-ном растворе присутствие рыльца не оказало благоприятного действия, тогда как в

10%-ном растворе стимулирующее действие рыльца не вызывало сомнений» (там же, с. 100).

Г. Йоргенсен (Jorgensen, 1929), наблюдая положительное действие рыльца на прорастающую пыльцу тюльпанов, пытался экстрагировать стимулирующие вещества из рылец, и безуспешно. Ему удалось подметить довольно интересную особенность, возможно, до некоторой степени вскрывающую сущность расхождения данных разных авторов: рыльце при умерщвлении утрачивает способность стимулировать прорастание пыльцы.

Как сообщает В. В. Пашкевич (1931), в опытах с пыльцой яблони, осуществленных проф. А. Л. Пионтовским в Киевском сельскохозяйственном институте, присутствие рылец других сортов резко повышало процент прорастания пыльцы, причем рыльца разных сортов, как и в опытах указанных ранее исследователей, по-разному стимулировали это прорастание.

Проращивая пыльцу маслины, Н. Арендт пришла к выводу, что «мы будто имеем право констатировать наличие стимулирующего влияния рылец на интенсивность прорастания пыльцы маслины в растворах сахара, причем это влияние сказывается во всех концентрациях, как в слабых, так и сильных, одинаково повышающим образом» (1934, с. 173). Сильно стимулировало прорастание пыльцы *Scilla* присутствие рыльца в опытах Ю. П. Васильева (1934).

В опытах В. А. Борковской с томатами пыльца в чистом посеве не прорастала. В присутствии собственных рылец имели место случаи прорастания единичных зерен и значительное прорастание в присутствии рылец *Oenothera Lamarckiana* (1937, с. 53). Одновременно Борковская отмечает небольшой процент и неравномерное прорастание пыльцы томатов в водных вытяжках рылец.

В работах С. С. Пятницкого пыльца дуба резко усиливала прорастание в присутствии собственного рыльца, а также в экстракте из рылец, даже после его кипячения, т. е., по существу, вела себя так же, как и в наших опытах, проведенных одновременно с опытами С. С. Пятницкого (Голубинский, Соловйова, 1947). Пятницкий приходит к выводу, что «непременным условием хорошего прорастания пыльцы *in vitro* является присутствие в капле раствора рыльца женского цветка того же вида, причем оказалось, что возраст и состояние рылец не имеют существенного значения» (1947, с. 659). Примерно то же установили Г. Д. Фролова (1956) в опытах по проращиванию пыльцы березы, Г. Г. Батикин и Д. П. Чолахян (1954) — у ржи. Об этом же сообщали и другие авторы (Борзаківська, 1948; Visser, 1955; Седов, 1965).

Несколько иные результаты получены в опытах А. Н. Добровольского. Внесение им в питательную среду рыльца при проращивании пыльцы винограда «не дает нужных результатов, так как она (среда. — И. Г.) разжижается и, кроме того, из отрезанной части рыльца экстрагируются кислоты, которые отрицательно влияют на рост и развитие пыльцы» (Добровольский,

1953, с. 67) *. Исходя из этого, Добровольский убеждается в дальнейших экспериментах, что при проращивании пыльцы разных видов винограда, а также *Ampelopsis brevipedunculata* и *Parthenocissus quinquefolia* лучшей средой для прорастания является жидкость, выделяемая зрелым рыльцем цветка (там же, с. 75). В опытах Г. В. Ткаченко (1959а, б) выделения рылец стимулировали прорастание пыльцы винограда.

В опытах С. Ясуды (Jasuda, 1934) «пыльца *Petunia* давала более высокий процент прорастания, когда среда содержала секрет рыльца баклажана, по сравнению с процентом прорастания, наблюдавшимся в среде, содержавшей секрет рыльца *Solanum gilo*. Ясуда полагает, что на рост пыльцевых трубок влияют специфические вещества, вырабатываемые в завязи и проникающие по столбику к рыльцу» (цит. по Татаринцеву, 1934 с. 32). Мы, однако, не можем согласиться с мнением Ясуды о продуцировании специфических веществ в завязи (вернее, только в завязи). Последнее неправильно уже хотя бы потому, что вдоль по столбику активные вещества безусловно неоднородны и по-разному влияют на внедряющиеся в ткани столбика пыльцевые трубки на разных этапах роста последних.

Проращивая пыльцу львиного зева (*Antirrhinum majus* L.) на искусственных средах, Наултон (Knowlton, 1922) отмечал, что пыльцевые трубки этого растения определенно направляются в сторону рыльца, а иногда и проникают в его ткани, что неоднократно наблюдали и мы в своих работах. Более того, рыльце оказывает воздействие даже на пыльцу, давно утратившую способность к прорастанию в растворах сахарозы. Так, пыльца того же львиного зева, сохранявшаяся в течение 670 дней, оказалась способной к прорастанию в присутствии рыльца, тогда как в чистом растворе сахара она теряла всхожесть уже через 180 дней.

Случаи хемотропизма пыльцевых трубок в направлении к рыльцу, при проращивании пыльцы на искусственных средах, отмечены еще М. Миоши (Miyoshi, 1894). И. В. Борзаковская наблюдала, как «у *Hippeastrum* sp. пыльцевые трубки в присутствии пестика (а не рыльца ли? — И. Г.) направлялись к нему, а у самого пестика поворачивали и росли в противоположную сторону. Такое явление наблюдалось в присутствии пестика того же цветка, но пыльцевые трубки при наличии пестика все же были длиннее, чем без него. В том случае, когда в препарате помещался пестик другого цветка, пыльцевые трубки направлялись к нему... Возможно, здесь играла роль концентрация специфических

* Необходимость изолирования поверхности среза столбика при проращивании пыльцы в присутствии рыльца подчеркивал еще П. Браншайдт (Branscheidt, 1929), а С. Ф. Черненко (1940) даже предлагал специальное приспособление для изолирования поверхностей срезов столбиков яблонь и груш при экстрагировании стигматической жидкости. В наших опытах отрицательное влияние клеточного сока из раненых частей гинецея в большинстве случаев не наблюдалось.

веществ пестика потому, что при большем расстоянии пыльцевые трубки ориентировались в сторону пестика, а приближаясь к нему, где концентрация специфических веществ увеличивалась, они сворачивали в противоположную сторону. Можно также допустить, что при этом играет определенную роль и возраст пестика, так как от старого пестика сворачивания трубок в сторону не наблюдалось» (Борзаківська, 1948, с. 219).

Довольно много внимания изучению тропизмов пыльцевых трубок к пестикам уделил японский исследователь Мики Гисако (Miki Hisako, 1959, 1961a-c). Он обнаружил положительный тропизм пыльцевых трубок у целого ряда растений. При обработке пестиков в течение 10 мин горячим паром (99°) наблюдался отрицательный хемотропизм. Активные вещества пестиков (химическая природа их автором не установлена), влияющие на прорастание пыльцы, легко растворяются в воде, этиловом спирте и этиловом эфире, стойки к нагреванию, легко диффундируют сквозь полупроницаемые перегородки (правда, у *Gladiolus* они неспособны диффундировать сквозь коллоидную пленку). Сильные концентрации этих веществ могут вызывать отрицательный тропизм, слабые — почти всегда положительный. При равномерном внесении экстракта из столбиков в питательную среду пыльцевые трубки растут в разных направлениях, но всегда энергичнее, чем без вытяжек. Чем ближе в родственном отношении пыльца к пестiku, тем сильнее проявляется положительный хемотропизм пыльцевых трубок. При отдаленном родстве растений пыльцевые трубки растут беспорядочно, но все же их рост интенсивнее, а в отдельных случаях может наблюдаться и положительный тропизм. Иногда наблюдалась полная задержка прорастания пыльцевых трубок в присутствии пестиков чуждых видов.

Таким образом, в литературе, особенно довоенного времени, о влиянии рылец и других частей гинецея на прорастание пыльцы противоречий довольно много. Чем же объяснить столь существенные разногласия между исследователями по вопросу о влиянии присутствия рылец в капле раствора на прорастание пыльцы?

Нам представляется, что главной причиной расхождений являются особенности методики проведения опытов. Необходимо признать значительные различия в методиках исследования отдельных авторов, что для столь «капризного» и чутко реагирующего на малейшие изменения объекта, каким является пыльца, совершенно недопустимо. В самом деле, далеко не безразличным будет способ помещения рыльца в каплю раствора, а ведь многие авторы не придавали этому существенного значения и весьма часто даже не описывали эту процедуру. Одни исследователи всячески старались не допустить соприкосновения поврежденной части столбика с питательным раствором, другие же, наоборот, не обращали на это внимания, часто брали даже кусочки рыльца и помещали их целиком в каплю среды, или же раздавливали рыльце. Ясно, что при этом в раствор проникали, наряду с актив-

ными веществами рыльца, секреты других частей пестика и, кроме того, содержимое разрушенных клеток, в том числе и продукты их разложения. Таким образом, в растворе могла сильно измениться реакция среды (Добровольский, 1953); туда могли попасть вещества, отрицательно действующие на прорастание пыльцы или, во всяком случае, резко меняющие его характер.

Наконец, размеры рылец или их частей у разных растений весьма существенно разнятся, что также накладывает свой отпечаток на состояние капли раствора. Одно дело поместить в раствор еле заметное по величине рыльце мелкого цветка и другое дело — рыльце объемом несколько кубических миллиметров. В последнем случае, безусловно, не может не сказаться и момент «разжижения» капли раствора, на что указывал Ф. Пассеккер (Passecker, 1927a). Мы обычно имели дело с мелкими рыльцами и, как правило, если не ставился специальный опыт, избегали соприкосновения поврежденной части столбика с каплей раствора, а поэтому случаи «разжижения» среды в нашей практике не наблюдались.

Следующим существенным моментом, также обычно почему-то замалчиваемым в сообщениях авторов, является возраст и состояние рыльца, используемого для помещения в каплю питательного раствора. Все ли авторы учитывали этот момент? Вряд ли. В литературе нам встретилось лишь одно указание С. С. Пятницкого, утверждавшего, что в отношении пыльцы дуба возраст и состояние рылец не имеют существенного значения (1947a, с. 659). Если у дуба и в самом деле рыльце любого возраста стимулирует прорастание пыльцевых зерен, то в отношении других растений картина может существенно меняться. В многочисленных опытах по использованию рылец петунии и вытяжек из ее рылец нами с несомненностью установлено значительно более слабое действие как старого, хотя бы и вполне свежего и здорового, так и совсем молодого рыльца. Это, безусловно, распространяется и на другие растения.

Полагаем также, что на поведение рыльца в капле питательного раствора определенным образом должно сказываться и время суток, когда используется рыльце. От этого в значительной степени будут зависеть количество (интенсивность выделения) и активность специфических веществ, влияющих на прорастание пыльцевых зерен.

Некоторые авторы, особенно начинающие исследователи, допускают ошибку, пытаются обобщать единичные наблюдения, пусть даже и вполне правильные в конкретном случае, бездоказательно перенося выводы из них на все растения. Следует отметить, что иногда даже у искушенного исследователя в опытах с пыльцой получаются данные, противоречащие друг другу или ранее проведенным наблюдениям. В таких случаях опыт приходится повторять несколько раз, прежде чем удастся (да и то не всегда) установить причину расхождения в данных разных опытов.

Исходя из этого мы, в своей практике, особенно при разрешении нового вопроса, каждый опыт, в каком бы количестве повторений он ни проводился, повторяем дважды.

Безусловно, есть еще и много других факторов, влияющих на поведение рыльца в капле питательного раствора. Учесть их все в настоящее время очень трудно. Тем более необходимо при всякого рода опытах по проращиванию пыльцы придерживаться единой методики или, во всяком случае, описывать ее при изложении результатов опыта, чтобы тем самым облегчить вскрытие причин расхождения данных разных авторов. К сожалению, большинство авторов, в частности почти все, отрицавшие положительное влияние рылец на прорастание пыльцы, не описывают методики проведения своих опытов, а поэтому и полученные ими результаты приходится ставить под сомнение.

Уже в первых экспериментах по проращиванию пыльцы ряда растений в присутствии собственных рылец и пестиков мы обратили внимание на исключительно сильное повышение процента прорастания и длины трубок у *Petunia hybrida* при добавлении в субстрат собственного рыльца. Этот факт, а также указания О. Реннера (Renner, 1919) и других авторов на стимулирующее действие рылец *Oenothera Lamarckiana* на прорастаемость пыльцы некоторых растений заставили нас провести проращивание пыльцы ряда покрытосеменных растений в присутствии рылец петунии. Ожидания наши полностью подтвердились. Кроме того, выяснилось, что петуния — растение с исключительно энергичным действием секретов рыльца, по нашим наблюдениям, гораздо более эффективным, чем у *Oenothera Lamarckiana* (Голубинский, 1947).

Проращивание пыльцы мы проводили, как и в предыдущих опытах, в 10%-ном растворе сахара в чашках Петри. Свежесрезанные рыльца петунии помещали в каплю раствора так, чтобы длинный столбик выходил далеко за пределы субстрата, где он прикреплялся к крышке чашки Петри или просто свободно висел. Этим достигалось укрепление рыльца, а также предотвращалось попадание жидкости со среза в питательный раствор. Правда, как показали наши дальнейшие исследования, предосторожность эта оказалась излишней, так как в большинстве случаев контакт срезов с субстратом никакого вредного действия, помимо некоторого изменения концентрации среды, на прорастание пыльцевых зерен не оказывал. Пыльца в капле контроля, и пыльца в растворах с рыльцами (собственным или рыльцем петунии) была из одного пыльника. В каждую каплю раствора помещали одно рыльце. Результаты проращивания 14 видов, представителей 11 родов из 6 семейств, определяемые через 24 ч после посева, сведены в табл. 38.

Данная таблица наглядно иллюстрирует два несомненных факта: заметное стимулирование прорастания пыльцы в присутствии рылец своего вида и еще более резко выраженное стимулирова-

ние прорастания в присутствии рылец петунии. Так, из 17 случаев проращивания только в двух наблюдалось небольшое ослабление прорастания в присутствии собственных рылец; во всех остальных, наоборот, присутствие рыльца сказывалось положительно, заставляя прорасти неспособную к прорастанию в чистом сахарном растворе пыльцу (*Genista tinctoria* и *Nicotiana*

Таблица 38

Влияние рылец *Petunia hybrida* Н а п с е. на прорастание пыльцевых зерен других видов растений

Вид	Без рылец		В присутствии рылец			
	р, %	l, мк	собственных		петунии	
			р, %	l, мк	р,	l, мк
<i>Antirrhinum majus</i> L.	35,3	24	23,4	16	66,2	165
<i>Campanula persicifolia</i> L.	0,0	—	6,0	178	7,3	224
<i>Capsicum annuum</i> L.	7,9	140	12,4	326	57,1	678
<i>Datura stramonium</i> L.*	9,8	352	6,8	171	17,5	216
	4,9	52	48,4	181	53,5	246
<i>Genista tinctoria</i> L.	0,0	—	42,2	51	9,2	34
<i>Humulus lupulus</i> L.	22,8	92	23,7	83	31,1	175
<i>Hypericum perforatum</i> L.	17,9	28	0,0	—	81,5	504
<i>Lotus corniculatus</i> L.	7,8	61	0,0	—	69,8	319
<i>Lycopersicum esculentum</i> Mill. (сорт Чудо рынка)	0,0	—	1,0	<1d	34,2	44
<i>Nicotiana affinis</i> Moore.	45,1	38	55,5	95	97,4	245
	91,7	222	96,4	418	98,6	521
<i>N. rustica</i> L.	1,0	<1d	30,6	85	83,6	365
	87,5	112	99,1	681	96,8	689
<i>N. tabacum</i> L.	5,1	245	69,3	342	94,7	673
	81,8	80	98,3	407	89,5	231
	43,7	172	80,6	448	67,2	340
<i>Solanum nigrum</i> L.	0,0	—	0,0	—	57,9	190
<i>S. tuberosum</i> L. (сорт Смысловский)	1,0	<1d	0,0	—	5,6	52

* В присутствии рылец петунии наблюдались зерна с очень короткими (около 60 мк) и очень длинными (до 700 мк) трубками.

rustica). Рыльца петунии во всех случаях значительно стимулировали прорастание, и только в 4 из 19 случаев эффект рылец петунии был несколько слабее, чем собственных рылец.

Изучая поведение пыльцевых трубок у зерен, прорастающих в культуре в присутствии рылец петунии, в отдельных случаях удавалось наблюдать более или менее сильно выраженный хемотропизм растущих трубок (рис. 10). Особенно заметен хемотропизм при проращивании пыльцы *Nicotiana rustica*: все трубки последнего в капле раствора были четко направлены в сторону рыльца петунии. Немного уступали действию рылец *N. rustica* и рыльца некоторых других растений. Однако у большинства видов хемотропизм отсутствовал вовсе, что мы объясняем быстрым

выделением в раствор секрета рыльца и относительно равномерным его распределением в субстрате. Это подтверждается тем, что при очень быстром прорастании пыльцы *N. tabacum* (иногда уже через 30 мин после посева) ярко сказывалось присутствие рыльца.

Поведение прорастающих пыльцевых зерен свидетельствует о сильной концентрации выделяемого рыльцами секрета, более высокой, нежели секрета, выделяемого прорастающей пыльцой.

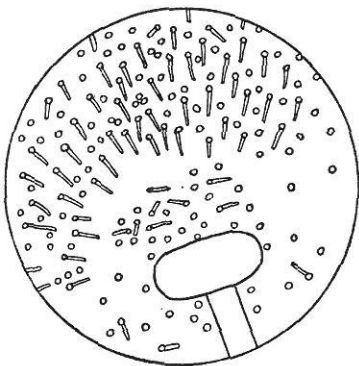


Рис. 10. Хемотропизм пыльцевых трубок *Primula obconica* к рыльцу той же формы (длинностолбчатой), но взятому из цветка другого растения.

Хемотропизм проявляется на некотором удалении от рыльца. Ближайшие к рыльцу пыльцевые зерна прорастают хуже и не проявляют хемотропизма, что объясняется избытком секретов рыльца вблизи его поверхности.

Так, например, мы могли наблюдать действие загущенных посевов пыльцы (Голубинский, 1945а) лишь в самом начале прорастания зерен; в дальнейшем же прорастание их и в загущенных, и в разреженных посевах проходило одинаково, что обусловливается более сильным действием секретов рылец, одинаково влияющих на загущенные и разреженные посевы. В качестве еще одного подтверждения можно привести тот факт, что в начале прорастания лучше растут зерна, расположенные ближе к рыльцу, а через несколько часов — более удаленные зерна, которые не только догоняют первые в росте, но даже обгоняют их. Видимо, сильная концентрация секретов действует в дальнейшем уже несколько угнетающе на рост пыльцевых трубок близлежащих зерен (рис. 11). Это положение целиком подтвердилось при изучении нами влияния экстрактов из рылец на прорастание пыльцы.

Для проверки действующей силы секретов стигматической жидкости мы повторно использовали рыльца, помещая их в питательные растворы при прорастивании пыльцы *N. affinis*. Через 24 ч извлеченные из растворов рыльца табака и петунии были использованы нами во второй и в третий раз для изучения их действия на пыльцу табака душистого. Как показывают результаты опыта, сведенные в табл. 39, при повторном использовании рылец их секреты еще продолжают действовать, расходуясь целиком (у табака) или в значительной степени (у петунии) лишь при использовании рылец в третий раз.

Эти данные, конечно, не говорят еще об исключительной специфичности рылец петунии. Возможно существование и других растений, рыльца которых в такой же, а может и в большей, степени будут влиять на прорастание пыльцы. На это указывают

наблюдения О. Реннера (Renner, 1919) и, наконец, наши опыты по изучению действия рылец *N. affinis*, результаты которых приведены в табл. 40.

Данные этой таблицы свидетельствуют о стимулирующем действии рылец табака душистого на пыльцу некоторых растений,

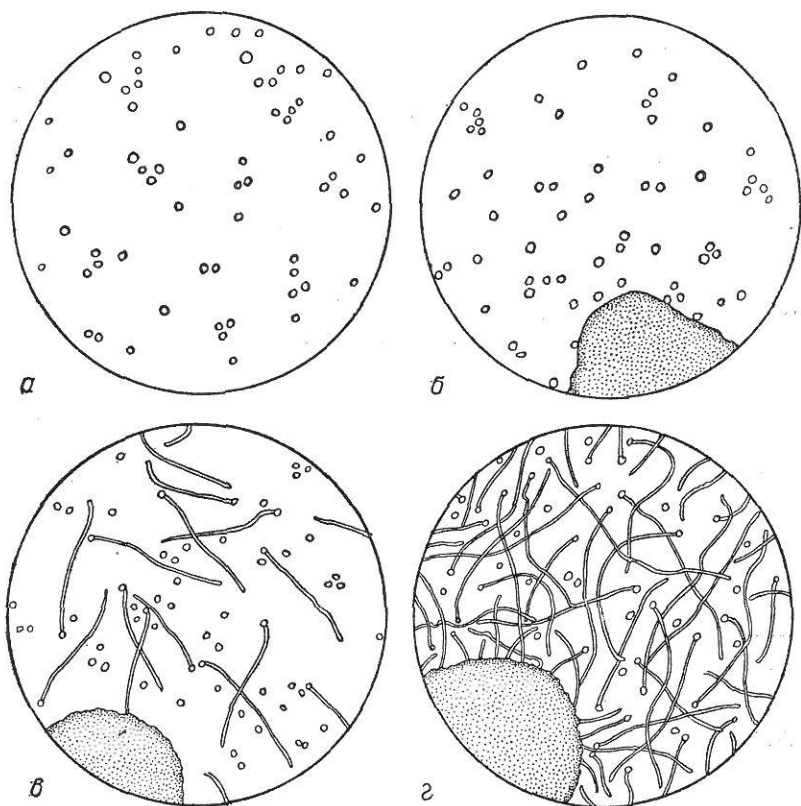


Рис. 11. Влияние «своего» и «чужого» рыльца на прорастание пыльцы. а — посев пыльцы паслена черного без рыльца (контроль); б — то же плюс рыльце своего вида; в — то же плюс рыльце робинии клейкой; г — то же плюс рыльце льнянки обыкновенной. Среда — 10%-ный раствор сахарозы с 0,003% борной кислоты. Зарисовка через 12 ч после посева.

хотя и менее выраженном по сравнению с рыльцами петунии. Характерно, что рыльца табака лучше стимулируют прорастание пыльцы петунии, чем рыльца самой петунии (Голубинский, 1947).

В дальнейшем при всякого рода демонстрациях проращивания пыльцы, в работе со студентами нам неоднократно приходилось использовать рыльца петунии для проращивания пыльцы многих

десятков видов, и ни разу не было случая, когда бы эти рыльца не стимулировали прорастания.

Обнаружив стимулирование прорастания пыльцы активными веществами рылец петунии, мы решили экстрагировать эти вещества и изучить влияние их на прорастание пыльцы, тем более что

Таблица 39

Влияние на прорастание пыльцы собственных рылец
Nicotiana affinis и рылец петунии

Рыльца	Без рылец		В присутствии рылец			
			собственных		петунии	
	р, %	l, мк	р, %	l, мк	р, %	l, мк
Свежие	45,1	38	55,5	95	97,4	245
Используемые второй раз	46,4	83	33,3	454	84,8	216
Используемые третий раз	48,9	91	26,4	60	66,8	143

Таблица 40

Влияние рылец *Nicotiana affinis* на прорастание пыльцы
других видов растений

Вид	Без рылец		В присутствии рылец			
			собственных		<i>N. affinis</i>	
	р, %	l, мк	р, %	l, мк	р, %	l, мк
<i>Humulus lupulus</i> L.	22,8	92	23,7	83	40,8	224
<i>Nicotiana rustica</i> L.	87,5	112	99,1	681	73,5	113
<i>Petunia hybrida</i> Hort.	0,0	—	8,6	56	42,9	72
<i>Verbascum phlomoides</i> L.	9,1	91	91,6	421	0,0	—

в литературе уже встречались указания на довольно успешные попытки такого рода (Molisch, 1893; Lidforss, 1899; Riecher, 1902). Кроме того, проращивая пыльцу ряда растений в присутствии чужого рыльца, мы часто явственно наблюдали жидкость, выступающую из рылец вскоре после помещения их в каплю раствора и не сразу смешивающуюся с ним. Если же в раствор помещали рыльце того вида, что и высеянная пыльца, подобной жидкости обычно не замечалось. Это явление мы склонны объяснить тем, что вещества, выделяемые рыльцами и пыльцой одного вида, легко смешиваются и потому незаметны в растворе, тогда как вещества разных видов смешиваются гораздо хуже и медленнее и в связи с этим первое время хорошо заметны в питательном растворе.

Мы экстрагировали активные вещества из рылец петунии путем водных вытяжек. Первые опыты в этом направлении проводили, помещая четыре рыльца петунии в 1 см³ 10%-ного водного раствора сахарозы на одни сутки. Затем в полученной таким образом вытяжке, отфильтрованной через бумажный безводный фильтр, проращивали пыльцу петунии и махорки (табл. 41).

Таблица 41

Прорастание пылевых зерен петунии и махорки в 10%-ном растворе сахарозы с вытяжкой из рылец петунии

Вид	Контроль		С добавлением вытяжки	
	Р, %	l, мк	Р, %	l, мк
<i>Petunia hybrida</i> Hort.	Единичные	Очень короткие	70,3	118
То же, посев вторично	»	То же	47,8	83
<i>Nicotiana rustica</i> L.	10,4	»	44,9	57
То же, посев вторично	1,0	»	67,1	42

Убедившись в положительном действии водных вытяжек из рылец петунии, мы решили испытать стойкость экстрагированных веществ при высушивании вытяжки. Для этого остаток вытяжки разделили пополам и, нанося в чашки Петри (как это делали при проращивании), одну половину высушили на прямом солнечном свете, а другую — на рассеянном свете в лаборатории. После полного высыхания капель вытяжки на их место были нанесены такого же размера капли чистой дистиллированной воды для растворения высушенных вытяжек. Через 20—30 мин в эти капли проводили посев пыльцы петунии.

Результаты проращивания оказались довольно интересными. Так, если пыльца петунии в 10%-ном растворе сахарозы не проросла вовсе, то в вытяжках, высушенных на прямом солнечном свете, она дала 20% проросших зерен со средней длиной пылевых трубок 30 мк, а в вытяжках, высушенных на рассеянном свете, даже 45,2% проросших зерен со средней длиной пылевых трубок 94 мк. Результаты этого опыта свидетельствуют о том, что высушивание (с растворением в дальнейшем) капель среды с вытяжками активных веществ рылец петунии не убивает последних и не отражается существенно на их действии.

Экстрагирование активных веществ из рылец в растворы сахара в течение 24 ч, хотя и дало вполне положительные результаты, все же было связано с рядом неудобств, которые мы в дальнейших опытах пытались избежать. В частности, при столь продолжительном экстрагировании, с последующим проращиванием пыльцы в нестерильных средах, постоянно имело место появление мицелиев грибов в растворах, а также помутнение растворов

от коллоидных частиц вытяжки. В связи с этим мы решили экстрагировать активные вещества рылец петунии в дистиллированной воде без сахара и на протяжении только 1 ч помещать десять рылец в 1 см³ воды. Столь короткий срок экстрагирования принят нами из тех соображений, что при проращивании *in vitro* стимулирующее действие секретов проявляется зачастую ранее, чем через час после посева. Секреты из рылец экстраги-

Таблица 42

**Характер прорастания пыльцевых зерен петунии, махорки и хмеля
в вытяжках из рылец петунии**

Экстракты	Петуния		Махорка		Хмель	
	р, %	l, мк	р, %	l, мк	р, %	l, мк
Свежие						
контроль *	9,6	81	68,9	113	7,4	45
+ свое рыльце	21,3**)	169**)	70,4	441**)	0,0	—
+ вытяжка из рылец петунии	26,4**)	134**)	75,0	170*)	22,6**)	111**)
Предварительно высушенные на солнце						
контроль	6,9	131	92,4	375	0,0	—
+ вытяжка из рылец петунии	61,3**)	316**)	92,7	303	13,6	114
Предварительно высушенные на рассеянном свете						
контроль	15,2	129	13,8	91	0,0	—
+ вытяжка из рылец петунии	56,6**)	248**)	84,4**)	254**)	11,6	120
контроль	16,6	114	0,0	—	0,0	—
+ вытяжка из рылец петунии	32,2*)	212**)	60,8	361	17,8	170

* 10%-ный раствор сахарозы.

руются, по-видимому, довольно быстро. Через час рыльца выбрасывали и полученный экстракт смешивали с равным количеством 20%-ного раствора сахара. Таким образом, мы получали 10%-ный раствор сахара с вытяжкой из пяти рылец на 1 см³ раствора.

В полученном растворе и проращивали пыльцу петунии, махорки и хмеля. Кроме свежеприготовленной (по описанному нами ранее способу) вытяжки употребляли еще и вытяжку, предварительно высушенную (как на прямом солнечном свете, так и на рассеянном), а затем растворенную в чашках Петри в чистой воде, а также вытяжку, предварительно прокипяченную. Результаты проращивания приведены в табл. 42.

Обнаруживая все новые и новые физиологически активные вещества, способные стимулировать прорастание пыльцы на искусственных средах, логично было прийти к заключению, что одновременным использованием в одной питательной среде не-

скольких стимулирующих веществ можно усилить их положительное влияние на пыльцу — в естественных условиях в тканях столбиков всегда содержатся многие активные вещества. Первым нашим шагом в этом направлении явилось изучение совместного действия гиббереллина и активных веществ рылец как в чистых растворах сахарозы, так и с добавлением 0,003% борной кислоты.

Исследования проводили на кафедре ботаники Полтавского сельскохозяйственного института весной и летом 1966 г. В чашках Петри по принятой нами методике проращивали пыльцу абрикосов, черемухи, черешни и яблони. Для пыльцы первых трех видов был взят 15%-ный раствор сахарозы — оптимальный, как показало предварительное изучение, а для пыльцы яблони — 5%-ный. Гиббереллин применяли в концентрациях 0,0001, 0,0005 и 0,001%* — наиболее подходящих для большинства видов растений. Изучали влияние каждой концентрации гиббереллина с добавлением рылец в каплю питательного раствора и без рыльца. Для всех вариантов растворы сахарозы готовили на чистой воде и с добавлением 0,003% борной кислоты.

Температура проращивания колебалась в пределах $22 \pm 1^\circ$. Проверку и подсчеты результатов проращивания и измерения (с помощью аппарата Аббе) длины пыльцевых трубок проводили через 20—24 ч после посева. К этому времени (и даже гораздо раньше) рост пыльцевых трубок исследованной пыльцы полностью прекращался.

Для процента прорастания пыльцы оценку различий между вариантами проводили по критерию χ^2 , а для длины пыльцевых трубок — по критерию t (Вольф, 1966). Статистический анализ материалов свидетельствует о значительной достоверности данных (табл. 43). В этой таблице приведен весь цифровой материал наших опытов (1966 г.) только для одного вида — абрикоса обыкновенного. По остальным трем культурам (данные по ним весьма близки к данным по абрикосу) ограничиваемся здесь только данными контроля и одного наиболее эффективного варианта с гиббереллином, каким оказался его 0,0005%-ный раствор.

Анализ таблицы дает основание сделать заключение прежде всего о том, что гиббереллин, как и в предыдущих наших опытах и в опытах И. А. Каурова и В. С. Вакулы (1961а), стимулирует прорастание пыльцы всех видов, хотя это стимулирование выражено не в одинаковой степени. Единственное исключение из этого правила, кстати, отмеченное и при повторном проведении опытов в 1967 г. — это снижение прорастания пыльцы яблони в присутствии гиббереллина в растворах сахарозы без борной кислоты. Можно предположить, что взятые нами концентрации гиббереллина оказались излишне высокими для пыльцы яблони. В раство-

* Использовали гиббереллин производства завода медпрепаратов бывшего Южно-Уральского Совнархоза. Активность его — 92%.

Влияние гиббереллина и стигматической жидкости на прорастание пыльцы

Концентрация гиббереллина, 10 ⁻⁴ %	Без борной кислоты				С добавлением 0,003% борной кислоты			
	р, %		l, мм		р, %		l, мм	
	без рыльца	с рыльцем	без рыльца	с рыльцем	без рыльца	с рыльцем	без рыльца	с рыльцем
15% - ный раствор сахарозы								
Абрикос обыкновенный								
Контроль	11,61	50,78 **	373,5	776,0 **	68,38	79,29	117,0	1173,0
1	22,61 *	61,16 **	695,0 **	902,5 **	90,99 **	91,30 **	1353,0 **	1407,0 **
5	44,54 **	71,43 **	773,0 **	1029,5 **	79,39 *	87,27 **	1186,5	1395,0 **
40	13,33	34,13 **	408,0	528,0 **	78,83	76,58	1035,0 *	1237,0 **
Черемуха обыкновенная								
Контроль	42,24	50,41	399,5	359,5	58,77	68,46	709,0	641,0 *
5	57,66 **	46,82	712,0 **	471,5 **	81,34 **	85,40 **	1191,5 **	1202,5 **
Черешня								
Контроль	10,14	18,38 *	83,0	127,0 *	80,56	89,32	557,5	820,0
5	20,90 *	36,21 **	130,5 *	474,5 **	84,92	89,47	1071,5 **	1358,5 **
5% - ный раствор сахарозы								
Яблоня домашняя								
Контроль	15,86	54,35 **	705,0	950,0 **	66,09	78,33 **	616,0	1221,5 **
5	9,31 **	18,48	217,0 **	616,0	78,07 **	84,86 **	1225,5 **	1577,5 **

рах же с борной кислотой и пыльца яблони показала статистически достоверный положительный эффект влияния гиббереллина. В данном случае присутствие борной кислоты как бы «смягчает» действие физиологически активных веществ, в частности гиббереллина, допуская использование более высоких их концентраций.

Стимулирующий эффект гиббереллина оказался наиболее выраженным для пыльцы абрикоса и наименее заметным — для пыльцы яблони и черемухи. В большей степени достоверным оказалось увеличение длины пыльцевых трубок и в меньшей степени — повышение процента прорастания, особенно пыльцы с высоким процентом прорастания в контроле. Последнее мы объясняем тем, что даже в растворах сахарозы, особенно с борной кислотой, большинство пыльцевых зерен, способных к прорастанию, прорастает (хотя и не дает максимальной длины пыльцевых трубок) и без гиббереллина. Последний не может намного повысить процент прорастания в связи с отсутствием пыльцы, способной к прорастанию, но не проросшей.

Рыльце своего вида заметно стимулирует прорастание пыльцы у всех видов, кроме черемухи, у которой пыльцевые трубки были даже несколько короче, чем в чистых растворах сахарозы. Лучшие результаты получены при совместном действии гиббереллина и рыльца своего вида, когда в растворы не добавляли борной кислоты. Эффект совместного действия гиббереллина и рыльца в наибольшей степени проявился у таких видов, как абрикос (величина p — в 6, а l — почти в 3 раза выше контроля) и черешни (величина p — в 3,5, а l — в 5,5 раза выше контроля). Слабее реагировала пыльца яблони и почти не проявился эффект совместного действия гиббереллина и рыльца на пылцу черемухи, хотя стимулирование длины ее пыльцевых трубок было достоверно. Опыты, проведенные повторно весной 1967 г. в тех же вариантах, дали аналогичные результаты.

Неодинаковую чувствительность пыльцы отдельных видов можно объяснить различиями в химизме физиологически активных веществ пыльцы и рылец. Более высокая эффективность совместного действия гиббереллина и рыльца на пылцу абрикоса по сравнению с пылцой яблони и черемухи, по-видимому, связана с пониженным содержанием гиббереллоподобных веществ в стигматической жидкости и пыльце этого вида. Последнее может обуславливаться некоторыми ненормальностями в развитии репродуктивной сферы абрикоса, как растения южного, в несколько необычных для него условиях Лесостепи Украины.

Более высокая эффективность (как бы суммирование) совместного действия гиббереллина и стигматической жидкости на прорастающую пылцу находит объяснение в исключительной сложности химизма пыльцы и активных веществ гинецея. Можно надеяться, что, смешивая в одном питательном растворе большое количество физиологически активных веществ, стимулирующих

прорастание пыльцы, удастся получить еще более высокий положительный эффект (в частности, увеличение длины пыльцевых трубок), максимально приблизив его к наблюдаемому в естественных условиях (Голубинский, 1969б).

В свое время Г. Молиш (Molisch, 1893) показал, что на прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок на искусственных средах влияет присутствие в растворе не только рыльца, но и части столбика, плаценты, семязачатка. При этом сила воздействия в значительной степени зависела от состояния (возраста) цветка. Сходные результаты получены также в опытах Е. Иста и И. Пэрка (East, Park, 1918), добавлявших в растворы, помимо рыльца, и семязачатки других растений или даже раздавленные рыльца. О том же, примерно, сообщали М. Крейн и В. Лоуренс (Crane, Lawrence, 1929). В опытах Р. Бринка (Brink, 1924) помещение кусочков столбика в питательный раствор сказывалось по-разному: в одних случаях были получены положительные результаты, в других — отрицательные.

При попытках сравнительного изучения действия разных частей гинецея (рыльце, части столбика, завязь, отдельные семязачатки и т. д.) на прорастание пыльцы (Gotoh, 1931; Anhaensser, 1953; Михайлова, 1962) были получены противоречивые результаты и какой-либо закономерности установить не удалось. В одних случаях более благоприятным оказалось действие рыльца, в других — завязи, но, как правило, части гинецея всегда стимулировали прорастание пыльцы (Михайлова, 1962).

Рядом авторов (Sears, 1937; Бритиков, 1952, 1954, 1957; Бритиков, Лаценикова, Виссарионова, 1955; Поддубная-Арнольди, Цингер, Полунина, 1961; Поддубная-Арнольди, 1964) установлена физиологическая полярность по длине пестиков, обусловленная различиями в обмене веществ в разных частях столбика. Отсюда а priori вытекает, что и при внесении отрезков из разных участков гинецея в капли питательных растворов характер прорастания пыльцы должен в значительной степени различаться. Мы решили изучить влияние отдельных частей гинецея на прорастание пыльцевых зерен ряда растений. Исследования проводили в весенне-летний период 1967 г. Объектами изучения являлись некоторые плодовые, декоративные и дикорастущие растения, как-то: яблоня, груша, черешня, абрикос, робиния ложноакация, робиния клейкая, карагана древовидная, жимолость татарская, петунья гибридная, львиный зев большой, лядвенец рогатый и молочай лозный.

Материал для исследования заготавливали в виде соцветий с частично раскрывшимися цветками, которые срезали и переносили в сосуды с водой в помещение лаборатории. В опытах с растениями, богатыми пыльцой (петунья), для всех вариантов брали пыльцу из одного пыльника, а в случаях, когда пыльцы было меньше, ее вытряхивали из нескольких пыльников или даже

цветков на чистую поверхность стекла, осторожно, но тщательно перемешивали и затем уже использовали для проращивания.

Проращивание проводили по принятой нами методике в чашках Петри. Питательной средой служил 15%-ный водный раствор сахарозы с добавлением 0,003% борной кислоты. Варианты опыта были следующие:

- I. Контроль
- II. Целое рыльце того же вида, помещаемое в каплю раствора так, чтобы срез столбика не соприкасался с раствором
- III. Кусочек рыльца со срезом, соприкасающимся со средой
- IV. Отрезок верхней части столбика, вырезанный непосредственно под рыльцем
- V. Отрезок средней части столбика
- VI. Отрезок нижней части столбика
- VII. Отпрепарированный семязачаток
- VIII. Кусочек стенки завязи

Проращивали пыльцу в помещении лаборатории при температуре 20—25°. Повторность опыта трехкратная. Проверку и учет

Таблица 44

Влияние отдельных частей пестика на проращивание пыльцы

Вариант опыта	Абрикос обыкновенный		Черешня		Петунья гибридная	
	p, %	l, мк	p, %	l, мк	p, %	l, мк
I	37,38	407,0	49,59	435,5	50,91	325,0
II	70,09 **)	1010,5 **)	83,67 **)	723,5 **)	86,67 **)	1096,5 **)
III	67,50 **)	622,5	56,86	261,0 **)	68,14 **)	573,5 **)
IV	19,73 **)	316,0 **)	35,45 *)	235,0 **)	53,16	250,5
V	16,03	182,5 *)	39,31	237,5 **)	54,78	400,5
VI	37,37	461,5 *)	51,20	289,0 **)	61,06	514,5
VII	63,51 **)	892,0 **)	79,31 **)	1134,0 **)	69,31 *)	800,5 *)
VIII	10,44 **)	263,5 **)	33,33 *)	312,0 *)	52,63	337,0

проращивания проводили через 20 ч после посева в трех полях зрения микроскопа. Пыльцевые трубки измеряли по предварительным зарисовкам, осуществленным с помощью аппарата Аббе. В табл. 44 приведены данные только по трем из исследованных нами видов (абрикос, черешня и петунья), но и для остальных пяти видов наблюдалась та же закономерность.

Как видно из таблицы, характер проращивания четко зависит от части гинецея, помещаемой в раствор. По всем видам в варианте II (неповрежденное рыльце) имеет место резкое повышение как процента проращивания, так и длины пыльцевых трубок, свидетельствующее о несомненном стимулирующем эффекте выделения рыльца. В дальнейшем (варианты III—VI) заметным было снижение и даже некоторое торможение (варианты IV и V) проращивания, сменяющееся затем опять резким скачком вверх в ва-

рианте VII (с семязачатком). Последний вариант (кусочек стенки завязи в капле раствора) снова показывает отсутствие стимулирования. Таким образом, получается четкая двухвершинная кривая с максимальным эффектом в вариантах с целым рыльцем и семязачатком.

Чем же объясняется такая специфика в поведении пыльцевых зерен — в зависимости от того, какая часть гинецея внесена в каплю питательной среды?

По мнению Е. А. Бритикова (1954, 1957), при формировании мужских и женских элементов цветка создаются как бы две противоположные биохимические системы. Для каждой из них характерна определенная «недостаточность» или «половинчатость», восполняемая в процессе прорастания пыльцевых трубок в тканях пестика и дальнейшим оплодотворением. Взаимодействуя во время прорастания пыльцы, вещества пыльцевых трубок и рылец столбика взаимно активируются. Аскорбиновая кислота и сульфгидрильные соединения рылец активируют гидролитические ферменты, такие, как амилаза, инвертаза, протеаза, усиливают превращение жиров и каротина пыльцы.

Поскольку пестик обладает физиологической и биохимической полярностью (Бритиков, 1954, 1957), обусловленной различиями в процессах обмена, вполне понятно, что это различие отражается и на характере прорастания пыльцы в присутствии разных участков столбика*. С другой стороны, и пыльцевая трубка также, по видимому, обладает полярностью, соответствующей наиболее благоприятному прорастанию ее и врастанию в ткань пестика. По данным В. А. Поддубной-Арнольди (1964), наиболее интенсивные реакции на различные активные вещества (ферменты, витамины) наблюдаются в семязачатках во время опыления, и содержание этих веществ в различных тканях пестика неодинаково.

Для успешного оплодотворения необходима определенная разноразличность в характере обмена веществ. Отсюда, нам кажется, можно заключить, что и действие активных веществ на прорастающую пыльцу сказывается по-разному. Активные вещества на поверхности рылец содействуют прорастанию пыльцы и нормальному внедрению пыльцевых трубок в ткань столбика, где активность вещества уже значительно снижается, однако трубки продолжают расти глубже, как бы по инерции. Затем вступают в действие активные вещества, выделяемые семязачатками, которые «привлекают» к себе пыльцевые трубки, и последние продолжают расти, врастая в полость завязи и проникая в семязачатки. В случаях несоответствия физиологически активных веществ семязачатков активным веществам пыльцевых трубок (что бывает при отдаленных скрещиваниях) последние могут прекратить свое продвижение вглубь и иногда даже поворачивают вспять.

* На явление полярности в столбиках указывал еще И. М. Поляков (1949).

Наши исследования еще далеки до завершения, и полученные данные являются первой вехой на пути к изучению закономерностей взаимовлияния пыльцевых трубок и тканей столбика в связи с их полярностью. Дальнейшим этапом исследований является экспериментальная проверка специфического влияния отдельных частей столбика на прорастание пыльцевых трубок путем нанесения пыльцы на срезанную поверхность столбика на разной его высоте. Положительный результат такого опыта явился экспериментальным подтверждением нашей гипотезы, и в то же время он может иметь и определенное практическое значение в деле преодоления нескрещиваемости трудносовместимых форм.

Таким образом, не только наши данные, но и данные большинства других исследователей, изучавших настоящий вопрос, свидетельствуют о том, что рыльца пестиков, будучи помещенными в раствор, выделяют специфические вещества, влияющие на поведение пыльцевых зерен при прорастании. Взаимодействие этих веществ на рыльце во время опыления является одним из факторов, способствующих успешному прорастанию пыльцы и внедрению пыльцевых трубок в ткани столбика.

Взаимодействие активных веществ близкородственных видов благоприятно для успешного осуществления процессов оплодотворения. На этом и основываются указания И. В. Мичурина на то, что при нанесении секретов отцовского вида на рыльце пестика материнской формы намного облегчается отдаленная гибридизация (Мичурин, 1939). Следуя этим указаниям, П. В. Михайловой (19506) удалось трансплантацией рылец добиться завязываемости чуть ли не 100% коробочек у самостерильных линий петунии, как бы «обойдя барьер» для роста трубок собственной пыльцы.

Рыльца, помещенные в питательный раствор, выделяют столь большое количество активных веществ, что иногда раствор «перенасыщается». Так, нам приходилось наблюдать следующую закономерность при проращивании пыльцы с добавлением рылец. Начинают прорастать, особенно у видов, пыльца которых очень быстро начинает прорастать, пыльцевые зерна, расположенные вблизи помещенных рылец, но уже через некоторое время (спустя 5—6 ч после посева) трубки более удаленных пыльцевых зерен обгоняют в росте трубки ближе расположенных к рыльцу зерен. При этом у них бывает ясно выраженный положительный хемотропизм, тогда как трубки близлежащих зерен довольно часто изгибаются и растут в противоположном направлении (см. рис. 10). После помещения рыльца в питательный раствор начинается выделение стигматической жидкости, особенно заметное в том случае, когда высеяна пыльца другого вида.

Возможность хорошо наблюдать стигматическую жидкость мы объясняем медленным смешиванием ее со средой и жидкостью, выделяемой пыльцевыми зернами. Смешивание это особенно затруднено в том случае, когда в растворе высеяна пыльца другого

вида; и как раз тогда стигматическая жидкость особенно хорошо видна.

Следующей особенностью является некоторая специфичность секретов разных видов, о чем свидетельствует неодинаковое действие рылец на пыльцу разных видов (см. рис. 11). К тому же специфичность эта может изменяться даже в пределах одного пестика (в направлении от рыльца к семязачатку). Это подтверждается наблюдениями *in vivo*, когда пыльцевые трубки вначале дружно прорастают, глубоко проникают в ткани столбика, а затем приостанавливают рост и даже изгибают свои кончики в обратном направлении (Модилевский и др., 1958; ряд работ Татаринцева).

Здесь, очевидно, имеет место изменение специфики секретов более глубоких тканей пестика, не воспринимающих данную пыльцу. Возможно и обратное, т. е. наличие в глубоко расположенных тканях пестика более близких данной пыльце активных веществ, тогда как главный барьер, препятствующий нормальному вращению пыльцевых трубок, расположен ближе к поверхности рыльца. Не на это ли (или на отсутствие в глубине пестика активных веществ) указывают результаты исследований ряда авторов, показавших, что нанесение пыльцы на поверхность срезанного столбика может привести к успешному оплодотворению нормально нескрещивающихся видов, в особенности если поверхность среза смачивается выделениями рылец или хотя бы даже раствором сахара (Strasburger, 1886; East, Park, 1918; Katz, 1926; Тер-Аванесян, 1949)? Это нам кажется более правдоподобным, чем объяснение необходимости удаления верхней части столбика для сокращения пути трубки ввиду недостаточности ее роста, предлагаемое некоторыми авторами. Активность секретов рылец сохраняется намного дольше, чем жизнеспособность пыльцы или рыльца. Об этом свидетельствуют как наши опыты с экстрагированием, так и данные других исследователей, показавших, что даже при опылении заведомо мертвой пылью (или экстрактами из этой пыли) можно вызвать ряд явлений, сходных с происходящими в нормальных условиях опыления (Fitting, 1909). Подобными соображениями неоднократно руководствовался И. В. Мичурин в своей работе по отдаленной гибридизации.

Вместе с тем для нормального оплодотворения, по-видимому, необходимо и некоторое различие в секретах пыльцы и рылец — тогда взаимодействие их будет более благоприятным для процессов оплодотворения. Этим, возможно, и объясняется некоторая, а иногда и весьма значительная, «антипатия» рылец и семязачатков к собственной пылице.

Специфические особенности секреторной деятельности пылицы и рылец, безусловно, связаны с различиями химического порядка, однако эти различия еще требуют соответствующих исследований, весьма сложных и нелегко осуществимых. Несомненно лишь то,

что химический состав этих секретов различен. Мак-Даниель (Mac Daniel, 1925) и П. Браншайдт (Branscheidt, 1929) доказали различие стигматической жидкости по концентрации, химизму и рН. По данным Е. Катца (Katz, 1926), главной составной частью секретов рылец являются жиры и камедь. П. Браншайдт (Branscheidt, 1929) обнаружил в сосочках рылец значительное количество танина.

Большое значение для успешного прорастания пыльцы имеет присутствие в рыльцах веществ группы витамина В: тиамина, биотина и пантотеновой кислоты (Поляков, 1949). По данным И. М. Полякова, содержание углеводов (моно- и дисахаридов) в тканях пестиков значительно увеличивается, в особенности в рыльце и столбике (примерно в два раза). Однако, как справедливо подчеркивает автор, нормальное воздействие прорастающей пыльцы на ткани пестика, создающее необходимую физиологическую среду, возможно лишь в том случае, когда пыльца нанесена на рыльце в достаточном количестве (Поляков, 1949, с. 686). Характерно также, что различие в химизме секретов наблюдается не только между отдельными видами или формами растений, как полагали когда-то, но и в пределах одного пестика — от завязи к рыльцу. Это приводит к очень сложным взаимодействиям: пыльца — рыльце, столбик, завязь.

Мы считаем необходимым еще раз подчеркнуть недопустимость сведения процессов опыления и оплодотворения к простому взаимодействию секретов пыльцы и рыльца на поверхности последнего, как это понимали прежние исследователи. Взаимодействие секретов на поверхности рылец является лишь частью программной фазы сложного процесса оплодотворения. Специфические вещества, находящиеся в разных частях пестика, по своей природе и функциям неоднородны, и, следовательно, взаимодействие их с прорастающими пыльцевыми зернами во время продвижения пыльцевой трубки будет существенно различаться.

Результаты наших исследований и данные других авторов по влиянию гинецея и его частей на прорастание пыльцы позволяют сделать следующие выводы:

1. Добавление в каплю питательной среды рыльца или его частей (не только своего вида, но и других), как правило, ведет к заметному стимулированию прорастания пыльцы. Особенно активными являются рыльца петунии гибридной (*Petunia hybrida* Hort.), резко повышающие прорастание пыльцевых зерен большинства других видов.

2. Физиологически активные вещества, выделяемые рыльцами, обладают более высокой активностью в сравнении с веществами, выделяемыми пылью, и количество их часто может быть избыточным, чего не наблюдалось при загущении посевов пыльцы. Даже при вымачивании пяти рылец петунии в 10 см³ воды наблюдается энергичное прорастание пыльцы.

3. Активные вещества, выделяемые рыльцами, в частности рыльцами петунии, после высушивания или кипячения их не теряют своей активности.

4. Стимулируют прорастание пыльцевых зерен не только рыльца, но и другие части гинецея, в особенности семязачатки.

5. Столбикам покрытосеменных растений, как и другим органам, свойственна биохимическая и физиологическая полярность, выражающаяся в неравномерном распределении физиологически активных веществ и их качественных различиях по длине столбика. Этой полярностью, при одновременной полярности пыльцевых трубок, обуславливается и направленность роста пыльцевых трубок в тканях пестиков.

6. При проращивании пыльцевых зерен на искусственных средах с добавлением в питательную среду частей гинецея — рылец и отрезков столбиков, взятых на разной высоте, наблюдается определенная закономерность в характере прорастания пыльцы, выразившаяся двухвершинной кривой с максимумом прорастания в присутствии рыльца и отпрепарированного семязачатка.

7. Наблюдаемая закономерность свойственна, по-видимому, всем покрытосеменным растениям, так как для всех исследованных нами видов она оставалась в принципе неизменной.

8. В связи с ясно выраженной «инертностью» средних частей столбика несовместимость при скрещивании отдельных видов будет выражена сильнее в случаях опыления длинностолбчатых форм в сравнении с короткостолбчатыми. Это утверждение, правда, требует экспериментальной проверки.

9. Успешное преодоление несовместимости при отдаленных скрещиваниях путем хирургического укорачивания столбиков материнского растения мы склонны объяснить не столько укорочением пути пыльцевой трубки, сколько преодолением «барьера» для роста трубок в средней части столбика.

10. При проведении гибридизационных работ, в случаях нанесения пыльцы на поверхность срезаемых столбиков, срезать столбики следует у самой завязи, т. е. в местах, наиболее благоприятных для прорастания пыльцы.

ВЛИЯНИЕ ОКОЛОЦВЕТНИКА

Как известно, при проращивании пыльцы на искусственных средах только с большим трудом удается получить пыльцевые трубки, равные по длине столбикам цветка данного вида, т. е. такие, как при прорастании в столбике пестика. Всевозможные приемы многих авторов (Черняев, 1928, Рябов, 1930; И. В. Васильев, 1941; Голубинский, 1945, 1946а, б, 1947, 1949; Пятницкий, 1947) по изысканию условий, наиболее благоприятных для успешного роста пыльцевых трубок на искусственных средах, обычно не давали такой длины трубок, которая равнялась бы рас-

стоянию от поверхности рыльца до завязи (семязачатка). Да это и понятно, так как слишком уж сложны взаимоотношения в системе пыльца — столбик, очень много активных веществ регулируют и направляют прорастание пыльцы в тканях столбика; моделировать эти процессы при прорастивании пыльцы *in vitro* исключительно трудно.

Отдельным исследователям все же удавалось иногда добиться при прорастивании пыльцы на искусственных средах длины пыльцевых трубок, не уступающей расстоянию от поверхности рылец до семязачатков, а в отдельных случаях даже превышающей его. В частности, Р. Бринк (Brink, 1924a), прорастивая пыльцу таких растений, как *Chionodoxa*, *Puschkiana* и *Scilla*, в 7%-ном растворе сахара с добавлением 2% агар-агара и подыскивая соответствующие среды, добился получения пыльцевых трубок, длина которых равна длине столбика. В. Бобилев-Прейзер (Bobilioff-Preisser, 1917), прорастивая пыльцу барвинка на 10%-ном растворе сахара, уплотненном 2% агар-агара, получил пыльцевые трубки длиной до 10 мм, что даже превышает длину столбика у этого растения*. Попытки этого же автора добиться подобных результатов в опытах с другими растениями не увенчались успехом.

Р. Р. Шредер (1929) отмечал, что С. Эккерзону (Eckerson, 1917) удалось в растворах сахара (фруктозы) со следами аспарагина получить у яблони пыльцевые трубки, несколько длиннее, чем расстояние от поверхности рыльца до завязи (до 10 мм). Однако проверка этих опытов Бринком не подтвердила результатов Эккерсона.

Нам кажется также вполне возможным получить для большого числа видов на искусственных средах пыльцевые трубки, равные по длине столбику. Все дело в подборе соответствующей среды, специфической для каждого вида пыльцы, возможно даже неодинаковой, и для пыльцы разного возраста.

Как вытекает из предыдущих разделов настоящей книги, длину трубок и процент прорастания пыльцы можно значительно увеличить загущением посева, добавлением в среду рылец или экстрактов из них, а также многих других веществ, иначе говоря, возможным приближением условий прорастивания пыльцы на искусственных средах к условиям, имеющим место в природе (на рыльцах пестиков).

Развивая эту мысль, мы решили проверить возможность влияния на прорастание пыльцы ароматических (или вообще летучих) выделений лепестков цветков (Голубинский, 1950б, в). Для этого при прорастивании пыльцы в растворах сахара в чашках Петри на дно чашек помещали поверх тонкого слоя воды лепестки цветков или даже целые соцветия, подобно тому как это мы делали при изучении действия фитонцидов на пыльцу. Таким обра-

* Длина столбиков у *Vinca minor* обычно не превышает 6—8 мм.

зом, капли среды с высеянной пылью все время находились в атмосфере, насыщенной испарениями цветков, расположенных на дне чашки. Опыты с большим количеством культурных и дикорастущих растений — представителей самых разнообразных семейств — дали результаты, заслуживающие самого серьезного внимания. Почти во всех случаях присутствие цветков значительно улучшало прорастание пыли (табл. 45) — увеличивался про-

Таблица 45

Влияние собственных цветков некоторых растений на прорастание пыли в 15%-ном растворе сахарозы

Вид	Контроль		Над цветками	
	р, %	l, мк	р, %	l, мк
<i>Campanula rotundifolia</i> L.	22,4	74	39,3	101
<i>Caragana arborescens</i> Lam.	96,6	958	99,5	1263
<i>Cerasus avium</i> (L.) Moench.	6,2	102	11,7	184
<i>Gallium verum</i> (L.)	6,2	41	23,7	118
<i>Hypericum perforatum</i> (L.)	0,0	—	11,4	52
<i>Linaria vulgaris</i> Mill.	39,9	241	91,8	524
<i>Lotus corniculatus</i> (L.)	9,3	<1d	96,6	656
<i>Malus domestica</i> Borkh. (сорт Донешта)	88,9	786	96,4	898
<i>M. silvestris</i> Mill.	86,3	506	95,8	842
<i>Padus racemosa</i> (Lam.) Gilib.	91,0	461	88,8	283
<i>Plantago media</i> L.	4,8	79	33,9	188
<i>Primula veris</i> L.	32,1	291	52,4	114
<i>Prunus insiticia</i> L. *	6,5	75	19,4	119
<i>Pyrus communis</i> L. (сорт Лесная красавица)	11,4	84	34,6	243
<i>Ribes nigrum</i> L. (сорт Лия плодородная)	62,1	318	85,3	502
<i>Robinia pseudoacacia</i> L.	89,6	282	96,8	439
<i>Rosa odorata</i> Sweet.	0,0	—	9,2	96
<i>Sambucus nigra</i> L.	7,1	158	41,7	215

* Пыльцу проращивали в дистиллированной воде.

цент прорастания, и особенно длина трубок. Только пыльца черемухи не реагировала положительно на летучие выделения собственных цветков, а первоцвет весенний, увеличив в полтора раза процент прорастания, уменьшил более чем вдвое длину своих трубок. Наиболее энергично реагировали на присутствие цветков пыльцевые зерна подмаренника весеннего, лядвенца, подорожника среднего, терносливы, бузины, груши и черешни. Пыльца розы чайной и зверобоя при отсутствии цветков в чашках Петри даже не проросла (в 15%-ном растворе сахара), тогда как в присутствии цветков (зверобой) или лепестков (роза) дала заметное прорастание.

Дальнейшие опыты в этом направлении показали, что стимулировать прорастание пыли могут выделения не только соб-

ственных цветков, но и многих других. При этом оказалось, что в то время как цветки одних растений стимулируют прорастание пыльцы, цветки других могут тормозить его или не оказывать заметного влияния. Установить какую-либо закономерность этого влияния, связанную с родством подопытных растений, пока не удалось (табл. 46).

Данные, приведенные в табл. 45 и 46, получены в лабораторных условиях. Представляла интерес проверка способности пыльцы к прорастанию в условиях, возможно более близких к естественным (Голубинский, 1950б). С этой целью мы попытались проращивать пыльцу хотя и на искусственных средах, но в атмосфере ароматических выделений того вида растений, от которого взята данная пыльца. Для этого открытые чашки Петри с высеянной пыльцой размещали между цветками в кроне дерева того же вида, что и проращиваемая пыльца. Контрольные чашки находились вблизи данного дерева или в кроне дерева (куста) иного вида, или же, наконец, в кроне дерева (куста) собственного вида, но были закрытыми во избежание проникновения к пыльцевым зернам летучих выделений цветков. Для того чтобы в чашках Петри на открытом воздухе не изменялась, в результате испарения, концентрация раствора, посев проводили не в растворах сахара, как обычно, а в дистиллированной воде. Ожидания наши и в этом случае полностью оправдались, что видно из табл. 47.

Несмотря на неблагоприятные условия прорастания пыльцы (чистая вода вместо раствора сахара и более низкая температура воздуха вне помещения лаборатории), полученные результаты весьма показательны. Они свидетельствуют о безусловно положительном влиянии выделений цветков на прорастание пыльцы. Повышенный процент прорастания пыльцы в закрытых чашках Петри, как нам кажется, обуславливается тем, что даже и туда летучие выделения хотя и частично, но все же проникают и стимулируют прорастание пыльцы.

Заслуживает внимания и тот факт, что в последнем опыте пыльца черемухи в присутствии своих цветков проросла также значительно лучше, чем в контроле. Отсутствие положительного влияния на прорастание пыльцы после пребывания в середине куста сирени свидетельствует о том, что объяснять улучшение прорастания пыльцы в кроне лучшей защитой от ветра или несколько повышенной температурой безосновательно. Положительное влияние целиком определяется летучими выделениями цветков дерева или куста.

Приведенные в настоящем разделе опыты со всей убедительностью доказывают обоснованность положений И. В. Мичурина о необходимости оставлять при кастрации цветков неповрежденными околоцветники (лепестки и чашелистики), а не удалять их вместе с пыльниками, как это практиковал в свое время Л. Бербанк (1939) и часто рекомендуют отечественные исследователи.

Проращивание в 15%-ном растворе сахарозы пыльцы
некоторых растений под влиянием летучих выделений
цветков других видов

Вид растения		р, %	l, мм
пыльца которого проращивалась	над цветками которого проращивалась пыльца		
<i>Campanula persicifolia</i> L.	Контроль	22,4	74
	<i>Rosa odorata</i> Sweet.	41,3	89
	<i>Robinia pseudoacacia</i> L.	44,8	127
	<i>Sambucus nigra</i> L.	43,2	83
<i>Caragana arborescens</i> Lam.	Контроль	96,6	958
	<i>Malus domestica</i> Borkh.	95,8	731
	<i>Taraxacum officinale</i> Web. et Wegg.	88,3	453
<i>Cerasus avium</i> (L.) Moench.	Контроль	6,2	102
	<i>Prunus domestica</i> L.	6,6	119
<i>Gallium verum</i> L.	Контроль	6,2	41
	<i>Nuphar lutea</i> (L.) Smith.	18,9	137
	<i>Plantago media</i> L.	42,1	82
	<i>Lotus corniculatus</i> L.	19,4	133
<i>Linaria vulgaris</i> Mill.	Контроль	39,9	241
	<i>Robinia pseudoacacia</i> L.	79,9	391
<i>Lotus corniculatus</i> L.	Контроль	9,3	<1 d
	<i>Gallium verum</i> L.	0,0	—
	<i>Nuphar lutea</i> (L.) Smith.	51,7	71
	<i>Plantago media</i> L.	18,2	102
<i>Malus silvestris</i> Mill.	Контроль	86,3	606
	<i>Caragana arborescens</i> Lam.	91,4	753
	<i>Taraxacum officinale</i> Web. et Wegg.	85,1	476
<i>Padus racemosa</i> (L.) Gilib.	Контроль	91,0	461
	<i>Prunus insiticia</i> L.	49,4	73
	<i>Primula veris</i> L.	89,9	681
<i>Plantago media</i> L.	Контроль	4,8	79
	<i>Gallium verum</i> L.	0,0	—
	<i>Lotus corniculatus</i> L.	0,0	—
	<i>Nuphar lutea</i> (L.) Smith.	2,0	68
<i>Primula veris</i> L.	Контроль	32,1	291
	<i>Prunus insiticia</i> L.	49,4	73
	<i>Padus racemosa</i> (L.) Gilib.	47,0	132
<i>Pyrus communis</i> L.	Контроль	11,4	84
	<i>Malus domestica</i> Borkh.	16,2	141
<i>Robinia pseudoacacia</i> L.	Контроль	89,6	282
	<i>Rosa odorata</i> Sweet.	85,9	242
	<i>Campanula rotundifolia</i> L.	46,8	227
	<i>Sambucus nigra</i> L.	95,5	322
<i>Sambucus nigra</i> L.	Контроль	7,1	158
	<i>Rosa odorata</i> Sweet.	2,2	48
	<i>Robinia pseudoacacia</i> L.	8,9	310
	<i>Campanula rotundifolia</i> L.	48,3	174

Удаление околоцветника сказывается отрицательно на нормальном функционировании цветка не только в связи с его травмированием или лишением защиты пестика от высыхания. Присутствие околоцветника содействует лучшему прорастанию пыльцы под влиянием летучих выделений околоцветника (Лобанов, 1954). Наши опыты по влиянию околоцветника на прорастание пыльцы (Голубинский, 1950, Голубинский, 1950б) полностью подтвердились наблюдениями А. С. Татаринцева и Е. П. Соколовой (1951).

Таблица 47
Влияние цветков на прорастание пыльцы

Место проращивания пыльцы	p, %	t, сек
Яблоня дикая лесная		
В кроне между цветками		
чашки открытые	43,1	293
чашки закрытые	29,6	211
В середине куста сирени	12,7	104
На открытом воздухе	14,2	106
Груша (Лесная красавица)		
В кроне между цветками		
чашки открытые	28,7	218
чашки закрытые	16,2	121
В середине куста сирени	3,9	38
На открытом воздухе	3,7	34
Черемуха		
В кроне между цветками		
чашки открытые	56,4	355
чашки закрытые	48,1	318
В середине куста сирени	34,9	275
На открытом воздухе	35,8	283
Смородина черная (Лия плодородная)		
В середине куста		
чашки открытые	47,8	240
чашки закрытые	41,3	195
В середине куста сирени	26,1	140
На открытом воздухе	23,9	132

Положительное действие на прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок на искусственных средах оказывают также вытяжки из цветков или присутствие частей цветка в среде (Linck, 1961; Христов, Генчев, 1964). В опытах С. Христова и С. Генчева (1964) с перцем стручковым (*Capsicum annuum* L.) самый высокий процент прорастания и наибольшая длина пыльцевых трубок были получены при добавлении к питательной среде вытяжек из сортов, дающих самый высокий гетерозисный

эффект. Авторы предлагают использовать это наблюдение для выявления гетерозисных сортов стручкового перца.

Установленный нами факт стимулирования прорастания пыльцы летучими выделениями околоцветника (венчика цветка) акад. Н. Г. Холодный объясняет действием так называемых атмосферных витаминов, выделяемых растениями в окружающую атмосферу в громадном количестве во время вегетации (Холодный, 1951). Природа атмосферных витаминов изучена пока не достаточно. Во всяком случае, к ним относятся вещества самого разнообразного химического состава, и, что самое интересное, эти вещества могут представлять для других организмов источник дополнительного питания, что полностью доказано уже для ряда микроорганизмов (Холодный, 1944; Мейсель, Медведева, 1947; Гродзинский, 1965).

Ю. В. Ракитин и З. Г. Крейдлина (1945) наблюдали выделение в атмосферу цветками растений этилена, обладающего, как известно, высокой физиологической активностью. Вполне возможно, что этилен является одним из существенных факторов стимулирования прорастания пыльцы в атмосфере летучих выделений околоцветников, что, конечно, требует экспериментального подтверждения.

ВЛИЯНИЕ ДРУГИХ ЧАСТЕЙ РАСТЕНИЯ

На возможность использования вегетативных органов или экстрактов из них для стимулирования прорастания пыльцевых зерен указаний в литературе немного, и они носят отрывочный характер.

Еще в 1924 г. Р. Бринк (Brink, 1924) указывал на стимулирующее действие экстракта из клубней картофеля (одна капля экстракта на 25 см³ раствора сахарозы с агаром), как и экстракта из живых тканей, на рост и длину пыльцевых трубок. Превышение длины трубок с добавлением экстракта достигало в опытах Бринка в отдельных случаях 43%. Однако на эти указания Бринка исследователи вовремя не обратили внимания, и только намного позднее С. С. Пятницкий (1947в) отмечал, что пыльца дубов хорошо прорастает на искусственных средах при введении в субстрат кусочков тканей вегетативных органов различных растений или экстрактов из них, подчеркивая при этом, что ткани *Aesculus hippocastanum* L. и *Picea excelsa* Link. действуют на пыльцу отрицательно. А. Линк (Link, 1961) также, как бы мимоходом, отмечает хемотропический рост пыльцевых трубок у *Clivia miniata* Hook. в направлении к кусочкам листьев того же вида.

Более подробные сведения по этому вопросу приводят японские исследователи (Tsukamoto Jotaro, Matsubara Sachico, 1968).

В довольно многочисленных опытах по проращиванию на искусственных средах пыльцы хризантем они установили, что добавление вытяжек из различных органов ряда растений — зеленых плодов томатов, луковиц репчатого лука и других, — а также отдельных частей цветков (исключая, впрочем, тычинки) ускоряет прорастание пыльцы *Chrysanthemum morifolium* в два-три раза по сравнению с контролем. Пыльца *Chr. leucanthemum* в их контрольных опытах вообще не прорастала, а с добавлением вытяжек прорастало 50% пыльцы. Других сведений о влиянии вегетативных органов растений на прорастание пыльцы мы в литературе не нашли.

УСЛОВИЯ И ОСОБЕННОСТИ ПРОРАСТАНИЯ ПЫЛЬЦЫ НА РЫЛЬЦАХ ПЕСТИКОВ

Оказавшись так или иначе на рыльцах пестиков, пыльца попадает в условия, резко отличающиеся от условий прорастания ее на искусственных средах. Прежде всего на поверхности рылец даже у энтомофильных растений пыльца, как правило, представлена смесью не только разных форм и сортов пыльцы данного вида (ведь каждый цветок посещается не один раз и не одним насекомым). Она содержит примесь пыльцы других видов — так называемой чужеродной пыльцы, оказывающей, как было показано нами в предыдущих разделах, существенное влияние на характер прорастания пыльцы основного вида. Наконец, и это главное, во взаимодействие включаются активные вещества рыльца, которые могут в значительной степени изменить картину прорастания пыльцы, роста пыльцевых трубок в тканях столбика и в конечном итоге результаты оплодотворения и развития плодов и семян.

В многочисленных опытах по опылению разных культурных и дикорастущих растений большим количеством пыльцы (Тер-Аванесян, 1946, 1949; Устинова, 1951а; Rajkine, Cicer Etna, 1962; Гаврилова, 1963; Йорданов, 1963б; Афанасьева, 1964; Клюквина, 1964; Ян Хунь-юань, Чжоу Чан, 1964; Ткачев, Миловзоров, 1965; Лисицин, 1968; Беляева, 1969) или смесями пыльцы (Яковук, 1941; Устинова, 1951а; Егикян, 1953; Яшвили, 1961; Козлов, 1962; Михайлова, 1962; Молчан, 1963; Афанасьева, 1964; Бардиер, 1964; Палилаў, Лабодская, Анохина, 1964; Лошакова, 1965; Замяткин, 1967; Milutinović, 1967) подтвердились полученные нами и другими авторами данные о взаимостимулировании пыльцевых зерен при прорастании. С увеличением количества пыльцы или использованием пылесмесей почти всегда отмечается ускорение прорастания пыльцы, а также более раннее и полное оплодотворение и в результате — лучшее завязывание плодов и семян. Они развиваются более крупными и полновесными, а потомство их оказывается более жизненным. При нанесении недостаточного количества пыльцы на рыльца, по данным Д. В. Тер-Аване-

сяна (1946, 1949), могут возникать новообразования, не наблюдаемые при нанесении на рыльца достаточного количества пыльцы.

Нам известна только одна работа — японских исследователей (Садамори Сёсукэ и др., 1964), в которой не было установлено ясной зависимости между количеством пыльцы, наносимой на рыльца, и количеством завязавшихся плодов (у яблони). Дело в том, что для нанесения на рыльца соответствующих доз пыльцы авторы использовали такие разбавители, как порошок глины, двууглекислый кальций и бентонит. Вполне возможно, что как раз эти разбавители и были причиной снижения эффекта обилия пыльцы. Есть указания (Kwasak, 1965b), что отрицательное действие ограниченного количества пыльцы удается «смягчить», а эффект обилия пыльцы — ослабить обработкой рылец раствором азотнокислого кальция.

Большинство авторов объясняет положительное действие обилия пыльцы или пыльцесмесей влиянием физиологически активных веществ, содержащихся в пыльце и взаимодействующих с активными веществами столбиков, и считает, что подобный эффект может быть достигнут обработкой рылец естественными или синтетическими препаратами активных веществ (Гребинский, 1961; Поддубная-Арнольди, 1964; работы Бритикова и его сотрудников); возможность получения при этом генетических (наследственных) изменений (Арутюнова, 1952; Бардиер, 1964; Палау, Лабодкая, Анохина, 1964) объясняется погрешностями в методике.

Характер взаимодействия в пыльцесмесях на рыльцах пестиков, как и на искусственных средах, в значительной степени зависит от соотношения взятых компонентов (Молчан, 1963; Татаринцев, Козлов, 1967), возраста пыльцы (Молчан, 1963), и в особенности от того, как хранилась пыльца — в смеси или каждый из компонентов порознь (Михайлова, 1962).

Если активные вещества пыльцевых зерен соответствуют активным веществам рылец, как бы дополняя их, пыльцевые трубки растут в тканях столбика вполне нормально и оплодотворение заканчивается успешно. В противном случае пыльцевые трубки либо слишком медленно растут в тканях столбиков, и тогда завязь отмирает, не успев оплодотвориться (Knight, 1917), либо приостанавливают свой рост внутри столбика, несмотря на якобы нормальный рост их на поверхности рыльца (Crane, 1925; Asami, 1926; Sears, 1937; Majumder, Kerns, и др., 1967).

В ряде случаев, при несовместимых комбинациях скрещивания, пыльцевые трубки, врастая в ткани столбиков, приостанавливают рост, вздуваются на концах (Thiele, Strydom, 1964), сливаются по несколько трубок вместе (Батыгина, Долгова, Коробова, 1961). Это свидетельствует о том, что плохой рост пыльцевых трубок объясняется в данном случае не недостатком запасных веществ в пыльце и пыльцевой трубке, как полагают некоторые авторы

(Борковская, 1937), а несоответствием веществ пыльцы и пестика.

Активные вещества пыльцы, содействующие нормальному процессу оплодотворения, довольно стойки: они могут сохранять физиологическую активность и после умерщвления пыльцы или будучи экстрагированными *. Так, еще И. Массарт (Massart, 1902) получал плоды тыквы (партенокарпические) при действии на рыльце кашцей из растертой пыльцы — оплодотворения не произошло, но активные вещества действовали стимулирующе. Г. Фиттинг (Fitting, 1910) добился подобного эффекта, опыляя рыльце орхидных мертвой пылью или обрабатывая их вытяжками из пыльцы. Аналогичные результаты были получены Х. Геринг (1960б) в опытах с рожью.

Выдвинутое впервые еще И. Кёльрейтером (цит. по изданию 1940 г.) и в дальнейшем развитое и широко использованное в практической работе И. В. Мичуриным (1939) положение о большой роли смесей пыльцы при гибридизации подтверждалось данными многих авторов, однако новых теоретических выводов и обобщений этого положения со времен Мичурина почти не было. Работы в этом направлении в основном сводятся к подтверждению положений Мичурина на других культурах (Fischbach, 1933; Ledeboer, Rietsema, 1937, 1940; Бабаджанян, 1947). В ряде случаев, используя этот метод, удавалось получить отдаленные (межвидовые и межродовые) гибриды при скрещивании груши с яблоней (Черненко, 1936, 1940; Горшкова, 1946; Черненко С. Ф., Черненко Е. С., 1955) и смородины с крыжовником (Кузьмин, 1940; Толмачев, 1940).

Литература последних лет обогатилась работами, в которых отмечается высокая эффективность дополнительного опыления культурных растений так называемой чужеродной пылью, т. е. пылью растений, не родственных опыляемому (из других родов и даже семейств). Публикаций по чужеродному доопылению очень много, и содержание большинства из них сводится к тому, что доопыление чужой пылью часто дает положительные результаты и может иметь большое практическое значение, особенно в смысле снятия депрессии при инцукте перекрестноопыляющихся растений (Бабаджанян, 1947, 1962; Турбин, 1952, 1954, 1959; Никифорова, 1954; Коварский, 1957, 1963; Шиманский, 1958а, б; Вольф, 1959; Георгиева-Тодорова, 1963; Сулима, 1963; Товмасын, 1965; Молчан, 1965б, 1966а, б; Астаджов, 1966). Однако не так уже и мало работ, не подтверждающих положительное влияние чужеродного доопыления. Так, в опытах Д. Колева (1960) при опылении пшеницы Юбилейная III смесью пыльцы пшеницы с добавлением пыльцы ржи снижался процент оплодотворе-

* О стойкости активных веществ рылец мы уже довольно подробно сообщали выше.

ния. Не обнаружили также влияния чужой пыльцы Х. Даскалов и Х. Георгиев (1961) при опылении цветков томатов смесью своей пыльцы с пылью *Cyphomandra lutea*. В опытах Лян Чжен-лани и др. (1964) под влиянием чужеродной пыльцы (представителей других родов семейства мальвовых) рост и продвижение пыльцевых трубок в тканях собственного столбика замедлялись.

В настоящее время большинство исследователей (Лебедева, 1958; Ржиган, 1961; Йорданов, 1964; Стойлов, 1965; Молчан, 1965а, б) объясняют эффект чужеродного доопыления физиологическим действием активных веществ, содержащихся в чужой пыльце и отсутствующих у самоопыляемых форм, а не генетическими изменениями, как это пытались доказывать, даже сравнительно недавно, отдельные авторы (Дарова, 1960; Георгиева-Годорова, 1963; Петров, 1963; Пономаренко, 1964). Подтверждением этому служат некоторые биохимические и гистохимические исследования (Bellartz, 1956; Клюквина, 1964; Молчан, 1965, 1966а, б). Сравнивая действие чужеродного доопыления с действием комплекса некоторых витаминов (B_1 , B_2 , B_6 , РР и нафтилуксусной кислоты), М. Стойлов приходит к следующим, полностью разделяемым нами выводам:

«1. Влияние чужеродной пыльцы имеет физиологический, а не генетический характер. Его действие выражается постоянно и проявляется в повышении жизнеспособности и иногда продуктивности самоопыленных линий и гибридов, но не вызывает наследственных изменений в F_1 .

2. Добавление некоторых витаминов группы В и особенно витаминов B_1 и B_6 , а также витамина РР во время опыления оказывает положительное влияние на жизнеспособность и продуктивность самоопыленных линий и гибридов кукурузы в следующем поколении.

3. Действие чужеродной пыльцы и комплекса некоторых витаминов аналогично, причем влияние последних больше благоприятствует повышению продуктивности самоопыленных линий и гибридов кукурузы» (1965, с. 9—10).

Е. А. Бритиков и Р. Н. Петропавловская (1954) склонны объяснить стимулирующий эффект чужеродной пыльцы как неодинаковым количеством активных веществ в пыльце разных видов, так и значительно более высоким содержанием активных веществ в пыльце, чем в тканях пестика. Однако последнее допущение, как нам кажется, вовсе не объясняет стимулирование прорастания пыльцы в присутствии рылец, часто проявляемое в еще большей степени, чем при увеличении количества пыльцы.

Наши предварительные опыты по обработке цветков подсолнечника растворами ряда активных веществ при самоопылении показали, что аналогичный (и очень часто не менее действенный) влиянию активных веществ эффект можно получить, раздвигая цветки этого растения пальцами во время раскрытия

пыльников, ранним утром. При этом помимо раздражения рылец * осуществляется перенос пыльцы из одного цветка на другой (в пределах одной корзинки, конечно). В результате увеличился процент хорошо выполненных семян, из которых вырастали более мощные растения, с крупными корзинками, превышающими по размерам корзинки контроля.

ХАРАКТЕР ПРОРАСТАНИЯ ПЫЛЬЦЫ И РОСТА ПЫЛЬЦЕВЫХ ТРУБОК В ТКАНЯХ ПЕСТИКОВ

Сразу же после опыления начинается активный обмен веществ между пыльцой и рыльцем, обеспечивающий необходимые для прорастания условия. Внешне это проявляется следующим образом.

Пыльцевые зерна, попав на рыльце, как бы прилипают к нему благодаря наличию на его поверхности сахаристой жидкости. Одновременно с этим пыльцевые зерна в местах соприкосновения их с сосочками рылец выделяют жидкость, сливающуюся с жидкостью, выделенной рыльцем. Таким образом, между пыльцевым зерном и рыльцем, так же как и между отдельными зернами, образуются жидкие «мостики». Затем с поверхности экзины сползают и сливаются со стигматической жидкостью каротиноиды и жироподобные вещества пыльцы. Взаимодействие всех этих веществ и обуславливает нормальное прорастание пыльцы на рыльцах и продвижение пыльцевых трубок внутрь тканей пестика.

Уже через 4—5 сек после попадания пыльцы на рыльце на экзине пыльцевого зерна образуются маленькие вздутия (выпячивания); они быстро увеличиваются путем роста и слияния отдельных мелких выпячиваний в относительно большие по размеру бугорки. Затем бугорки так же быстро, как и появились, исчезают, и пыльцевые зерна приобретают первоначальную форму. Весь этот процесс у большинства растений длится не более одной минуты.

Подобное поведение пыльцы на рыльцах впервые было описано у ячменя еще в 1920 г. С. Антони и Г. Гарланом (Anthony, Harlan, 1920) и более подробно, хотя значительно позднее, К. Ватанабэ (Watanabe, 1955).

После восстановления пыльцевым зерном своего первоначального вида начинается собственно сам процесс прорастания, заключающийся в том, что на месте поры зерна возникает небольшое выпячивание, которое в живом пыльцевом зерне затем довольно быстро превращается в пыльцевую трубку, направляющуюся между сосочками внутрь тканей рыльца. С появлением пыльцевых

* У некоторых растений пыльца способна прорасти на рыльцах только при повреждении их коготками насекомых (Голенкин, 1944).

трубок (а иногда и ранее) стигматическая жидкость вместе с жидкостью пыльцевых зерен всасывается обратно тканями рыльца и тем самым как бы облегчает втягивание пыльцевых трубок. По данным А. А. Чеботаря (1965), у кукурузы стигматическая жидкость, наоборот, всасывается не рыльцем, а пыльцевыми зернами, вследствие чего в них повышается внутреннее давление на интину, что и приводит к образованию пыльцевой трубки. С началом прорастания пыльцевых зерен в прилегающих клетках рыльца замечается усиленное движение цитоплазмы (Кузьменко, 1966).

Выдвинувшись из поры пыльцевого зерна, кончик пыльцевой трубки проникает через кутикулу стенки сосочка рыльца, иногда при этом один-два раза обвивает сосочек, растет по целлюлозно-пектиновому слою к основанию сосочка, проникает через срединные пластинки клеток ткани рыльца и в дальнейшем продвигается по межклеточным пространствам. Эти пространства, часто довольно большие, заполнены пектином, который растворяется выделениями пыльцевых трубок (Pluijm, Linskens, 1966) и используется для построения клеточных оболочек пыльцевых трубок (Kroh, Munting, 1967). В отдельных случаях пыльцевые трубки могут проникать и внутрь клеток рыльца, что всегда сопровождается отмиранием цитоплазмы этих клеток. Да и тогда, когда пыльцевые трубки растут по оболочкам клеток, их рост оказывает на протопласт соседних клеток значительное влияние, вызывая, в частности, изменение не только клеток, но и ядер (Crang, 1966).

Цитоплазма пыльцевых трубок густая, богата митохондриями, тельцами Гольджи, особенно в нижних частях трубок, и тяжами эндоплазматического ретикулума (Pluijm, Linskens, 1966). При прорастании пыльцы в тканях столбика сильно падает давление кислорода. В большинстве случаев это происходит в зоне роста пыльцевой трубки. После прохождения основной массы пыльцевых трубок через столбик давление кислорода возрастает, но уже не достигает исходного уровня (Linskens, Schrauwen, 1966).

СКОРОСТЬ ПРОРАСТАНИЯ ПЫЛЬЦЫ И РОСТА ПЫЛЬЦЕВЫХ ТРУБОК В ТКАНЯХ ПЕСТИКОВ

В начале настоящего раздела необходимо прежде всего остановиться на способах определения понятия «зрелость» рыльца.

В самом деле, как установить по внешнему виду, «зрелое» ли то или иное рыльце, т. е. способно ли оно к восприятию пыльцы, или нет? Ответ на этот вопрос далеко не прост. Ведь даже если эмпирически будет установлено, что при опылении рыльца осуществилось оплодотворение, еще нельзя категорически утверждать, что рыльце было зрелое. Вполне возможно, что в данном случае рыльце было еще зеленым и пыльца, которую мы нанесли,

оставалась некоторое время на его поверхности не прорастая, как бы в ожидании созревания рыльца, после чего уже и проросла. Кроме того, у ряда растений, в частности у пшеницы, пыльца способна прорасти и внедриться в ткани столбика на рыльцах, даже не достигших нормальных размеров (Долгушин, 1946; Модилевский, 1963). В этих случаях, если произойдет оплодотворение, рыльца отмирают, не развившись окончательно (не достигнув нормальных размеров). В подобных случаях вообще трудно говорить о «зрелости» рыльца.

Проще определить момент созревания рылец у растений с легко наблюдаемым выделением стигматической жидкости. Для таких видов начало появления стигматической жидкости на поверхности рыльца и принято считать началом его созревания, т. е. периодом, наиболее благоприятным для опыления.

Жизнеспособность рылец покрытосеменных растений сохраняется от нескольких часов до нескольких дней, а то и недель, в зависимости от биологических особенностей вида, метеорологических условий, а также от времени оплодотворения. Как правило, после опыления, точнее, после оплодотворения почти немедленно следует отмирание рылец и околоцветника. Если оплодотворение (или тем более опыление) почему-либо не произошло, цветок может прожить в несколько раз дольше. В наибольшей степени это проявляется в том случае, когда все цветки на растении не оплодотворены.

По мере старения рылец в их тканях происходит резкий сдвиг рН в щелочную сторону и уменьшается дисперсность коллоидов. У зрелых пестиков активность пероксидазы выше, чем у молодых и старых. После опыления в клетках вокруг прорастающей пыльцевой трубки повышается проницаемость плазмы, наблюдается ощелачивание клеточного сока и уменьшение дисперсности коллоидов (Чжу Цин-линь, 1964).

Во всех известных нам случаях пыльца на рыльцах начинает прорастать значительно быстрее, чем на искусственных средах. Хотя на искусственных средах пыльцевые трубки у многих видов покрытосеменных, в частности у *Bellis perennis* L., появляются иногда уже через 1,5—2 мин после посева, на рыльцах при благоприятных условиях пыльца таких растений прорастает почти немедленно вслед за опылением. Так, по данным Г. Кихары и Т. Гори (Kihara, Hori, 1966), у многих злаков (пшеница, рис, кукуруза) пыльца на рыльцах начинает прорастать уже через 3—5 мин после опыления.

Рост пыльцевых трубок в тканях столбика проходит у большинства растений также довольно быстро. По наблюдениям М. Сойера (Sawyer, 1917), скорость роста пыльцевой трубки *Iris versicolor* достигает 4 мм/ч; у разных видов лилий, по данным И. Токугавы (Tokugawa, 1914), она превышает 2,1 мм/ч. Как свидетельствуют наблюдения Л. Йоста над злаками (Jost, 1907), скорость роста пыльцевых трубок составляет у *Zea mays* L.—3,

у *Zizania* sp.—1,7, а у *Secale cereale* L.—0,8 мм/ч. У хлопчатника (Серебрякова, 1966) скорость роста пыльцевых трубок не превышает 1 мм/ч, зато у *Crepis capillaris* (L.) W a f l r. она достигает 7—8 мм/ч (Gerassimowa, 1933), а у кок-сагыза — 34 мм/ч (Поддубная-Арнольди, 1964).

Быстротой роста пыльцевых трубок в значительной степени определяется и продолжительность периода от опыления до оплодотворения. У хлопчатника оплодотворение наступает в среднем через 21—27 ч, в зависимости от сорта (Усанов, 1969). Для *Oenothera* этот период длится 24 ч, а для тополей (*Populus tremuloides* и *P. deltoides*) — от 30 до 48 ч (Winton, 1968). У таких растений, как *Lathraea squamaria* (Hofmeister, 1858) или *Convolvulus arvensis* (Peters, 1908; цит. по Gerassimowa, 1933), как и у многих представителей семейства Compositae (Герасимова-Навашина, 1951), этот период может быть короче 1 ч. Относительно продолжительный срок требуется для прохождения через столбик пыльцевым трубкам петунии — в среднем пять суток (Poszwinska, 1967). У отдельных растений на это уходят недели и даже месяцы (Поддубная-Арнольди, 1964).

Скорость роста пыльцевых трубок определяется также цитологическими и генетическими особенностями растения, продуцирующего пыльцу. Так, пыльца диплоидных форм кукурузы прорастает значительно позже пыльцы гаплоидных и растет медленнее (Green, 1946). Процент прорастания пыльцы тетраплоидных особей *Brassica* и *Sinapis* был значительно ниже, чем у диплоидов (Schwanitz, 1942). То же наблюдалось и в наших опытах по проращиванию пыльцы диплоидной и тетраплоидной форм сахарной свеклы.

При самоопылении пыльцевые трубки растут медленнее, чем при перекрестном опылении (Cooper, 1929; Lloyd, 1968), что обусловлено более слабой активностью обменных процессов при самоопылении: падает активность дегидраз, уменьшается количество сульфгидрильных соединений (Молчан, 1966в).

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ АКТИВНЫХ ВЕЩЕСТВ РЫЛЕЦ И СТОЛБИКОВ С ВЕЩЕСТВАМИ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН

По биохимическим показателям пыльца и пыльцевые трубки резко отличаются от тканей пестика (Бритиков, 1952, 1954; Поддубная-Арнольди, 1964, 1965; Constant, Linder, 1966), благодаря чему между пыльцой, пыльцевой трубкой и пестиком происходит активный обмен веществ, что в конечном счете обеспечивает успех оплодотворения.

В рыльцах многих растений обнаружено повышенное содержание борной кислоты, так часто недостающей пыльцевым зер-

нам (Gärtel, 1952). В пыльце почти нет аскорбиновой кислоты, а в столбиках ее много (Бритиков, 1952). Содержание нуклеиновых кислот в пестиках более высокое, чем в пыльце (Голынская и др., 1968). Общее содержание аминокислот в пыльце намного выше, чем в неопыленных столбиках; намного больше в ней гистидина и аргинина (Cohstant, Linder, 1966). Используя микроорганизмы в качестве индикаторов на витамины, К. Е. Овчаров (1953) установил выделение рыльцем хлопчатника никотиновой кислоты, тиамина, пиридоксина, биотина и пантотеновой кислоты.

Протопласт пыльцевых трубок характеризуется слабощелочной реакцией (за исключением генеративной клетки и вегетативного ядра, имеющих кислую реакцию), а в сосочках рылец она кислая; рН изоэлектрических точек пыльцевых трубок находится в менее кислой области, чем у рылец (Бритиков, 1957; Поддубная-Арнольди и др., 1961). И. М. Поляковым (1949), а затем Е. А. Бритиковым (1957) установлена биохимическая полярность в пестике: верхняя часть пестика (рыльце) характеризуется более низким значением рН по сравнению с нижней. Об этом же сообщает Чжу Цин-линь (1964). Полярность пестика обеспечивает рост пыльцевой трубки вниз по столбику.

Активные вещества пыльцевых зерен и рылец взаимодействуют через оболочку пыльцевого зерна, представляющую, по данным гистохимических исследований Н. В. Цингер и Т. П. Петровской-Барановой (1961), живую физиологически активную структуру. Вся оболочка пронизана плазмодесмами.

«Наблюдается корреляция между строением столбика и ферментативной активностью. Если имеется в столбике канал, как это наблюдается у многих однодольных, пыльцевая трубка не приходит в тесное соприкосновение с тканью столбика; по этой причине ферменты пыльцевого зерна (амилаза или инвертаза) действуют только экстрацеллюлярно. В том случае, когда столбики плотные и имеют проводящую ткань, что наблюдается у многих двудольных, в пыльце обнаруживаются большие количества фосфатазы» (Haeskel, 1951, — цит. по Рыбину, 1968, с. 59).

С помощью меченых атомов показано, что в пыльцевых трубках происходит превращение сахаров, поступающих в трубки извне — из тканей пестика или из искусственной среды. Из тканей столбика в пыльцевые трубки поступают и другие питательные вещества, где они усваиваются с помощью выделяемых трубками ферментов (O'Kelley, 1955; Linskens, Esser, 1959; Генкель, 1962). По мере роста пыльцевых трубок в них уменьшается количество аскорбиновой кислоты, но оно восполняется в дальнейшем за счет аскорбиновой кислоты тканей завязи (Acatrinei Gh., Acatrinei S., 1964). В плазме пыльцевой трубки, растущей в тканях столбика, наблюдается струйчатое движение, обеспечивающее продвижение питательных веществ от основания трубки (старой, отмирающей, ее части) к кончику, где располагаются спермии или генеративные клетки (Шебитченко, 1966а).

В пыльце установлена высокая активность амилазы, протеазы, фосфатаз, тогда как в пестиках этих ферментов нет или почти нет (Арутюнова, Губанов, 1950).

Наряду с активными веществами, стимулирующими прорастание пыльцы и продвижение пыльцевых трубок в тканях пестиков, имеются и вещества, тормозящие рост, т. е. ингибиторы (Iwanami, 1957; Hecht, 1960). Наличием ингибиторов объясняются случаи угнетения прорастания пыльцы одного вида другим в пыльцесмесях как на искусственных средах, так и на поверхности рылец.

Гистохимическими анализами пестиков разных видов семейства мальвовых, проведенными Г. В. Камаловой (1966), установлены значительные различия в содержании физиологически активных веществ в пестиках отдельных видов данного семейства. Эти различия и обуславливают возможность или невозможность прорастания чужеродной пыльцы. Оказалось, что на рыльцах хлопчатника хорошо прорастает пыльца тех видов мальвовых, столбики которых дают одинаковую со столбиками хлопчатника реакцию на аскорбиновую и индолилуксусную кислоты.

ВЛИЯНИЕ ВНЕШНИХ ФАКТОРОВ НА СЕКРЕТОРНУЮ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ РЫЛЕЦ И РОСТ ПЫЛЬЦЫ В ТКАНЯХ ПЕСТИКА

Прорастание пыльцы на рыльце и рост пыльцевых трубок в тканях пестика определяются и регулируются не только физиологически активными веществами, но и окружающей средой, в первую очередь метеорологическими факторами. Не последнюю роль играют также длина столбика, особенно при отдаленных скрещиваниях, и его строение, возраст рылец и пыльцы и пр.

Еще К. Шибата (Shibata, 1902) наблюдал, что у *Monotropa uniflora* пыльцевые трубки при опылении 3 мая достигают зародышевого мешка только через десять дней, тогда как при опылении 1 июня им достаточно было для этого шести дней. Ускорение роста пыльцевых трубок в июне автор объяснял более высокой температурой воздуха в этом месяце. В опытах Л. Найта (Knight, 1917) пыльцевые трубки яблони (сорт Rome Beauty) достигали основания столбика при температуре 18—20° за 90—120 ч, а при температуре 27—32° — только за 24 ч. У *Oenothera Lamarckiana*, по наблюдениям Н. Гериберт-Нильссона (Heribert-Nilsson, 1920), пыльцевые трубки в начале июля достигали семязачатков за 19 ч, в конце июля — за 23 ч, а в августе им на это требовалось уже более 25 ч. У *Datura stramonium* L. при повышении температуры с 10 до 35° скорость роста пыльцевой трубки увеличивалась более чем в четыре раза (Buchholz, Blaueslee, 1927b).

Для прорастания пыльцы большинства видов флоры умеренной зоны оптимальной является температура 20—25° (Kovačik,

Holienka, 1963; Schmadlak, 1966), для видов, цветущих ранней весной, 18—20° (наши данные). По той же причине опыление кастрированных цветков хлопчатника проходило более успешно в утренние часы, по сравнению с дневными, и особенно вечерними (Исхакова, 1963). По наблюдениям Н. З. Зайковской (1955), у сахарной свеклы при пониженной температуре семена могут завязываться и от самоопыления, тогда как при обычной (повышенной) температуре они завязываются только после перекрестного опыления. У представителей рода *Lilium* несовместимость при самоопылении наиболее сильно проявлялась в условиях средних (оптимальных) температур (24°). При 11 и 34° различия в скорости роста пыльцевых трубок от самоопыления и перекрестного опыления у них не замечалось (Ascher, Teloquin, 1966). Сходное явление наблюдалось и в роде *Nicotiana* (East, 1918, 1923).

Не меньшее значение имеет и влажность воздуха во время опыления. По данным А. Ковачика и И. Голенки (Kováčik, Holienka, 1963), оптимальная влажность воздуха во время опыления пшеницы составляет 60—70%. Падение влажности ниже 50% приводит к значительному снижению оплодотворения. Рыльца пшеницы, находящиеся после кастрации при благоприятной температуре и влажности, способны воспринимать пыльцу еще на 10-й и 12-й день. Опрыскивание растений во время цветения фунгицидами, инсектицидами и даже чистой водой часто ведет к заметному снижению оплодотворения (Schmadlak, 1966).

Рыльца покрытосеменных растений, когда они не опылены, способны воспринимать пыльцу довольно продолжительное время (у ряда видов до 10—14 дней). После опыления и проникновения пыльцевых трубок к семязачаткам, рыльца, как правило, отмирают. Следовательно, чем ранее происходит оплодотворение, тем быстрее отмирают рыльца.

Однако, несмотря на продолжительную восприимчивость рылец, качественные результаты опыления разновозрастных рылец далеко не одинаковы. По наблюдениям А. Ковачика и И. Голенки (Kováčik, Holienka, 1963), наиболее полновесные зерновки у пшеницы получаются при опылении рылец в возрасте 2—3 дней. Опыление рылец шестидневного возраста дает более легковесные зерновки.

Во многих работах (Веприков, 1936; Мичурин, 1939; Цыганков, 1947, наши наблюдения) отмечается, что для лучшего прорастания пыльцы на рыльцах их следует слегка травмировать, подобно тому как это делают своими лапками или хитиновыми покровами насекомые при посещении цветков в поисках нектара или пыльцы. Вполне возможно, что в данном случае, как полагает С. К. Цыганков (1947), под влиянием раздражения рылец в тканях пестиков усиливаются гормональные процессы, стимулирующие прорастание пыльцы и оплодотворение.

По мнению ряда авторов, удача отдаленных скрещиваний в значительной степени может определяться соответствием или

несоответствием длины столбиков родительских форм. Так, при опылении рылец махорки пылью табака скрещивание происходит сравнительно легко, обратное же скрещивание остается безрезультатным из-за большей длины столбиков у табака, непреодолимой для пыльцы махорки (Костов, Прокофьева, 1935). В таких случаях столбики можно укорачивать или даже полностью удалять без ущерба для оплодотворения и наносить пыльцу на поверхность среза пестика (Mangelsdorf, Reeves, 1931; Bosio, 1940; Татаринцев, 1954). Еще лучше опыленное рыльце отцовской формы привить на срез столбика материнской формы. Указанным приемом достигается не только укорочение пути пыльцевой трубки к семязачатку, но и положительное влияние присутствия рыльца отцовской формы с его активными веществами, содействующими лучшему прорастанию пыльцы (Wellington, 1913; Баранов, 1955).

ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ ПЫЛЬЦЫ И РЫЛЕЦ

В селекционной практике исключительное значение имеет определение продолжительности сохранения жизнеспособности пыльцы того или иного вида, изучение условий ее хранения и выявление возможных изменений, влияющих на особенности полученного гибридного потомства.

Как справедливо подчеркивает Я. С. Айзенштат (1954а), успешное прорастание пыльцы на искусственных средах далеко еще не означает возможности прорастания ее на рыльцах пестиков и еще не говорит о способности такой пыльцы к оплодотворению. В еще большей степени это касается такого ненадежного метода определения жизнеспособности пыльцы, как метод В. С. Шардакова (1940а), дающий почти всегда завышенные показатели, в особенности в опытах с лежалой пыльцой (Фетисов, Крюкова, 1960а; Черненко, 1934, и др.) *.

Добавим еще, что и в случаях удачного оплодотворения лежалой пылью образовавшиеся гибридные организмы могут существенно отличаться от потомства, полученного в результате опыления свежей пылью. И если в опытах П. А. Жаворонкова (1940) пыльца яблони и груши при особо благоприятных условиях хранения сохраняла способность к оплодотворению на протяжении целого года, то тем более интересным было бы проследить поведение потомства, полученного в результате опыления такой пылью. Я. С. Айзенштат полагает, что в подобных случаях «в процессе хранения пыльца претерпевает возрастные изменения, приводящие к понижению ее жизнеспособности. Такая ослабленная пыльца, на наш взгляд, должна с меньшей силой передавать потомству свойства отцовского растения» (1954, с. 124). Однако опыты в этом направлении, помимо указанной выше работы Айзенштата, нам неизвестны, хотя косвенные подтверждения его заявления в литературе имеются (Riede, 1925; Tischler, 1925 а; Cotrens, 1924, 1928; Рыжков, 1931; Мовсесян, 1956; Темкин, 1963).

При изучении изменений, происходящих в пылевых зернах во время хранения, наиболее значимые результаты могли бы дать

* Намного перспективнее методы быстрого определения жизнеспособности, разработанные В. Н. Юрцевым (1959) и П. Дьякону (1961, 1962).

биохимические исследования, которые, к сожалению, проводятся еще недостаточно широко.

Еще в 1922 г. Г. Наултон (Knowlton, 1922); исследуя изменения в пыльце *Antirrhinum majus* L. при ее хранении, установил значительное изменение активности ферментов, в частности инвертазы. Активность инвертазы постепенно падала, и по достижении определенного минимума (7,7 мг инвертированного сахара после хранения на протяжении 270 дней) пыльца теряла жизнеспособность. Однако в опытах того же Наултона активность инвертазы пыльцы кукурузы при ее хранении не снижалась. Становится очевидным, что падение активности ферментов при хранении пыльцы не является общим для всех видов растений, а следовательно, и не служит причиной (по крайней мере единственной) потери жизнеспособности пыльцы. Существенную роль при этом играют условия хранения пыльцы.

При сравнительном анализе химического состава и активности дыхательных ферментов жизнеспособной и нежизнеспособной пыльцы конопли Н. Д. Мигаль (1966) установил, что одной из главных причин потери жизнеспособности пыльцы является падение активности дыхательных ферментов, в первую очередь де-гидраз.

В опытах В. И. Остапенко удалось установить повышение кислотности и rH_2 в процессе хранения пыльцы. По мнению этого автора, «жизнеспособность пыльцы вишни находится в прямой коррелятивной связи с ее кислотностью, rH_2 и активностью окислительных ферментов» (Остапенко, 1955, с. 48).

Изменением химизма пылевых зерен в процессе хранения объясняется и тот факт, что свежая пыльца ряда растений может прорасти при разной концентрации сахара в растворе, тогда как пыльца лежалая способна к прорастанию лишь при определенной (притом более высокой) концентрации раствора (Pfundt, 1910).

ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ СОХРАНЕНИЯ ЖИЗНЕСПОСОБНОСТИ ПЫЛЬЦЫ

Пыльца разных видов растений резко различается по продолжительности сохранения способности к прорастанию как на искусственных средах, так и в естественных условиях, что обусловлено биологическими особенностями конкретного вида.

Пожалуй, наиболее короткий период сохранения жизнеспособности пыльцы видов семейства злаковых. Пыльца ячменя, по сообщению С. Антони и Г. Гарлана (Anthony, Harlan, 1920), при хранении ее в обычных условиях (в сухом помещении лаборатории), уже через 10 мин утрачивает способность к прорастанию, хотя в эксикаторах при влажности воздуха 90% она сохраняет жизнеспособность на протяжении двух дней. Наиболее жизнеспособ-

собной пыльца ячменя бывает в момент вскрытия пыльника. За два-три часа до вскрытия только 30% пыльцы оказывается жизнеспособной, сразу после вскрытия — 60%, а через 2—3 ч после вскрытия — 40%.

П. Магешвари (Maheshwari, 1950; Магешвари, 1954) отмечает, что из хлебных злаков быстрее других теряет способность к прорастанию пыльца пшеницы. Лучшими условиями для хранения пыльцы, по Магешвари, являются пониженные температура и влажность воздуха. По данным А. Ковачика и И. Голеники (Kováčik, Holienka, 1962), при опылении пшеницы удовлетворительные результаты получаются только в том случае, когда на рыльца пестиков наносится пыльца, взятая непосредственно из пыльников, так как уже через 60 мин способность пыльцы к прорастанию снижается до 5%, а при опылении такой пылью зерновки практически не завязываются. В опытах З. В. Абрамовой (1966б) с озимой пшеницей (сорт Боровичская) в результате опыления пылью после двухчасового хранения в жаркую погоду днем завязалось до 1% зерновок, а при хранении пыльцы в ночное время в течение 12 ч — 3% зерновок. Пыльца яровой пшеницы (сорт Диамант) сохраняется несколько дольше. Лучше всего хранить пыльцу пшеницы, поместив пыльники в бумажных пакетах в холодильнике при температуре 0—4°. В этом случае даже через 15 дней завязывалось 5—6% зерновок. Наиболее подходящим для опыления в теплые летние дни является время между 8 и 10 и между 17 и 20 ч.

Существенные различия в продолжительности сохранения жизнеспособности пыльцы отдельных растений (табл. 48) объясняются разными причинами. В первую очередь сказываются сортовые особенности, что с несомненностью доказано для плодовых растений (Рябов, 1930; Пашкевич, 1934), кукурузы (Алманиязов, Беленкова, 1964), огурцов (Musart, 1966) и других растений. Значительную роль играют особенности методики проращивания. Многие авторы часто не указывают условий проращивания пыльцы (освещение, температура проращивания, способ нанесения капель среды и т. п.), экологических и метеорологических условий прорастания опытных растений и др.

На достоверности данных по продолжительности сохранения жизнеспособности пыльцы в значительной степени сказывается невыдержанность методики проведения опытов, в частности несоблюдение чистоты эксперимента. Так, до последнего времени в отечественной литературе примером пыльцы, длительно сохраняющей жизнеспособность, служила пыльца подсолнечника, якобы способная к оплодотворению после года хранения. Поводом к такому утверждению послужила работа О. Н. Арнольдовой (1926). Особенно любопытно то, что Арнольдова хранила эту пыльцу просто в лаборатории в бумажных пакетиках, а жизнеспособность пыльцы проверяла методом опыления через определенные промежутки времени и подсчетом нормально завязавшихся семян.

Продолжительность сохранения жизнеспособности пыльцы некоторых растений в зависимости от условий хранения

t — температура, °C; q — относительная влажность воздуха

Растение	Условия хранения пыльцы	Продолжительность сохранения жизнеспособности пыльцы	Источник
Арахис	В эксикаторе над хлористым кальцием; $t = 7,7^\circ$ В холодильнике; $t = 2^\circ$; $q = 45 \div 50\%$	Около 1 недели Более 40 дней	Oakes, 1958 Ballaux, 1964
Арбуз	В комнате В бумажных пакетиках в эксикаторах над хлористым кальцием	До 30 ч До 6 недель	Сафарян, 1966 Пащенко, 1966
Баклажан	В эксикаторах над хлористым кальцием; $t = 1 \div 2^\circ$	4—5 недель	Кисимова, 1966; Dempsey, 1966
Бобы кормовые	В лаборатории; $t = 20 \div 26^\circ$; $q = 50 \div 60\%$ В эксикаторах над серной кислотой Не указаны	До 15 дней 3—4 дня До 4 дней	Лошакова, 19656 То же Сауткина, 1965; Ивашкина, 1968
Виноград	В комнате В эксикаторе t — от $+5$ до -2° ; $q = 50\%$	3 дня 10—30 дней 10—12 месяцев	Тулаева, 1963 То же Pospisilova, 1964; Bamzai, Randhawa, 1967
Вишня	$t = 28^\circ$; $q = 50\%$	5,5 года	Nebel, 1939; Терехин, 1969
Гинкго двулостное	В эксикаторе над хлористым кальцием; $t = 5^\circ$	До 2 лет	Tulecke, 1954
Горох	$t = -5^\circ$; $q = 35 \div 40\%$ В эксикаторе над хлористым кальцием	15 месяцев До 2 лет	Warnock, Hagedorn, 1956 Малюта, 1947; Малюта, Могилов, 1947
Груша	В комнате В запаянных под вакуумом ампулах; $t = -60^\circ$	10 недель 10—15 месяцев	Adams, 1916 King, 1963
Дуб обыкновенный	В комнате $t = 0^\circ$; $q = 60\%$	24 дня 66 дней	Mangin, 1886 Пятницкий, 1947a
Дыня	В эксикаторе в бумажных пакетиках над хлористым кальцием	До 9 недель	Пащенко, 1966
Ель обыкновенная (<i>Picea excelsa</i> Link.)	В эксикаторах над КОН; t — от $+2$ до -3° ; $q = 15\%$	Более 1 года	Chira, 1965
Инжир	В запаянных под вакуумом ампулах; $t = -60^\circ$	12 месяцев	King, 1963

Растение	Условия хранения пыльцы	Продолжительность сохранения жизнеспособности пыльцы	Источник
Ирис русский	В лаборатории	До 2 недель	Родионенко, 1956
	В эксикаторе над хлористым кальцием	До 60 дней	То же
Картофель	В комнате $t = 1,7^{\circ}$; $q = 18,8\%$	До 10 дней 1 год и более	Kessler, 1930 King, 1955; Howard, 1958; Blomquist, Laner, 1962
Клубника (<i>Fragaria elatior</i> Ehrh.)	В бюксах с притертыми крышками, в комнате на рассеянном свете	72 дня	Шангин-Березовский, 1964
Колючелистник кажимовидный	В комнате	Более 2 месяцев	Adams, 1916
Конопля	Не указаны	До 4 дней	Беспаев, 1965
	В комнате	До 10 дней	Астахова, 1939
	В эксикаторе над хлористым кальцием; $t = 0-5^{\circ}$	От 38 до 48 суток	Мигаль, Арипштейн, 1966
	То же, над концентрированной серной кислотой	От 12 до 18 суток	То же
Кукуруза	Не указаны	До 1 суток	Горбунова, 1962; Ленкова, 1962
	" "	До 2 суток	Andronesku, 1915; Knowlton, 1922; Козубенко, 1938; Псарева, 1954; Диакону, 1961; Стрельцова, 1968
	" "	До 72 ч	Лиценко, 1969
	Открыто, в сухом помещении	До 14 дней	Кулепов, 1915; Мовсесян, 1956; Котляр, 1958
	Обычные	2-5 ч	Müller, Schilowa, 1959
	В эксикаторе; $t = 2^{\circ}$	4-5 суток	То же
	В эксикаторе над хлористым кальцием $t = 6-8^{\circ}$; $q = 60-70\%$	До 72 ч	Устинова, 1955, 1962
		До 6-9 дней	Daniel, 1953; Модилевский и др., 1958; Диакону, 1961
Лен	$t = 2-4^{\circ}$; q до 90% На солнечном свете; $t = 23-26^{\circ}$ В тени; $t = 18-26^{\circ}$ В тени; $t = 15-16^{\circ}$	До 8-10 дней 3 дня 6 дней 8 дней	Ли Цзи-ген, 1957 Бвмінов, 1963 То же »

Растение	Условия хранения пыльцы	Продолжительность сохранения жизнеспособности пыльцы	Источники
Лимон Мейера	В эксикаторе над хлористым кальцием	До 2 месяцев	Теньковцева, 1965
Людия	Не указаны	До 10 дней	Полканова, 1965
Люффа цилиндрическая	В комнатных условиях	До 3 дней	Singh, Katiyar 1966
Люцерна посевная	В пыльниках при комнатной температуре и влажности	8—15 дней	Hanson, 1961
	В закрытых сосудах; $t = 20^{\circ}$; $q = 20\%$	183 дня	То же
Мак масличный	Не указаны	Менее 10 дней	Вострикова, 1949
	В эксикаторах над хлористым кальцием	Более 7 суток	Тужиков, 1963
Малина	В комнате	Более 2 месяцев	Adams, 1911
Миндаль	В стаканчиках, закупоренных ватной пробкой; $t = 0^{\circ}$		
	собранный вручную	801 день	Griggs et al., 1953
	собранный пчелами	1130 дней	То же
Огурец	Не указаны	До 8 ч	Ткаченко, 19406
	В комнате	36—72 ч	Musart, 1966
	$t = 10^{\circ}$; $q = 80\%$	До 4 дней	Hayase Hiroshi, 1961
Окопник крымский	В холодильнике	До 1 недели	Смольный, Кудрявцева, 1966
Окопник кавказский	»	До 1 недели	То же
Окопник жесткий	»	До 1 месяца	»
Окопник лекарственный	»	До 1 месяца	»
Орех грецкий	В комнате	До 4 дней	Щепотьев, Побегайло, 1955; Orgea, 1967
Осина	В закрытых пробирках в комнате	До 4 дней	Богданов, 1935
Пекан	В запаянных под вакуумом ампулах; $t = 60^{\circ}$	9—10 дней	King, 1963
Перец стручковый	В помещении	До 2 дней	Dempsey, 1966
	В холодильнике над хлористым кальцием	До 50 дней	То же
Персик	В эксикаторе над хлористым кальцием	До 1 месяца	Ткаченко, Власова, 1965
Подсолнечник	В комнате	1 год	Арнольдова, 1926; Лазарова, 1963

Растение	Условия хранения пыльцы	Продолжительность сохранения жизнеспособности пыльцы	Источник
Подсолнечник	В комнате	5—6 дней	Голубинский, 1964б
	В эксикаторе над хлористым кальцием	До 10 дней	То же
Примула обоника	В комнате	До 40 дней	Dabrowska, 1964
Пшеница (<i>Triticum durum</i>)	В холодильнике; $t = 0 \div 4^\circ$	До 15 дней	Абрамова, 1966б
Рожь	В комнате	До 1 ч	Spiess, Müller, 1964
	В эксикаторе над серной кислотой	Несколько дней	То же
Роза казанлыкская (и другие розы)	В комнате в чашках Петри	15 дней	Стайков, 1962
	В сухом месте	До 55 дней	То же
Роза садовая	В эксикаторах или закрытых пробирках с хлористым кальцием	Свыше 1 года	Клименко, 1969
Свекла сахарная	Обычные	4 дня	Харечко-Савицкая, 1940; Зайковская, 1968
	Обычные $q = 100\%$	10 дней	Костанян, 1953
	$q = 49 \div 58\%$	До 4 дней	Харечко-Савицкая, 1940
	$q = 5 \div 15\%$	До 9 дней	То же
Сирень амурская	В холодильнике в эксикаторе; $t = 3 \div 4^\circ$; $q = 15 \div 20\%$	До 49 дней	»
	То же	До 3,5 месяца	Смольский, Бибикова, 1965
Сирень венгерская	»	До 1 месяца	То же
Сирень Звегинцева	»	До 12,5—13 месяцев	»
Сирень обыкновенная	»	До 1 месяца	»
Сирень пониклая	»	До 12,5—13 месяцев	»
Сирень — разные виды	$t = 0^\circ$; $q = 10\%$	До 240 дней и более	Фань Ин-хань, Цзан Шу-ин, 1965
Слива	В комнате	До 6 месяцев	Знаменский, 1913
	В запаянных под вакуумом ампулах	12—19 месяцев	King, 1963
Смородина черная	В комнате	10—13 дней	Раинчикова, 1967

Растение	Условия хранения пыльцы	Продолжительность сохранения жизнеспособности пыльцы	Источник
Смородина черная	В эксикаторе над серной кислотой	25—30 дней	Раинчикова, 1967
	В эксикаторе над хлористым кальцием	40 дней	То же
Сорго	В бумажных пакетиках в тени растений	До 20 ч	Sanches, Smeltzer, 1965
	В эксикаторе над серной кислотой; $t = 4^{\circ}$; $q = 70-75\%$	До 4 суток	Spiess, Müller, 1964
Сосна съедобная (<i>Pinus edulis</i> L.)	В эксикаторе над КОН; $t \approx 3^{\circ}$; $q = 35\%$	Более 2 лет	Chira, 1965
Сосна кедровая	В эксикаторе над хлористым кальцием	До 10 дней	Манжос, 1958
	В закрытых пробирках при низкой температуре	До 2 месяцев	Сергеев, 1969
Сосна обыкновенная	Не указаны	До 1 года	Duffield, 1954
	В эксикаторе над хлористым кальцием	То же	Манжос, 1958
Табак	Над хлористым кальцием	Менее 2 месяцев	Anitia, Cirillo, 1953a,b; Власов, 1966
	$t = -5^{\circ}$	До 1 года	Daniel, 1955
	В комнате	До 9 недель	Нубарян, 1958; Dean, 1964, 1965; Gwynn, Main, 1967
	Над хлористым кальцием; $t = 0^{\circ}$; $q < 5\%$	До 136 недель	Dean, 1965
Томат	В эксикаторах над хлористым кальцием; $t = 1-2^{\circ}$	4—5 недель	Кисимова, 1966; Dempsey, 1966
	Не указаны	3—4 дня	Айзенштат, 1954; Орел, 1957a,б
Тополь лавролистный	В комнате в закрытых пробирках	До 4 дней	Богданов, 1935
Тополь душистый (<i>Populus suaveolens</i>)	То же	До 15 дней	То же
Тыква	В сухом воздухе	До 35 дней	Лебнер, 1912
Фасоль	Не указаны	5—6 ч	Иноуэ Сибуй, 1954
Хмель обыкновенный	В эксикаторе над хлористым кальцием	До 5 дней	Голубинский, Рыбаченко, 1940
Цитрусовые	В запаянных под вакуумом ампулах; $t = -60^{\circ}$	12—18 месяцев	King, 1963

Растение	Условия хранения пыльцы	Продолжительность сохранения жизнеспособности пыльцы	Источник
Черешня Шелковица	В запаянных под вакуумом ампулах $t = -60^{\circ}$	19 месяцев	King, 1963
	В эксикаторе над хлористым кальцием; $t = -100^{\circ}$	До 3 дней	Das, Katagiri Koitzu, 1968
Эвкалипты	То же; $t = 0 \div 10^{\circ}$	До 13 дней	То же
	В комнате	До 1 месяца	Boden, 1958
Яблоня	В холодильнике; $t = 2^{\circ}$	Свыше 3 месяцев	То же
	В комнате	Более 5 месяцев	Adams, 1916
	»	До 7 месяцев	Знаменский, 1913 Жаворонков, 1940
	В пакетиках над хлористым кальцием; $t = 8 \div 10^{\circ}$	13 месяцев	
	В закрытых сосудах	9 месяцев	Johansen, 1955; Турь, 1959
Ячмень	$t = -190^{\circ}$	2 года	Visser, 1955
	В запаянных под вакуумом ампулах; $t = -60^{\circ}$	16—19 месяцев	King, 1963
	$t = 28^{\circ}$; $q = 50\%$	4,5 года	Nebel, 1939; Терехин, 1969
	$t = -20^{\circ}$	До 26 дней	Cooper, Burton, 1965

Наши опыты по хранению пыльцы подсолнечника не подтвердили данных Арнольдовой не только при обычных (указанных ею) условиях хранения, но и при пониженной температуре в холодильнике над хлористым кальцием: во всех случаях хранения пыльца теряла всхожесть уже через несколько дней (не более десяти); то же оказалось и при проверке методом опыления (Голубинский, 1964б). Сходные с нашими результаты проращивания пыльцы подсолнечника получены и С. Н. Мовсесян (1961). Тем более вызывают удивление результаты опытов М. Лазарова (1963), подтверждающие данные Арнольдовой.

Наилучшими условиями для продления жизнеспособности пыльцы являются: отсутствие света, пониженная температура, оптимальная (неодинаковая для разных видов) относительная влажность воздуха (Павлов, 1946; Модилевский, Оксюк, Худяк и др., 1958; Дякону, 1961).

Почти все авторы, изучавшие влияние температуры на хранение пыльцы, указывают на лучшее сохранение ее жизнеспособности при низкой температуре (Bredemann et al., 1947; Visser, 1951, 1955; Warnock, Hagedorn, 1956; Турь, 1959; King, 1963). Так, пыльца яблони и груши успешно хранится при температуре от -55 до -60° и даже при -180° . Пыльца яблони после хранения

на протяжении двух лет при температуре -190° столь же хорошо прорастает на искусственных средах (и так же завязывает плоды), что и свежесобранная пыльца (Visser, 1955). Как указывает Виссер, «для пыльцы, сохраняемой при -190° , очевидно, время останавливается».

Опыты по хранению пыльцы многих видов из разных семейств проводили Р. Гольман и Ф. Брюйбекер (Holman, Brubaker, 1926). По их данным, средняя продолжительность сохранения жизнеспособности пыльцы для представителей этих семейств составляет (в днях):

Primulaceae	119	Amaryllidaceae	75
Leguminosae	115	Salicaceae	71
Saxifragaceae	105	Ranunculaceae	70
Rosaceae	101	Scrophulariaceae	69
Liliaceae	86	Gramineae	1

Некоторые авторы называют и совсем невероятные сроки. И. Кёльрейтер (Koelreuter, 1967) сообщал о способности пыльцы пальмы *Chamerops humilis* сохранять в темном месте оплодотворяющую способность в течение нескольких лет. Подобные утверждения в дальнейшем повторяют и другие авторы (Баранов, 1955). У Кернера (1902, с. 90) читаем: «...По старинным указаниям цветень финиковых пальм, конопля и маиса с пользой был употреблен для опыления через 18 лет». Конечно, это сообщение следует отнести к области фантазии, обусловленной недостаточным пониманием биологических процессов и несовершенством постановки опытов в те времена, когда возникли подобного рода предания, но возможность сохранения жизнеспособности пыльцы отдельных видов до года или несколько дольше (по крайней мере, у пальм и многих плодовых растений), по-видимому, все же имеет место (Uschirozawa, Shibakawa, 1951; Whitehead, 1962).

Тщательно проведенные М. Девре и К. Малинграуксом (Devreux, Malingraux, 1960) опыты указывают на способность пыльцы масличной пальмы сохранять при низкой температуре над хлористым кальцием всхожесть до 12 месяцев. С другой стороны, есть указания, что пыльца масличной пальмы в естественных условиях погибает через шесть дней (Hardon, Turner, 1967). Вместе с тем многие авторы утверждают, опять-таки принимая на веру, что арабы часто заготавливают мужские соцветия финиковой пальмы и хранят их до следующего года для опыления, на случай недостатка пыльцы в будущем году. Возможно, сухой климат Северной Африки и Аравийского полуострова и способствует сохранности пыльцы финиковой пальмы. Во всяком случае, для окончательного ответа на этот вопрос необходима экспериментальная проверка таких утверждений.

Следует отметить также и тот факт, что в процессе хранения пыльцы изменяется, в сторону понижения, не только процент прорастания пыльцы, но и сам характер ее прорастания: повышается процент лопнувших пыльцевых зерен, более заметным стано-

вится искривление пыльцевых трубок, отмечаются их тератологические изменения (булавовидные утолщения на концах трубок, ветвление, раздваивание кончиков и др.). Значительно позже начинается прорастание пыльцы. Так, в опытах В. Н. Былова и Н. Г. Гринкевича если «свежая пыльца *Trollius europaeus* L. начинает прорастание уже через один час после посева на искусственной среде, то после хранения в течение 160 дней пыльцевые трубки появляются через 14 часов, а после 180 дней — только на вторые сутки» (1960, с. 8). Аналогичные закономерности наблюдались и в наших исследованиях.

Несоответствие между данными отдельных авторов относительно продолжительности сохранения жизнеспособности пыльцой того или иного вида объясняется разными причинами, и прежде всего неодинаковыми условиями хранения. Пыльца при хранении очень чувствительна к внешним факторам: свету, температуре, влажности воздуха и т. д. Это сразу бросается в глаза при анализе данных одного и того же автора, применявшего разные способы хранения. Важное значение имеют метеорологические и экологические особенности формирования пыльцы, что может подтвердить любой исследователь, проводивший проращивание пыльцы одного и того же вида в разные годы и из разных мест. Пыльца отдельных видов проявляет в этом отношении особую «капризность».

Мы отмечали значительные расхождения по годам при проращивании пыльцы петунии гибридной, настурции большой, томатов, многих древесных растений. В наших опытах пыльца лещины обыкновенной при проращивании в условиях Ровенской области в 10%-ном растворе сахарозы всегда давала высокий процент прорастания, хотя пыльцевые трубки ее были очень короткими. В условиях Полтавы, с 1965 по 1970 гг. включительно, пыльцу лещины, даже совершенно свежую, никак не удавалось прорастить, в лучшем случае она давала ничтожный процент прорастания в растворах сахарозы концентрации от 1 до 40%. Не помогало и добавление борной кислоты. За эти шесть лет только в 1968 г. она дала более или менее нормальный процент прорастания в 15%-ном растворе сахарозы с добавлением 0,003% борной кислоты. Очень слабое прорастание ее отмечено в 1970 г., и то только из сережек, начавших пылить непосредственно на растении. Тем более ощутимой будет разница в продолжительности хранения подобной пыльцы.

По внешнему виду пыльца, не способная к прорастанию на искусственных средах, не отличается от хорошо прорастающей. Способностью к образованию спермиев и оплодотворению она также не отличается. Процент шуплой пыльцы такой же, как и в годы с нормальным прорастанием. Объяснить столь странное поведение пыльцы мы пока не можем. Как будто намечается некоторая закономерность в том, что при продвижении к востоку «капризность» в прорастании подобной пыльцы несколько усили-

вается. В Ровенской области «капризность» пыльцы выражена слабее, чем в Полтавской.

В литературе имеются указания на хорошую сохраняемость жизнеспособности пыльцы видов *Digitalis*. По этим данным, в обычных (комнатных) условиях хранения пыльца *D. ambigua* Murr. сохранялась до 20 дней, а пыльца *D. purpurea* L. — даже до 40 дней. М. Пфундт (Pfundt, 1910) показал, что пыльца *D. purpurea* L. при хранении в эксикаторах над серной кислотой оставалась жизнеспособной в течение шести месяцев.

Учитывая хорошую прорастаемость пыльцы *Digitalis*, обилие ее и длительность сохранения жизнеспособности, мы в 1934—1935 гг. провели ряд опытов с представителями этого рода. В 1934 г. изучали следующие восемь видов: *D. ambigua*, *D. ferruginea*, *D. lanata*, *D. lutea*, *D. nervosa*, *D. purpurea*, *D. sibirica* и *D. siliata*. В процессе проведения опыта вид *D. purpurea* из-за значительной его неоднородности пришлось разбить на несколько форм и отдельно проращивать пыльцу каждой формы. Таких форм нами выделено четыре: с совершенно белыми цветками, с цветками, имеющими некоторую примесь антоциана (светлые), с розовыми цветками и, наконец, типичная форма наперстянки — с пурпурными (темными) цветками.

Таким образом, всего мы изучали в 1934 г. 11 объектов. В 1935 г. проращивали пыльцу только трех основных видов — *D. ambigua*, *D. lutea* и *D. purpurea*.

В 1934 г. исследовалось прорастание свежей пыльцы, выяснялись лучшая концентрация сахарного раствора для проращивания и продолжительность сохранения способности пыльцы к прорастанию при обычных условиях хранения. В 1935 г. мы изучали только продолжительность хранения пыльцы в эксикаторах над серной кислотой и хлористым кальцием. Конечной целью опыта было установить продолжительность сохранения жизнеспособности пыльцы при обычных условиях хранения в эксикаторах над H_2SO_4 и $CaCl_2$, сопоставив характер прорастания при той или другой продолжительности хранения. Для этого собранную пыльцу проращивали в тот же день или в ближайшие два дня, а затем проращивание повторяли через каждые 3—5 дней (а из эксикаторов — через 10—15 дней) до полной потери прорастаемости.

Собирали пыльцу по утрам, после высыхания росы, предпочтительно в ясную солнечную погоду. Созревшие, начавшие лопаться пыльники собирали в маленькие пергаментные пакетики, где их и сохраняли. Пыльники уже в первый день полностью растрескивались, и пыльца высыпалась на стенки пакетиков. Энергичным встряхиванием пакетика пыльцу из разных пыльников перемешивали, чем достигалась большая однородность результатов проращивания в различных повторностях.

При хранении пыльцы в эксикаторах пакетики были открытыми, а при хранении на полке в лаборатории в воздушно-сухом состоянии — закрытыми. Условия хранения были обычные: свет —

Результаты проращивания пыльцы *Digitalis* при разных

Вид	Дата		При концентрации					
	сбора пыльцы	проращи- вания	0		1		5	
			р, %	l, мк	р, %	l, мк	р, %	l, мк
<i>D. ambigua</i>	27.VI	27.VI	79,9	251	74,7	441	81,5	245
<i>D. ferruginea</i>	6.VII	6.VII	67,9	370	72,1	550	84,8	640
<i>D. lanata</i>	27.VI	28.VI	46,3	245	49,8	215	63,9	415
<i>D. lutea</i>	27.VI	27.VI	38,4	257	54,1	275	68,3	279
<i>D. nervosa</i>	27.VI	29.VI	80,1	435	84,9	540	87,8	475
<i>D. purpurea</i>								
белая	15.VI	15.VI	43,6	115	81,4	173	81,6	258
светлая	15.VI	16.VI	77,3	192	84,3	257	90,4	320
розовая	15.VI	16.VI	23,9	124	29,5	300	39,6	330
темная	15.VI	16.VI	43,0	158	62,2	175	77,1	213
<i>D. sibirica</i>	27.VI	28.VI	60,5	351	62,6	458	71,1	480
<i>D. siliata</i>	27.VI	28.VI	70,7	365	74,6	390	84,7	390

дневной, рассеянный; температура хранения и проращивания составляла 20—23°.

Средами для проращивания служили растворы тростникового сахара разной концентрации. Ни желатин, ни агар-агар, так же как и подкисливание или подщелачивание, не применялись. Не добавляли и борную кислоту. Кроме дистиллированной воды в качестве сред использовали 1, 5, 10, 15, 20, 30 и 40%-ный растворы сахара. Во всех этих растворах проращивали только свежую пыльцу для определения оптимальной концентрации раствора сахара. После определенного периода хранения пыльцу проращивали уже в растворе той концентрации, которая при первом проращивании оказывалась оптимальной. Пыльцу, хранившуюся в эксикаторе (в опытах 1935 г.), проращивали только в 15%-ном растворе.

В 1934 г. пыльцу проращивали в восковых камерах на покровном стекле в висячих каплях, а в 1935 г. — в стеклянных камерах (в углублениях предметных стекол), в двух повторениях; на основании полученных данных высчитывали среднее. Проверляли пыльцу на другой день после посева, под микроскопом с увеличением в 100 раз. Подсчет производили в трех полях зрения. Количество измеренных трубок было не менее 12. В опытах 1935 г. длину трубок не измеряли.

Пыльца всех видов рода *Digitalis* была вполне нормально развита, здоровая, зерна — довольно однородные по величине и форме. При проращивании оказалось, что пыльца всех исследуемых видов *Digitalis* прекрасно прорастает в растворах сахара. Уже через 2—3 мин после посева пыльцевые зерна начинали вздуваться с одной стороны, а затем это вздутие вытягивалось в трубку.

концентрациях тростникового сахара в растворе

раствора сахара. %										Процент пыльцы, лопнувшей в последнем растворе
10		15		20		30		40		
р, %	l, мк	р, %	l, мк	р, %	l, мк	р, %	l, мк	р, %	l, мк	
91,4	835	80,5	415	80,9	352	76,3	283	72,1	221	—
84,7	740	80,9	790	59,2	560	55,0	184	0,0	—	35
79,2	596	74,7	530	68,1	480	56,5	385	49,8	210	—
75,7	401	91,0	391	80,1	396	79,6	355	72,0	217	—
89,8	590	84,9	515	82,0	455	80,7	475	68,0	465	—
86,3	374	98,5	467	85,5	390	80,4	259	0,0	—	30
96,5	355	94,0	422	73,8	184	56,2	216	13,4	150	18
97,4	360	98,3	415	96,8	421	87,7	367	0,0	—	25
81,6	261	97,7	414	94,6	296	70,3	210	0,0	—	25
93,5	635	92,6	595	84,9	460	79,9	380	38,5	162	—
79,7	430	81,2	500	87,4	510	70,6	430	62,2	305	—

Процент прорастания свежей пыльцы был очень высокий; иногда пыльца почти полностью прорастала (98,5% у белоцветковой формы). Результаты проращивания сведены в табл. 49 и 50.

Как видно из табл. 49, пыльца всех видов, за некоторым исключением (в 40%-ном растворе не проросла пыльца четырех видов), прорастает во всех взятых нами средах. Даже в чистой воде прорастание пло довольно удовлетворительно: процент проросших зерен не опускался ниже 28,9. Несколько хуже прорастала пыльца при повышенных (превышающих оптимальные) концентрациях сахара.

Непроросшие зерна у свежей пыльцы, как правило, не лопаются. У пыльцы с определенным периодом хранения часть непроросших зерен при проверке оказывалась лопнувшей, и содержимое зерен вытекало в раствор. Количество лопнувшей пыльцы иногда достигало 30—35%, увеличиваясь с повышением концентрации раствора сахара, а также с удлинением срока хранения (см. табл. 49).

Самый высокий процент прорастания (98,5), по данным 1934 г., имеет пыльца белоцветковой формы *D. purpurea*, а самый низкий (79,2) — *D. lanata*; наибольшая длина трубок (595 мк) — *D. lanata* и *D. sibirica*, наименьшая (401 мк) — у *D. lutea*.

При хранении в обычных условиях лаборатории (воздушно-сухое состояние) большинство видов сохраняет всхожесть около 3—5 недель. Пыльца темной (пурпурной) формы *D. purpurea* прорастала даже после 35 дней хранения в 1934 г. и после 20 дней — в 1935 г. Над серной кислотой и хлористым кальцием пыльца сохраняет способность к прорастанию значительно дольше. Так, по данным 1935 г., пыльца *D. purpurea* потеряла способность

Продолжительность сохранения жизнеспособности пыльцы *Digitalis**

Дата проращивания	p, %	t, мк	Дата проращивания	p, %	t, мк
10 %-ный раствор сахара					
<i>D. ambigua</i> (27. VI) **			16. VII	46,6	200
27. VI	91,4	835	20. VII	43,8	184
6. VII	64,9	685	26. VII	10,1	100
12. VII	60,2	570	28. VII	7,2	100
16. VII	31,6	155	1. VIII	0,0	—
20. VII	0,0	—	<i>D. nervosa</i> (27. VI)		
25. VII	0,0	—	29. VI	89,8	590
<i>D. lanata</i> (27. VI)			2. VII	86,9	550
28. VI	79,2	596	6. VII	59,6	265
2. VII	77,5	630	12. VII	43,3	256
6. VII	63,2	415	16. VII	40,1	215
12. VII	59,8	400	20. VII	9,3	110
16. VII	47,8	345	25. VII	0,0	—
20. VII	22,1	205	<i>D. sibirica</i> (27. VI)		
25. VII	12,5	135	28. VI	93,5	635
28. VII	3,8	105	6. VII	55,9	590
1. VIII	0,0	—	10. VII	47,3	351
<i>D. lutea</i> (27. VI)			12. VII	13,7	285
27. VI	75,7	401	16. VII	4,2	100
6. VII	59,2	295	20. VII	0,0	—
12. VII	48,3	225	25. VII	0,0	—
15 %-ный раствор сахара					
<i>D. ferruginea</i> (6. VII)			<i>D. purpurea</i> — светлая (15. VI)		
6. VII	80,9	790	16. VI	94,0	422
9. VII	91,2	830	21. VI	63,1	405
12. VII	78,7	380	25. VI	62,3	315
16. VII	75,3	493	2. VII	38,4	285
20. VII	71,6	386	6. VII	30,1	157
25. VII	70,9	315	10. VII	18,6	125
28. VII	41,2	205	15. VII	1,0	100
2. VIII	30,7	190	20. VII	0,0	—
4. VIII	22,6	185	<i>D. purpurea</i> — розовая (15. VI)		
7. VIII	3,1	100	16. VI	98,3	415
10. VIII	0,0	—	18. VI	96,1	465
<i>D. purpurea</i> — белая (15. VI)			21. VI	92,2	485
15. VI	98,5	467	25. VI	60,3	396
18. VI	89,9	530	2. VII	18,5	170
21. VI	88,3	262	6. VII	11,7	115
25. VI	83,5	275	10. VII	0,0	—
2. VII	40,6	148	<i>D. purpurea</i> — темная (15. VI)		
6. VII	40,1	141	16. VI	97,7	414
10. VII	12,3	135	18. VI	89,6	440
15. VII	2,1	110	21. VI	69,7	325
20. VII	0,0	—			

* Во всех случаях с процентом проращивания ниже 10 предполагалось от 15 до 35% пыльцы.

** Дата сбора пыльцы.

Дата проращивания	p, %	l, мм	Дата проращивания	p, %	l, мм
25.VI	61,9	315	15.VII	14,9	100
2.VII	53,0	195	20.VII	2,9	100
6.VII	46,8	170	25.VII	1,0	100
10.VII	43,2	165	28.VII	0,0	—

20%-ный раствор сахара

<i>D. siliata</i> (27.VI)			12.VII	59,8	300
			16.VII	40,1	236
28.VI	87,4	510	20.VII	3,9	155
2.VII	71,0	640	25.VII	<1,0	100
6.VII	63,1	315	28.VII	0,0	—

проращать только через 140 дней хранения над серной кислотой и через 130 дней — над хлористым кальцием, *D. lutea* — через 135 и *D. ambigua* — через 130 дней над H_2SO_4 и через 115 дней — над $CaCl_2$.

Свежая пыльца при оптимальных условиях проращивания дает пыльцевые трубки прямые или в незначительной степени изогнутые. При ухудшении условий прорастания (увеличении концентрации раствора) пыльцевые трубки искривляются, и тем сильнее, чем хуже условия прорастания. Наиболее прямые трубки давала пыльца в 1%-ном растворе сахара, наиболее изогнутые — в 40%-ном. Такое же явление наблюдалось и в опыте по определению продолжительности хранения, когда даже в оптимальных условиях проращивания пыльцевые трубки все же сильно искривлялись.

В табл. 51 приведены оптимальные концентрации сахара, максимальный процент прорастания, наибольшая длина пыльцевых трубок и продолжительность сохранения способности к прорастанию при хранении ее в обычных условиях (в пакетиках на полках в лаборатории).

В 1935 г. мы провели опыты по изучению способности к сохранению пыльцы *D. ambigua*, *D. lutea* и *D. purpurea* в эксикаторах над концентрированной серной кислотой и хлористым кальцием. Пыльцу заготовили 20 июня и в тот же день осуществили первый посев на 15%-ном растворе тростникового сахара. Результаты проращивания приведены в табл. 52.

На основании полученных нами данных по проращиванию пыльцы наперстянок можно сделать следующие выводы:

1. Пыльца видов *Digitalis* сохраняет способность к прорастанию на искусственных средах до одного месяца и более при обычных условиях хранения и до четырех-пяти месяцев при хранении в эксикаторах над концентрированной серной кислотой или хлористым кальцием.

2. Пыльца видов *Digitalis* вполне развита; зерна однородны по величине, почти полностью отсутствуют ненормальные зерна; прорастаемость высокая — до 98,5%. Все это имеет существенное значение при работах по гибридизации.

Таблица 51

Сводные данные проращивания пыльцы видов *Digitalis*

Вид	Оптимальная концентрация сахара в среде, %	Максимальный процент прорастания пыльцы	Средняя длина трубок в оптимальном растворе, мк	Продолжительность сохранения всхожести, дни
<i>D. ambigua</i>	10	91,4	835	19
<i>D. ferruginea</i>	15	91,2	830	32
<i>D. lanata</i>	10	79,2	630	31
<i>D. lutea</i>	15	90,0	401	31
<i>D. nervosa</i>	10	89,8	590	24
<i>D. purpurea</i>				
белая	15	98,5	530	30
светлая	10	96,5	422	30
розовая	15	98,3	485	25
темная	15	97,7	440	35
<i>D. sibirica</i>	10	93,5	635	19
<i>D. siliata</i>	20	87,4	640	28

Таблица 52

Сохранение способности пыльцы *Digitalis* к прорастанию (%) в эксикаторах над серной кислотой и хлористым кальцием (1935 г.)

Дата проращивания	<i>D. ambigua</i>			<i>D. lutea</i>			<i>D. purpurea</i>		
	в ком-нате	над H ₂ SO ₄	над CaCl ₂	в ком-нате	над H ₂ SO ₄	над CaCl ₂	в ком-нате	над H ₂ SO ₄	над CaCl ₂
20.VI	94,6	94,4	95,1	82,1	82,3	82,1	98,4	98,2	98,1
30.VI	68,9	66,2	66,6	78,6	78,2	78,4	94,7	96,8	96,5
10.VII	24,7	61,4	60,9	65,9	69,7	69,7	88,6	91,2	91,4
20.VII	0,0	56,9	57,2	31,0	64,1	64,8	56,3	88,9	88,6
30.VII	0,0	55,8	55,3	0,0	61,7	61,6	36,3	84,2	84,0
15.VIII	0,0	54,4	54,1	0,0	58,8	58,1	2,0	79,6	79,8
30.VIII		52,5	51,7	0,0	56,9	56,7	0,0	74,0	74,3
15.IX		47,8	47,7		55,3	55,3	0,0	68,9	68,8
30.IX		42,3	42,5		51,8	51,6		60,4	60,1
15.X		21,2	18,3		48,5	48,1		53,2	49,6
30.X		11,6	0,0		22,3	21,6		33,8	19,4
15.XI		0,0	0,0		0,0	0,0		11,1	0,0
30.XI		0,0	0,0		0,0	0,0		0,0	0,0
15.XII								0,0	0,0

3. Наилучшей для проращивания пыльцы всех исследованных видов *Digitalis* является 10—15%-ная концентрация сахарного раствора. Повышение концентрации сахарного раствора не увели-

чивает процент прорастания и приводит к укорочению и искривлению пыльцевых трубок.

4. Способность пыльцы хорошо сохранять всхожесть дает возможность широко применять отдаленную гибридизацию в роде *Digitalis* между видами, зацветающими неодновременно.

ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ СОХРАНЕНИЯ ЖИЗНЕСПОСОБНОСТИ РЫЛЕЦ

Принимая во внимание назначение рылец — улавливать пыльцу и проводить пыльцевые трубки по тканям пестика к семязачаткам, уже а priori следует ожидать менее продолжительного сохранения жизнеспособности рылец по сравнению с пыльцой, что и наблюдается в действительности, за немногими исключениями (у ряда растений из семейства злаковых).

Рыльца некоторых растений способны воспринимать пыльцу и содействовать ее прорастанию задолго до раскрытия цветка, а иногда даже до достижения им нормальных размеров, как это, в частности, наблюдается у пшеницы (Модилевский и др., 1958).

По данным В. Л. Тужикова (1963), у мака масличного рыльце выделяет стигматическую жидкость и готово принять пыльцу за двое-трое суток до раскрытия бутонов. У кукурузы, как указывает Е. И. Устинова (1962), процент завязывания достигает 12,5—14,9 при опылении рылец за пять-семь дней до начала цветения. По наблюдениям Е. И. Харечко-Савицкой (1929), у сахарной свеклы рыльце также созревает за шесть дней до цветения. В стадии бутонов готовы к восприятию пыльцы и рыльца пестиков бобов конских (Ивашкина, 1968), перца стручкового (Ильина, 1968), видов *Nicotiana* (Власов, 1966).

Для лучшего прорастания пыльцы рекомендуется на еще зеленые рыльца наносить стигматическую жидкость со зрелых рылец. Этим приемом у *Nicotiana glauca* удавалось повысить завязываемость семян в 200 раз (Pandey, 1963). Однако следует оговориться, что способность к оплодотворению при опылении недоразвитых или недозрелых рылец довольно часто может объясняться не готовностью их в это время к восприятию пыльцы, а скорее способностью пыльцы, попавшей на рыльце, оставаться там жизнеспособной некоторое время (до созревания рыльца), чтобы затем прорасти и осуществить оплодотворение. Впрочем, как мы уже отмечали, у некоторых растений пыльца способна прорасти и на недозревших, даже недоразвитых, рыльцах.

После успешного опыления (с последующим оплодотворением) рыльце обычно отмирает, завядает и околоцветник. В тех случаях, когда условия роста пыльцевых трубок благоприятные, оплодотворение у ряда растений — некоторых сложноцветных и других — может наступить уже через час или немногим позже, а у

других растений — через несколько часов, а то и дней. Вслед за этим появляются признаки «отцветания», т. е. завядания околоцветника и отмирания рыльца. Правда, у ряда растений околоцветник остается свежим еще некоторое время и после оплодотворения. Если же оплодотворение почему-либо не произошло, рыльце может иногда сохранять жизнеспособность еще несколько дней. Для большинства видов нашей флоры продолжительность жизнедеятельности рылец ограничивается 6—8 днями, и только у сравнительно немногих видов этот срок бывает несколько короче или длиннее.

Жизнеспособность рылец пшеницы, по данным одних авторов (Писарева, 1935; Бабаджанян, 1947; Rajki, 1962; Абрамова, 1966а), сохраняется до 6—9 дней от начала раскрытия цветка, а по данным других (Кочарян, 1948; Kovačik, Holienka, 1963), при повышенной влажности воздуха — до 12—13 дней.

Как указывает Т. А. Стрельцова (1968), рыльца кукурузы сохраняют восприимчивость до 10 дней, а в возрасте 5—7 дней дают даже более высокий процент завязывания, чем свежие. О том же сообщают Б. Н. Журавель и Т. В. Берестиева (1969). Другие авторы (Ленков, 1962; Устинова, 1962; Лищенко, 1969) удлиняют этот срок до 15—17 суток. Примерно столько же сохраняют способность к оплодотворению и рыльца ржи, хотя уже через 13 дней активность пыльцы снижается (Батикян, Чолохян, 1954). Рыльца сорго сахарного жизнеспособны не дольше 6—8 дней (Коновалов, 1969).

А. Н. Пономарев и В. А. Банникова (1969) подметили интересную закономерность: у злаков, цветущих утром (*Alopecurus arundinaceus* Poir., *Dactylis glomerata* L., *Festuca pratensis* Huds., *Phleum pratense* L.), пыльца обладает более высокой и постоянной всхожестью, по сравнению с пыльцой растений, зацветающих в послеполуденное время (*Agropyron pectiniforme* Roem. et Schult., *Agrostis gigantea* Roth., *Elytrigia repens* (L.) Nevski., *Zerna inermis* (Leyss.) Lindm.). Продолжительность жизни пыльцы утренних злаков колеблется от 6 до 36 ч в тени и от 1 до 3 ч на солнце, тогда как пыльца послеполуденных злаков теряет всхожесть уже через 3 мин после высыпания из пыльников (как в тени, так и на солнце).

Около 6—7 дней остаются живыми рыльца многих представителей семейства розоцветных: яблони и груши (Татаринцев, Заец, Кузьмин и др., 1960; наши наблюдения), вишни (Сехпосян, 1966), розы казанлыкской (Стайков, 1962). Такой же срок указывается для рылец люпина (Полканова, 1965), бобов конских (Ивашкина, 1968), клевера персидского (Анастасян, 1968), люцерны (Napson, 1961) и некоторых других растений.

До 5—7 дней сохраняют восприимчивость рыльца цветков томатов (Иорданов, 1963б), перца стручкового (Ильина, 1968) и баклажана (Микаелян, 1964), до 10 суток — рыльца видов *Nicotiana* (Власов, 1966).

У колючелистника качимовидного рыльца завядают уже на 4—5-й день (Беспаяев, 1965). У рылец первоцвета обратноконического (*Primula obconica* Hance.) полная восприимчивость сохраняется в течение 10—12 дней, после чего быстро падает (Dabrowska, 1964). Рыльца подсолнечника, по данным О. Н. Арнольдовой (1926), начинают завядать только через 16 дней. Еще дольше — до 17, а под конец цветения и до 24 дней — сохраняют жизнеспособность рыльца сахарной свеклы (Харечко-Савицкая, 1929а) и *Antirrhinum majus* L. (Knowlton, 1922). Наиболее продолжительной жизнедеятельностью обладают рыльца тропических орхидей, у которых они могут сохраняться до месяца и даже дольше (Кернер, 1902).

Все же, несмотря на относительно длительную восприимчивость рылец у многих растений, наилучшие результаты дает опыление их в момент (или даже накануне) раскрытия цветка (Власов, 1966; Абрамова, 1966а), реже — на 2—3-й день (Полканова, 1965), а в отдельных случаях — даже на 5—7-й день (Стрельцова, 1968). Иногда удавалось наблюдать некоторую разницу в продолжительности жизнеспособности рылец между отдельными сортами или в зависимости от того, пылью какого сорта произведено опыление (Долгушин, 1946), в других случаях такой разницы не установлено (Абрамова, 1966а). Опыление рылец в утренние часы проходит успешнее, по сравнению с дневными и особенно вечерними (Исхакова, 1963).

Возможность пыльцы прорасти на рыльце пестика обуславливается состоянием последнего. Не будучи своевременно опыленным, рыльце остается свежим определенное время и продолжает выделять стигматическую жидкость, как бы выжидая, когда на его поверхность попадет пыльца. По истечении максимального для данного вида срока поверхность неопыленного рыльца (точнее, рыльца неоплодотворенного цветка) подсыхает, а затем начинается его отмирание. Об успешном опылении такого рыльца, разумеется, не может быть и речи.

В отношении того, в какой степени коррелируют жизнеспособность неопыленного рыльца и семязачки, специальные исследования нам неизвестны. М. Йорданов (1963б) вскользь упоминает о том, что у томатов с неодновременным созреванием семязачек в одной завязи уже через два-три дня после раскрытия цветка семязачки, развивавшиеся первыми, начинают отмирать, тогда как еще продолжается образование (развитие) новых семязачек, т. е. задолго до отмирания рыльца. Не располагая соответствующими данными, мы не вправе опаривать высказывания Йорданова, но все же, опираясь на косвенные наблюдения (более или менее успешное опыление застарелых — накануне отмирания — рылец), полагаем, что у большинства растений способность семязачек к оплодотворению сохраняется более продолжительное время, возможно, даже дольше, чем жизнеспособность пыльцы.

ВЛИЯНИЕ ВОЗРАСТА ПЫЛЬЦЫ И РЫЛЕЦ НА РЕЗУЛЬТАТЫ СКРЕЩИВАНИЯ

К вопросу о продолжительности сохранения жизнеспособности пыльцы и рылец у тех или иных растений нельзя подходить формально, полагая, что все различия между «свежей» и «лежалой» пыльцой или «молодыми» и «старыми» рыльцами заключаются только в проценте прорастания или способности к оплодотворению. Эти различия гораздо сложнее.

Уже в начале настоящего столетия Е. Цедербауэр (Zederbauer, 1914, 1917a, b) показал, что при опылении молодых цветков гороха сорта Чудо Америки пыльцой старых цветков сорта Де Грасс доминировал признак морщинистый зеленый вместо обычного, по Менделю, гладкого желтого. Несколько позднее нарушение менделевских закономерностей у гороха при опылении старой пыльцой было установлено и К. Бондом (Bond, 1927). При опылении гороха на стадии бутона отношение семян морщинистых зеленых к гладким желтым составляло 1 : 4, а при опылении зрелого рыльца — 1 : 11. Пыльца гороха в процессе хранения как бы стареет, проявляя при опылении уже другие свойства. Изменение характера доминирования при опылении кукурузы старой пыльцой наблюдал С. Н. Мовсесян (1956).

В опытах К. Корренса (Correns, 1924) опыление старой пыльцой давало ослабленное потомство в сравнении с опылением молодой пыльцой. При употреблении старой пыльцы на грани потери ею жизнеспособности, несмотря на самое обильное нанесение пыльцы на рыльца, образуются только единичные отмирающие зародыши. Подобное же наблюдали при опылении пшеницы А. Ковачик и И. Голенка (Kovačik, Holienka, 1963). Ослабленное потомство получается и при опылении не вполне зрелой пыльцой из молодых цветков. Как показали опыты А. М. Горобца (1953), гетерозис у томатов проявляется наиболее сильно при опылении нормально зрелой пыльцой нормально развитых рылец через один — три дня после начала цветения. При опылении молодых и старых цветков томатов гетерозис в потомстве не проявляется. У хлопчатника молодые и старые рыльца избирают пыльцу своего сорта, зрелые — чужого (Шарипов, 1967).

Опыление рылец конопля старой пыльцой приводит к преобладанию в потомстве особей женского пола (Riede, 1925), тогда как у *Melandrium album* (Mill.) Garke. и *Rumex acetosa* L., по данным Г. Тишлера (Tischler, 1925b), К. Корренса (Correns, 1928) и В. И. Темкина (1963), опыление старой пыльцой дает больше особей мужского пола. Чем объясняется подобное несоответствие, — нам пока не ясно.

В опытах А. Я. Кузьмина (1948), при отдаленной гибридизации у смородины и крыжовника, опыление старых рылец повышало скрещиваемость и одновременно усиливало материнскую наследственность гибридного потомства, тогда как в опытах дру-

гих авторов в подобных случаях усиливалось проявление отцовских признаков (Соколова, 1951, 1956; Айзенштат, Кузича, 1953; Айзенштат, Смолина, 1953; Полканова, 1965). При этом, по данным Е. П. Соколовой (1951, 1956) и Т. П. Полкановой (1965), очень молодые рыльца ведут себя так же, как и старые, повышая проявление отцовских признаков в потомстве. С. Я. Айзенштат и Л. Н. Смолина (1953) наблюдали при скрещивании гороха, что как у старой пыльцы, так и у старого рыльца сила передачи своих признаков потомству ослабевает в одинаковой степени, независимо от того, опылялось ли старое рыльце молодой пыльцой или же, наоборот, старая пыльца опыляла молодое рыльце. Сходные результаты в опытах с тем же-таки горохом были получены и Р. А. Оганесяном (1965).

Таким образом, можно прийти к заключению, что, несмотря на обилие литературного материала, пока можно говорить определенно только о несомненном взаимовлиянии пыльцы и рыльца и возрастных изменений при «старении» как пыльцы, так и рылец, отражающихся на характере и поведении потомства. Однако пока не представляется возможным уловить какую-либо общую закономерность такого взаимовлияния. Необходима тщательная проверка и сличение противоречивых данных в одних условиях проведения опытов, по единой методике. Только тогда можно будет понять, чем вызвана эта противоречивость — индивидуальными особенностями отдельных видов растений или погрешностями в методике проведения опытов тем или иным исследователем.

УСЛОВИЯ, СПОСОБСТВУЮЩИЕ НАИЛУЧШЕМУ СОХРАНЕНИЮ ЖИЗНЕСПОСОБНОСТИ ПЫЛЬЦЫ

Как показывают исследования, одними из главных условий сохранения жизнеспособности пыльцы являются влажность воздуха, в котором она хранится, и содержание влаги в самой пыльце. Многочисленными опытами установлено, что повышенная влажность воздуха влияет отрицательно на сохранность пыльцы большинства видов. На это указывали уже такие исследователи, как И. Симон (Simon, 1910) и М. Пфундт (Pfundt, 1910).

Пфундт отмечал, что при хранении пыльцы над серной кислотой ее всхожесть для некоторых видов от 3 до 30 раз выше, чем при хранении во влажном воздухе. То же отмечал и И. Токугава (Tokugawa, 1914). У ряда исследованных им видов продолжительность сохранения пыльцы в эксикаторах с пониженной влажностью достигала 98 дней, тогда как при обычных условиях (в комнате) пыльца сохранялась не более трех дней. Сходные данные приводят и многие другие авторы * (Roemer, 1914; Knowlton,

* Для пыльцы кукурузы, по данным Г. Наултона (Knowlton, 1922), требуется повышенная влажность воздуха (до 80%).

1922; Nohara, 1924; Holman, Brubaker, 1926; Dengler, Scamoni, 1939; Anita, Cirillo, 1953; King, 1955, 1960, 1963, 1965; Hartmair, Holzt, 1959).

Однако не следует полагать, что излишняя сухость воздуха будет наиболее благоприятной для сохранения способности пылцы к прорастанию. По-видимому, для пылцы каждого вида требуется определенная, оптимальная для нее, влажность воздуха. Абсолютная сухость воздуха губительно действует на сохранность пылцы многих растений. (Dengler, Scamoni, 1939). Влажность воздуха в эксикаторах, как считали Р. Гольман и Ф. Брюйбекер (Holman, Brubaker, 1926), должна быть равной 25%. Примерно такую же цифру указал и А. И. Колесников (1937) для плодовых деревьев. Он рекомендовал сохранять пылцу в эксикаторах над 50—70%-ной серной кислотой.

Во время хранения, особенно в эксикаторах над серной кислотой или хлористым кальцием, пыльца подсыхает. Поэтому рекомендуется перед проращиванием или опылением выдерживать ее в атмосфере с повышенной влажностью. Установлено, что в ряде случаев прорастаемость пылцы плодовых растений в результате 30—40-минутного выдерживания во влажной атмосфере после извлечения из эксикатора заметно повышается (Татаринцев и др., 1960).

Вместе с тем ряд авторов отмечает отрицательное влияние на сохраняемость пылцы злаков и некоторых других растений низкой влажности воздуха. Д. Андронеску (Andronescu, 1915) объяснял это сильной потерей влаги пылцой злаков в сухой атмосфере. По его данным, пыльца кукурузы даже на воздухе в течение двух часов теряет почти половину (49%) своего веса. Наилучшей для хранения пылцы кукурузы Андронеску считает влажность 50—70%, а Г. Наултон (Knowlton, 1922) и Ли Цзи-ген (1957) — даже 80—90%. О благоприятном действии влажного воздуха на пылцу злаков сообщал также Т. Сазаки (Sasaki, 1927). Кроме того, Г. Наултон (Knowlton, 1922) подчеркивал, что пыльца злаков, в частности кукурузы, требует неодинаковой влажности воздуха, в зависимости от метеорологических условий года произрастания подопытных растений.

Не меньшее значение для сохранности пылцы имеет и температура ее хранения. Большинство авторов сходится на том, что лучше всего хранить пылцу при пониженной температуре, в особенности в сочетании с повышенной влажностью воздуха для злаков или, наоборот, пониженной влажностью для других видов (Roemer, 1914; Andronescu, 1915; Knowlton, 1922; Dengler, Scamoni, 1939; Ли Цзи-ген, 1957; Плеханова, 1965). Однако в опытах А. И. Кульбий (1959) пыльца злаков (пшеницы, ржи, ячменя и кукурузы) сохранялась лучше при пониженной температуре и пониженной влажности воздуха (в эксикаторе над хлористым кальцием). Лучшей температурой для хранения пылцы кукурузы

Андронеску (Andronescu, 1915) считает 10—14°, Наултон (Knowlton, 1922) — 6—10°, а И. Былов и Н. Г. Гринкевич (1960) — даже 3—5°. Проводя сравнительное проращивание пыльцы *Antirrhinum majus*, хранившейся при разных температурах (от +40 до —30°), Наултон показал, что ее сохранность удлиняется с понижением температуры хранения. В частности, через 161 день хранения при температуре —17 и —30° прорастаемость пыльцы равнялась 60%. К подобным выводам приходят и более поздние авторы (King, 1960; Sato, Muto, 1954; Ching Te May, Ching Kim K., 1964). Пыльца некоторых растений при замораживании сохраняет жизнеспособность до 2—4 и даже до 9 лет (Johri, Vasil, 1961).

Оригинальный способ хранения пыльцы зернобобовых растений (гороха, фасоли, чины, нута) предложили С. И. Венгровский и Н. И. Джелали (1962). При хранении пыльцы этих растений во вполне сформированных бутонах в 50%-ном сахарном сиропе при температуре 1—2°, в темноте и со сменой сиропа через каждые 5—7 дней, жизнеспособность ее сохранялась вдвое дольше, чем в эксикаторе над хлористым кальцием.

Если низкая температура стойко переносится пыльцой во время хранения, то уже небольшое повышение ее значительно снижает сохраняемость пыльцы. Так, по данным Наултона, пыльца львиного зева, оптимальная температура хранения которой равна 6—10°, при температуре 25° резко снижает, а затем и теряет способность к прорастанию. В опытах С. Ногары (Nohara, 1924) пыльца видов *Salix* при низкой температуре сохраняла жизнеспособность в течение 73 дней, а при повышенной температуре теряла всхожесть уже через 24 ч.

Особенно неблагоприятно отражаются на сохранности пыльцы колебания температуры и влажности воздуха. Повышенная температура или влажность воздуха при хранении все же лучше, чем периодические колебания этих факторов. Подобные колебания влажности особенно часты при пересылке (тем более длительной) пыльцы на значительные расстояния. В этих случаях ее рекомендуется помещать, после предварительного подсушивания, в закрытые пробирки с хлористым кальцием, залитые сверху парафином (Былов, Гринкевич, 1960; Клименко, 1969).

Несколько противоречивые (возможно, из-за видовых особенностей растения) данные об удлинении сроков хранения дает лиофилизация пыльцы. Так, в опытах Н. Пфейффера (Pfeiffer, 1955) пыльца нескольких видов лилий была высушена в течение 3 ч в склянках под вакуумом при температуре —70—80° в присутствии пятиокисного фосфора как дегидрата. Склянки под вакуумом закупоривали и хранили при разной температуре (—20, +0,5, +5° и комнатной) в течение 194 дней. Оказалось, что лиофилизация дает худшие результаты, чем хранение необработанной пыльцы при пониженной температуре (—20°) и относительной влажности 35%, но лучшие, чем открытое хранение при

комнатной температуре. В опытах И. Понцовой (Ронсова, 1959) по лиофилизации пыльцы пшеницы, наоборот, обработанная (лиофилизацией) пыльца при хранении ее замороженной сухим льдом (-78°) и через 14 дней по прорастаемости не отличалась от свежей. Не дало положительных результатов в опытах Понцовой хранение пыльцы пшеницы при низкой температуре (без лиофилизации) как с предварительным подсушиванием, так и без него.

Свежую пыльцу многих видов растений рекомендуется перед закладкой на хранение несколько подсушить, причем продолжительность подсушивания для пыльцы разных видов не одинакова. Так, пыльца кокосовой пальмы, подсушенная сухим льдом в течение 15 мин, сохраняла хорошую жизнеспособность и после шести месяцев хранения в комнатных условиях, тогда как, будучи высушенной в течение 60 мин, заметно снижала свою прорастаемость. Сокращение периода подсушивания до 30 мин и последующее помещение такой пыльцы во влажный воздух на 4 ч улучшали прорастание (Whitehead, 1965). Уайтхед (Whitehead, 1966) дает довольно подробную методику подсушивания пыльцы с промораживанием для хранения и пересылки.

Если сведения в литературе о значении и роли кислорода во время прорастания пыльцы очень скудны и противоречивы, то данных о роли кислорода и других газов при хранении пыльцы в литературе еще меньше. Г. Наултон (Knowlton, 1922) отмечал, что помещение пыльцы в атмосферу, богатую углекислотой, или даже в чистую углекислоту не оказало вредного действия, и даже как будто несколько стимулировало прорастание. Надо полагать, что если это действительно так, то и присутствие других газов (во всяком случае «инертных») вряд ли будет сказываться на всхожести пыльцы. Действительно, в опытах И. Кинга (King, 1963, 1965) пыльца многих растений — яблони, груши, черешни, сливы, персика и ряда цитрусовых — хранилась при -60° . Перед помещением в холодильник пыльцу подсушивали при температуре 21° в течение 24 ч и затем в ампулах помещали в вакуум или в среду, наполненную азотом или гелием, где ампулы и запечатывали. Пыльца яблони сохранялась в таких условиях 16—19 месяцев, груши — 10—15, черешни — 19, сливы — 12—19, персика — 16—27, и цитрусовых — 12—18 месяцев. Столь продолжительное сохранение жизнеспособности пыльцы в атмосфере азота или гелия кажется маловероятным, но имя такого опытного исследователя, как Кинг, не дает оснований сомневаться в точности приведенных данных.

Если пребывание пыльцы в углекислоте в опытах Наултона было кратковременным (до пяти дней), то в атмосфере чистого азота или гелия, в опытах Кинга, пыльца находилась на протяжении всего опыта. В данном случае непонятно, как в таких условиях, при полном отсутствии кислорода, проходили процессы метаболизма, и в первую очередь дыхание пыльцевых зерен? Однако, как говорится, факт остается фактом. В то же время

помещение пыльцевых зерен в атмосферу кислорода, как показывают опыты Наултона, безусловно, сказывается отрицательно на их прорастаемости, точнее, сильно сокращается продолжительность их жизнеспособности, вероятно, в связи с усилением процессов окисления. К сходным результатам пришли позднее И. Са-то и К. Мито (Sato, Muto, 1954), а также И. Ярановский (Jaranowski, 1965).

В отношении действия света на сохраняемость пыльцы литературных данных значительно больше, однако они чаще носят случайный характер и получены обычно только путем сопутствующих наблюдений. Специальных опытов по влиянию света при хранении пыльцы проведено немного (Гревцова, 1963).

Г. Наултон (Knowlton, 1922) сообщает, что еще в 1712 г. Кемпер (Kämper) указывал, что пыльца финиковой пальмы при хранении в темноте не теряет способности к прорастанию на протяжении года. По-видимому, все авторы, имевшие дело с проращиванием и хранением пыльцы, сходятся в мнении о положительном влиянии темноты и отрицательном действии света (в особенности прямых солнечных лучей) на сохранение жизнеспособности пыльцы (Pfundt, 1910; Nohara, 1924; Holman, Brubaker, 1926; Kessler, 1930; Борковская, 1937; Седов, 1955; Гревцова, 1963).

С. Ногара (Nohara, 1924), проведя специальный опыт, отмечал, что при хранении пыльцы видов *Salix* в разных условиях влажности сохраняемость ее в темноте оказывается выше, чем на свету. В опытах В. А. Борковской с пылью томатов «действие прямых солнечных лучей (50°) уже через два часа сильно снижает всхожесть пыльцы, но окончательно убить ее нам не удалось и после 5-часового действия» (1937, с. 58). Опытами Е. Н. Седова (1955) установлено, что пыльца яблони лучше всего сохраняется в темноте, несколько хуже — на рассеянном свету и еще хуже — на прямом солнечном. Возможно, что и быстрая потеря всхожести пыльцы, собираемой пчелами (Голубинский, 1959), частично объясняется действием прямых солнечных лучей. Кемптон (Kempton, 1927) в опытах с кукурузой «нашел, что при сохранении пыльцы на солнечном свету около семи часов повышалась пропорция гибридов с восковым эндоспермом» (цит. по Алешину, 1937, с. 8). К сожалению, нам не удалось ознакомиться с работой Кемптона в оригинале, а из ссылки Е. И. Алешина нельзя понять, в чем здесь дело и как пояснить наблюдаемое Кемптоном явление.

Для селекционных целей пыльцу многих видов собирают и сохраняют, как правило, в чистом виде. В отдельных случаях, в особенности для видов с очень мелкими пыльниками и небольшим количеством пыльцы, последняя часто содержит много примеси, состоящей главным образом из пыльников и их частей. Большое количество подобного рода примеси может отрицательно повлиять на продолжительность сохранения жизнеспособности

пыльцы, привести к ее увлажнению и даже подпреванию, в особенности при хранении пыльцы в закрытых сосудах. Однако о специально поставленных опытах по изучению влияния отдельных частей цветка на сохраняемость пыльцы мы сообщений не нашли.

Ли Цзи-ген успешно проводил опыты по хранению «пыльцы пшеницы в колосьях, поставленных в пробирку с водой, что имеет значительное преимущество перед хранением пыльцы в пыльниках. Пыльца, хранившаяся в колосьях при низкой положительной температуре, сохраняет жизнеспособность в течение 13 дней. Опыление кастрированных цветков такой пылью дает высокий процент завязывания зерен даже после 10-дневного хранения, тогда как жизнеспособность пыльцы, хранившейся в пыльниках, резко падает даже на второй день хранения» (1957, с. 18).

Нам кажется, что столь заметная разница в жизнеспособности пыльцы получена Ли Цзи-геном не только вследствие более благоприятных условий хранения ее, но и благодаря постепенному раскрытию новых цветков в верхней части колосьев, пыльца которых в начале опыта была еще совсем зеленой, но постепенно, в процессе хранения, созревала. Если бы колосья сохранялись не в воде, а в сухом воздухе и молодая пыльца не имела бы возможности более или менее нормально созревать, мы полагаем, результаты получились бы иными.

Несколько сходным способом хранения пыльцы (точнее, регулированием высыпания ее из пыльников в желаемые сроки) является хранение срезанных в зимнее время веток деревьев в прохладном помещении до того момента, когда возникает потребность в пыльце. Тогда ветки переносят в теплое помещение и ставят в воду. Через несколько дней на них распускаются листья и раскрываются цветки. Пыльца из таких веток в опытах С. И. Машкина (1959, 1960) и других авторов по своей жизнеспособности не уступала пыльце из нормально (на дереве) раскрывшихся цветков. Так можно растягивать получение жизнеспособной пыльцы на довольно продолжительный срок, обеспечивая возможность скрещивания неодновременно зацветающих форм или видов.

Некоторые авторы предлагают для предотвращения высыхания при хранении или пересылке пыльцы разбавлять ее различными порошкообразными веществами (Antles, 1954; Jaganowski, 1965; Рыбин, 1968). Подобных веществ было испытано около 30, из них наибольшее распространение получили споры плауна, альбумин куриного яйца, казеин, тальк. «Для удачной разбавления необходимо, чтобы пыльца была сухая, порошкообразная. При влажной пыльце порошкообразный разбавитель, поглощая влагу, прилипает к пыльце. В этом случае процент прорастания пыльцы снижается, падет также и процент завязывания плодов при опылении такой пылью... Метод разбавления дает возможность расходовать пыльцу значительно экономнее, чем и объясняется быстрое распространение указанного метода в практике» (Рыбин, 1968, с. 48). И. Ярановский (Jaganowski, 1965) видит недостаток

данного метода в том, что порошок разбавителя при опылении изолирует пыльцу от тканей рыльца, что может иногда отразиться на успешности скрещивания.

На жизнеспособности пыльцы при хранении, безусловно, должны сказаться метеорологические и экологические условия произрастания растений, с которых собиралась пыльца. Сопоставив данные, полученные в результате проращивания пыльцы большого числа видов, М. Пфундт (Pfundt, 1910) пришел к выводу, что пыльца растений-ксерофитов сохраняет жизнеспособность дольше, чем пыльца мезофитов. Доказательством безусловного влияния метеорологических и экологических факторов на прорастание и жизнеспособность пыльцы могут служить указания Г. Наултона (Knowlton, 1922) на неодинаковое отношение к влажности воздуха при хранении пыльцы кукурузы, собранной в разные годы. Однако, как мы уже отмечали, для выяснения этого вопроса необходимы специальные исследования.

ОБ ОСТОРОЖНОСТИ ПРИ ПЕРЕНОСЕ ДАННЫХ ПО ПРОРАЩИВАНИЮ ПЫЛЬЦЫ НА ИСКУССТВЕННЫХ СРЕДАХ В ЕСТЕСТВЕННЫЕ УСЛОВИЯ

В свое время исследователи возлагали большие надежды на широкие возможности метода проращивания пыльцы на искусственных средах для селекционной практики, механически и полностью перенося полученные в лаборатории данные в естественные условия. Однако уже во втором десятилетии нашего века все чаще появляются сообщения, не оправдывающие столь большого оптимизма, и все больше встречается указаний на несоответствие данных проращивания пыльцы *in vitro* результатам, полученным при скрещивании (Knight, 1917; Martin, Yocum, 1918; Auchter, 1921; Knowlton, 1922).

Косвенное подтверждение этого можно найти уже у Ф. Страсбургера (Strasburger, 1886), отмечавшего более высокий процент крахмала в пылевых трубках, полученных *in vitro*, в сравнении с трубками, полученными при опылении.

В 1914 г. Т. Ремер (Roemer, 1914) описал случай, когда пыльца *Streptocarpus*, не прораставшая на сахарных растворах, нормально оплодотворяла при опылении. Он высказал предположение, что в его опыте прорастание как бы утратившей жизнеспособность пыльцы было стимулировано действием специфических веществ, выделяемых как самими пылевыми зернами, так и рыльцами пестиков. Позднее Г. Наултон (Knowlton, 1922), а за ним и другие авторы также приходят к выводу о недопустимости прямого переноса данных проращивания пыльцы на искусственных средах в естественные условия, указывая на факты, когда пыльца, хорошо прорастающая на искусственных средах, оказывалась мало пригодной для нормального оплодотворения. К сход-

ным выводам приходит в опытах с сахарной свеклой Е. И. Харченко-Савицкая (1930). В особенности скептические высказывания по этому поводу встречаем в работах Г. Камлаха (Kamlah, 1928) и Е. Кесслера (Kessler, 1930). И если отдельные авторы — С. Ногара (Nohara, 1924) в опытах с пылью *Salix*, Ф. Гаулет (Howlett, 1927) — в опытах с пылью яблони и другие — остаются на позициях признания прямой связи результатов проращивания на искусственных средах и на рыльцах столбиков, то большинство исследователей более осторожны в своих допущениях.

Интересные опыты были проведены в Центральном научно-исследовательском институте табака в Раджамундри (Индия). Гибрид F_1 от скрещивания *Nicotiana longifolia* $\times$ *N. alata* почти полностью стерилен. Пыльцевые зерна этого гибрида на рыльцах как своего цветка или цветка другого растения гибрида, так и на рыльцах цветков обеих родительских форм не прорастают. Однако на искусственной среде (сахароза с агар-агаром) уже через 4 ч после посева проросло до 90% зерен. Правда, только половина пылевых трубок при этом была нормальной. В остальных случаях или проросло по две трубки из одного зерна, или же трубки ветвились, оставались очень короткими и т. д. (Krishnamurty, Apparao, 1958). По данным Г. Беннета (Bennett, 1959), при проращивании пыли высоко- и низкопродуктивных клонов *Paspalum* достоверной разницы в прорастании не обнаружено. Т. Виссер (Visser, 1955) пытался установить зависимость между процентом прорастания пыли и завязываемостью плодов при опылении. По его наблюдениям, пыльца яблонь и груш с процентом прорастания ниже 20 вовсе не завязывает плодов или завязывание их бывает очень слабым. При прорастании от 20 до 40% пыли завязывание бывает от слабого до умеренного, при прорастании от 40 до 60% — завязывание от умеренного до нормального и при прорастании свыше 60% наблюдалось вполне нормальное завязывание. В то же время Виссер отмечает возможность завязывания плодов даже в том случае, когда к мертвой пыли добавить только 1—2% жизнеспособной, но при условии обильного нанесения такой пылесмеси на рыльца. Отсюда можно сделать вывод, что плохая завязываемость в опытах Виссера при опылении слабо прорастающей пылью заключается, по-видимому, не в недостаточном проценте жизнеспособной пыли, а в низком качестве способных к прорастанию пылевых зерен. Ведь установлено, что, хотя в отдельных случаях старая пыльца и сохраняет способность к прорастанию на искусственных средах, спермии ее уже не вызывают оплодотворения (Модилевский, 1953а). С другой стороны, пыльца яблони некоторых сортов, прорастающая на искусственных средах только на 35%, при опылении ею рылец давала довольно высокий урожай плодов (Overley, Bullock, 1947). Бывает и наоборот, когда, как пишет В. А. Рыбин, «хранившаяся пыльца не прорастает на искусственной среде, но при опылении вызывает завязывание плодов и дает удовлетво-

рительный урожай» (1948, с. 49). Последнее Рыбин объясняет отсутствием в пыльце (потерей при хранении) необходимых ей для прорастания на искусственных средах веществ, которые она получает на рыльце и в тканях столбика.

Несколько скептическому отношению пловодоводов к результатам проращивания пыльцы на искусственных средах способствовало в значительной степени явление так называемой «несовместимости» ряда сортов плодовых растений, т. е. неспособности пыльцы одного сорта оплодотворять цветки другого сорта.

В настоящее время является общепринятым понимание относительности данных проращивания пыльцы на искусственных средах, служащих лишь некоторым, правда, довольно существенным, ориентиром в гибридизационной работе. Проращивание пыльцы на искусственных средах может дать определенный ответ, да и то главным образом для видов с более или менее хорошо прорастающей *in vitro* пыльцой, на вопрос, жизнеспособна ли вообще данная партия пыльцы и можно ли ее использовать в гибридизационной работе, что особенно важно знать после пересылки или продолжительного хранения ее. Естественно, уже и такой ответ для селекционеров имеет весьма большое, а иногда и решающее значение.

Необходимо при этом подчеркнуть, что отечественные авторы (Пашкевич, 1931; Черненко, 1934; Поддубная-Арнольди, 1938; Яковук, 1941; Михайлова, 1962) с самого начала исследований почти единодушно придерживались мнения об условности полученных ими данных. Правда, В. В. Пашкевич (1931) отмечал, что, как правило, данные проращивания пыльцы на искусственных средах все же в значительной степени соответствуют результатам опыления рылец столбиков.

Чем же объясняется далеко не полное соответствие данных проращивания пыльцы на искусственных средах результатам, полученным в опытах *in vitro*?

Объясняется это целым рядом причин, как чисто механических, так и физиологического порядка, многие из которых вообще не учитывались исследователями прежних лет. Первые исследователи полагали, что пыльца, способная прорасти на искусственных средах, в такой же мере (и в том же проценте) будет прорасти и на рыльцах пестиков. Когда же сопоставление данных проращивания на средах не соответствовало результатам опыления, вначале искали чисто механическую причину. Высказывалось предположение, что часть трубок не в состоянии пройти весь длинный путь от рыльца вдоль столбика до семязачатка завязи, что и снижало якобы процент завязывания семян. Одним из доказательств этого положения служила разница в величине пыльцевых зерен противоположных форм гетеростильных растений. В пыльниках короткостолбчатых форм рыльца значительно крупнее якобы потому, что, прорастая на рыльцах длинностолбчатых форм, она вынуждена давать пыльцевые трубки значительно длин-

нее, следовательно, и питательных веществ в ней для образования трубок должно быть больше. Отсюда становится невозможным и всякое «опыление цветов с длинными столбиками пылью сортов с короткими столбиками вследствие неспособности пылинки давать достаточную длинную ростовую трубку» (Черняев, 1928, с. 10). Несостоятельность подобного утверждения стала очевидной, когда удалось довольно легко удвоить путь пылевой трубки от рыльца к семязачатку путем прививки одного столбика на другой, что свидетельствует об использовании пылевой трубкой необходимых для ее роста веществ из тканей столбика.

Другие авторы полагали, что маложизнеспособные пылевые трубки не в состоянии продвигаться в тканях пестика просто из-за механических препятствий, которые могут преодолеть только трубки наиболее жизнеспособных пылевых зерен и т. д. Так, Г. Вульф (Wulf, 1935) отмечал, что на искусственных средах пылевые трубки *Marthecium ossifragum* бывают в пять-шесть раз толще, чем в столбике. Различен и характер деления ядра генеративной клетки пылевого зерна при культуре на искусственных средах и в естественных условиях. В данном случае, по-видимому, сказывается механическое действие тканей столбика на характер роста трубок, не дающее им сильно разрастаться в толщину, одновременно способствуя прорастанию их к семязачаткам.

С установлением действия секретов рылец на прорастание пыльцы (Branschmidt, 1929, 1930) многие авторы стали объяснять несоответствия в результатах, полученных разными исследователями, особенностями взаимодействия секретов рылец и зерен пыльцы. В действительности вопрос взаимодействия пыльцы и пылевых трубок с тканями пестика намного сложнее. В самом деле, из предыдущих разделов мы видели, насколько сложными являются взаимодействия в компонентах пыльцесмесей при совместном проращивании. Эти взаимодействия намного усложняются при включении в процесс секретов рылец. Еще сложнее учитывать влияние внешних факторов. С другой стороны, взаимодействием пыльцы и секретов рылец дело не ограничивается. Ведь по длине пестика химизм среды для пылевых трубок (те же секреты) сильно изменяется, а следовательно, усложняются и взаимоотношения тканей столбика с растущими пылевыми трубками (работы Полякова, Михайловой, Бритикова и др.).

В настоящее время о взаимодействиях между пылью и тканями пестика можно говорить лишь в самой общей форме, и для разрешения вопроса, как справедливо отмечает П. В. Михайлова, при постановке опытов, необходимо «отдифференцировать разные формы взаимодействия» (Михайлова, 1951, с. 70), чтобы таким путем приблизиться к пониманию процесса опыления и оплодотворения в целом. Широкие исследования в этом направлении проводятся в Советском Союзе. В частности, следует отметить работы И. М. Полякова и П. В. Михайловой о множествен-

ности и избирательности оплодотворения, Г. А. Бабаджаняна и А. Е. Коварского с сотрудниками — по вопросам пыльцевого ментора, Е. А. Бритикова с сотрудниками — по созданию биохимической модели пыльцевого ментора воздействием ферментов, витаминов, бора, ауксина и др. Воздействуя подобными веществами, удавалось снижать депрессию от инцухта у ржи, аналогично влиянию чужеродной пыльцы (Бритиков, Петропавловская, 1954; Голубинский, 1971а, б).

Считая недопустимым механический перенос данных проращивания пыльцевых зерен на искусственных средах в естественные условия, мы все же должны отметить, что метод проращивания пыльцы на искусственных средах представляет несомненный практический интерес для селекционеров уже хотя бы потому, что, быстро определив жизнеспособность пыльцы, селекционер гораздо увереннее может осуществлять гибридизацию. Последнее, как мы уже отмечали, очень важно при получении пыльцы со стороны или после продолжительного хранения. И действительно, даже селекционеры, прекрасно понимающие условность данных проращивания пыльцы на искусственных средах, считают обязательной проверку ее жизнеспособности проращиванием в искусственных условиях (Черненко, 1934; Фетисов, Крюкова, 1960). В этих случаях селекционеру важно знать оптимальные условия прорастания пыльцы конкретного вида на искусственных средах.

ЛИТЕРАТУРА

- Абаева С. С. Влияние высоких температур на жизнеспособность пыльцы хлопчатника.— ДАН СССР, 1941, 32, 6, с. 443.
- Абрамов Н. А. Отбор пыльцы с целью повышения выхода культурных семян.— С.-х. биол., 1969, 2, с. 275.
- Абрамова З. В. Жизнеспособность пыльцы пшеницы в зависимости от способа хранения.— Зап. Ленингр. с.-х. ин-та, 1966а, 105, 3, с. 30.
- Абрамова З. В. Продолжительность жизнеспособности пестика пшеницы в зависимости от условий произрастания растений.— Зап. Ленингр. с.-х. ин-та, 1966б, 105, 3, с. 22.
- Аганесян С. Г., Апинян М. А. Величина пыльцевых зерен на разных зонах колоса, их жизнеспособность и процент завязывания семян при опылении ими.— Изв. АН АрмССР.— Биол. и с.-х. науки, 1950, 2, 6.
- Айзенштат Я. С. О роли количества пыльцы в наследовании признаков.— Успехи соврем. биол., 1953, 35, 2, с. 271.
- Айзенштат Я. С. Влияние условий оплодотворения на наследственную переработку.— В кн.: Вопросы биологии оплодотворения. Изд-во ЛГУ, 1954а, с. 73.
- Айзенштат Я. С. Влияние чужеродного доопыления на жизнеспособность старой пыльцы.— ДАН СССР, 1954б, 47, 5, с. 907.
- Айзенштат Я. С. Влияние срока хранения пыльцы на формирование наследственности потомства.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1954в, 4, с. 42.
- Айзенштат Я. С. Влияние многократных опылений на наследование признаков.— ДАН СССР, 1954г, 97, 4, с. 737.
- Айзенштат Я. С., Заливская Е. Увеличение плодовитости при ограниченном опылении добавлением пыльцы далеких видов.— Учен. зап. ЛГУ, 1951, 26, 139, с. 98.
- Айзенштат Я. С., Кузина В. И. Влияние возраста половых элементов на формирование гибридных семян гороха.— Учен. зап. ЛГУ, 1953, 165. Сер. биол. науки, 33, с. 13.
- Айзенштат Я. С., Смолина Л. Н. Влияние сроков хранения пыльцы на развитие признаков у гибридов гороха.— Учен. зап. ЛГУ, 1953, 165. Сер. биол. науки, 33, с. 53.
- Айзенштат Я. С., Шипилова И. И. Особенности прорастания пыльцы в разном возрастном состоянии цветка у томатов и гороха.— Докл. ВАСХНИЛ, 1957, 3, с. 29.
- Алексеев А. И. Жизнеспособность пыльцы и рыльца у люпина.— Селекция и семеноводство, 1951, 11, с. 54.
- Алешин Е. И. Селекция плодовых растений. М., Сельхозгиз, 1936.
- Алешин Е. И. Воздействие на пыльцу как один из новых методов селекции плодовых.— Тр. Краснодар. с.-х. ин-та, 1937, 9, с. 3.
- Алиев М. Прорастание пыльцы хлопчатника в зависимости от времени и способов опыления.— В кн.: Труды конференции молодых ученых Таджикистана. Душанбе, «Ирфан», 1966, с. 7.

- Алманиязов А. А., Беленкова Г. П.** О жизнеспособности пыльцы у сортов кукурузы в условиях Алма-Атинской области.— Вестн. с.-х. науки (Каз.), 1964, 3, с. 69.
- Альберт Великий.** О растениях.— В кн.: Агрικультура в памятниках западного средневековья. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1936.
- Альтедауэн.** К вопросу об оплодотворении гречихи.— Журн. опыт. агроп., 1907, 8, 4, с. 407.
- Анастасян Р. Е.** Изучение продолжительности жизнеспособности пыльцы и рыльца у персидского клевера.— Биол. журн. Армении, 1968, 21, 6, с. 99.
- Андреев В. Н.** Пыльца растений, собираемая пчелами. Харьков, 1925.
- Аникиев В. В.** Опыт определения фертильности пыльцы методом витальной окраски.— Учен. зап. Ленингр. пед. ин-та им. А. И. Герцена, 1949, 82.
- Арендт Н.** К вопросам биологии цветения и плодоношения маслины.— Тр. Гос. Никит. ботан. сада, 1934, 14, 2, с. 119.
- Арнольдская О. Н.** К биологии цветения подсолнечника в связи с техникой его скрещивания.— Журн. опыт. агроп. юго-востока. 1926, 3, 1, с. 1.
- Арутюнова Л. Г.** Наследственные изменения хлопчатника под воздействием пыльцы других родов.— Агроботаника, 1952, 3, с. 27.
- Арутюнова Л. Г., Губанов Г. Я.** К биологии оплодотворения хлопчатника.— Агроботаника, 1950, 6, с. 94.
- Асламян Е. Е.** Прорастаемость пыльцы виноградной лозы в присутствии серы.— Виноделие и виноградарство СССР, 1948, 3, с. 28.
- Асламян Е. Е., Арапьян А. Г.** Проращивание пыльцы винограда на искусственных средах.— Изв. Арм. ФАН СССР, 1942, 6(20), с. 79.
- Астаджов Н.** Влияние на чуждородовия прашец или селекция на нови самоопрашени линии царевица.— Растениеведни науки, 1966, 3, 6, с. 3.
- Астагова А.** Життєздатність і далекість польоту пилку конопель.— Технічні культури, 1939, 5-6, с. 96.
- Атабекова А. И.** О прорастании пыльцы люпина.— Изв. АН АрмССР. Биол. и с.-х. науки, 1956, 9, 2, с. 67.
- Атабекова А. И., Устинова Е. И.** Цитология растений. М., «Колос», 1967.
- Афанасьева А. С.** Роль дополнительного опыления в процессе оплодотворения.— Тр. Ин-та генетики АН СССР, 1964.
- Бабаджанян Г. А.** Избирательная способность оплодотворения с.-х. растений. Ереван, Изд-во АН АрмССР, 1947.
- Бабаджанян Г. А.** Чужеродное опыление растений. Ереван, Изд-во АН АрмССР, 1962.
- Базавлук В. Ю.** Влияние ограниченного и избыточного опыления на образование семян и развитие потомства у *Mirabilis jalapa*.— Тр. Ин-та генетики АН СССР, 1953, 20, с. 94.
- Балышев А. Н., Фирсов И. П., Орлов И. Р.** Некоторые биологические особенности полиплоидных форм свеклы и вопросы семеноводства полиплоидных сахарно-кормовых гибридов.— Докл. ТСХА, 1965, 108.
- Банникова В. А.** О прорастании и жизнеспособности пыльцы ржи.— Уч. зап. Перм. ун-та, 1966, 130, с. 71.
- Баранов П. А.** История эмбриологии растений. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1955.
- Бардьер Н. Г.** Межсортный ментор пыльцы при самоопылении озимой пшеницы.— В кн.: Труды 3-й Научной конференции молодых ученых Молдавии. Биол. и с.-х. науки, 2. Кишинев, 1964, с. 50.
- Батджер Л.** Регуляторы роста растений в сельском хозяйстве. М., ИЛ, 1958.
- Батикян Г. Г., Чолалян Д. П.** К вопросу биологии цветения ржи.— Изв. АН АрмССР. Биол. и с.-х. науки, 1954, 7, 11, с. 3.
- Батикян Г. Г., Чолалян Д. П.** Процесс оплодотворения и наследования признаков кукурузы при опылении разновозрастных пестичных цветков.— Изв. АН АрмССР. Биол. и с.-х. науки, 1961, 14, 3, с. 9.
- Батыгина Т. В., Долова О. А., Коробова С. Н.** Поведение пылевых трубок при внутри- и межвидовой гибридизации.— ДАН СССР, 1961, 136, 6.
- Баларева С. Н.** Фертильность пыльцы некоторых диких видов картофеля,

- устойчивых к колорадскому жуку.— Бюл. Всесоюз. ин-та растений, 1958, 5, с. 26.
- Беляева Н. С. Рост пылевых трубок и спермиогенез при скрещивании разнохромосомных видов хлопчатника.— Изв. АН СССР. Сер. биол. наук, 1969, 1, с. 3.
- Бенецкая Г. К., Тонян Ц. Р. Изменчивость пылевых зерен кукурузы при различных способах опыления.— Изв. АН АрмССР. Биол. и с.-х. науки, 1959, 3, 9.
- Бербанк Л., Хол В. Жатва жизни. М., Сельхозгиз, 1939.
- Беркут О. Д. Применение смеси пыльцы по методу Мичурина.— За мичуринское плодоводство, 1936, 3, с. 63.
- Веспяев С. Б. Жизнеспособность пыльцы и рыльца колючелистника какавиовидного.— Бюл. Гл. ботан. сада, 1965, 58, с. 85.
- Вібікава В. Ф. Уплыў бору на праростанне пылку і рост пылковых трубак некаторых відаў багу.— Весці АН БССР. Сер. біял. навук, 1964, 3, с. 41.
- Бибикова В. Ф. Влияние температуры на активность прорастания пыльцы некоторых видов сирени.— В кн.: Ботаника. Исследования, 7. Минск, «Наука и техника», 1965, с. 154.
- Блаузмас П. И., Урбетите П. М. Влияние тиамина и гиббереллина на рост и цветение некоторых декоративных растений.— В кн.: Физиологически активные вещества и их применение в растениеводстве. Вильнюс, 1965.
- Бобко Е. В. Что дают наши исследования по вопросу об удобрительном действии бора.— В кн.: Микроудобрения. М., Изд-во ВАСХНИЛ, 1937.
- Бобко Е. В., Матвеева Т. В. Методика определения бора в почвах и растениях.— Журн. прикл. химии, 1936, 9, 3, с. 532.
- Бобко Е. В., Панова А. В. К вопросу о роли бора в растениях.— Ботан. журн. СССР, 1941, 26, 1, с. 10.
- Бобко Е. В., Церлинг В. В. Влияние бора на репродуктивное развитие растений.— Ботан. журн. СССР, 1938, 23, 1, с. 3.
- Бобко Е. В., Якушкина Н. И.— ДАН СССР, 1945, 48, 2.
- Боданов П. Л. О способах хранения пыльцы древесных пород в связи с селекцией.— Сов. ботаника, 1935, 1, с. 98.
- Бойсен-Иенсен П. Ростовые гормоны растений. Биомедгиз, М., 1938.
- Бологов А. Т. Избранные сочинения по агрономии, плодоводству, лесоводству, ботанике. М., Изд-во МОИП, 1952.
- Борзакієська І. В. Життєздатність пылку деякіх оранжерейных рослін.— Тр. Ботан. саду ім. акад. Фоміна, 1948, 19, с. 213.
- Борковская В. А. К физиологии пыльцы томата.— Тр. Каменно-степной селекц. станции, 1937, 1, с. 49.
- Борматаў У. Я., Загрэкава В. М., Семярыхіна С. Я. Асаблівасці прарастання пылку дыплоідных і тетраплоідных цукровых буракоў.— Весці АН БССР. Сер. біял. навук, 1969, 2, с. 46.
- Бородин И. П. Процесс оплодотворения в растительном царстве. СПб, Изд-во журн. «Мир Божий», 1896.
- Бреславец Л. П. Дифференциальное оплодотворение конопля.— ДАН СССР, 1935, 2, 3-4, с. 297.
- Бритиков Е. А. О влиянии опыления на обмен веществ в пестике кукурузы.— ДАН СССР, 1951, 78, 5, с. 1037.
- Бритиков Е. А. О некоторых особенностях прорастания пыльцы и роста пылевых трубок в тканях пестика.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1952, 1.
- Бритиков Е. А. К физиолого-биохимическому анализу прорастания пыльцы и роста пылевых трубок в тканях пестика.— Тр. Ин-та физиол. растений им. К. А. Тимирязева, 1954, 8, 2, с. 3.
- Бритиков Е. А. Физиология опыления и оплодотворения у растений. М., «Знание», 1957.
- Бритиков Е. А., Лащенкова Р. Н., Виссарионова В. Я. О механизме действия чужеродной пыльцы на самооплодотворение перекрестноопылятелей.— Физиол. растений, 1955, 2, 5, с. 432.
- Бритиков Е. А., Мусатова Н. А., Владимирцева С. В. Влияние пролина

- и его антиметаболитов на прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок.— Физиол. растений, 1966, 13, 6, с. 978.
- Бригиков Е. А., Петропавловская Р. Н.* Влияние ферментов, витаминов и стимуляторов типа ауксинов на завязывание семян при инцухте ржи.— ДАН СССР, 1954, 97, 2, с. 341.
- Бугаенко Н. И.* Изучение биологии цветения табака.— Сб. работ по селекции, генетике и семеноводству табака и махорки, 1936, 2, 132, с. 18.
- Былов В. Н., Гринкевич Н. Г.* Жизнеспособность и условия длительного хранения пыльцы.— Цветоводство, 1960, 6, с. 8.
- Важницкая Е. Ф.* О жизнеспособности пыльцы брюквы и репы.— В кн.: Сборник трудов аспирантов и молодых научных сотрудников. (Всесоюз. ин-т растениеводства). 1960, с. 249.
- Василев В.* Върху възможностите за ограничаване предберитвеното опадване на плодове при Вильмова масловка и Понска круша.— Градинарска и лозарска наука, 1964, 1, 3, с. 15.
- Васильева О. А.* Цитоэмбриологическое исследование множественного оплодотворения у гороха.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1954, 2.
- Васильев И. В.* Влияние бора на прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок томата.— ДАН СССР, 1941, 30, 6, с. 530.
- Васильев Ю. П.* К изучению влияния секреции рыльца и семязпочек на прорастаемость пыльцы некоторых растений.— Ботан. журн. СССР, 1934, 19, 4, с. 321.
- Васильев Ю. П.* Значение бора для процесса оплодотворения.— За мичуринское плодоводство, 1937, 4.
- Вдовцева Т. А.* Особенности прорастания пыльцы при скрещивании персика со сливой домашней.— Агроботаника, 1958, 2, с. 133.
- Венгренковский С. И., Джелали Н. И.* Новое в хранении пыльцы зернобобовых растений.— Вестн. с.-х. науки, 1962, 10, с. 103.
- Венгренковский С. И., Постологий А. А.* Определение степени самонесовместимости у люцерны.— Докл. ВАСХНИЛ, 1969, 12, с. 11.
- Веприков П. И.* Опыление сельскохозяйственных растений. М., Сельхозгиз, 1936.
- Верещагин В. И.* Простой метод определения жизнеспособности пыльцы гречихи.— Селекция и семеноводство, 1963, 3, с. 66.
- Вернер А. Р., Третьякова К. Е.* Условия хранения и жизнеспособность пыльцы кукурузы, земляники и яблони.— Тр. Центр. сиб. ботан. сада, 1961, 5, с. 89.
- Власов В. И.* Изучение жизнеспособности пыльцы и пестиков диких видов табака.— Табак, 1966, 1, с. 51.
- Вольф В. Г.* Роль пыльцы как ментора в развитии подсолнечника.— Тр. Укр. ин-та растениеводства, селекции и генетики, 1959, 4, с. 93.
- Вольф В. Г.* Статистическая обработка опытных данных. М., «Колос», 1966.
- Вольф К. Ф.* Теория зарождения. М., Изд-во АН СССР, 1950.
- Вострикова А. И.* Возрастная изменчивость и процессы оплодотворения у мака масличного. Автореф. дис. Краснодар, 1949.
- Врублевский А. Л.* О действии гиббереллина на эмбриологические процессы у яблони.— В кн.: Экспериментальная ботаника. Минск, «Высшая школа», 1966, с. 58.
- Всевожская Г. К.* Влияние альфа-нафтилуксусной кислоты и других стимуляторов роста на урожай семян конопли.— ДАН СССР, 1949, 65, 2, с. 233.
- Вульф Е. В.* Иозеф Кельрейтер, его жизнь и научные труды.— В кн.: Кельрейтер И. Учение о поле и гибридизации у растений. М.—Л., Сельхозгиз, 1940.
- Высокоостровская И. Б.* Некоторые данные по изучению процесса оплодотворения у краснокочанной капусты при инцухте с добавлением чужеродной пыльцы.— Учен. зап. ЛГУ, 1953, 165. Сер. биол. наук, 33. Генетика, с. 34.
- Газрилова О. М.* Краткий очерк по истории вопроса о роли количества мужских половых элементов в оплодотворении.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1954, 5, с. 110.

- Гаврилова О. М. Влияние количества пыльцы на процесс оплодотворения у *Mirabilis jalapa*.— ДАН СССР, 1963, 151, 6, с. 1444.
- Гамбаров Р. К. Морфология и жизнеспособность пыльцы некоторых сортов гиацинта.— Учен. зап. Азерб. ун-та. Сер. биол. наук, 1968, 1, с. 22.
- Гамкрелидзе. Потребность в боре известкованных подзолов.— Химизация соц. землед., 1934, 10.
- Генкель П. А. Физиология растений с основами микробиологии. М., Учпедгиз, 1962.
- Генчев С., Гюров С. Влияние на някои витамини, растетни вещества и микроелементи върху покръпването на прашеца и растета на прашниковите тръбици при доматите.— Градинарска и лозарска наука, 1964, 1, 7, с. 49.
- Георгиева-Тодорова И. Изучаване влиянието на чуждородовия прашец при самоопрашването на слънчогледа.— Изв. Ин-та растен. Бълг. АН, 1963, 16, с. 37.
- Герасимова-Навашина Е. Н. Пыльцевое зерно, гаметы и половой процесс у покрытосеменных.— Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 7, 1951, 2, с. 294.
- Геринг Х. О проращивании пыльцы ржи на искусственной среде.— Науч. докл. высш. школы. Биол. науки, 1960а, 1, с. 158.
- Геринг Х. Изучение процесса оплодотворения и развития потомства при инкуте ржи и кукурузы. Автореф. дис. МГУ, 1960б.
- Геринг Х. Преодоление депрессии прорастания пыльцы ржи на искусственной среде при инкуте.— Науч. докл. высш. школы. Биол. науки, 1960в, 2, с. 187.
- Гоголь-Яновский Г. И. Руководство по виноградарству. М., ГИЗ, 1928.
- Голенкин М. I. Курс вищих рослин. К., «Радянська школа», 1941.
- Голицына Е. Л., Миталко С. М. Про особливості проростання пилку онагри (*Onagra biennis* L.) на штучних середовищах.— Вісн. Київськ. ун-ту. Сер. біол., 1965, 7, с. 129.
- Голодрига П. Я. Избирательность оплодотворения винограда и подбор сортов опылителей. Автореф. дис. Одесса, 1954.
- Голубинский И. Н. О влиянии подвоя на прорастаемость пыльцы у плодовых деревьев.— Сов. ботаника, 1934, 2, с. 108.
- Голубинский И. Н. Эмбриологический анализ развития мужского гаметофита у *Oscitum salit.*— Сов. ботаника, 1936, 3, с. 49.
- Голубинский И. Н. Влияние продолжительности хранения пыльцы некоторых видов *Digitalis* на ее прорастаемость.— Ботан. журн. СССР, 1937, 22, 6, с. 509.
- Голубинский И. Н. Взаимостимуляция при прорастании пыльцевых зерен.— ДАН СССР, 1945а, 48, 1, с. 64.
- Голубинский И. Н. Ненормальности в редукционном делении хмеля под влиянием атмосферного электричества.— ДАН СССР, 1945б, 46, 6, с. 270.
- Голубинский И. Н. О взаимовлиянии пыльцевых зерен разных видов при совместном проращивании их в искусственных средах.— ДАН СССР, 1946а, 53, 1, с. 73.
- Голубинский И. Н. Влияние смеси пыльцы и густоты посева на ее прорастание.— Агробиология, 1946б, 3, с. 59.
- Голубинский И. Н. О влиянии рылец *Petunia* на прорастание пыльцевых зерен.— ДАН СССР, 1947, 53, 8, с. 773.
- Голубинский И. М. Ненормальности в розвитку чоловічого гаметофіту у *Oscitum salit* Sims.— Ботан. журн. АН УРСР, 1947, 4, 1-2, с. 24.
- Голубинский И. Н. Влияние повторных опылений на признаки образующихся гибридов.— Селекция и семеноводство, 1948а, 11, с. 42.
- Голубинский И. Н. Особенности прорастания пыльцевых зерен *Primula officinalis* Jacq. в связи с гетеростилией.— ДАН СССР, 1948б, 59, 2, с. 363.
- Голубинский И. Н. О влиянии фитонцидов лука на прорастание пыльцевых зерен.— Природа, 1949а, 3, с. 67.
- Голубинский И. Н. Березовый сок как среда для проращивания пыльцевых зерен.— ДАН СССР, 1949б, 68, 4, с. 773.

- Голубинский И. Н. Действие фитонцидов хрена на прорастание пыльцевых зерен.— ДАН СССР, 1949в, 68, 5, с. 949.
- Голубинский И. Н. Влияние околочветника на прорастание пыльцевых зерен.— Сад и огород, 1950, 3, с. 19.
- Голубинский И. М. Характер проростання пилку залежно від місцевосташування квітки.— Ботан. журн., 1950а, 7, 3, с. 38.
- Голубинский И. М. Вплив летючих виділень квітки на проростання пилкових зерен у покритонасінних рослин.— Ботан. журн., 1950б, 7, 4, с. 61.
- Голубинский И. Н. Влияние примеси пыльцы окружающих растений на прорастание пыльцы.— ДАН СССР, 1951, 76, 4, с. 591.
- Голубинский И. М. Вивчення фітонцидної дії різних рослин на проростання пилкових зерен чини запашної.— Ботан. журн. АН УРСР, 1952, 9, 3, с. 42.
- Голубинский И. М. Вплив низьких температур на проростання пилкових зерен деяких рослин.— Ботан. журн. АН УРСР, 1955, 12, 4, с. 35.
- Голубинский И. Н. Вода атмосферных осадков как среда для прорастания пыльцевых зерен.— ДАН СССР, 1956а, 109, 6, с. 1203.
- Голубинский И. Н. Тератологические изменения пыльцевых трубок под воздействием фитонцидов.— ДАН СССР, 1956б, 110, 6, с. 1115.
- Голубинский И. М. Нові дані про фітонцидну дію різних рослин на проростання пилкових зерен.— Укр. ботанічний журн., 1956, 13, 4, с. 13.
- Голубинский И. Н. К вопросу о жизнеспособности пыльцы, собираемой пчелами.— Сад и огород, 1959а, 1, с. 26.
- Голубинский И. Н. О роли гетеростилии в перекрестном опылении.— В кн.: Совещание по морфогенезу растений. Тезисы докладов, 1. Изд-во МГУ, 1959б, с. 96.
- Голубинский И. Н. О роли гетеростилии в перекрестном опылении.— В кн.: Морфогенез растений, 1. Изд-во МГУ, 1961, с. 305.
- Голубинский И. Н. Исследования прорастания пыльцевых зерен на искусственных средах. Автореф. дис. Харьк. с.-х. ин-т, 1962а.
- Голубинский И. Н. Фитонцидная активность листьев в зависимости от возраста и местоположения их на растении-фитонцидоносителе.— В кн.: Тезисы докладов IV Совещания по проблеме фитонцидов. К., 1962б, с. 11.
- Голубинский И. М. Про вплив бору на проростання пилкових зерен.— Укр. ботанічний журн., 1963а, 20, 4, с. 3.
- Голубинский И. М. Особливості впливу фітонцидів на проростання пилкових зерен.— Доповіді і повідомлення звітно-наукової конференції кафедр за 1962 рік. Ровно, Педінститут, 1963б, с. 84.
- Голубинский И. Н. О влиянии пыльцы семейства сложноцветных на прорастание пыльцы растений других семейств.— Бюл. Гл. ботан. сада, 1963, 49, с. 90.
- Голубинский И. Н. Фитонцидная активность листьев в зависимости от возраста и местоположения их на растении-фитонцидоносителе.— В кн.: Фитонциды в народном хозяйстве. К., «Наукова думка», 1964а, с. 107.
- Голубинский И. Н. О продолжительности сохранения жизнеспособности пыльцы подсолнечника.— Селекция и семеноводство, 1964б, 5, с. 66.
- Голубинский И. М. Тривалість дії фітонцидів на пилки рослин.— В кн.: Тези доповідей звітно-наукової конференції кафедр за 1964 рік. Ровно, Педінститут, 1965, с. 64.
- Голубинский И. М. Взаємовплив у сумішках пилку при пророщуванні на штучних середовищах.— Укр. ботанічний журн., 1966а, 23, 1, с. 41.
- Голубинский И. М. Вплив світла на проростання пилкових зерен.— Допов. АН УРСР, 1966б, 11, с. 1502.
- Голубинский И. Н. Условия выделения фитонцидов высшими растениями.— В кн.: Фитонциды. К., «Наукова думка», 1967, с. 37.
- Голубинский И. М. Проростання пилку плодоїдних рослин на штучних середовищах під впливом гібереліну та α -нафтилової кислоти.— Вісн. с.-г. науки, 1968а, 8, с. 79.
- Голубинский И. М. Методика пророщування пилку на штучному середо-

- вищі.— В кн.: Викладання біології в школі, 3. К., «Радянська школа», 19686, с. 67.
- Голубинский И. Н. Гиббереллин как стимулятор прорастания пылевых зерен на искусственных средах.— Биол. журн. Армении, 1969а, 23, 1, с. 35.
- Голубинский И. Н. О совместном влиянии гиббереллина и стигматической жидкости на пылецу при прорастании ее на искусственных средах.— Селекция и семеноводство. Респ. межвед. сб., 1969б, 14, с. 100.
- Голубинский И. М. Біологія запліднення і запліднення.— В кн.: Озима пшениця. К., «Урожай», 1969, с. 61.
- Голубинский И. Н., Горб А. С. К вопросу о прорастании пыльцы свеклы на искусственных средах.— Тр. Харьк. с.-х. ин-та, 1971, 149, с. 149.
- Голубинский И. Н., Жаринов В. И. Влияние бора на прорастание пыльцы и длину пыльцевых трубок у люцерны и эспарцета.— Биол. журн. Армении, 1967, 20, 2, с. 24.
- Голубинский И. М., Колеснікова М. І., Кривенко Т. П., Бородіна Г. Г. Стимулювання проростання пилку фізіологічно активними речовинами.— В кн.: Розробка науково обґрунтованої системи землеробства, 2. Полтав. с.-г. ін-т, 1969, с. 37.
- Голубинский И. Н., Пилко А. С. Особенности развития пыльцы люцерны в зависимости от сроков подкашивания и подкормки борно-моллибденовыми удобрениями.— Тр. Полтав. с.-х. ин-та, 1970, 13, с. 133.
- Голубинский И. Н., Рыбаченко М. И. Изучение жизнеспособности пыльцы *Hymenocallis viridis* L. и некоторых родственных ему видов при прорастании в искусственных средах.— ДАН СССР, 1940, 27, 8, 851.
- Голубинский И. М., Соловйова П. І. Спроба екстрагування секретів приймочок, що стимулюють проростання пилкових зернят.— Ботан. журн. АН УРСР, 1947, 4, 1-2, с. 35.
- Голынская Е. Л., Григоренко Т. М., Жигаленко Т. В. и др. Сравнительное изучение генеративных систем высоко- и низкогетерозисных линий кукурузы.— В кн.: Биологическая наука в университетах и педагогических институтах Украины за 50 лет. Харьков, 1968, с. 363.
- Горбунов В. П. Особенности цветения кукурузы в Узбекистане.— Кукуруза, 1962, 7, с. 37.
- Горобец А. М. Влияние возраста опыляемых цветков на гетерозис у томатов.— Вестн. ЛГУ. Сер. биол., 1953, 10, с. 7.
- Горшкова Т. П. Гибриды яблони с грушей.— Агробиология, 1946, 1, с. 130.
- Гребинский С. О. Рост растений. Изд-во Львов. ун-та, 1961.
- Гребинский А. С. К вопросу об исследовании цветения плодовых деревьев.— Науч. плодоводство, 1914, 1, с. 74; 2, с. 153; 3, с. 246.
- Гревцова Н. А. К биологии пыльцы яблони и груши.— Ботан. журн., 1963, 48, 6, с. 898.
- Григорян Т. Х. О жизнеспособности пыльцы пшеницы.— Изв. АН АрмССР, 1954, 7, 2, с. 103.
- Гришко Н. Н., Гречухин Е. И. Биология цветения и способы изоляции и гибридизации конопли.— В кн.: Генетика и селекция конопли. 1937, с. 5. (Тр. Ин-та конопли, 5).
- Гродзинский А. М.— Аллелопатия в жизни растений и их сообществ. К., «Наукова думка», 1965.
- Грунт Е. В., Десяткин В. А., Захарова М. П. и др.— Пчеловодство, 1948, 10.
- Грюммер Г. Взаимное влияние высших растений — аллелопатия. М., ИЛ, 1957.
- Гудвин Т. Сравнительная биохимия каротиноидов. М., ИЛ, 1954.
- Гукоев М. М., Фаустов В. В. О стимулирующем действии гиббереллина.— Изв. ТСХА, 1961, 2, с. 114.
- Гурова С., Генчев С. Использование на физиологически активные вещества при ранней домати.— Градинарство, 1964, 6, 5, с. 30.
- Давыдова Н. С. Анализ пыльцы пчелиных обножек с гречихи.— Учен. зап. Кийшинева. ун-та, 1954, 13, с. 167.

- Давыдова Н. С. К вопросу о переносе пыльцы у маревых.— Учен. зап. Кн.-шинев. ун-та. Сер. биол., 1956, 23, 1.
- Дажис И. Витамины биос-группы в цветках, плодах и семенах.— Физиол. растений, 1962, 6.
- Дарвин Ч. Изменение животных и растений под влиянием одомашнивания. Ч. 2.— Полн. собр. соч., т. 3, вып. 2. 1928.
- Дарвин Ч. Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире. Сельхозгиз. М., 1939.
- Дарвин Ч. Различные формы цветов.— Соч., т. 7. Изд-во АН СССР, 1948.
- Дарова А. Т. Роль чужой пыльцы в процессе оплодотворения винограда и меры борьбы с осыпанием цвета. Автореф. дис. Одесса, 1960.
- Даскалов Хр., Георгиев Хр. Относно влиянието на чуждородовия пращец върху характера на унаследоването във F_1 при хибридизацията на доматите.— Изв. Цент. н.-и. ин-т растен. Бълг. АН, 1961, 10, с. 17.
- Даскалов Хр., Полова Д. Проучване биологията на цъфтенето и опрашиването при пипера.— Изв. на научноизсл. ин-т по раст., 1962, 13, с. 5.
- Дегагарьова Н. І. Вплив ґрунтового-кліматичних умов на фертильність пилку і товарні якості картоплі.— Картопля. Респ. межвід. темат. наук. збірник, 1965, 2, с. 88.
- Дементьева Н. Н. Влияние бора и молибдена на прорастание пыльцы цикламена.— Зап. Свердл. отд-ния Всесоюз. ботан. о-ва, 1966, 4, с. 129.
- Демкин А. П., Астахова А. В. Дальность полета и жизнеспособность пыльцы конопля.— Тр. Всесоюз. ин-та лубяных культур, 1952, 21, с. 77.
- Джинчарадзе Н. М. О жизнеспособности пыльцы мандарина Уншиу и его гибридов.— Субтроп. культуры, 1967, 4, с. 95.
- Диакону П. И. Исследование жизнеспособности пыльцы кукурузы и физиологических изменений при ее хранении.— Изв. Тимирязев. с.-х. акад., 1961, 4, с. 18.
- Диакону П. Определение жизнеспособности пыльцы полевых культур с применением трифенилтетразолия хлорида.— Селекция и семеноводство, 1962, 3, с. 68.
- Добринов И. Относно прорастването на цветния пращецна белия бор в искусствена среде.— Науч. тр. Висш. лесот. ин-т, 1959, 7, с. 21.
- Добровольский А. Н. О подборе среды для проращивания пыльцы винограда.— Агробиология, 1953, 1, с. 67.
- Долгушин Д. А. О некоторых особенностях процесса оплодотворения у растений.— Агробиология, 1946, 3, с. 51.
- Дорошенко А. В. Физиология пыльцы.— Тр. по прикл. ботан., генетике и селекции, 1928, 18, 5, с. 217.
- Драбкин Б. С. О природе летучих фракций фитонцидов черемухи.— ДАН СССР, 1951, 77, 6, с. 1067.
- Дрягина И. В. Облучение плодовых растений.— Вестн. МГУ. Биол. и почвовед., 1966а, 1, с. 46.
- Дрягина И. В. Цитофизиологические особенности облученной пыльцы яблоки и ее оплодотворяющая способность.— Науч. докл. высш. школы. Биол. науки, 1966б, 2, с. 99.
- Дука С. Х. Новая форма ягодного растения.— Яровизация, 1940, 3, с. 119.
- Дука С. Х., Соколовский И. С. Смеси пыльцы и их значение при селекции плодовых и ягодных растений.— Яровизация, 1937, 4(13), с. 61.
- Дука С. Х., Соколовский И. С. Суміші пилку та їх значення при селекції плодівих і ягідних рослин.— Праці Уманськ. с.-г. ін-ту, 1938, 2, с. 28.
- Душкович А. Испитиванье клијавости полена код шљива.— Польсириврада, 1957, 5, 11, с. 41.
- Дьякова Г. А. Фитонциды и болезни растений.— Успехи соврем. биол., 1953, 35, 1, с. 257.
- Євмінов В. М. Про особливості цвітіння і запліднення льону у Львівській області.— Наук. праці Н.-д. ін-ту землеробства і тваринництва західних районів УРСР, 1968, 16, с. 67.
- Егикян А. А. Влияние различного возрастного состояния рылец кукурузы

- на избирательную способность оплодотворения и жизнеспособность потомства при различных способах опыления.— Изв. АН АрмССР, 1953, 6, 4, с. 19.
- Егикян А. А.* О жизнеспособности пыльцы кукурузы.— Изв. АН АрмССР, 1956, 9, 3, с. 103.
- Елманов С. И.* Биологическое значение полиморфизма пыльцы. Автореф. дис. Одесса. Всесоюз. селекционно-генет. ин-т, 1951.
- Ефремина А. К.* Влияние ростовых веществ на плодоношение лимонника китайского.— В кн.: Ботаника. Исследования, 7. Минск. «Наука и техника», 1965, с. 215.
- Жаворонков П. А.* О жизнедеятельности пыльцы груш и яблонь.— Вестн. с.-х. науки. Плодоносящие культуры, 1940, 1, с. 95.
- Железнов Н. И.* О происхождении зародыша и теория происхождения растений. СПб, 1842.
- Жигаревич И. А.* К вопросу о биологии цветения и опадения завязей у малины.— Тр. Азерб. н.-и. ин-та садоводства, виноградарства и субтроп. культур, 1962, 6, с. 3.
- Жуков С. В.* Влияние смеси пыльцы на образование завязей.— Тр. Центр. генет. лаб. им. И. В. Мичурина, 1934а, 2, с. 176.
- Жуков С. В.* О сравнительной оценке различных способов кастрации цветка.— Науч. плодородство, 1934б, 3, с. 41.
- Жукова П. Г.* О процессе оплодотворения у красного клевера в условиях Кольского полуострова.— Вестн. Ленингр. гос. университета им. А. А. Жданова, 1955, 1, с. 17.
- Журавель Б. Н., Берестнева Т. В.* К вопросу о времени и сроках опыления кукурузы в условиях БССР.— Сб. науч. тр. Белорус. н.-и. ин-та земледелия, 1969, 13, с. 146.
- Зайковская Н. Э.* Изменчивость опыления и оплодотворения сахарной свеклы в зависимости от внешних условий.— ДАН СССР, 1955, 102, 1, с. 177.
- Зайковская Н. Э.* Биология цветения, цитология и эмбриология сахарной свеклы.— В кн.: Биология и селекция сахарной свеклы. М., «Колос», 1968, с. 137.
- Замяткин Ф. Е.* Влияние разнокачественности опыления на плодообразование гречихи.— Тр. Краснояр. научно-исследовательского ин-та сельск. хоз-ва, 1967, 4, с. 101.
- Зарян А. Р.* Фертильность пыльцы некоторых сортов нарцисса.— Биол. журн. Армении, 1968, 21, 11, с. 99.
- Зедина Г.* Ростовые вещества. М., ИЛ, 1955.
- Знаменский В. В.* Некоторые условия, влияющие на прорастание и оплодотворяющую силу пыльцы.— Сельск. хоз-во и лесоводство, 1913, 147, май, с. 94.
- Зорин Ф. М.* Проращение пыльцы мандарина уншиу.— Сов. субтропики, 1936, 4, с. 66.
- Зорин Ф. М.* Из работ Сочинской опытной станции субтропических культур.— Яровизация, 1939, 5-6, с. 217.
- Зорин Ф. М.* О получении груше-лимонных гибридов.— Вестн. с.-х. науки. Плодоносящие культуры, 1940, 1, с. 70.
- Зубкус Л. П.* Об особенностях прорастания пыльцы кандыка сибирского.— Бюл. Гл. ботан. сада, 1957а, 27, с. 81.
- Зубкус Л. П.* О продолжительности жизни пыльцы кандыка сибирского.— Изв. Вост. ФАН СССР, 1957б, 7, с. 122.
- Зуев В. Ф.* Начертание естественной истории. Т. 1, СПб, 1793.
- Ивашкина Л. А.* Биология цветения и опыления *Vicia faba* в условиях Ленинградской области.— Учен. зап. Перм. пед. ин-та, 1968, 64, с. 162.
- Илиев Л., Мъдров Х., Василева В. и др.* Ограничаване на предберитбеното опадване на ябълките и крупите с помощта на синтетични химически средства.— Изв. Инст. хим. средства. сел. стоп. АСН, 1962, 1, с. 63, (болг.).

- Ильенко Т. С.** Влияние возраста пестика и продолжительности хранения пыльцы на завязывание плодов при межсортовых скрещиваниях сладкого перца.— Тр. Молд. н.-и. ин-та орошаемого земледелия и овощеводства, 1969, 10, 1, с. 163.
- Ильина Л. В.** Жизнеспособность пыльцы *Phaseolus multiflorus* Willd.— В кн.: Интродукция декоративных растений для цветников и газонов Сибири. Новосибирск, «Наука», 1968.
- Ильинский А. А., Татаринцев А. С.** Сортоведение и селекция плодовых растений. М., Изд-во с.-х. лит., 1963.
- Ильинский А. П.** Работа Ч. Дарвина по вопросу о диморфизме и триморфизме цветов.— В кн.: Дарвин Ч. Сочинения. Т. 7. М., Изд-во АН СССР, 1948.
- Ильясов Г. У.** Искусственное проращивание пыльцы ярового ячменя.— Изв. АН КазССР. Сер. биол. наук, 1965.
- Иноуэ И., Судзюки И.** Изучение прорастания пыльцы *Vicia faba* L.— J. Hortic. Assoc. Jap., 1960, 29, 4, p. 7.
- Иноуэ Сибун.** Изучение физиологии размножения фасоли. 2. О фертильности пыльцы.— J. Hortic. Assoc. Jap., 1954, 23, 2, p. 71.
- Исаин В. Н., Юрцев В. Н.** Ботаника. М., «Колос», 1966.
- Исхакова Р. И.** Влияние возрастного состояния пестика и пыльцы на образование завязи хлопчатника.— Вестн. с.-х. науки, 1963, 1, с. 44.
- Йойриш Н. П.** Соковидная пыльцы.— Пчеловодство, 1969, 10, с. 28.
- Йорданов М.** Проучване влиянието на възрастта на полена и близалцето върху силата на хетерозисния ефект при домати.— Изв. Инст. зел. култури «Марица». Пловдив. АСН, 1963а, 3, с. 35.
- Йорданов М.** Изследвания върху влиянието на ограничено и обилно опрашване при получаване на хетерозисни семена от домати.— Науч. тр. висш. селскостоп. инст. «В. Коларов» (Пловдив), 1963б, 12, 2, с. 123.
- Йорданов М.** Влияние на чуждородовия пращец върху хетерозисния ефект при домати.— Науч. труд. Висш. селскостоп. инст. «В. Коларов», 1964, 13, 2, с. 309.
- Калинин Ф. Л., Мережинский Ю. Г.** Регуляторы роста растений. К., «Наукова думка», 1965.
- Камалова Г. В.** Особенности прорастания чужеродной пыльцы в столбике хлопчатника, выявленные гистохимическим методом.— В кн.: Вопросы генетики и эмбриол. хлопчатника. Ташкент, «Наука», 1966, с. 11.
- Камерариус Р. Я.** О поле у растений.— В кн.: Кельрейтер И. Учение о поле и гибридизации у растений. М.— Л., Сельхозгиз, 1940.
- Камсарамян Б. С.** Влияние смеси пыльцы на процесс оплодотворения у томатов.— Изв. АН АрмССР. Биол. и с.-х. науки, 1949, 2, 1, с. 93.
- Карпов С. П.** Исследовательская работа ТИЭМ по проблеме биологических антисептиков.— В кн.: Биологические антисептики. Томск, 1946, с. 89.
- Касаи Тихару, Мия Кэйтиро, Кацумата Тэйдзо и др.** Биохимическое изучение пыльцы. IV. Цитохимическое исследование пыльцы *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc.— Иватэ дайгаку ногакубу хококу, 1966, 8, 1, с. 89.
- Каспарян А. С., Зайцева Е. Н.** О преодолении стерильности у трех форм лалий.— Бюл. Гл. ботан. сада, 1958, 31.
- Кауров И. А.** Жизнеспособность пыльцы и плодоношение дальневосточных пород в районе Ленинграда.— Техн. информ. по результатам н.-и. работ, 1955, 28, с. 39. (Ленингр. лесотехн. акад.).
- Кауров И. А.** Жизнеспособность пыльцы дальневосточных древесных пород в течение суток.— Ботан. журн., 1957, 42, 2, с. 276.
- Кауров И. А., Вакула В. С.** Влияние гиббереллина на прорастание пыльцы древесных растений.— Ботан. журн., 1961 а, 46, 8, с. 1125.
- Кауров И. А., Вакула В. С.** Действие гиббереллина на прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок древесных растений.— Сб. науч. работ Центр. ботан. сада АН БССР, 1961б, 2, с. 14.
- Калидзе Н. Т., Медведева Г. А.** Изучение выделения витаминов органами

- цветка методом индикаторных культур.— Физиол. растений, 1956, 3, 5, с. 435.
- Кернер фон Марилаун. Жизнь растений. Т. 2. История растений. 1902.
- Кетрарь Ф. В. Способ опыления у томатов в условиях юга.— Тр. Всесоюз. съезда по генетике, селекции, семеноводству и племенному животноводству. 3, 1929, с. 277.
- Кельрейтер И. Учение о поле и гибридизации растений. М.—Л., Сельхозгиз, 1940.
- Кирюхин И. О качестве пыльцы с разных пыльников львиного зева.— Яровизация, 1940а, 3, с. 212.
- Кирюхин И. Влияние раздражения пестиков цветков подсолнечника при опылении.— Яровизация, 1940б, 3, с. 213.
- Кисимова Л. А. Жизнеспособность пыльцы овощных пасленовых.— С.-х. биол., 1966, 1, 4, с. 621.
- Клименко З. Хранение пыльцы роз.— Цветоводство, 1969, 8, с. 10.
- Клюкина Ю. В. К методике проращивания пыльцы хлопчатника на искусственных средах.— Агробиология, 1963, 5, с. 782.
- Клюкина Ю. В. Влияние каротиноидов пыльцы на процесс оплодотворения и наследственность потомства у хлопчатника. Автореф. дис. Л., ВИР, 1964.
- Клюкина Ю. В., Лаптев Ю. П. Сохранение пыльцы культурных растений.— Сельск. хоз-во за рубежом. Растениеводство, 1969, 2, с. 32.
- Кныш А. Н. Переопыление сортов огурцов в зависимости от пространственной изоляции и жизнеспособности пыльцы.— Сад и огород, 1958а, 6, с. 13.
- Кныш А. Н. О жизнеспособности пыльцы растений огурца.— Селекция и семеноводство, 1958б, 1, с. 66.
- Коваленок А. В. Влияние фитонцидов на Protozoa.— В кн.: Фитонциды. Томск, 1944, с. 5.
- Ковальчук Р. И. Применение стимуляторов роста для преодоления нескрепчиваемости отдаленных видов хлопчатника и стерильности у полученных при этом гибридов.— ДАН УзССР, 1963, 5, с. 55.
- Коварский А. Е. Новое в селекции и гибридизации кукурузы.— В кн.: Вопросы методики селекции пшеницы и кукурузы. 1957, с. 171. (Укр. ин-т растениеводства, селекции и генетики).
- Коварский А. Е. Чужеопыление (менторальное влияние пыльцы) как новый прием селекции. Кишинев, «Карта Молдаваняскэ», 1963.
- Козлов В. И. Значение количественных соотношений компонентов при опылении смесями пыльцы.— Тр. Плодоовощного ин-та им. И. В. Мичурина, 1962, 14, с. 94.
- Козубенко В. Е. Особенности цветения, плодоношения и вопросы апробации кукурузы.— Селекция и семеноводство, 1938, 11, с. 22.
- Козубов Г. М. Об ускоренном и надежном методе определения жизнеспособности пыльцы.— Ботан. журн., 1965, 50, 6, с. 811.
- Козьманов С. И. К вопросу о хранении пыльцы черешен и вишен.— Тр. Млеев. садово-огородной опыт. станции, 1929, 14.
- Козьманов С. И., Хоментовский Ю. И. Материалы к вопросу об определении интерфертильности сортов плодовых деревьев в лабораторной обстановке.— Тр. Млеев. садово-огородной опыт. станции, 1930, 39.
- Колес Д. Влияние на чуждородия прашец на рышта при оплодотворении между сортовете пшеница.— Науч. тр. Висш. селскостоп. ин-т «В. Коларов» (Пловдив), 1960, 8, с. 25.
- Колесников А. И. Новый метод получения пыльцы декоративных, плодовых и лесных пород для селекционных целей.— Зап. Харьк. ин-та коммун. строительства, 1937, 2.
- Колесников В. А. Обзор американской литературы по вопросам пловодства.— Тр. Салгир. опыт. плодовой станции, 1927а, 2, с. 78.
- Колесников В. А. Партенокарпия и самоопыление в плодководстве.— Тр. Салгир. опыт. плод. станции, 1927б, 2, с. 1.
- Колесников В. А. Значение вопросов опыления сортов в промышленном плодководстве.— Тр. Кубан. окр. постоянной комиссии, 1928, 1, с. 14.

- Комов Н. М. О земледелии. М., 1788.
- Конюсало В. П. Восприимчивость к пыльце рылец у цветков сорго с цитоплазматической мужской стерильностью.— Селекция и семеноводство. Респ. межвед. сб., 1969, 14, с. 95.
- Коннычева В. И. К биологии пыльцы некоторых представителей рода *Hibiscus*.— Узб. биол. журн., 1960, 4, с. 25.
- Кордюм Б. Л. Про вплив окремих компонентів суміші пилюк у деяких видів роду *Nicotiana* на морфологічні та фізіологічні особливості потомства.— Студ. наук. праці, 1958, 24, К., Изд-во КГУ, с. 95.
- Костянян В. А. О жизнестойкости пыльцы и рыльца у сахарной свеклы.— Изв. АН АрмССР, 1953, 6, 1, с. 77.
- Костов Д., Прокофьева А. А. Прорастание пыльцевых трубок у *Nicotiana* в зависимости от длины столбика и некоторых других факторов.— Тр. Ин-та генетики, 1935, 10, с. 65.
- Кострюкова К. Ю. Дослідження розвитку чоловічого гаметофіту деяких *Asparagus* і *Allois* в живому стані.— Вісн. Київ. ботан. саду, 1947, 1(18).
- Кострюкова К. Ю. Опыт выращивания пыльцевых трубок для прижизненных цитологических наблюдений.— Тр. Бот. саду ім. акад. О. В. Фоміна, 1949, 20, с. 5.
- Котляр Л. Е. К вопросу об изучении биологии цветения кукурузы.— Селекция и семеноводство, 1958, 1, с. 72.
- Кохановская Л. Н. Физиологическая стерильность культурного колумбийского картофеля *Solanum tuberosum* L. var. *Andromeda*.— ДАН СССР, 1938, 10, 4.
- Кохановская Л. Н. О физиологических условиях прорастания пыльцы льна.— ДАН СССР, 1939, 24, 4, с. 405.
- Кохановская Л. Н. Повышение скрещиваемости между видами *Prunus* путем температурного воздействия.— ДАН СССР, 1940, 27, 2, с. 154.
- Кохановская Л. Н. Эмбриологическое исследование причин слабого завязывания семян у картофеля в некоторых межвидовых скрещиваниях.— Тр. Пущк. лаб. ВИР, 1949.
- Кочарян Э. Г. Унаследование свойств у пшеницы при опылении смесью пыльцы.— Агроботаника, 1948, 5, с. 70.
- Красильников Н., Коренько А. Бактерицидное вещество актиномицетов.— Микробиология, 1939, 9.
- Красник А. И. О проращивании пыльцы орехов в искусственных условиях и установлении продолжительности ее жизни.— Сб. науч. тр. Ин-та биол. АН БССР, 1951, 2, с. 221.
- Крауценка Л. У. Якась пилюк інтрадуцйованих древавих раслін.— Весті АН БССР. Сер. біял. навук, 1967, 1, с. 38.
- Кудрявцева В. М. К биологии пыльцы двух видов *Polygonum*.— Бюл. Гл. ботан. сада АН СССР, 1964, 54, с. 69.
- Кузнецов С. В. Жизнеспособность пыльцы кукурузы в условиях засухи и полива.— Сб. тр. аспирантов и молодых науч. сотр. Всесоюз. н.-и. ин-та растен., 1966, 7(11), с. 139.
- Кузнецов А. Д. Изучение некоторых типов опыления с помощью микрокизъемки.— В кн.: Сборник работ молодых ученых АН МолдССР. Кишинев, с. 106. 1966.
- Кузьмин А. Я. Роль «посредника» при гибридизации в семействе крыжовниковых.— Вестн. с.-х. науки, 1940, 1, с. 44.
- Кузьмин А. Я. Влияние возраста цветка на приживаемость отдаленных растений.— ДАН СССР, 1948, 59, 2, с. 333.
- Кулешов Н. Н. Опыты с пыльцой кукурузы.— Сельск. хоз-во и лесоводство, 1915, 1, с. 93.
- Кульбий А. И. Продолжительность жизнеспособности пыльцы пшеницы, ржи, ячменя и кукурузы.— Бюл. Всесоюз. селекционно-генет. ин-та, 1959а, 5-6, с. 33.
- Кульбий А. И. О жизнеспособности пыльцы некоторых хлебных злаков.— Селекция и семеноводство, 1959б, 2, с. 23.
- Кульков О. П. Сравнительная оценка активности пыльцы длиннопестичных

- и короткопестичных цветков граната.— Бюл. науч.-техн. информ. Тадж. н.-и. ин-та садоводства и субтроп. культур, 1958, 2, с. 43.
- Куприянов С. И. О варьировании размеров пыльцы.— Яровизация, 1940, 1(28), с. 85.
- Лазаров М. Принос към проучване на жизнеността на полена при стъчогледа.— Селскостоп. наука, 1963, 2(8), 12, с. 1443.
- Лебедев С. И. О содержании каротина в пыльце и влиянии его на рост пылевых трубок.— ДАН СССР, 1948, 59, 5, с. 987.
- Лебедев С. И. Пыльца растений как источник провитамина А (каротина).— Природа, 1949, 10, с. 57.
- Лебедев С. И. Физиологическая роль каротина в растении. К., Изд-во АН УССР, 1953.
- Лебедев С. И. Физиология растений. К., «Урожай», 1967.
- Лебедева З. В. Влияние чужеродной пыльцы на процесс оплодотворения у кукурузы.— ДАН СССР, 1953, 122, 3, с. 512.
- Лебнар М. Основы селекции садовых растений. Приложение к журналу «Сад и огород». М., 1912.
- Ленков Л. Жизнеспособность на близалцата и прашеца при царевичата.— Науч. трудове. Висш. селскостоп. инст. «Георги Димитров». Агр. фак-т, 1962, 11, с. 371.
- Ленсу Л. В. Влияние азотсодержащих веществ на прорастание пыльцы.— Учен. зап. Ленингр. пед. ин-та, 1964, 239, с. 139.
- Лесик Ф. Л. Мичуринский метод смеси пыльцы в селекции овса.— Селекция и семеноводство, 1950, 12, с. 35.
- Лилов Д. Влияние на гибрелиновата киселина върху оплождането и някои морфологични и биохимични изменения на гроздето от сорта Болгар.— Изв. Инст. физиол. раст. «М. Попов», БАН, 1964, 14, с. 271.
- Лисишин А. М. До питания про проростання пилкових зерен і біологію запилення картоплі.— Укр. ботанічний журн., 1963, 25, 3, с. 34.
- Литвак А. И., Якимов Л. М. Изучение развития пылевых зерен винограда с применением микрокино съемки.— Садоводство, виноградарство и виноделие Молдавии, 1965, 7, с. 22.
- Литвин Н. Л. Подкормка семенников сахарной свеклы микроэлементами и стимулирование роста в период цветения.— В кн.: Основные выводы н.-и. работы по сахарной свекле за 1966 г., 2. К., 1968, с. 64.
- Ли Ци-ген. Методика проращивания пыльцы пшеницы на искусственной среде и продолжительность сохранения пыльцы пшеницы и кукурузы при различных условиях. Автореф. дис. Моск. с.-х. акад. им. К. А. Тимирязева, 1957а.
- Ли Ци-ген. Проращивание пыльцы пшеницы на искусственных средах.— Вестн. с.-х. науки, 1957б, 3, с. 27.
- Ли Ци-ген. Сохранение жизнеспособности пыльцы пшеницы и кукурузы.— Докл. Моск. с.-х. акад. им. К. А. Тимирязева, 1957в, 28, с. 248.
- Ли Шу-да. Влияние количества пыльцы, нанесенной на рыльце, на количество и качество семян и на потомство.— Изв. Тимирязев. с.-х. акад., 1959, 6(31), с. 224.
- Лищенко Ф. И. Бесплодность и критический период у кукурузы.— Сб. науч. тр. Белорус. с.-х. акад., 1969, 58, с. 217.
- Лобанов Г. А. Влияние различного количества пыльцы на оплодотворение.— Агроботаника, 1950, 3, с. 78.
- Лобанов Г. А. Выведение новых сортов плодовых и ягодных растений. М., Сельхозгиз, 1954.
- Лобанов Г. А., Тряпицина Л. М. Влияние физиологически активных стимуляторов на оплодотворение у груш.— Сб. науч. работ Н.-и. ин-та садоводства им. И. В. Мичурина, 1965, 11, с. 135.
- Лось С. А. Ростковые вещества пыльцы как стимулятор роста и развития растений.— Вестн. с.-х. науки, 1965, 11, с. 107.
- Лошакова В. А. Прорастание пыльцы кормовых бобов при самоопылении и внутрисортовом опылении.— Вестн. с.-х. науки, 1965а, 10, с. 101.
- Лошакова В. А. О способах хранения пыльцы при проведении селекцион-

- ной работы с зернобобовыми культурами.— Докл. Моск. с.-х. акад. им. К. А. Тимирязева, 19656, 114, с. 127.
- Лутохин С. Н. Влияние бора на плодообразование у арбуза.— ДАН СССР, 1947а, 56, 5, с. 541.
- Лутский С. Н. Индуцированная партенокарпия фитогормонами с глицерином у *Sisyrinchia tazima* L.— ДАН СССР, 19476, 58, 7, с. 1525.
- Львова И. Н. Некоторые вопросы цитофизиологии оплодотворения у злаков.— Селекция и семеноводство, 1950, 9, с. 11.
- Львова И. Н. Изменение физико-химических свойств рыльца пшеницы во время роста пыльцевых трубок при разных условиях опыления. Автореф. дис., 1953.
- Львова И. Н. Особенности прорастания пыльцы ржи в искусственных условиях.— Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол., 1958, 63, 4, с. 87.
- Лян Чжен-лань, Чжан Да-да, Хуан Цзяо-сян и др. Изучение менторального действия чужеродной пыльцы на процесс оплодотворения у хлопчатника. II. Некоторые цитозембриологические и биохимические экспериментальные данные о менторальном действии чужеродной пыльцы на процесс оплодотворения у хлопчатника.— Игуаньсюэ цзыкань, 1954, 4, р. 61.
- Магешвари П. Эмбриология покрытосеменных. М., ИЛ, 1954.
- Максимов Н. А. Короткий курс фізіології рослин для агрономів. Вид. 2-е. Харків — Київ, ДСГВ, 1932.
- Максимов Н. А. Ростовые вещества, природа их действия и практическое применение.— Успехи соврем. биол., 1946, 22, 2, с. 161.
- Максимович-Амбодик Н. М. Первоначальные основы ботаники, руководствующие к познанию растений. СПб, 1796.
- Малюта Д. И. Селекция и семеноводство зерновых и бобовых культур.— В кн.: 25 лет Рамонской опыт.-селект. станции. Воронеж, 1947, с. 72.
- Малюта Д. И., Могилев Л. М. Селекция гороха.— В кн.: 25 лет Рамонской опыт.-селект. станции. Воронеж, 1947, с. 94.
- Мананков М. К. Установление оптимальных концентраций, сроков и способов обработки винограда гибберелловой кислотой.— В кн.: Гиббереллины и их действие на растения. М., Изд-во АН СССР, 1963, с. 226.
- Манжос А. М. Жизнеспособность пыльцы сосны при разных способах хранения.— Тр. Ин-та леса АН СССР, 1958, 37, с. 171.
- Маркаров А. Жизнеспособность пыльцы кукурузы после действия почвенной засухи на разных этапах органогенеза.— В кн.: Материалы межвузовской научно-теоретической конференции аспирантов. Ростов н/Д, 1967, с. 462.
- Мауринь А. М., Кауров И. А. Сравнение методов определения жизнеспособности пыльцы древесных пород.— Ботан. журн., 1956, 41, 1, с. 81.
- Махлаюк В. П. Жизнеспособность пыльцы яблони при хранении.— Тр. Саратов. с.-х. ин-та, 1939, 1(6), с. 132.
- Машкин С. И. Исследование периода покоя почек древесных пород в связи с получением пыльцы на срезанных ветвях.— В кн.: Рост растений. Изд-во Львов. ун-та, 1959, с. 174.
- Машкин С. И. Изучение жизнеспособности пыльцы и рылец цветков, развившихся на срезанных ветвях.— Ботан. журн., 1960, 45, 4, с. 547.
- Медведева А. С. Избирательность оплодотворения у столовой и сахарной свеклы.— Журн. общ. биол., 1956, 17, 5, с. 335.
- Медведева Г. Б. Наблюдения над ростом пыльцевых трубок при межвидовых скрещиваниях кенафа.— Докл. ВАСХНИЛ, 1936, 1.
- Мейсель М. Н. Особенности активирующего действия никотиновой кислоты на микробную клетку.— ДАН СССР, 1947, 58, 1, с. 135.
- Мейсель М. Н., Медведева Г. А. Летучесть некоторых витаминов и возможность их использования микроорганизмами из воздуха.— Биохимия, 1947, 12, 4, с. 303.
- Мейсель М. Н., Трофимова Н. П. Об использовании микроорганизмами летучих биокаталитических веществ.— ДАН СССР, 1946, 53, 6, с. 577.

- Мигаль Н. Д. О некоторых причинах, вызывающих потерю жизнеспособности пыльцы конопля.— В кн.: Рост и устойчивость растений. Респ. межвед. сб., 2, 1966, с. 104.
- Мигаль Н. Д., Аринштейн А. И. О жизнеспособности пыльцы конопля.— Науч. докл. высш. школы. Биол. науки, 1966, 3, с. 120.
- Микаелян С. Г. Жизнеспособность пестика и пыльцы баклажан.— Изв. АН АрмССР. Биол. науки, 1964, 17, 8, с. 79.
- Милованов В. К. Влияние методов искусственного осеменения на качество потомства.— Яровизация, 1941, 2(35), с. 76.
- Минаева В. Г. О связи между жизнеспособностью пыльцы и возрастом дерева у яблони.— Тр. Центр. сиб. ботан. сада, 1964, 7, с. 176.
- Минаева В. Г., Горбалева Г. Н. О влиянии флавиноидов на прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок.— В кн.: Полезные растения природной флоры Сибири. Новосибирск, 1967, с. 234.
- Михайлова П. В. Об одной особенности взаимодействия пыльцы в пыльцесмесях.— ДАН СССР, 1950а, 71, 4, с. 771.
- Михайлова П. В. Преодоление нескрещиваемости пыльцесмесями при межвидовой гибридизации табаков.— ДАН СССР, 1950б, 73, 1, с. 195.
- Михайлова П. В. Влияние климатических факторов на избирательность оплодотворения у махорки.— Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол., 1950в, 55, 6, с. 57.
- Михайлова П. В. Избирательность оплодотворения у табака и формы взаимодействия пыльцы и тканей пестика.— Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол., 1951, 56, 5, с. 70.
- Михайлова П. В. Приспособительные сортовые особенности роста пыльцевых трубок махорки при разной температуре.— ДАН СССР, 1952а, 82, 3, с. 477.
- Михайлова П. В. О вместимости пестика для пыльцевых трубок.— ДАН СССР, 1952б, 82, 5, с. 793.
- Михайлова П. В. Избирательность оплодотворения у цветковых растений. Автореф. докт. дис. Харьков, 1962.
- Михайлова С. Влияние на микроэлементы бор вверху иякои физиологични процессы и добива сорта Болгар.— Лозарство и винарство, 1965, 14, 2, с. 13.
- Мизальченко Е. О необходимости опылителей для сортов малины.— Агробиология, 1947, 2, с. 64.
- Мичурин И. В. Принципы и методы работы. М., ОГИЗ, Сельхозгиз, 1939.
- Мовсесян С. Н. О влиянии старения пыльцы кукурузы на процесс оплодотворения.— Изв. АН АрмССР. Биол. и с.-х. науки, 1954, 9, 3, с. 91.
- Мовсесян С. Н. Изменения в зародышевом мешке подсолнечника вследствие опыления рылец стареющей пыльцой.— Изв. АН АрмССР. Биол. науки, 1961, 14, 6, с. 29.
- Модилевский Я. С. Схрещування амфидиплоїда *Nicotiana disnailovii* з деякими видами роду *Nicotiana*.— Журн. Ін-ту ботан. АН УРСР, 1939, 21-22, с. 107.
- Модилевский Я. С. Проблема оплодотворения цветковых растений.— Природа, 1953а, 10, с. 33.
- Модилевский Я. С. Эмбриология покрытосемянных растений. К., Изд-во АН УССР, 1953б.
- Модилевский Я. С. Значения бору в процесях запилення, запліднення і плодоутворення гречки, як гетеростильної рослини.— Ботан. журн. АН УРСР, 1953, 10, 3, с. 7.
- Модилевский Я. С. Цитоембриология высших растений. К., Изд-во АН УССР, 1963.
- Модилевский Я. С., Оксюк П. Ф., Худяк М. И. та ін. Цитоембриология основных хлебных злаков. К., Изд-во АН УССР, 1958.
- Молиш Г. Физиология растений как теория садоводства. М.—Л., Сельхозгиз, 1933.
- Моляк И. М. Избирательность оплодотворения и менторальное действие пыльцы кукурузы.— Докл. Моск. с.-х. акад. им. К. А. Тимирязева, 1963, 83, с. 64.

- Молчан И. М. Физиологические изменения во время хранения пыльцы разных видов в смесях.— Докл. Моск. с.-х. акад. им. К. А. Тимирязева, 1965а, 108, с. 253.
- Молчан И. М. Действие чужеродной пыльцы и физиологически активных веществ на завязывание семян при самоопылении ржи.— Докл. Моск. с.-х. акад. им. К. А. Тимирязева, 1965б, 108, с. 261.
- Молчан И. М. Физиологическое влияние чужеродной пыльцы в процессе оплодотворения.— В кн.: Говорят молодые ученые, 1. М., «Московский рабочий», 1966а, с. 156.
- Молчан И. М. О физиологическом значении процесса оплодотворения у растений.— Изв. Тимирязев. с.-х. акад., 1966б, 3, с. 17.
- Молчан И. М. Физиологическое изучение столбиков кукурузы.— Кукуруза, 1966в, 2, с. 21.
- Мухамедова И. Г. Прорастание пыльцы примитивных аperiodических видов картофеля в столбиках селекционных сортов.— ДАН УзССР, 1957, 10, с. 61.
- Навашин М. С. Новые данные по вопросу самопроизвольных мутаций.— Биол. журн., 1933, 2, 2-3.
- Навашин М. С. Новая возможность в селекции.— Ботан. журн. СССР, 1934, 19, 4, с. 402.
- Назарян С. Е., Амбарцумян А. М. Влияние удобрений на прорастание пылевых зерен и завязываемость нормальных ягод.— Изв. М-ва с.-х. АрмССР, 1967, 2, с. 37.
- Насумов Н. А. Методы микологических и фитопатологических исследований. М.—Л., Сельхозгиз, 1937.
- Нейштадт М. И. Определитель растений средней полосы Европейской части СССР. М., Учпедгиз, 1963.
- Нестерович Н. Д. О проращивании пыльцы древесных пород в связи с их плодородием.— Изв. АН БССР, 1948, 6, с. 127.
- Ниддем Д. История эмбриологии. М., ИЛ, 1947.
- Никитин И. Н. Влияние лучей Рентгена на семена и пыльцу древесных пород.— Тр. ЦНИИЛХ, 1934а, 1.
- Никитин И. Влияние лучей Рентгена на пыльцу древесных и травянистых растений.— Сов. ботаника, 1934б, 1, с. 66.
- Никифорова И. Л. Дополнительное опыление пшеницы чужеродной пыльцой.— Агробиология, 1954, 6, с. 111.
- Никогосян Е. Е. Повышение процента фертильности пыльцы у стерильных сортов картофеля путем подкапывания (удаление клубней и столонов).— Изв. АН АрмССР. Биол. науки, 1961, 14, 8, с. 77.
- Новиков В. В. Межвидовая и межродовая гибридизация в семействе бобовых на основе учения Дарвина — Мичурина.— Тр. Плодоовощного ин-та им. Мичурина, 1939, 3, с. 28.
- Новиков В. В. Горохо-бобовые гибриды.— Яровизация, 1940, 3, с. 106.
- Новиков В. В. О гибридах гороха, полученных путем опыления цветков с различных участков цветоносного стебля.— Сов. ботаника, 1945, 13, 5.
- Нубарян Ф. М. Влияние старения пыльцы на жизнеспособность семян у табака.— Изв. АН АрмССР. Биол. науки, 1954, 7, с. 33.
- Нубарян Ф. М. К вопросу о жизнеспособности пыльцы табака при хранении.— Биол. науч.-техн. информ. Арм. н.-и. и-та земледелия, 1958, 4, с. 27.
- Овчаров К. Е. Значение витаминов в жизнедеятельности растений.— Успехи соврем. биол., 1953, 36, 3, с. 315.
- Овчаров К. Е. Значение витаминов в оплодотворении растений.— Журн. общ. биол., 1954, 15, 5, с. 353.
- Овчаров К. Е. Роль витаминов в жизни растений. М., Изд-во АН СССР, 1958.
- Овчаров К. Е. Витамины растений. М., «Колос», 1969.
- Овчаров К. Е., Кизилова Е. Г., Седенко Д. М. и др. Усиление физиологических процессов в растениях под влиянием биотина.— С.-х. биол., 1966, 3, с. 386.

- Овчаров К. Е., Низковская Е. К. Влияние ростовых веществ на образование плодов у земляники.— ДАН СССР, 1948, 59, 3, с. 585.
- Овчинников Н. Н. Закономерности изменения размеров пыльцы.— ДАН СССР, 1951а, 77, 4, с. 729.
- Овчинников Н. Н. Закономерное изменение размеров пыльцы в пределах колоска.— Селекция и семеноводство, 1951б, 8, с. 79.
- Овчинников Н. Н. Характер изменения среднего размера пыльцы в соцветиях белого люпина, ржи и подсолнечника.— Учен. зап. Кншинев. ун-та, 1952а, 4.
- Овчинников Н. Н. Влияние на скрещивание места формирования пыльцы в колосе.— Селекция и семеноводство, 1952б, 1, с. 76.
- Овчинников Н. Н. Изменение свойств пыльцы и яйцеклеток в зависимости от места их образования в пределах соцветия.— В кн.: Наследственность и изменчивость растений, животных и микроорганизмов, 2. М., Изд-во АН СССР, 1959, с. 469.
- Овчинников Н. Н., Шитанова Н. М. Неоднородность пыльцы в пределах куста ржи.— ДАН СССР, 1953, 88, 5, с. 921.
- Овчинников Н. Н., Шитанова Н. М. Генетическая разнокачественность пыльцы, сформированной в разных частях колоса.— ДАН СССР, 1954, 99, 3, с. 463.
- Овчинников Н. Н., Шитанова Н. М. Изменчивость размеров пыльцы пшеницы в связи с мощностью растений.— Тр. Одес. гидрометеор. ин-та, 1958, 16, с. 79.
- Оганесян Р. А. Влияние состояния разновозрастной пыльцы на формирование потомства гороха в разных почвенно-климатических условиях.— Изв. АН АрмССР. Биол. науки, 1965, 18, 2, с. 31.
- Омельченко В. С. Влияние различных способов опыления и условий корневого питания родителей на жизнеспособность, оплодотворяющую способность пыльцы у потомства.— Узб. биол. журн., 1967, 1, с. 53.
- Оно Масао, Такагаси Эйкити, Тэранума Кимиси. Изучение влияния искусственного опыления на рост плодов. Использование стимуляторов прорастания пыльцы при искусственном опылении — J. Jap. Soc. Hortic. Sci., 1964, 33, 1, p. 1.
- Орел Л. И. Течение процессов оплодотворения и эмбриогенеза у томатов в связи с различным возрастом пестика и пыльцы. Автореф. дис. Л., ВИР, 1957а.
- Орел Л. И. Влияние возраста пыльцы на процесс оплодотворения и эмбриогенез у томатов.— Докл. ВАСХНИЛ, 1957б, 1, с. 11.
- Орел Л. И. Влияние срока хранения пыльцы некоторых видов семейства пасленовых и гороха на ее прорастание.— Тр. по прикл. ботан., генетике и селекции, 1957в, 31, 2, с. 145.
- Остапенко В. И. Цитофизиологические особенности и оплодотворяющая способность пыльцы некоторых сортов вишни.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1955, 4, с. 41.
- Остапенко В. И. Окислительные свойства пыльцы и тканей пестика некоторых поликарпических растений.— Бюл. ЦГЛ им. И. В. Мичурина, 1957, 4, с. 34.
- Остапенко В. И. Изменение окислительных свойств и оплодотворяющей способности пыльцы абрикоса, персика и миндаля под влиянием ультрафиолетовых лучей.— Бюл. ЦГЛ им. И. В. Мичурина, 1958, 5-6, с. 80.
- Остапенко В. И. Роль окислительных процессов в сексуализации и оплодотворении у косточковых растений.— Бюл. ЦГЛ им. И. В. Мичурина, 1959, 7-8, с. 57.
- Остапенко В. И. Физиолого-биохимические особенности пыльцы и пестиков некоторых плодовых растений из семейства Rosaceae.— Физиол. растений, 1960, 7, 5, с. 537.
- Остапенко В. И. Методы определения жизнеспособности и оплодотворяющей способности пыльцы плодовых растений.— Тр. ЦГЛ им. И. В. Мичурина, 1961, 7, с. 163.
- Остапенко В. И. Изучение действия ионизирующей радиации на окисли-

- тельный метаболизм, жизнеспособность и оплодотворяющую способность пыльцы косточковых растений.— В кн.: Предпосевное облучение семян с.-х. культур. Л., Изд-во АН СССР, 1963а, с. 156.
- Остапенко В. И. Интересный случай отцовской наследственности при гибридизации вишни песчаной и персика.— Агробиология, 1963б, 1, с. 116.
- Остераут В. Жизнь растений в опытах. Л., ГИЗ, 1924.
- Павлов Б. Я. О пространственной изоляции кукурузы. Автореф. дис. Харьк., 1946.
- Палилау А. І., Лабоцька А. І., Анохіна В. С. Аб різниці ва впливі на спадчинність «асноўнага» і «додатковага» пылку.— Весці АН БССР. Сер. біял. навук, 1964.
- Панін В. О., Панина Ё. Б. Особливості пилку аутополіплоїдних та диглоїдних форм буряка.— Укр. ботанічний журн., 1965, 22, 2, с. 28.
- Паушева З. П. Биологическая неоднородность пыльцевых зерен гречихи.— Изв. Тимирязев. с.-х. акад., 1960, 2(33), с. 207.
- Паушева З. П. Об изменении внутриклеточных реакций в рыльце гречихи под влиянием опылителя.— Журн. общ. биол., 1961, 22, 3, с. 220.
- Пачев А. Г. Жизнедеятельность пыльцы мандарина ушшу.— Сов. субтропики, 1938, 6, с. 31.
- Пашкевич В. В. Материалы к вопросу о влиянии собственной и посторонней пыльцы разных сортов яблок на завязывание и вызревание плодов.— Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции, 1925, 14, 3, с. 91.
- Пашкевич В. В. Общая помология или учение о сортах плодовых деревьев. Л.— М., ГИЗ, 1930.
- Пашкевич В. В. Бесплодие и степень урожайности в плодоводстве. М.— Л., Гос. с.-х. изд-во, 1931.
- Пашук Х. Т. Розвиток чоловічого та жіночого гаметофітів у сольданелі угорської.— Укр. ботанічний журн., 1969, 26, 4, с. 76.
- Пащенко З. М. Морфо-биологические особенности пыльцы дынь, арбузов и тыкв.— Науч. тр. Ташкент. ун-та, 1966, 301, с. 3.
- Певгова Р. В. Экспериментальные данные по сравнительной характеристике альтернующего действия фитонцидов лука и чеснока на некоторые цветковые растения.— В кн.: Фитонциды. Томск, 1944, с. 87.
- Перебелицина Е. П. Влияние ростовых веществ на урожайность и качество бессемянных сортов винограда.— В кн.: Сб. работ молодых ученых и аспирантов (по сельск. хоз-ву), 1. Ташкент, 1965, с. 245.
- Петров А. В. Опыты над влиянием самоопыления и перекрестного опыления на завязывание и изменчивость плодов у яблонь.— Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции, 1924—1925, 14, 3, с. 104.
- Петров А. И. Разрушенная пыльца как ментор при отдаленной гибридизации злаков.— Вестн. с.-х. науки, 1963, 1, с. 121.
- Петровская-Баранова Т. П., Цингер Н. В. Свободные аминокислоты и сахара пыльцы и пыльников пшенично-пырейных гибридов первого поколения их родительских форм.— Тр. Гл. ботан. сада, 1961, 8.
- Петроченко У. А. Влияние дикарбоновых кислот на прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок растений.— Физиол. растений, 1961, 8, 6, с. 681.
- Петроченко У. А. Влияние комплексонов на прорастание пыльцы.— Науч. докл. высш. школы. Биол. науки, 1966, 2, с. 149.
- Петруня М. И. Избирательность оплодотворения сахарной свеклы.— Агробиология, 1954, 5, с. 29.
- Петрушица М. П. Вибірність запліднення у сортів цукрових буряків та особливості проростання пилку.— В кн.: Фізіологічні і біохімічні основи підвищення продуктивності рослин. К., 1963, с. 449.
- Печеницын В. П. Годичная пыльца тюльпанов и результаты использования ее для опыления.— ДАН СССР, 1961, 141, 2, с. 492.
- Печеницын В. Пыльца хранится год.— Цветоводство, 1965, 9, с. 20.
- Пильнев В. М. Про обмін речовин в ростучих пилкових трубках.— Укр. ботанічний журн., 1965, 22, 3, с. 3.

- Пирумян К. А. Некоторые биологические вопросы цветения распространенных сортов группы Иджеванского района.— Изв. М-ва с.-х. АрмССР, 1965, 3, с. 47.
- Писарева А. Р. К методике скрещивания пшеницы.— Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции, 1935, Сер. А, 14.
- Плеханова Т. Ф. О продолжительности жизни пыльцы картофеля.— Селекция и семеноводство, 1965, 5, с. 75.
- Поддубная В. Жизнеспособность и способ хранения пыльцы тау-сагыза.— Советский каучук, 1932, 11-12, с. 23.
- Поддубная-Арнольди В. Ускоренный метод эмбриологического исследования.— Ботан. журн., 1938, 23, 4, с. 349.
- Поддубная-Арнольди В. А. Сравнительно-эмбриологическое исследование диплоидных и тетраплоидных форм гречихи.— Ботан. журн., 1948, 33, 2.
- Поддубная-Арнольди В. А. Материалы к истории исследования процесса оплодотворения у покрытосеменных растений.— Тр. Гл. ботан. сада АН СССР, 1959, 6. Эмбриол. исслед., с. 7.
- Поддубная-Арнольди В. А. Эмбриология некоторых полиплоидов, полученных экспериментально.— В кн.: Полиплоидия у растений. 1962. (Тр. Моск. о-ва испытателей природы).
- Поддубная-Арнольди В. А. Общая эмбриология покрытосеменных растений. М., «Наука», 1964.
- Поддубная-Арнольди В. А. К исследованию пыльцевых трубок у покрытосеменных растений.— ДАН СССР, 1965, 162, 3, с. 705.
- Поддубная-Арнольди В., Стешина Н., Сосновец А. Материалы к биологии цветения и размножения *Scorzonera tau-saghyz* Lipsch. et Bosse.— Ботан. журн., 1934, 19, 4, с. 338.
- Поддубная-Арнольди В. А., Цингер Н. В., Петровская Т. П. и др. Гистохимическое исследование пыльцы и пыльцевых трубок некоторых покрытосеменных растений.— Тр. Гл. ботан. сада, 1961, 8, с. 162.
- Полжанова Т. П. К вопросу биологии цветения и оплодотворения желтого люпина.— В кн.: Селекция и семеноводство полевых культур. Минск, «Урожай», 1965, с. 124.
- Полунина Н. Н. Хлоропласты в генеративных клетках пыльцевого зерна.— В кн.: Морфогенез растений, 2, 1961а, с. 192.
- Полунина Н. Н. Микрокиносъемка при изучении пыльцы некоторых растений.— В кн.: Морфогенез растений, 2. 1961б, с. 459.
- Полунина Н. Н., Сеешникова А. И. Микрокиносъемка при изучении пыльцы и пыльцевых трубок некоторых амариллисовых.— ДАН СССР, 1959, 127, 1, с. 217.
- Поляков И. М. О некоторых условиях развития пыльцы в тканях пестика.— ДАН СССР, 1949, 69, 5, с. 683.
- Поляков И. М. История открытия дихогамии и роль русских ученых в этом открытии.— Успехи соврем. биол., 1950а, 30, 2(5), с. 291.
- Поляков И. М. Изменение физиологических свойств тканей пестика в процессе опыления пылесмесями.— ДАН СССР, 1950б, 71, 1, с. 179.
- Поляков И. М. Проблема оплодотворения растений в ее историческом развитии.— В кн.: Дарвин Ч. Сочинения. Т. 6. М., Изд-во АН СССР, 1950в.
- Поляков И. М. Учение И. В. Мичурина об оплодотворении в свете новых экспериментальных данных.— Журн. общ. биол., 1955, 5.
- Поляков И. М., Колосова К. С., Михайлова П. В. Исследования избирательности оплодотворения у табака, махорки и кукурузы.— Тр. Укр. ин-та растениеводства, селекции и генетики, 1959, 4, с. 103.
- Поляков И. М., Колосова К. С., Чинго-Чингас М. Г. Влияние условий опыления на оплодотворение и развитие плодов гречихи.— Тр. Укр. ин-та растениеводства селекции и генетики, 1959, 4, с. 161.
- Поляков И. М., Михайлова П. В. Исследования по избирательному оплодотворению у махорки.— Журн. общ. биол., 1949, 10, 3, с. 213.
- Поляков И. М., Михайлова П. В. Влияние количественных отношений

- пыльцы разных сортов в пыльцесмесях на избирательность оплодотворения у табака и махорки.— Журн. общ. биол., 1950, 11, 2, с. 73.
- Поляков И. М., Михайлова П. В. Преодоление межвидовой нескрепчиваемости табачков пыльцесмесями с различным соотношением компонентов.— Журн. общ. биол., 1951а, 12, 3, с. 192.
- Поляков И. М., Михайлова П. В. Рост пыльников трубок в разных частях пестика и избирательность оплодотворения.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1951б, 1, с. 31.
- Пономарев А. Н. Об опылении шалфея степного.— ДАН СССР, 1959, 127, 4, с. 917.
- Пономарев А. Н., Банникова В. А. О жизнеспособности пыльцы утренних и послеполуденных злаков.— Учен. зап. Перм. ун-та, 1969, 179, с. 240.
- Пономаренко Ф. А. Воздействие растворов содержимого чужеродной пыльцы на изменчивость потомства у пшеницы.— Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции, 1964, 36, 1, с. 209.
- Попов М. Влияние на гибберелина върху самоопрашени и гибридни паревични растения.— Изв. Инст. биол. «М. Попов» БАН, 1963, 13, с. 5.
- Портянкo В. Ф., Кудря Л. М. Галотены — стимуляторы прорастания пыльцы.— Физиол. растений, 1966, 13, 6, с. 1086.
- Потанина Н. Д., Шмигель В. Н. Влияние электростатического поля высокого напряжения на пылцу некоторых плодовых культур.— Ботан. журн., 1960, 45, 2, с. 266.
- Прохоренко Л. Н. Избирательное оплодотворение у кукурузы при разном количественном соотношении пыльцы в пыльцесмесях.— Журн. общ. биол., 1951, 12, 2, с. 96.
- Проценко Д. Життєздатність пилочку гречки за різних умов вогкості.— Вісп. прикл. ботан., 1930, 3-4, с. 72.
- Проценко Д. Ф. Жизнеспособность пыльцы некоторых кормовых растений в различных условиях влажности.— Учен. зап. Астрах. пед. ин-та, 1937, 1.
- Проценко Д. Ф. Биология цветения и семяобразования у различных сортов люцерны.— Азов.-Черномор. с.-х. ин-т. Сб. н.-и. работ, 1940, 9.
- Проценко Д. Ф., Во Ван Куанг. Влияние физических факторов на прорастание пыльцы некоторых культурных растений.— Физиол. и биохимия культ. растений, 1971, 3, 6, с. 603.
- Псарев М. М. О жизнеспособности пыльцы и рылец кукурузы.— Агроботаника, 1954, 4, с. 118.
- Пыльнев В. М., Дяконов П. Цитохимические исследования пыльцы и пыльников трубок кукурузы.— Докл. Моск. с.-х. акад. им. К. А. Тимирязева, 1961, 62, с. 163.
- Пятницкий С. С. Об опылении у дубов и прорастании пыльцы на рыльцах.— ДАН СССР, 1947а, 56, 5, с. 545.
- Пятницкий С. С. Об условиях прорастания пыльцы дуба in vitro.— ДАН СССР, 1947б, 56, 6, с. 659.
- Пятницкий С. С. О хранении пыльцы дубов.— Докл. ВАСХНИЛ, 1947в, 3, с. 32.
- Размолов В. П. К вопросу об эволюции пыльцы голосеменных растений.— Бюл. Гл. ботан. сада, 1964, 55, с. 90.
- Раинчикова Г. П. Проращивание пыльцы черной смородины и условия, влияющие на ее жизнеспособность.— В кн.: Плодоносные культуры. Минск, «Урожай», 1967, с. 232.
- Ракигин Ю. В. Применение ростовых веществ в растениеводстве. М., 1947.
- Ракигин Ю. В., Крейдлина З. Г. Выделение этилена цветками.— В кн.: Реф. н.-и. работ за 1944 г. Отд. биол. наук. АН СССР. М.— Л., 1945а.
- Ракигин Ю. В., Крейдлина З. Г. Влияние газообразной эманации плодов на образование стеблевых корней у растений томата.— В кн.: Рефер. н.-и. работ за 1944 г. Отдел. биол. наук. АН СССР. М.— Л., 1945б, с. 28.
- Распопов И. М. Действие фитонцидов некоторых растений на насекомых.— В кн.: Фитонциды, их роль в природе и значение для медицины. Изд-во АМН, 1952, с. 161.

- Распопов И. М.* Действие фитонцидов некоторых растений на насекомых.— Природа, 1953, 4, с. 116.
- Ржиман Л.* Заключение из исследований влияния чужеродной пыльцы на процесс оплодотворения кукурузы.— В кн.: Гетерозис. Минск, Изд-во АН БССР, 1961, с. 174.
- Рижков В. Л.* Курс загальної біології. Харків — Одеса, «Радянська школа», 1931.
- Ро Л. М.* О прорастаемости пыльцы различных плодовых деревьев в связи с ее фертильностью.— Вестн. садоводства, виноградарства и огородничества, 1927, 1, с. 6.
- Ро Л. М.* Прорастаемость пыльцы различных плодовых деревьев в связи с ее фертильностью.— Тр. Млеев. садово-огородной опыт. станции, 1929.
- Робинз Ж. Б.* О природе. М., Соцэкгиз, 1936.
- Родина В. А.* Причины стерильности канатника.— Вестн. техн. культур, 1940, 4, с. 90.
- Родионенко Г. И.* Пыльца ириса и некоторые закономерности ее эволюции.— ДАН СССР, 1956, 110, 4, с. 699.
- Руденко Ф. Е.* Реакция на пероксидазу как показатель жизнеспособности пыльцы кукурузы.— Докл. и сообщ. Ужгород. ун-та, 1957, 1, с. 3.
- Руми В., Власова Н.* Рост пыльцевых трубок в столбиках и завязях междусортных гибридов.— Хлопководство, 1955, 10, с. 16.
- Руми В. А., Карамулас Х. А., Асриян Н. С.* Прорастание пыльцы и скорость роста пыльцевых трубок у разных по скороспелости видов хлопчатника.— В кн.: Вопросы генетики и эмбриологии хлопчатника. Ташкент, 1966, с. 5.
- Русак С. Ф.* Продолжительность жизнеспособности пыльцы различных сортов айвы.— В кн.: Сб. работ аспирантов и молодых научных сотрудников Северо-Кавказского н.-и. института садоводства и виноградарства. 1968, с. 55.
- Рустамова Д. М.* Морфо-биологические особенности пыльцы и развитие мужского гаметофита сои.— ДАН УзССР, 1965, 5, с. 53.
- Рустамова Д.* Некоторые данные по биологии пыльцы, опылению, оплодотворению и развитию семени сои в приташкентских условиях.— Науч. тр. Ташкент. ун-та, 1966, 291, с. 120.
- Рыбин В. А.* Цветение, опыление и завязывание плодов.— В кн.: Физиол. с.-х. растений, 5. Изд-во МГУ, 1968, с. 35.
- Рытов М. В.* Русские лекарственные растения. Пг., Изд. П. П. Сойкина, 1918.
- Рябинина М. И.* Цитологическое и гистохимическое изучение процесса оплодотворения и эмбриогенеза у кукурузы при различных способах опыления. Автореф. дис. Харьков, 1967.
- Рябов И. Н.* Вопросы опыления и плодородия плодовых деревьев.— Зап. Гос. Никит. ботан. сада, 1930, 14.
- Рябов И. Н.* Урожайность плодовых деревьев в связи с опылением. М., Сельхозгиз, 1932.
- Рябова А. И.* Завязывание плодов черешни при опылении смесью пыльцы сортов с хорошей и плохой оплодотворяющей способностью.— Бюл. науч. информ. Гос. Никит. ботан. сада, 1957, 5-6, с. 40.
- Савелли Р., Карузо К.* Взаимная стимуляция прорастания пыльцевых зерен.— Яровизация, 1940, 3, с. 120.
- Садамори Сёсукэ, Йосида Йосио, Цугия Сигиро и др.* Изучение искусственного опыления деревьев яблони. II. Влияние опыливания пыльцой на завязывание плодов яблони.— Bull. Hortic. Res. St. C., 1964, 2, p. 9.
- Садыков С. С., Омельченко В. С.* Жизненность пыльцы хлопчатника в первом поколении в зависимости от способа оплодотворения у родителей и условий корневого питания.— ДАН УзССР, 1966, 3, с. 44.
- Садыков С. С., Омельченко В. С.* Влияние условий корневого питания на жизненность и величину пыльцевых зерен у хлопчатника.— В кн.: Физиология и морфогенез хлопчатника и других растений. Ташкент, 1969, с. 88.

- Саламов А. В. Опыление кукурузы смесями пыльцы в разные сроки развития рылец.— Агробиология, 1947, 5, с. 111.
- Самородова-Бианки Г. В. Содержание каротиноидов и их динамика в фертильных и стерильных пыльниках некоторых видов растений.— ДАН СССР, 1956, 109, 4, с. 873.
- Самородова-Бианки Г. В. Микроспорогенез и каротиноиды.— Физиол. растений, 1959, 6, 1, с. 99.
- Самородова-Бианки Г. В. Фертильность пыльцы и содержание каротиноидов в пыльниках и листьях ряда видов, форм и сортов картофеля.— Бюл. Всесоюз. ин-та растений, 1961, 9, с. 48.
- Самосвалов Г. Н. Влияние летучих выделений цветка на процесс оплодотворения.— Тр. Плодоовощного ин-та им. И. В. Мичурина, 1959, 10, с. 63.
- Самосвалов Г. Н. Влияние летучих выделений цветка на процесс оплодотворения у плодовых и ягодных растений. Автореф. дис. Мичуринск, 1964.
- Сателъникова К. А. Опыты с прорастанием пыльцы плодовых деревьев.— Тр. Гос. Никит. ботан. сада, 1934, 14, 2, с. 93.
- Сауткина Т. А. Да пытання вывучення жыццяздольнасці пылку у некаторых бабовых.— Весті АН БССР. Сер. біял. навук, 1965, 3, с. 72.
- Сафарян И. М. Влияние возраста рыльца и пыльцы на оплодотворение арбуза.— Сб. науч. тр. Н.-и. ин-та земледелия АрмССР, 1966, с. 143.
- Седов Е. Н. Жизнеспособность пыльцы яблони в связи со способами ее дозаривания и хранения.— Агробиология, 1955, 3, с. 134.
- Седов Е. Н. Изучение жизнеспособности пыльцы у яблони.— Ботан. журн., 1965, 50, 1, с. 138.
- Семян В. С., Кондратьев В. Д., Маслов В. Я. и др. Облученная пыльца — стимулятор оплодотворения при отдаленной гибридизации плодовых культур.— Бюл. науч.-техн. информ. Молд. н.-и. ин-та садоводства, виноградарства и виноделия, 1961, 4(13), с. 50.
- Сергеев Л. И. О влиянии ростовых веществ на репродуктивные органы плодовых деревьев.— ДАН СССР, 1948, 62, 4, с. 545.
- Сергеев С. Н. К биологии пыльцы кедра сибирского.— Вестн. с.-х. науки (Алма-Ата), 1969, 11, с. 71.
- Серебряков К. К. Очерки по истории ботаники, 1. Учпедгиз. 1941.
- Серебрякова Л. Е. Скорость роста пылевых трубок по столбику при внутрисортном и межсортном скрещивании хлопчатника.— В кн.: Вопросы генетики и эмбриологии хлопчатника. Ташкент, 1966, с. 19.
- Серейский А. С. Влияние вещества орхидных полилинов на рост и регенерацию у *Zea mays* и *Soja hispida*.— Сов. ботаника, 1936, 5, с. 80.
- Сехтосян Е. П. Морфологические особенности пыльцы у некоторых сортов вишен.— Изв. М-ва сельск. хоз-ва АрмССР, 1965, 5-6, с. 65.
- Сехтосян Е. П. Продолжительность жизнеспособности пестика вишни.— Изв. М-ва с.-х. АрмССР, 1966, 6, с. 29.
- Симаков И. Н. Биология цветения сои.— В кн.: Вопросы систематики, генетики и селекции сои. М., Сельхозгиз, 1935, с. 235.
- Сисакян Н. М. Ферментативная активность протоплазмennых структур.— В кн.: Баховские чтения. Т. 5. Изд-во АН СССР, 1951.
- Сисакян Н. М., Масолова И. М. Биохимические функции митохондрий растений.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1962, 3.
- Смирнова Е. С. Биология цветения и плодообразования у арахиса.— Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции, 1952, 29, 3, с. 99.
- Смолюнский Н. В., Бибикова В. Ф. Длительное хранение пыльцы сиреней в связи с их гибридизацией.— ДАН БССР, 1965, 9, 2, с. 122.
- Смолюнский Н. В., Кудрявцева В. М. Функционирование и жизнеспособность генеративных элементов цветка некоторых видов окопника.— С.-х. биол., 1966, 1, 5, с. 741.
- Смолянинова Л. А., Голубкова В. Ф. К методике исследования пыльцы.— ДАН СССР, 1950, 75, 1, с. 125.
- Соколов А. В., Дьякова Е. В., Дмитриев К. А. Действие бора на урожай семян и сена бобовых трав.— Химизация соц. земл., 1937, 5, с. 57.

- Соколова Е. П. Влияние возраста пестиков на успех гибридизации.— ДАН СССР, 1951, 81, 5, с. 937.
- Соколова Е. П. Влияние опыления в различное время суток на эффективность гибридизации плодовых и ягодных растений.— Тр. Плодоовощного ин-та им. И. В. Мичурина, 1956, 9, с. 81.
- Соколова Е. П. Влияние возраста пестика и пыльца на завязывание плодов у яблони.— С.-х. биол., 1966, 5, с. 708.
- Соколовская А. П. Соотношение между числом хромосом и величиной пыльцевых зерен у арктических видов Ranunculaceae и Saxifragaceae.— Ботан. журн., 1958, 43, 8, с. 1146.
- Соколовская И. И. О значении числа сперматозоидов при оплодотворении с.-х. животных.— Докл. ВАСХНИЛ, 1947, 1, с. 7.
- Соколовский И. С., Дука С. Х. Суміші пилку та їх значення при селекції плодових і ягідних рослин.— Сад та город, 1937, 6, с. 41.
- Сорокина О. Н., Лаптев Ю. П. Количество пыльца в цветках пшеницы при ветроопылении.— Вестн. с.-х. науки, 1957, 4, с. 34.
- Стайков В. М. Проучиване върху жизнеността на цветния прашец и прие-мателната способност на близалцето на казанлъшката роза.— Изв. на научноиссл. инст. раст., 1962, 14, с. 23.
- Стойлов М. Изследвания върху влиянието на чуждородовия прашец и на някои витамини върху самоопрашени линии и хибриди царевица.— Растен. науки, 1965, 2, 11, с. 3.
- Стрелцова Т. А. Жизнеспособность пыльца и рылец кукурузы.— Сб. науч. работ Сиб. н.-и. ин-та сельск. хоз-ва, 1968, 12, с. 134.
- Сулима Ю. Г. Чужеродный ментор в опытах самоопыления ветвистой озимой ржи.— Тр. Кишинев. с.-х. ин-та, 1963, 30, с. 3.
- Суржина М. Взаимодействие растений.— Сов. субтропики, 1938, 5, с. 103.
- Суриков И. М. Генетика самонесовместимости у цветковых растений.— Генетика, 1965, 2, с. 158.
- Сухоруков К., Филиппов В. Гормоны клеточного деления у хлопчатника.— ДАН СССР, 1940, 29.
- Сухоруков К., Филиппов В. Гормоны клеточного деления в цветках хлопчатника.— ДАН СССР, 1945, 47.
- Тавдумадзе К. Р., Тодуа В. А. Действие разных доз γ -лучей Co^{60} на рост и развитие *Nicotiana tabacum* L.— Радиобиология, 1967, 7, 3, с. 475.
- Таранова Е. А. Изменение жизнеспособности пыльца под влиянием внешних факторов и гамма-облучения.— В кн.: Ионизирующие излучения в биологии. Рига, 1965, с. 103.
- Татаринцев А. С. Поиски путей к преодолению нескрещиваемости.— Науч. плодоводство, 1934, 3, с. 31.
- Татаринцев А. С. Выяснение прорастания пыльца на рыльце в практике работ по опылению.— Науч. плодоводство, 1935, 6, с. 45.
- Татаринцев А. С. Прорастание пыльца на рыльце при некоторых межродовых и внутриродовых опылениях.— Тр. Плодоовощного ин-та им. И. В. Мичурина, 1937, 2, с. 16.
- Татаринцев А. С. Исследовательская работа кафедры селекции Плодоовощного института им. И. В. Мичурина.— Вестн. с.-х. науки. Плодоовощные культ., 1940, 3, с. 78.
- Татаринцев А. С. Испытание прорастаемости пыльца в естественных условиях.— Плодоовощной ин-т им. И. В. Мичурина. Бюл., 1946, 1, с. 31.
- Татаринцев А. С. Рост пыльцевых трубок в столбике при некоторых межродовых скрещиваниях.— Тр. Плодоовощного ин-та им. И. В. Мичурина, 1948, 5, с. 27.
- Татаринцев А. С. Процесс оплодотворения у важнейших плодовых и ягодных пород средней полосы СССР и пути управления этим процессом. Автореф. дис. Воронеж. ун-т, 1954.
- Татаринцев А. С. О длительном хранении пыльца плодовых растений.— Природа, 1956, 9, с. 103.
- Татаринцев А. С., Заец В. К., Кузьмин А. Я. и др. Селекция и сортоведение плодовых и ягодных культур. М., Сельхозгиз, 1960.

- Татаринцев А. С., Козлов В. И. Изменение избирательности оплодотворения в зависимости от количественного соотношения компонентов пыльцесмесей.—Тр. Плодоовощного ин-та им. И. В. Мичурина, 1967, 21, с. 21.
- Татаринцев А. С., Остроухова Н. В. Хранение пыльцы плодово-ягодных растений.—Сад и огород, 1950, 3, с. 23.
- Татаринцев А. С., Соколова Е. П. О значении околоцветника для прорастания пыльцевых зерен.—Природа, 1951, 1, с. 67.
- Татевосян В. В. О жизнеспособности пыльцы и темпе роста пыльцевых трубок грана.—Изв. АН АрмССР. Биол. науки, 1964, 17, 10, с. 29.
- Темкин В. И. Изменчивость гибридов гороха в зависимости от сроков опыления цветка и от длительности хранения пыльцы.—В кн.: Новое в метод. селекции кормовых бобов, гороха и вики. М., Сельхозгиз, 1963, с. 103.
- Теньковцева Э. С. Биология опыления лимона в условиях Средней Азии.—Субтроп. культуры, 1965, 3, с. 109.
- Тер-Аванесян Д. В. Оплодотворение растений ограниченным количеством пыльцы.—Агробриология, 1946, 3, с. 71.
- Тер-Аванесян Д. В. Роль количества пыльцевых зерен цветка в оплодотворении растений.—Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции, 1949, 28, 2, с. 119.
- Тер-Аванесян Д. В. Биология опыления и оплодотворения хлопчатника.—Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции, 1952, 29, 2, с. 149.
- Терезин Э. Цветок под дождем.—Наука и жизнь, 1969, 8, с. 157.
- Тихонов Н. Н. Американская песчаная вишня и ее роль в селекции северных сортов.—Вестн. сельск. хоз-ва. Плодоягодные культуры, 1940, 1, с. 71.
- Ткачев И. А., Миловзоров А. И. Влияние количества пыльцы на результаты оплодотворения и на качество гибридных семян.—Агробриология, 1965, 1, с. 63.
- Ткаченко Г. В. Исследования прорастания пыльцы плодовых деревьев в условиях Закарпатья.—Науч. зап. Ужгород. ун-та, 1957, 23, с. 65.
- Ткаченко Г. В. Рост пыльцевых трубок и избирательность оплодотворения у винограда.—Науч. докл. высш. школы. Биол. науки, 1959а, 2, с. 121.
- Ткаченко Г. В. К вопросу физиологии оплодотворения винограда.—В кн.: Рост растений. Изд-во Львов. ун-та, 1959б, с. 74.
- Ткаченко Г. В. Роль выделений рыльца в опылении винограда.—Ботан. журн., 1959в, 44, 7, с. 963.
- Ткаченко Г. В. Влияние количества пыльцы на плодообразование у винограда.—Агробриология, 1960, 3, с. 459.
- Ткаченко Г. В., Власова Т. А. О биологии цветения персика.—Науч. докл. высш. школы. Биол. науки, 1965, 4, с. 133.
- Ткаченко Н. Н. Условия наилучшего опыления и плодообразования у огурцов.—Докл. ВАСХНИЛ, 1940а, 10, с. 37.
- Ткаченко Н. Н. Техника искусственного опыления при производстве гетерозисных семян огурцов.—Селекция и семеноводство, 1940б, 11-12, с. 72.
- Товмасын О. В. Биологическое влияние чужеродной пыльцы при самоопылении кукурузы.—Агробриология, 1965, 6, с. 859.
- Токин Б. и др. Бактерициды растительного происхождения (фитонциды). М., Медгиз. 1942.
- Токин Б. П. Биологическая роль фитонцидов.—В кн.: Фитонциды. Томск, 1944, с. 224.
- Токин Б. П. Состояние проблемы фитонцидов.—В кн.: Биологические антисептики. Томск, 1946, с. 5.
- Токин Б. П. Фитонциды. М., Изд-во АН СССР, 1951.
- Токин Б. П. Губители микробов фитонциды. М., «Советская Россия», 1960.
- Толмачев И. А. О гибридизации смородины с крыжовником.—Вестн. с.-х. науки. Плодоягодные культуры, 1940, 1, с. 61.
- Трушкин А. В. Влияние пыльцы, полученной из различных частей тычиночной колонки, на формирование хозяйственно ценных признаков коробочек хлопчатника в F_2 .—Соц. сельск. хоз-во Узбекистана, 1953, 3, с. 69.

- Тужиков В. Л.* К биологии цветения мака масличного в Московской области.— Бюл. Гл. ботан. сада, 1963, 48, с. 100.
- Тулаева М. И.* К вопросу изучения жизнеспособности пыльцы винограда.— Изв. АН АрмССР. Биол. науки, 1963, 16, 4, с. 45.
- Турбин Н. В.* О биологической роли чужеродного доопыления.— Успехи соврем. биол., 1952а, 34, 2, с. 291.
- Турбин Н. В.* Зависимость плодovitости растений и жизнестности их семенного потомства от возрастного состояния воспроизводящих элементов.— Ботан. журн., 1952б, 37, 6, с. 764.
- Турбин Н. В.* К вопросу о биологической роли повторного опыления у растений.— ДАН СССР, 1953, 43, 1, с. 167.
- Турбин Н. В.* О биологической роли чужеродного доопыления.— В кн.: Вопросы биологии оплодотворения. Изд-во ЛГУ, 1954, с. 141.
- Турбин Н. В.* Новые данные о биологии оплодотворения семенных растений.— В кн.: Рост растений. Изд-во Львов. ун-та, 1959.
- Турбин Н. В., Богданова Е. Н.* Экспериментальные данные по изучению множественного оплодотворения у растений.— В кн.: Вопросы биологии оплодотворения. Изд-во ЛГУ, 1954а, с. 9.
- Турбин Н. В., Богданова Е. Н.* Опыты по изучению влияния повторного опыления на оплодотворенные яйцеклетки у томатов.— В кн.: Вопросы биологии оплодотворения. Изд-во ЛГУ, 1954б, с. 48.
- Турбин Н. В., Заливская Е. И.* О влиянии присутствия собственной пыльцы при скрещивании на жизнестность гибридного потомства.— Учен. зап. ЛГУ. Сер. биол., 1953, 33, с. 3.
- Турбин Н. В., Нарбут С. И.* К вопросу о биологической роли повторного опыления у растений.— В кн.: Вопросы биологии оплодотворения. Изд-во ЛГУ, 1954, с. 163.
- Турсунов Ж.* Микроспорогенез и спермиогенез у мыльнянки лекарственной.— ДАН УзССР, 1967, 10, с. 52.
- Углов П. Д.* Разнокачественность пыльцы и некоторые качественные особенности различных участков (ярусов) главного стебля растения огурца (сорт Вязниковские).— Учен. зап. Ленингр. пед. ин-та, 1959, 192, с. 153.
- Уголик Н. А.* Действие ростовых веществ на плодоношение сливы.— Бюл. Гл. ботан. сада, 1966, 61, с. 60.
- Узенибаев Е. Х., Рахимова М.* Влияние радиоактивного кобальта Co^{60} на жизнестность пыльцы хлопчатника.— Тр. ботан. садов АН КазССР, 1966, 9, с. 122.
- Усанов М.* Темпы процессов оплодотворения у разных по скороспелости сортов хлопчатника.— Узб. биол. журн., 1969, 4, с. 69.
- Устинова Е. И.* К физиологии прорастания пыльцы лиственных древесных пород.— ДАН СССР, 1951а, 80, 3, с. 457.
- Устинова Е. И.* Эмбриологический анализ завязей подсолнечника при опылении смесью пыльцы.— Агроботаника, 1951б, 3, с. 104.
- Устинова Е. И.* Влияние количества и разнообразия пыльцы на оплодотворение и развитие зародыша у подсолнечника.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1954, 5, с. 74.
- Устинова Е. И.* Некоторые вопросы оплодотворения кукурузы.— Агроботаника, 1955, 6, с. 74.
- Устинова Е. И.* Биология цветения и опыления у кукурузы.— В кн.: Морфология кукурузы. Изд-во МГУ, 1962, с. 221.
- Фань Ин-хань, Цзан Шу-ин.* Изучение жизнеспособности и продолжительности хранения пыльцы сирени.— Сб. статей по интродукции и акклиматизации растений. Пекин, Кэсюэ чубаньше. 1965 с. 112.
- Фаворский В. И.* Краткий курс морфологии растений. Петербург — Киев, «Сотрудник», 1914.
- Фаворский Н. В.* Материалы по биологии и эмбриологии сахарной свеклы.— Тр. Науч. ин-та селекции, 1928, 2, с. 1.
- Федорович Л.* Некоторые данные по вопросам, связанным с применением метода инкухты в свекловичном сортоводстве.— Сб. ССУ, 1928, 12.

- Фетисов Г. Г., Крюкова Н. С. Сравнительная оценка некоторых лабораторных методов определения жизнеспособности пыльцы яблони и их практическое значение.— Бюл. ЦГЛ им. И. В. Мичурина, 1960а, 9-10, с. 119.
- Фетисов Г. Г., Крюкова Н. С. Об изменении физиологических свойств пыльцы у некоторых сортов яблони.— Науч. докл. высш. школы. Биол. науки, 1960б, 1, с. 120.
- Филатова И. А., Зотова Г. С., Данилкина Л. Д. Прорастание пыльцы и скорость роста пыльцевых трубок диплоидных и тетраплоидных форм проса посевного.— В кн.: Апомиксис и цитоэмбриология растений. Саратов, 1968, с. 123.
- Финн В. В. О пыльцевой трубке бука.— В кн.: Сб. им. С. Г. Навашина Гос. Тимирязев. н.-и. ин-та. М., 1928, с. 63.
- Фролова Г. Д. Вопросы биологии цветения некоторых берез.— Ботан. журн., 1956, 41, 6, с. 885.
- Харечко-Савицкая Е. И. Цветение, оплодотворение и различные типы стерильности у *Beta vulgaris* L. (стерильность гамет, аутостерильность и расовая несовместимость).— В кн.: Список докладов и тезисов Всесоюзного съезда по генетике, селекции, семеноводству и племенному животноводству, 1929а, с. 32.
- Харечко-Савицкая Е. И. К проблеме перекрестного опыления.— Тр. Белоперков. селекц. станции, 1929б, 4, 3, с. 1.
- Харечко-Савицкая Е. И. Цветение, оплодотворение и различные типы стерильности у *Beta vulgaris* L.— В кн.: Труды Всесоюзного съезда по генетике, селекции, семеноводству и племенному животноводству, 2. 1930, с. 539.
- Харечко-Савицкая Е. И. Цитология и эмбриология сахарной свеклы.— Свекловодство, 1940, 1. К., Изд-во колхоз. и совхоз. лит., с. 453.
- Хасидзумэ Хаято, Кондо Йосигоро. Изучение механизма оплодотворения у лесных пород. 1. Ингибиторы роста пыльцевых трубок в репродуктивных органах *Pinus densiflora*.— J. Jap. Forest., Soc., 1962, 44, 2, р. 43.
- Холодный Н. Г. О выделении летучих органических соединений живыми организмами и об усвоении их микробами почвы.— ДАН СССР, 1943, 41, 9, с. 416.
- Холодный Н. Г. Летучие выделения цветов и листьев, как источник питания микроорганизмов.— ДАН СССР, 1944, 43, 2, с. 75.
- Холодный М. Г. Нові досліді з леткими виділеннями квітів і листя.— Допов. АН УРСР, 1946, 1-2, с. 3.
- Холодный Н. Г. О физиологическом действии летучих органических веществ на растения.— ДАН СССР, 1948, 62, 6, с. 825.
- Холодный Н. Г. Биологическое значение летучих органических веществ, выделяемых растениями.— В кн.: Среди природы и в лаборатории. Изд-во Моск. о-ва испытателей природы, 1949, с. 156.
- Холодный Н. Г. Новое о воздушном питании растений.— Природа, 1951, 2, с. 43.
- Холодный Н. Г. Избранные труды, т. 2. К., Изд-во АН УССР, 1957.
- Холодный Н. Г. Проблема роста в современной физиологии растений.— Избр. труды. Т. 1. К., Изд-во АН УССР, 1958, с. 395.
- Христов С., Генчев С. Исследования върху покъняване на прашеца при пипера във връзка с установяване на сортове, подходящи за хибридни комбинации.— Градин. и лозарска наука, 1964, 1, 1, с. 53.
- Хрянин В. Н. Смещение пола у растений конопли при обработке гиббереллином.— С.-х. биол., 1969, 4, 5, с. 753.
- Цанков Б. Влияние на гибберелина върху оплождането при някои десертни сортове лози.— Науч. труд. Висш. селскостоп. ин-т «В. Коларов», Пловдив, 1964, 13, 2, с. 37.
- Цанков Б. Върху някои особености при използването на гибберелина като стимулятор.— Науч. труд. Висш. селскостоп. ин-т «В. Коларов», Пловдив, 1965, 14, 2, с. 71.
- Цвейгелт Ф. Новые задачи по выведению плодовых сортов.— За мичуринское плодоводство, 1936, с. 84.

- Ценковский Л. С. Несколько фактов из истории развития хвойных растений. СПб, 1846.
- Церлинг В. В. Влияние макро- и микроэлементов на прорастание пыльцы растений.— ДАН СССР, 1941, 32, 6, с. 439.
- Цингер Н., Петровская-Баранова Т. Оболочка пыльцевого зерна — живая физиологически активная структура.— ДАН СССР, 1961, 138.
- Цингер Н. В., Петровская-Баранова Т. П. Сферосомы пыльцевых трубок и их роль в синтезе пробок.— ДАН СССР, 1965, 165, 2, с. 417.
- Цингер Н. В., Поддубная-Арнольди В. А. Гистохимическая характеристика белков зародышей некоторых представителей орхидных.— ДАН СССР, 1958, 118, 3.
- Цицин Н. В. Дополнительные растительные ресурсы на службу родине. М., Изд-во АН СССР, 1944.
- Цыганков С. К. Опылители бахчево-огородных культур.— Сов. агрономия, 1947, 4, с. 53.
- Чайлахан М. Х. Гиббереллины растений. М., Изд-во АН СССР, 1961.
- Чайлахан М. Х. Гиббереллины растений. М., Изд-во АН СССР, 1963.
- Чеботарь А. А. Прорастание пыльцевого зерна, образование пыльцевой трубки и вопрос двойного оплодотворения.— В кн.: Генетика, селекция и семеноводство кукурузы, 1. Кишинев, 1965, с. 140.
- Червоненко Т. А. Роль гетераукурина в процессах прорастания пыльцы и роста пыльцевых трубок.— Тр. Укр. ин-та растениеводства, селекции и генетики, 1959, 4, с. 135.
- Черненко С. Ф. Процессы опыления яблони и урожайность.— Тр. Центр. генет. плодородной станции им. Мичурина, 1934, 2, с. 118.
- Черненко С. Ф. О получении гибридов между грушей и яблоней.— За мичуринское плодородство, 1936, 6.
- Черненко С. Ф. Получение гибридов между грушей и яблоней.— Вестн. с.-х. науки. Плодородные культуры, 1940, 1, с. 31.
- Черненко С. Ф., Черненко Е. С. Пути получения гибридов между грушей и яблоней.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1955, 4, с. 14.
- Черняев И. П. Опыты с опылением некоторых промышленных сортов груш и яблонь.— Тр. Узб. с.-х. опыт. станции им. Р. Р. Шредера, 1928, 6, с. 3.
- Чжу Цин-линь. Взаимовлияние пыльцы и рыльца во время опыления у некоторых культурных растений. 2 Физиология рыльца.— Ичуаньсюэ цзякань, 1964, 4, с. 17.
- Чувашина Н. П. Влияние гиббереллина на скрещиваемость отдаленных форм растений.— Тр. ЦГЛ им. И. В. Мичурина, 1961, 7, с. 183.
- Чувашина Н. П. Преодоление нескрещиваемости при отдаленной гибридизации плодовых и ягодных культур с помощью гиббереллина.— В кн.: Гиббереллины и их действие на растения. М., Изд-во АН СССР, 1963, с. 202.
- Чуканова Н. А. Рост пыльцевых трубок и эффективность опыления у красного клевера в зависимости от некоторых условий его разведения.— Вестн. ЛГУ, 1952, 4.
- Чуканова Н. А. Влияние грибных заболеваний и эмбриогенез у красного клевера.— В кн.: Проблемы современной эмбриологии. Изд-во МГУ, 1964, с. 163.
- Шайтан И. М. Влияние возраста цветков на результаты близкородственных и отдаленных скрещиваний у персика и яблони.— ДАН СССР, 1951, 78, 5, с. 1025.
- Шайтан И. М. Взаимовлияние отдельных компонентов в смеси пыльцы.— Агробиология, 1952, 5, с. 108.
- Шангин-Березовский Г. Н. Возможность длительного сохранения жизнеспособности пыльцы у земляники.— Тр. Ин-та генетики АН СССР, 1964, 31, с. 396.
- Шарашенидзе Д. С. К вопросу опыления айвы.— Тр. Ин-та садоводства, виноградарства и виноделия ГССР, 1963, 15, с. 216.
- Шардаков В. С. Новый метод определения жизнеспособности пыльцы хлопчатника.— Вестн. с.-х. науки. Техн. науки, 1940а, 5.

- Шардаков В. С.* Реакция на пероксидазу как показатель жизнеспособности пыльцы растений.— ДАН СССР, 1940б, 26, 3, с. 273.
- Шардаков В. С.* Новый простой метод определения жизнеспособности пыльцы хлопчатника.— Зап. Тадж. с.-х. ин-та, 1948, 1, с. 115.
- Шарипов З.* Влияние возраста пестиков и пыльцы на избирательность оплодотворения у хлопчатника.— ДАН ТаджССР, 1967, 10, 8, с. 54.
- Шебигченко В. Ю.* Некоторые особенности искусственного проращивания пыльцы хлопчатника.— Изв. АН ТаджССР. Отд. биол. наук, 1965, 4(21), с. 27.
- Шебигченко В. Ю.* Гистохимические особенности пыльцы и пыльцевых трубок хлопчатника.— В кн.: Труды Конференции молодых ученых Таджикистана. Душанбе, 1966а, с. 25.
- Шебигченко В. Ю.* О пыльцевых трубках хлопчатника.— В кн.: Труды Конференции молодых ученых Таджикистана. Душанбе, 1966б, с. 17.
- Шеффер К.* Опыты над живою природою. ГИЗ. 1923.
- Шиманский Н. К.* Чужеопыление подсолнечника.— Бюл. Всесоюз. селекционно-генет. ин-та, 1958а, 4, с. 18.
- Шиманский Н. К.* Опыление подсолнечника пыльцой других видов.— Агро-биология, 1958б, 2, с. 131.
- Школьник М. Я.* Роль и значение бора и других микроэлементов в жизни растений. М., Изд-во АН СССР, 1939.
- Шредер Р. Р.* Прорастание пыльцы плодовых пород и винограда.— Тр. Узб. с.-х. опыт. станции, 1929, 8, с. 56.
- Шубенко В. С.* Влияние опыления пыльцой из различных частей мужского соцветия на продуктивность кукурузы.— Зап. Харьк. с.-х. ин-та, 1958, 15(52), с. 119.
- Щепотьев Ф. Л., Борисенко Т. Т.* О прорастании пыльцы грецкого ореха в искусственной среде.— ДАН СССР, 1949, 68, 3, с. 617.
- Щепотьев Ф. Л., Побегайло А. И.* Опыты по проращиванию пыльцы орехов в искусственной среде.— Тр. Укр. н.-и. ин-та лесного хоз-ва и агро-мелиорации, 1955, 17, с. 245.
- Эрдтман Г.* Морфология пыльцы и систематика растений, 1. Покрытосеменные. М., ИЛ, 1956.
- Юрцев В. Н.* Применение прижизненных красителей для определения жизнеспособности пыльцы злаков и других растений.— Изв. Тимирязев. с.-х. акад., 1959, 2(27), с. 75.
- Ядров А. А.* Влияние температуры на активность прорастания пыльцы миндаля и некоторых других плодовых.— Бюл. науч.-техн. информ. ин-та им. Мичурина АН ТаджССР, 1959, 3, с. 71.
- Яковук А. С.* Избирательность оплодотворения у табака.— Докл. ВАСХНИЛ, 1941, 4, с. 3.
- Якушкина Н. И.* О ростовых веществах пыльцы растений.— ДАН СССР, 1947, 56, 5, с. 549.
- Яната О.* До питання про швидке визначення схожості насіння.— Тр. с.-г. ботаніки, 1926, 1, 4, Харків.
- Янин Г. І.* Підбір сортів винограду за життєздатністю пилку, що формується за несприятливих умов погоди.— Виноградарство і виноробство. Респ. міжвід. тем. зб., 1969, с. 107.
- Янович Т. Д., Плахова Н. Д.* Сативин.— В кн.: Биологические антисептики. 1946, с. 227.
- Янушкевич С. И.* Влияние предпосевного γ-облучения на оплодотворяющую способность пыльцы злаков.— Вестн. с.-х. науки, 1962, 9, с. 110.
- Ян Хун-юань, Чжоу Чан.* Изучение прорастания пыльцы и роста пыльцевых трубок в столбиках у кунжута.— Чжун сюэбао, 1964, 12, 3, р. 211.
- Яшвили М. Н.* К цито-эмбриологическому изучению влияния различного способа опыления на процессы оплодотворения у кукурузы.— Сообщ. АН ГССР, 1961, 26, 5, с. 585.
- Abdalla A. A., Vekerk K.* Growth, flowering and fruit-set of the tomato at high temperature.— Netherl. J. Agric. Sci., 1968, 16, 1, s. 71.
- Acatrinei G., Acatrinei C.*— Ann. stint. Univ. jasi., 1964, 10, 1, p. 31.

- Adams J.* On the germination of the pollen grains of apple and other fruit trees.— *Bot. Gaz.*, 1916, 61, p. 131.
- Addicott F.*— *Plant Physiol.*, 1943, 18, 2.
- Alderman W. H.* Experimente Work on Self-sterility of the Apple.— *Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci. Rept.*, 1917, 94.
- Amici G. B.* Osservazioni microscopiche sopra varie piante.— *Mem. d. Soc. ital. d. sc. in Modena*, 1823, 19.
- Amici G. B.* Observations microscopiques sur diverses especes de plantes.— *Ann. Sci. Nat.*, 1824, 1, 2, p. 41.
- Amici G. B.* Über die Befruchtung der Orchideen.— *Botanische Zeitschrift*, 1837, 5.
- Andersson E.* Några data om pollenvariationen och pollenfertiliteten hos grau och tall.— *Svensk. papperstidn.*, 1954, 57, 18, p. 654.
- Andersson E., Sax K. A.* cytological analysis of selfsterility in *Tradescantia*.— *Bot. Gaz.*, 1934, 95, 4.
- Andronescu D.* The physiology of the pollen of *Zea mays* with special record to vitality.— Thesis for Degree of Ph. D., Univ. of Illinois, 1915.
- Angeli G.* Recherches sulla compatibilita del polline di Buon Cristiano Williams.— *L'Italia Agricola*, 1929, 7, p. 667.
- Anhaeusser H.* Keimung und Schlauchwachstum des Gymnospermenpollens unter besonderer Berücksichtigung des Wuchsstoffproblems.— *Beitr. biol. Pflanzen*, 1953, 29, 3, S. 297.
- Anitia N., Cirillo A.* La vitalite du pollen de tabac.— *Rev. intern. tabacs* 1953a, 28, 251, p. 229.
- Anitia N., Cirillo A.* Vitalitatea polenului de tutun.— *Bull. tutunului*, 1953b, 40, p. 51.
- Anthony S., Harlan H. V.* Germination of barley pollen.— *Agr. Res.* 1920, 18, p. 525.
- Antles L. S.*— *Ann. Rel. Rep. Vermont State Hort. Soc.*, 1951, p. 55.
- Antles L. S.* Metod of treating and applyng live pollen. Pat. USA, 2669066, 16. II 1954.
- Ariyasu Tsutomu.*— *Bot. Mag.*, 1959, 72, 857-858, p. 473.
- Artschwager E., Starrett R.* The time factor in fertilisation and embryo development in the sugar Beet.— *J. Agric. Res.*, 1933, 47, 11.
- Asami J. A.* Preliminary report on the self-sterility of japanese pears.— *Proc. Imp. Acad. Tokyo*, 1926, 2, p. 139.
- Ascher P. D., Peloquin S. J.* Influence of temperature on incompatible and compatible pollen tube growth in *Lilium longiflorum*.— *Can. J. Genet. and Cytol.*, 1966, 8, 4, p. 661.
- Auchter E. S.*— *Science*, 1942, 96, p. 283.
- Auchter S. A.* Apple pollen and pollination studies in Maryland.— *Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci.*, 1921, 18, p. 51.
- Avramov L.* Klijavost polens nekiu sorti vinove lose.— *Arhiv. poljoprivrende nauke*, 1956, 9, 23, p. 22.
- Bair R. A., Loomis W. E.* The germination of maiz Pollen.— *Science*, 1941, 94, p. 168.
- Ballaux J.-C.* La determination de la vitalité du pollen d'arachide et sa conservation.— *Agricultura*, 1964, 12, 2, p. 167.
- Bamzai R. D., Randhawa G. S.* Effects of certain growth substances and boric acid on germination tube growth and storage of grape pollen.— *Vitis*, 1967, 6, 3, p. 269.
- Barker W. G., Collins W. B.* Parthenocarpic fruit set in the lowbush blueberry.— *Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci.*, 1965, 87, p. 229.
- Bathrust N. O.*— *J. Exp. Bot.*, 1954, 5, 14, p. 253.
- Batjer L. P., Thompson A. N.*— *Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci.*, 1949, 53.
- Beach S., Bouth N. O., Taylor O. M.*— The apples of New York.— *Rept. New York Agric. Exp. St.*, 1905.
- Beaumont J. H.* The course of pollen tube growth in the apple.— *Minn. Univ. Studies Biol. Sci.*, 1927, 6, p. 375.

- Beaumont J. H., Knight L. Y. Apple pollen germinations studies.—Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci., 1922, p. 151.
- Beck W., Russel A. Some growth phenomena in cultured pollen⁺tubes.—Trans. Amer. Microsc. Soc., 1941, 60, 2, p. 149.
- Bell C. R. Mineral nutrition and flower to flower pollen size variation.—Amer. J. Bot., 1959, 46, 9, p. 621.
- Belling J. Production of triploid and tetraploid plants.—J. Heredity, 1925, 16, 12, p. 463.
- Bennett H. W. Artificial pollen germination for selection of improved seed production in *Paspalum dilatatum* Poir.—Agron. J., 1959, 51, 2, p. 109.
- Berg H. Beiträge zur Kenntniss der Pollenphysiologie.—Planta, 1930, 9, p. 105.
- Bertrand G., Poirault C.—C. r. Acad. sci., 1892, 115, p. 828.
- Bini G., Raddi P. Osservazioni sull'influenza di alcuni prodotti ormonici sui frutti di pomodoro, cetriolo, melanzana e cocomero.—Riv. ortofloro frutticolt. ital., 1965, 49, 6, p. 467.
- Blomquist A., Lauer F.—Amer. Potato J., 1962, 39, p. 340.
- Bobilioff-Preisser W. Zur Physiologie des Pollens.—Beih. Bot. Centralbl., 1917, 34, p. 459.
- Boden R. W. Handling and storage of pollen in *Eucalyptus* breeding.—Austral. Forestry, 1958, 22, 2, p. 73.
- Bond C. J. The influence of pollen maturity and restricted pollination on a simple mendelian ratio in the pea.—J. Genet., 1927, 17, 3, p. 269.
- Bopp-Hassenkamp G. Elektronenmikroskopische Untersuchungen an Pollenschläuchen zweier Liliaceen.—Z. Naturforsch., 1960, 15b, 2.
- Bordeianu T., Lupescu F. L., Mihăescu Gr. et al. Cercetări asupra germinatiei polenului diferitelor soiuri de pomi.—Lucrarile Sesiunii stiint. Inst. gron. «N. Balcescu», 1955, 1. Bucuresti, p. 161.
- Borgenstam E. Zur Zytologie der Gattung Syringa nebst Erörterungen über den Einfluss äuss. Faktoren auf die Kernteilungsvorgänge.—Arch. Bot., 1922, 17.
- Borriß H., Krolow H. Über physiologischen Wechselwirkungen zwischen Pollen verschiedener Pflanzenarten.—Naturwissenschaften, 1955, 42, 10, p. 351.
- Bose Nanda. Effect of gibberellin on the growth of pollen tubes.—Nature, 1959, 184, 4698, Suppl. 20, p. 1577.
- Bosio M. G. Ricerche sulla fecondazione interaovarica in *Helleborus* e *Paeonia*.—Nuovo Gior. Bot. Italiane, 1940, 47, p. 591.
- Branscheidt P. Die Befruchtungsverhältnisse beim Obst und bei der Rebe.—Gartenbauwissenschaft, 1929, 2, 2.
- Branscheidt P. Zur Physiologie der Pollenkeimung und ihrer experimentellen Beeinflussung.—Planta, 1930, 2, 2, p. 368.
- Branscheidt P., Philippi E. Befruchtungsbiologische Untersuchungen an Zwetschen und Pflaumen.—Gartenbauwissenschaft, 1940, 14, 3-4, p. 561.
- Bredemann G., Gorber, Hartecu et al.—Naturwissenschaften, 1947.
- Brewbaker J. L. Pollencytology and self-incompatibility systems in plants.—J. Heredity, 1957, 48, 6.
- Brewbaker J. L. Biology of the angiosperme pollen grain.—Indian J. Genet. and Plant Breed., 1959, 19, 2, p. 121.
- Brink R. A. The physiology of pollen, 2.—Amer. J. Bot., 1924a, 9, 4, p. 218; 5, p. 283; 6, p. 351; 7, p. 417.
- Brink R. A. Preliminary study of role of salts in pollen tube growth.—Bot. Gaz., 1924b, 78, p. 361.
- Brink R. A. The influence of Hydrogen-ion concentration of the development of pollen tube of the sweet pea.—Amer. J. Bot., 1925, 12, p. 149.
- Brink R. Studies on pollentube development in partially sterile hybrids between *Linaria vulgaris* and *L. purpurea*.—Z. Ind. Abst. und Vererb., 1927, 44, p. 129.
- Bruyn J. A. The in vitro germination of pollen of *Setaria sphacelata*, 1. Effects of carbohydrates, hormones, vitamins and micronutrients.—Physiol. plant., 1966a, 19, 2, p. 365.

- Bruyn J. A. The in vitro germination of pollen of *Setaria sphacelata*, 2. Relationships between boron and certain cations.— *Physiol. plant.*, 1966b, 19, 2, p. 322.
- Buchholz J. T. The dissection, staining and mounting of styles in the study of pollentube distribution.— *Stain technol.*, 1931, 6, p. 13.
- Buchholz J. T., Blakeslee A. Pollen-tube behaviour with reference to sterility in *Datura*.— *Mem. Hort. Soc. of New York*, 1927a, 3, p. 245.
- Buchholz J. T., Blakeslee A. Pollen-tube at various temperatures.— *Amer. J. Bot.*, 1927b, 14, 7, p. 358.
- Burck W. Preservatives on the stigma against germination of foreign pollen.— K. Ak. v. Wet. Amsterdam, 1900.
- Burg M. Experimental investigation of the pollen of old trees.— *Acta biol. Acad. sci. hung.*, 1965a, 15, 3, p. 257.
- Burg M. Comparative investigations of the pollen of aged youngtrees.— In: *Intern. Conf. Gerontol. Budapest*, 1965b, p. 97.
- Byth D. E. Hybridization and pollen germination in soybeans.— *Austral. J. Exp. Agr. and Animal Husbandry*, 1966, 6, 23, p. 371.
- Casella D. Studio sul polline delle piante da frutta.— *Le Staz. Sper. Agr. Ital.*, 1921, 54, 11-12, p. 474.
- Cedrup L. Trömjöl för miljoner.— *Industria (Sver.)*, 1954, 7-8.
- Cervenka K. Omezení předsklizňového opadu plodů jabloní a hrušní.— *Rostl. výroba*, 1964, Ročník 10, Číslo 11, s. 1189.
- Chabriere A. L'influence d'un séjour dans l'azote liquide sur la germination du pollen de narcisse.— *Rev. cytol. et biol. végét.*, 1966, 29, 3-4, p. 213.
- Chandler C. A method sur staining pollen-tube e within the pisfil.— *Stain technol.*, 1931, 6, 1.
- Chandler C. The effect of gibberellic acid on germination and pollen-tube growth.— *Contribs Boyce Thompson Inst.*, 1957, 19, 2, p. 215.
- Chandler W. H. Pollination.— *Trans. Indiana Hort. Soc.*, 1918, p. 111.
- Chandler W. H. Fruit Growing. Boston. Houghton-Mifflin Co., 1925, p. 74.
- Charles C. The effects of certain growth regulators on the fruiting of cranberries, *Vaccinium macrocarpon*.— *Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci.*, 1962, 80, p. 340.
- Chauhan G. S., Kushwaha J. S., Rajput C. B. Study of pollen pollination and receptivity of stigma in some of the members of genus *Abelmoschus*.— *Allahabad Farmer.*, 1967, 41, 5, p. 265.
- Child R. D. Pollination studies in fruit trees, 5. Pollen tube growth in relation to temperature and ovule longevity in the cider apple Michelin.— *Long Ashton Agric. and Hortic. Res. Stat. Ann. Rept.* 1966, Bristol, 1967, p. 115.
- Ching Kim K., Ching Te May. Extracting Douglas-fir pollen and effects of gibberellic on its germination.— *Forest Sci.*, 1959, 5, 1, p. 74.
- Ching Te May, Ching Kim K. Freez-drying pine pollen.— *Plant Physiol.*, 1964, 39, 5, p. 705.
- Chira E. Rýchla metoda na zistovanie životaschopnosti pelu pri neiktorých druhoch rodu *Pinus*.— *Biologia*, 1963, 18, 5, s. 390.
- Chira E. On some biological questions concerning *Picea excelsa* (Lam.) Link. pollen.— *Biologia*, 1965, 20, 9, s. 641.
- Chira E. Urychl'ovanie vyvinu pel'u *Picea excelsa* (Lam.) Link. v laboratorných podmienkach.— *Biologia*, 1967a, 22, 4, p. 260.
- Chira E. O nakličovaní pel'u druhu *Pinus edulis* Engelmann s vias ako haploidným počtom chromosomov (slov.).— *Biologia*, 1967b, 22, 4, s. 266.
- Chvojka L.— Výsledky pokusov s chemickou reguláciou každoročnej plodnosti jabloní.— *Ovocinar. a Zelenin*, 1964, 12, 1, s. 6.
- Cibes H. R., Santiago N. A. BOH: a unique chemical for the induction of flowering in bromeliads.— *J. Agric. Univ. Puerto Rico*, 1965, 49, 1, p. 142.
- Cook F. S., Walden D. B. The male gametophyte of *Zea mays* L. II. In vitro germination.— *Canad. J. Bot.*, 1965, 43, 7, p. 779.
- Cook F. S., Walden D. B. The male gametophyte of *Zea mays* L. III. The

- influence of temperature and calcium on pollen germination and tube growth.—*Canad. J. Bot.*, 1967, 45, 5, p. 605.
- Cooper D. C. Development of the male gametes of *Lilium*.—*Bot. Gaz.*, 1936, 98, 1.
- Cooper J. R. Behavior of pollen tubes in self- and cross-pollination.—*Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci.*, 1929, p. 138.
- Cooper R., Burton G.—*Crop Science*, 1965, 5, p. 18.
- Correns C. Über den Einfluss, welchen die Zahl der zur Bestäubungsverwendeten Pollenkörner auf die Nachkommenschaft hat.—*Ber. Dtsch. bot. Ges.*, 1900, 13, S. 422.
- Correns C. Ein Fall experimenteller Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses.—*Sitzungber. d. preuss. Akad. d. Wiss.*, 1917, 51, p. 658.
- Correns C. Ueber den Einfluss des Alters der Keimzellen. I. Dritte Fortsetzung der Versuche zur experimentellen Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses.—*Sitzgsber. Akad. Wiss. Berlin. Physik-math. Kl.*, 1924, 9.
- Correns C. Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechtes bei den höheren Pflanzen. II. Berlin, 1928.
- Corrie L. G. Pollinating Fruit Trees. Many problems connected with Failure of trees to set Crop—must be worked out by experiment results of some long continued trails in England.—*J. Heredity*, 1916, 8, p. 365.
- Coustaut D., Linder R. Le spectre des acides amines dans le pollen vierge, le style autopollinise et le style xenopollinise, cher *Oenothera missouriensis*, espèce auto-incompatible.—*Bull. Soc. bot. Nord France*, 1966, 19, 3, p. 159.
- Crane J. C. Parthenocarpic peach development as influenced by time of gibberellin application.—*Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci.*, 1963, 83, p. 240.
- Crane J. C., Hicks J. R. Further studies on growth—regulator—induced parthenocarpy in the "Bing" cherry.—*Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci.*, 1968, 92, p. 113.
- Crane M. B. Self-sterility and cross-incompatibility in plus and Cherris.—*J. Genetics*, 1925, 15, 3, p. 301.
- Crane M. B. Self and cross-sterility in fruit trees. A summary of results obtained from pollination experiment with plums, cherries and apples in the John Innes Hort. Inst. 1911—1925.—*J. Pomol. and Hort. Sci.*, 1927, 6, 2, p. 167.
- Crane M. B., Lawrence W. J. Genetical and cytological Aspects of Incompatibility and sterility in cultivated Fruits.—*J. Pomol. and Hort. Sci.*, 1929, 7, p. 276.
- Crang R. E. A fine structural study of in vivo pollen tube penetration in *Lychnis alba*.—*Trans. Amer. Microsc. Soc.*, 1966, 85, 4, p. 564.
- Crawford C. L. Effectiveness of date pollen following cold storage.—*Amer. Soc. Hortic. Sci. Proc.* 1938, 35.
- Dabrowska S. Biologia kwitnienia i owocowania *Primula obconica* Hance.—*Acta agrobot.*, 1964, 15, p. 145.
- Dandliker W. B., Cooper W. C., Proub H. P. Vitamin B₁ and the germination of pollen.—*Science*, 1938, 88, p. 2996.
- Daniel L. Pollenélvtani vizsgálatok. I. Quantitativ pollenteszt.—*Növénytermelés*, 1952, 1, 2-3, p. 133.
- Daniel L. Pollenkeverékek tanulmányozása mesterséges tenyészetekben.—*Növénytermelés. Budapest*, 1953, 2, 4, p. 205.
- Daniel L. Polleneltartás csirázóképes állapotban.—*Növénytermelés. Budapest*, 1955, 2, 4, p. 315.
- Daniel L., Varoczky E.—*Növénytermelés*, 1957, 6.
- Darwin Ch. The effects of cross and selffertilisation in the vegetable kingdom. London, John Murray, 1876.
- Das B. C., Katagiri Koitsu. Germination and storage of mulberry pollen.—*Sanshi kenkyu. Acta sericol*, 1968, 69, p. 18.
- Datta Praphulla Chandra, Nand Anita. Staining pollen tubes in the style

- cotton blue versus carmine for general use.— *Stain Technol.*, 1967, 42, 2, p. 81.
- Datta R. M. Cyto-morphological studies of pollen tubes in the jute species.— *Caryologia*, 1955, 8, 1, p. 188.
- Datta R. M. Studies of the pollen grain and pollen tube in certain Malvaceae.— *Modrono*, 1958, 14, 7, p. 227.
- Datta R. M., Choudhury P. C. On the effect of gibberellin A₃ on the growth of pollen tubes in two species of *Crotalaria*.— *Plant and Cell Physiol.*, 1965, 6, 4, p. 767.
- Datta R. M., Choudhury P. C. Comparative studies on the rates of pollen tube growth of some species of *Crotalaria* and *Sesbanta*.— *Biologia*, 1967, 22, 1, s. 34.
- Datta R. M., De T. K. On the rate of pollen tube growth of *Corchorus siliquosus* Linn., a wild jute, under different bands of sun light.— *Brote-ria. Ciéncia. natur.*, 1964, 33, 3-4, p. 167.
- Datta R. M., Neogy A. K. Comparative studies on the rates of growth of pollen tubes of some species of *Crotalaria*.— *Acta biol. Acad. sci. hung.*, 1965, 16, 1, p. 35.
- Datta R. M., Panda B. C. The pollen tube growth of *Corchorus siliquosus* L. as affected by MH and 2,4-D.— *Z. Naturforsch.*, 1964, 19b, 6, p. 543.
- Dean C. C. Storage of tobacco pollen.— *Sunshine State Agric. Res. Rept.*, 1964, 9, 4, p. 7.
- Dean C. C. Effect of temperature and humidity an the longevity of tobacco pollen in Storage.— *Crop Science*, 1965, 5, 2, p. 148.
- Decourtye L. Action de quelques substances de croissance sur la mise a fruits du poirier.— *Ann. amélorat. plantes*, 1963, 13, 2, p. 119.
- Dempsey A. H. Effect of storage and stage of flower development on viability of pepper pollen.— *Hort. Science*, 1966, 1, 2, p. 56.
- Dengler, Scamoni. Über die Keimungsbedingungen von Waldbaumpollen.— *Z. Fort. und Landw.*, 1939, 71.
- Dennis R. W. G.— *Sci. Progr.*, 1937, 32.
- Devreux M., Malingraux C. Pollen de *Elaeis guineensis* Jacq. Recherches sur les méthodes de conservation.— *Bull. agric. Congr. Belge et Ruanda-Urundi*, 1960, 51, 3, p. 543.
- Dhuria H. S. et al. Untersuchungen über den Einfluß des Insectizide Thiodan auf Pollenkeimung und Fruchtanatz beim Apfel.— *Der Ewerbsobstbau*, 1965, 2, p. 21.
- Dhuria H. S., Randhawa G. S. Effect of gibberellic acid on germination and pollen tube growth in Citrus.— *Indian J. Hortic.*, 1963, 20, 3-4, p. 186.
- Diaconeasa Baluta, Andreica Alma. Citera date priving fisiologia polenului de *Primula obconica*.— *Studia Univ. Bobes-Bolyai. Ser. biol.*, 1968, 13, 2, p. 43.
- Dickinson D. B. Germination of lily pollen: respiration and tube growth.— *Science*, 1965a, 150, 3705, p. 1818.
- Dickinson D. B. Pollen germination is studied to learu causes of sterility in plants.— *Illinois Res*, 1965b, 7, 3, p. 18.
- Dickinson D. B. A photomicrographic study of lily pollen germination.— *Hort. Science*, 1966, 1, 1, p. 20.
- Dikshit A. P., Prasad A., Kumar I. Effect of gibberellic acid on growth, fruit set, and yield of strawberry.— *J. Scient. Res. Banaras Hindu Univ.*, 1965—1966, 16, 1, p. 10.
- Dillon E. S., Zobel B. I. Asimple test for viability of pine.— *J. Forestry*, 1957, 55, 1, p. 31.
- Dionne L. 2,4-Dichloroxyacetic acid as an aid to seed production when widely separated solanum species are crossed.— *Nature*, 1958, 181.
- Dionne L. A., Spicer P. B. Staining germinating pollen and pollen tubes.— *Stain Technol.*, 1958, 33, 1, 15.
- Dodel-Port A., Dodel-Port. Handbook to anatomical and physiological atlas of botany, II. Edinburg, 1880.
- Dolk H., Thimann K.— *Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A.*, 1932, 18.

- Dorsey M. J. Relation of weather to fruitfulness in the plum.—J. Agr. Res., 1919a, 17, p. 103.
- Dorsey M. J. A study of sterility in the plum.—J. Genet., 1919b, 417.
- Ducom P. La fructification des arbres fruitiers. Etude de quelques caractères du pollen et de la biologie florale de l'amandier et du pommier.—Pomol. franc., 1968, 10, 8, p. 195.
- Duffield J. W. Studies of extraction storage and testing of pine pollen.—Z. Forstgenet. und Forstpflanzenzücht., 1954, 3, 2, p. 39.
- Duraković A. Ispitivanje kljavosti polena tresanja i vosanja.—Poljopr. pregl., 1957a, 6, 7-8, p. 331.
- Duraković A. Ispitivanje kljavosti polena nekih domaćih i stranih sorti krusaka.—Poljopr. vojvod., 1957b, 5, 5, p. 28.
- Dvornic V. Observatii asupra germinării polenului de la citeva soiuri de vita roditoare (Vitis vinifera).—Lucrari știint. Inst. agron. Bucuresti. Ed. agrosilv. stat., 1960, p. 387.
- Dyakowcka J. The variability of the pollen grains of *Picea excelsa* Link.—Acta Soc. bot. Polon., 1964, 33, 4, p. 727.
- East E. The role of reproduction in evolution.—Amer. Natur., 1918, 52, p. 818.
- East E. Genetical aspects of self and cross-sterility.—Amer. J. Bot., 1923, 10.
- East E. M., Park J. B.—Studies on self-sterility. II. Pollen tube growth.—Genetics, 1918, 3, p. 353.
- Eaton G. W. Production of highbush blueberry pollen and its germination in vitro as affected by pH and sucrose concentration.—Canad. J. Plant. Sci., 1966, 46, 2, p. 207.
- Echols R. M., Mergen F. Germination of slash pine pollen in vitro.—Forest Sci., 1956, 2, 4, p. 321.
- Eckerson S. H. Microchemical studies in the progressive development of wheat plant.—Washington State Agr. Exp. St., 1917, 139.
- Ehlers H. Untersuchungen zur Ernährungsphysiologie de Pollenschläuche.—Biol. Zbl., 1951, 70, 9-10, s. 432.
- Alfving F. Studien über die Pollenkörner der Angiospermen.—Jen. Z. Naturwiss., 1879, 13, S. 1.
- Emsweller S. L., Stuart N. W.—Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci., 1948, 51, p. 581.
- Enfer V. Sterilité des arbres fruitiers.—Rev. Hort. Paris., 1920, 92, p. 46.
- Espiritu L. G. The effects of calcium and irradiation on pollen tube growth.—Philipp. Agric., 1964, 48, 2/3, p. 49.
- Esser K. Pollen tubes in the style after chloral hydrate and acetocarmine.—Stain Technol., 1955, 30, 4, p. 195.
- Esser K., Straub J. Das Pollenschlauchwachstum bei *Forsythia*, eine Stellungnahme zu der Moewusschen. Heimstoff — Fernient — Hypothese.—Biol. Zbl., 1954, 73, 9-10, S. 449.
- Eue L. Über die entwicklungsphysiologischen Grundlagen der Selbst sterilität bei der Mutante Defecta von *Petunia*.—Z. ind. Abst. und Vererb.-lehre., 1953, 85, 4, S. 423.
- Ewert R. Die Widerstandsfähigkeit der einzelnen Organe der Obstblüte, insbesondere des Blütenpollens gegen Frost.—Z. Pflanzenkrankheiten, 1910, 20, S. 65.
- Ewert R. Blüten und Früchten der Insektpollütigen Garten und Feldfrüchte unter dem Einfluss der Bienenzucht. Neudamm Neumann, 1929.
- Eyster W. H.—Science, 1941, 94, 2432.
- Fährnrich P.—Untersuchungen zur Pollenkeimung und zum Pollenschlauchwachstum. I. Der Einfluss von Borsäure und Wasserstoffionen auf Pollenkulturen von *Petunia* und *Antirrhinum*.—Planta, 1964, 61, 3, S. 187.
- Fairchild, D. G., Beach S. A.—N. Y. Agr. Exp. Sta. Rept., 1892, 11, p. 607.
- Farrell J. Apple culture in Victoria.—J. Agr. Victoria, 1917, 15, p. 385.
- Faustus L. O kličivosti pylu ovocných stromů.—Ziva, 1953, 1, 4, p. 130.
- Fideghelli C., Saccardo F. Prova di germinazione del polline di alcune nuove cultivar americane di pesco.—Inform. ortofrutticolt., 1962, 3, 23, p. 364.

- Fischbach C.* Untersuchungen an den beiden heterostylon Leinarten *Linum hirsutum* und *Linum viscosum* und ihren Bastarden.— Z. ind. Abst. und Vererb., 1933, 65, 2, S. 180.
- Fischer D. V., Looney N. E.* Growth, fruiting and storage response five cultivars of bearing apple trees to N-dimethylaminosuccinamic acid.— Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci., 1967, 90, p. 9.
- Fitting H.* Entwicklungsphysiologische Probleme der Fruchtbildung.— Biol. Centralbl., 1909, 20, S. 193. 225.
- Fitting H.* Entwicklungsphysiologische Probleme der Fruchtbildung.— Zeit. Bot., 1910, 2, S. 225.
- Florin R.* Zur Kenntnis der Fertilität und partiellen Sterilität des Pollens bei Apfel und Birnsorten.— Acta Bergiana, 1920.
- Frey-Wyssling A.* Die Stoffausscheidung der höheren Pflanzen. Berlin, 1935.
- Frydrych J.* Příspěvek k technice pylove preparace.— Vedecké práce. 1961, 1. Praha, p. 255.
- Fukasawa H.* Idenhaku dsassi.— Jap. J. Genet., 1954, 29, 4, p. 135.
- Funke Ch.* Vergleichende morphologische und physiologische Untersuchungen am Pollen diploider und autotetraploider Kulturpflanzen.— Z. Pflanzenzücht., 1956, 36, 2, S. 165.
- Gärtel W.* Pollenkeimversuche.— Jahresber. Biol. Bundesanst. Forst. Wiss. Braunsch., 1952.
- Gärtner C. F.* Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreiche. IV. Von der unmittelbaren Wirkung des fremden Pollen auf die weiblichen Organe der Unterlage bei der Befruchtung. Stuttgart, 1849.
- Gerassimova H.* Fertilization in *Crepis capillaris* Wall.— La Cellule, 1933, 47, p. 103.
- Giordano E., Bonechi R.* Prove di germinazione e prove colorimetriche nella determinazione della vitalità del polline di pini mediterranei.— Italia forestale montana, 1956, 11, 4, p. 175.
- Glenk H.-O.* Keimversuche mit *Oenothera* — Pollen in vitro.— Flora, 1960, 148, 3, S. 378.
- Goff E. S.* A study of certain conditions affecting the setting of fruits.— Wisconsin Agr. Exp. Sta., 18th Ann. Rep., 1901, p. 289.
- Gorska-Bryllass A.* L'influence de la kinetine sur la germination des grains de pollen et sur la croissance des tubes polliniques.— Bull. Soc. sci. et lettres Łódź. Cl. 3, 1959, 10, 3, 7.
- Gorska-Bryllass A.* Dalsze badania nad wpływem kinetyny na kiełkowanie ziaren pyłkowych i wzrost lagiewek pyłkowych.— Acta Soc. bot. Polon., 1960, 29, 2, p. 263.
- Gorska-Bryllass A.* Hydrolases in pollen grains and pollen tubes.— Acta Soc. bot. Polon., 1965, 34, 3, p. 589.
- Goss J. A.* Trans-cinnamic acid and some related compound effects on *Ornithogalum caudatum* pollen.— Amer. J. Bot., 1968, 55, 1, p. 73.
- Gotoh K.* Physiological researches on pollen with special reference to the artificial germination of gramineae pollen.— Mem. Fac. Sc. Taihoku Imp. Univ., 1931, 3, 2, p. 61.
- Green J. R.* Researches on the germination of the pollen grain and nutrition of the pollen tube.— Phil. Trans. Roy. Soc. London B., 1894, 185, p. 385.
- Green J.* Comparative rates of pollen tube establishment in diploid and tetraploid maize.— J. Heredity, 1946, 37, p. 117.
- Griggs W. H., Vansell G. H., Iwakiri B. T.*— Calif. Agr., 1953, 7.
- Gustafson F. G.* Parthenocarpy induced by pollen extracts.— Amer. J. Bot., 1937, 24, 4.
- Gustafson F. G.* Parthenocarpy natural and artificial.— Bot. Rev., 1942, 8, 9.
- Gustafson F. G.* The role of hormones in fruit development.— Amer. Natur., 1950, 84, 815.
- Gwynn G., Main C.*— Tobacco (USA), 1967, 164, 16, p. 27.
- Haase Ch. F.* De sexu plantarum. Leipzig, 1737.

- Haeckel A.* Planta, 1951.
- Hanson C. H.* Longevity of pollen and ovaries of alfalfa.—Crop Sci., 1961, 1, 2, p. 114.
- Hardon J. J., Turner P. D.* Observations on natural pollination in commercial plantings of oil palm (*Elaeis guineensis*) in Malaga.—Exp. Agr., 1967, 3, 2, p. 105.
- Hardy M. B.* Self and cross fertility of raspberry varieties.—Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci., 1931, 28, p. 118.
- Harris W. F.* Pollens of *Nothofagus*. Variations in size and number of apertures from flower to flower on the same tree.—N. Z. J. Sci. and Technol., 1956, 37, 6, p. 25.
- Hartmair V., Hölzt H.* Ein Beitrag zur Frage der Lagerfähigkeit von Pollen verschiedenen Obstgehölze.—Mitt. Klosternenburg., 1959, 9, 1.
- Hartmann-Dick U., Müller-Stoll W.* Zytomorphologische Studien über das normale pathologische Verhalten von Pollenschläuchen in künstlichen Kultur.—Österr. Bot. Z., 1955, 102, 2-3, S. 273.
- Hassan A., Aboul Wafa M. N.* Palmae.—Nature, 1947, 159.
- Hauser Edward J. P., Morrison John H.* The cytochemical reduction of nitro blue tetrazolium as an index of pollen viability.—Amer. J. Bot., 1964, 51, 7, 748.
- Havivi E., Leibowitz J.* Investigations in the germination and respiration of pollen of *Pinus canariensis*.—Bull. Res. Council Israel, 1958, D 6, 4, p. 259.
- Hayase Hiroshi.* Effect of temperature and humidity on germination power of cucumber pollen after anther dehiscence.—J. Hortic. Assoc. Jap., 1961, 30, 1, p. 24.
- Hecht A.* Growth of pollen tubes of *Oenothera argunensis* through otherwise incompatible styles.—Amer. J. Bot., 1960, 47, 1, p. 32.
- Hecker P. I.*—J. Amer. Soc. Sugar Beet. Technol., 1963, 12, 521.
- Hedrick U. P.* The relation of weather to the setting of fruit with blooming data for 866 varieties of fruit.—New York Agric. Exp. Sta., 1908, Bull. 299.
- Hellmers H., Machlis L.*—Plant Physiol., 1956, 31, p. 284.
- Henschel A.* Von der Sexualität der Pflanzen. Breslau, 1820.
- Heribert-Nilsson N.* Zu wachsgeschwindigkeit der Pollenschläuche und gestörte Mendelzahlen bei *Oenothera Lamarckiana*.—Hereditas, 1920, 1, S. 41.
- Hirose T.*—Sci. Rep. Saikyo Univ., 1957, 1160.
- Hofmeister W.* Untersuchungen des Vorgangs bei der Befruchtung der *Oenothera*.—Bot. Z., 1847, 5.
- Hofmeister W.* Die Entstehung des Embryo der Phanerogamen. Leipzig, 1849.
- Hofmeister W.* Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen.—Jahrb. für Wissensch., 1858, 1.
- Holman R. M., Brubaker F.* On the longevity of pollen.—Univ. California Public. Bot., 1926, 13, 40, p. 179.
- Horkel J.* Historische Einleitung in die Lehre von den Pollenschläuchen.—Ber. Preuss. Akad. Wissensch., 1836.
- Howard H. W.* The storage of potato pollen.—Amer. Potato J., 1958, 35, 9, p. 676.
- Howlett F. S.* Some factors of importance in fruit setting. Studies with apple varieties.—Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci., 1927, 23, p. 307.
- Hrabetová E., Tupy J.* Respiration of apple pollen on different sugar substrates and the problem of the role sucrose in pollen-tube growth.—Biol. plant. Acad. sci. bohemosl., 1961, 3, 4, p. 270.
- Iwanami I.* Физиологическое изучение пыльцы. VIII. Рост пыльцевой трубки и поведение ядер.—Bot. Mag., 1955, 68, 800, p. 51.
- Iwanami I.* Физиологическое изучение пыльцы. IX. Крахмал и сахар в пыльцевых зернах.—Bot. Mag., 1956a, 69, 812, p. 91.

- Iwanami J.* Физиологическое изучение пыльцы. X. Адсорбция сахаров и некоторые энзиматические реакции.— *Bot. Mag.*, 1956b, 69, 814, p. 198.
- Iwanami J.* Protoplasmic movement in pollen grains and tubes.— *Phytomorphology*, 1956 c, 6, 3-4, p. 288.
- Iwanami J.* Физиологическое изучение пыльцы. XIII. Задержка роста пыльцевых трубок. *Camellia japonica*.— *Bot. Mag. Tokyo*, 1957, 70, 827, p. 144.
- Jackson D. J.* Gibberellin and growth in stone fruits: induction of parthenocarp in plum.— *Austral. J. Biol. Sci.*, 1968, 21, 6, p. 1103.
- Jaranowski J.* O żywotności ziarn pyłków w warunkach naturalnych i przy ich sztucznym przechowywaniu.— *Wiadom. bot.*, 1965, 9, 4, 295.
- Jaranowski J. et al.* Comparative analysis of pollen grain viability in vitro in several diploid and tetraploid (*Melilotus* sp.) species and forms.— *Genetica polonica*, 1965, 5, 4, p. 327.
- Jassem M.* Kielkowanie pyłku burakow cukrowych di- i tetraploidalnych na sztucznej pożywce.— *Hodowla rosl. aklimat. i nasienn.*, 1967, 11, 4, p. 494.
- Johansen C.* Bee-collected pollen for artificial pollination of apples.— *Amer. Bee J.*, 1955, 95, 9, p. 352.
- Johansen D. A.* Plant embryology. Embryology of the spermatophyta. *Waltham*, 1950.
- Johansson E.* Undersökningar av Pollenets Beskaffenhet hos Fruktsorten. *Stockholm, Nya Tryckeriet bokaget.*, 1929.
- Johri B. M., Vasil I. K.* Physiology of pollen.— *Bot. Rev.*, 1961, 27, 3, p. 325.
- Jona R.* L'effetto di popolazione nelle colture del polline: alcuni aspetti della sua natura.— *G. bot. Ital.*, 1967, 101, 5, p. 273.
- Jorgensen H.* Investigation on the growth of the pollen tube in culture.— *Dansk bot. arkiv. Dansk bot. forening.*, 1929, 6, 2.
- Jos J. S., Vasudevan K. N., Magoon M. L.* In vitro germination of pollen in aroids.— *Indian J. Hort.*, 1967, 24, 3-4, p. 166.
- Jost L.* Zur Physiologie des Pollens.— *Ber. Dtsch. bot. Ges.*, 1905, 23, S. 504.
- Jost L.* Über die Selbststerilität einiger Blüten.— *Bot. Z.*, 1907, 65, S. 77.
- Jovančević R., Petrović M.* Biološke osobine polena i tehnološka vrijednost ploda borovnice.— *Poljopr. pregl.*, 1965, 14, 1-2, p. 69.
- Kamienska A.* Gibberellin-like substances in black poplar inflorescences and infructescences during their development.— *Roczn. nauk roln.*, 1967, 93, 1, p. 177.
- Kamlah H.* Untersuchungen über die Befruchtung Verhältnisse bei Kirschen und Birnen Sorten.— *Kühn. Archiv.*, 1928, 19, S. 133.
- Kantor J., Chira E.* Mikrosporogeneză u niektorych druhov *Abies*.— *Sb. Vysné školy zemed.* 1965, Brne. C. 3, p. 179.
- Katz E.* Über die Funktion der Narbe bei der Keimung des Pollens.— *Flora*, 1926, 120, p. 243.
- Kawecka B.* Studia nad pulkiens gruszi i jabloni.— *Bull. Intern. Acad. Polon. des sci. et des Lettr. de Sci. Math. et Nat.* 1925, Ser. B., p. 847.
- Kempton.* Age of jollen and factors affecting Mendelian ratios in Maize.— *J. Agr. Kes.*, 1927, 1.
- Kendall W. A.* Growth of red clover pollen, II. Elongation in vitro.— *Crop Sci.*, 1967, 7, 4, p. 342.
- Kendall W. A., Taylor N. L.* Growth of red clover pollen.— *Crop Sci.*, 1965, 5, 3, p. 241.
- Kerner A.* Die Schutzmittel der Blüten gegen ungerufene Gäste. 1875.
- Kesavan P. C., Swaminathan M. C.* Dose and time—dependence of the inhibitory effects of irradiated sucrose on germination and growth of pollen of *Tropaeolum majus*.— *Radiat. Bot.*, 1967, 7, 4, p. 269.
- Kessler E.* Der Pollen von *Solanum tuberosum* L., seine Keimfähigkeit und das Wachstum der Pollenschläuche.— *Angew. Bot.*, 1930, 12, S. 362.

- Kiesel A. Beitrag zur Kenntnis der Bestandteile der Pollenkörner von *Pinus silvestris*.— Z. physiol. Chem., 1922, 120, S. 85.
- Kihara H., Hori T. The behavior of nuclei in germinating pollen grains of wheat, rice and maize.— Züchter, 1966, 36, 4, S. 145.
- King J. R. Irish potato pollen storage.— Amer. Potato J., 1955, 32, 12, p. 460.
- King J. R. The peroxidase reaction as an indicator of pollen viability.— Stain Technol., 1960, 35, 4, p. 225.
- King J. R. The extension of viability of tree fruit pollens in an uncontrolled atmospheric environment.— New Zealand J. Sci., 1963, 6, 2, p. 163.
- King J. R. The storage of pollen—particularly by the freeze-drying method.— Bull. Torrey Bot. Club., 1965, 92, 4, p. 270.
- King J. R., Johnston T. M. Factors affecting Irish potato pollen germination in an artificial environment.— Amer. Potato J., 1958, 35, 10, p. 689.
- Knight L. J. Physiological aspects of self-sterility of the apple.— Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci., 1917, p. 101.
- Knowlton H. E. Studies in pollen with special reference to longevity.— Cornell Univ. Agr. Exp. St., 1922, Mem. 52, p. 751.
- Knowlton H. E., Sevy H. P. The relation of temperature to pollen tube growth in vitro.— Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci., 1925, 22, p. 110.
- Kny L. Versuche über den Einfluss äusserer Kräfte, insbesondere der Schwerkraft, des Lichtes und der Berührung fester Körper auf die Ablegung von Sprossungen trallöser Gebilde und deren Längewachstum.— Sitzber. bot. Ver. Prov. Brandenburg, 1881.
- Kobel F. Untersuchungen über die Keinfähigkeit des Pollens unserer wichtigsten Stein- und Kernobstsorten mit einem Überblick über Befruchtungsverhältnisse derselben.— Landw. Schweiz., 1926a, 40, S. 550.
- Kobel F. Die Zytologischen Ursachen der partellen Pollensterilität bei Apfel und Birnsorten.— Archiv. Julius Klaus-Stiftung Vererbungsforsch., 1926b, 2, 1.
- Kobel F. Zytologische Untersuchungen an Prunoiden und Pomoiden.— Arch. Julius Klaus-Stiftung Vererbungsforsch., 1927, 3, 1, S. 1.
- Koelreuter J. G. Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen nebst Forsetzungen. 1767.
- Koul A. K., Paliwal R. L. Inorganic acid test for pollen viability.— Agra Univ. J. Res. (Sci.), 1961, 10, 2, p. 85.
- Kováčik A. Vliv postřiku vitaminy B₁ a PP na výsledek oplodnění pšenice.— Rostlinná výroba, 1964, 10, 7, p. 743.
- Kováčik A., Holienka J. Vliv různého stáří pylu na oplodnění pšenice.— Rostlinná výroba, 1962, 8, 9, p. 1187.
- Kováčik A., Holienka J. Vliv různé staré blizny na umělé oplodnění pšenice.— Rostlinná výroba, 1963, 9, 2, p. 107.
- Kovačova-Ferjančíková V. Kličivost pel'u broskyne.— Acta Fac. rerum natur. Univ. Com. Bot., 1959, 4, 1-2, p. 95.
- Krishnamurthy K. V., Apparao K. Abnormal pollen tube development in a Nicotiana hybrid.— Cur. Sci., 1958, 27, 10, p. 397.
- Kroh M., Munting A. J. Pollengermination and pollen tube growth in *Diploaxis tenuifolia* after cross-pollination.— Acta bot. neerl., 1967, 16, 5, p. 182.
- Kubicki B. Investigations on pollen germination "in vitro" in diploid and tetraploid muskmelons (*Cucumis melo*).— Genetica polonica, 1962, 3, 2, p. 181.
- Kubo A. On the germination of the pollen-grains of Ericaceae.— Jap. J. Bot., 1955a, 15, 1, p. 15.
- Kubo A. J. Sci. Hiroshima Univ., 1955b, 7.
- Kubo A. On the artificial pollen-grain germination of Gramineae. I. *Triticum vulgare*.— J. Sci. Hiroshima Univ. B., 1956, 7, 2.
- Kubo A. On the artificial pollen-grains germination of *Zea mays* L.— Bot. Mag., 1958, 71, 841—842, p. 282.
- Kühlwein H. Über keimungsfördernde Substanzen in Pollen und Narben.— Planta, 1948, 35, p. 528.

- Kühlwein H.* Pollenphysiologische Studien zum Stärkeproblem.— Bot. Arch., 1938, 39.
- Kühn E.* Befruchtungsphysiologische Untersuchungen Problem der Vererbung der Blütenfüllung bei *Matthiola*.— Z. ind. Abst. und Vererb. Lehre., 1937, 72, 3-4, S. 387.
- Kuhn R.*— Planta, 1938, 27.
- Kuhn R.*— Wien. Chem. Zeit., 1943, 46.
- Kuhn R., Löw J.*— Chem. Ber., 1949, 82.
- Kuthy S., Meret Gy., Varsányi J.* Bórsavas permetezo trágyázás hatása a novinyek termésére.— Délkelet-dunántúli Mezőgazdasági Kiserleti Intézet Kozleményei Iregszemcse, 1963, 3, 1, p. 11.
- Kvaale E.* Abortive and sterile apple pollen.— Mem. N. Y. Hort. Soc., 1927, 3, p. 399.
- Kwack Beyoung H.* On the role of calcium and other cations in pollen germination and growth.— Bot. Mag., 1964, 77, 945, p. 327.
- Kwack Beyoung H.* The effect of calcium on pollen germination.— Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci., 1965a, 86, p. 818.
- Kwack Beyoung H.* Styler culture of pollen and physiological studies of self-incompatibility in *Oenothera organensis*.— Physiol. plant., 1965b, 18, 2, p. 297.
- Kwack Beyoung H.* Studies on cellular site of calcium action in promoting pollen growth.— Physiol. plant., 1967, 20, 4, p. 825.
- Kwack Beyoung H., Kim In-Hwan.* An improved method for culturing *Tradescantia* pollen tubes for chromosomal analysis.— Cytologia, 1967a, 32, 1, p. 1.
- Kwack Beyoung H., Kim In-Hwan.* Effects of calcium ion and the protective action on survival and growth inhibition of pollen.— Physiol. plant., 1967b, 20, 1, p. 73.
- Kwack Beyoung H., Macdonald T.* The role of calcium in pollen growth as expressed by various watersoluble substances.— Bot. Mag. Tokyo, 1965, 78, 923, p. 164.
- Kwack Beyoung H., Macdonald T.* Effects of agricultural chemicals on pollen growth as modified by calcium ions.— J. Jap. Soc. Hort. Sci., 1966, 35, 2, p. 190.
- Laboureur P.* Interactions de l'acide gibberellique et de l'acide indolacétique dans la germination du pollen de tulipe.— C. r. Acad. sci., 1960, 250, 9, p. 1715.
- Laibach F.* Pollenhormon und Wuchsstoff.— Ber. Dtsch. bot. Ges., 1932, 50, 8, S. 383.
- Laibach F.* Wuchsstoffersuche mit lebenden Orchideen pollinien.— Ber. Dtsch. bot. Ges., 1933, 51, S. 336.
- Laibach F., Fischnick O.* Die Wuchsstoffleitung in der Pflanze. I.— Planta, 1936a, 25, 4, S. 648.
- Laibach F., Fischnick O.* Die Wuchsstoffleitung in der Pflanze. II.— Planta, 1936b, 26, 1, S. 81.
- Laibach F., Mai G.* Ueber die künstliche Erzeugung von Bildungsabweichungen bei Pflanzen.— Roux. arch., 1936, 84, S. 200.
- Larsen P., Tung S. M.* Growth-promoting and growth-retarding substances in pollen from diploid and triploid apple varieties.— Bot. Gaz., 1950, 111, p. 436.
- Larter E., Chaubey C.* Use of exogenous growth substances in promoting pollen tube growth and fertilisation in barley-rye crosses.— Canad. J. Genet. and Cytol., 1965, 7, 3, p. 511.
- Layne R. E. C., Hagedorn D. J.* Effect of boron and agar germination of pea pollen in sucrose media.— Crop Sci., 1964, 4, 1, p. 39.
- Lazarov M., Andreev K.* Über die Ursachen, die eine langfristige Erhaltung der Lebensfähigkeit des Sonnenblumenpollens bedingen.— Докл. Болг. АН, 1965, 18, 2, c. 157.
- Ledeboer M., Rietsema I.* A case of unfruitfulness in black currants.— J. Pomol. and Hortic. Sci., 1937, 15, 3, p. 191.

- Ledeboer M., Rietsema I. Unfruitfulness in black currents.— J. Pomol. and Hortic. Sci., 1940, 18, 3, p. 177.
- Lehman W. F., Puri Y. P. Rates of germination and tube growth of stored and fresh alfalfa pollen on agar medium.— Crop Sci., 1967, 7, 3, p. 272.
- Lewis D.— Proc. Roy. Soc. Ser. B., 1942, 131, 13.
- Lichte H. F. Über die Physiologie von Angiospermen pollen und ihre Bedeutung für die Pflanzenzüchtung.— Angew. Bot., 1957, 31, 1-2, S. 1.
- Lidforss B. Zur Biologie des Pollens.— Jahrb. Wiss. Bot., 1896, 29, S. 1.
- Lidforss B. Weiter Beiträge zur Biologie des Pollens.— Jahrb. Wiss. Bot., 1899a, 33, S. 232.
- Lidforss B. Ueber den Chemotropismus der Pollenschläuche.— Ber. Dtsch. bot. Ges., 18996, 17, S. 236.
- Lidforss B. Untersuchungen ueber die Riezbewegungen der Pollenschläuche.— Z. bot., 1909, S. 443.
- Linck A. J. Chemotropism of pollen tubes in vitro in species of *Clivia* and *Haworthia*.— Phytomorphology, 1961, 11, 1-2, p. 84.
- Linskens H. F. Biochemical studies on the incompatibility — reaction in the style of *Petunia*.— In: Rapp. et comm. Huitième congr. intern. bot. Paris, 1954, sec. 9-10, p. 146.
- Linskens H. F. Pollen physiology.— Ann. Rev. Plant Physiol., 1964, 15, Palo Alto, Calif., Ann. Revs. Inc. p. 255.
- Linskens H. F., Esser Kl. Stoffaufnahme der Pollenschlauche aus dem Leitgewebe des Griffels.— Proc. Konul. nederl. akad. wet., 1959, C. 62, 2, p. 150.
- Linskens H. F., Schrauwen J. Measurement of oxygen tension changes in the style during pollen tube growth.— Planta, 1966, 71, 1, p. 98.
- Lloyd D. G. Pollen tube growth and seed set in self-incompatible and self-compatible *Leavenworthia*.— New Phytologist, 1968, 67, 1, p. 179.
- Lobreau D. Variations polliniques liées a la composition de la gélatine glycéricinée.— Pollen et spores, 1966, 8, 1, p. 229.
- Lockhart C. L. Effect of fungicides on germination of lowbush blueberry pollen and on number of seeds per berry.— Canad. Plant Disease Srev., 1967, 47, 3, p. 72.
- Lučinskiene A. Tiamino itaka daugiamėčiu gelio seklu daigumui.— Liet TSR Aukstuju mokyklu mouslo darbai. Biologia, 1967, 7, p. 73.
- Lundén R.— Svensk kem. tidskr., 1954, 66.
- McDonald J. E. Pollen wettability as a factor in Washout by raindrops.— Science, 1964, 143, 3611, p. 1180.
- Magassy L. Adatok a poliploid Beta répák megtermékenyüléséhez és pollen vizsgálatához.— Növénytermelés. Budapest, 1961, 10, 2, p. 133.
- Magassy L. Adatok a diploid és tetraploid cukorrépák pollenélettanához.— Növénytermelés. Budapest, 1962a, 11, 2, p. 165.
- Magassy L. A cukorrépa pollen csirázának és tömlőnövekedésének üteme mesterséges környexetben.— Növénygyuemesítési és Növen. kutató int. közl. Sopronhorpács, 1962b, 2, 1, p. 91.
- Magassy L. Colehicin — indukált tetraploid cukorrépa pollenjének csirázása es tömlőnövekedése a különböző c generációkban.— A mezőgazd növénygyuemes és Növen. kutató int. közl., 1967, 3, 3, p. 67.
- Maheshwari P. An introduction to the Embryology of Angiosperms. N. D., 1950.
- Majumber S. K., Kerns K. R., Brewbaker J. L. et al. Assessing self-incompatibility in pineapple by a pollen fluorescence technique.— Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci., 1964, 84, p. 217.
- Malpighi M. Anatome plantarum. London, 1675.
- Mameli C. E.— Nuovo gior. Bot. Ital., 1952, 59.
- Manaresi A. Recherche sul polline degli alberi fruttiferi.— Le staz. sperim. agrar. Ital., 1912, 45, p. 809.
- Manaresi A. Sui-dami prodotti ai fiori degli Albert fruttiferi dalle gelate priwaverili in genere e da quelle in praticolare Dei Giorni 28.29e 30 marzo.— Rev. Patol. Veg., 1919, 10.

- Mangelsdorf P. S., Reeves R. C.* Hybridization of *Maize*, *Tripsacum* and *Euchlaena*.— *J. Heredity*, 1931, 22, 11, p. 328.
- Mangin L.* Recherches sur le pollen.— *Bull. Soc. bot. France*, 1886, 33, p. 337, 512.
- Mangin L.* Sur la callose, nouvelle substance fondamentale existant dans la membrane.— *C. r. Acad. Paris*, 1890, 110, p. 644.
- Mann L. P., Woodbury G. W.* The effect of flower age, time of day and variety on pollen germination of onion, *Allium cepa* L.— *J. Amer. Soc. Hortic. Sci.*, 1969, 94, 2, p. 102.
- Martin J. A.* The physiology of the pollen of *Trifolium pratense*.— *Bot. Gaz.*, 1913, 56, p. 112.
- Martin J. A.* Relation of moisture to seed production in Alfalfa.— *Yowa Agr. Exp. Sta. Res.*, 1915, *Bull.* 23, p. 303.
- Martin J. A., Yocum L. E.* A study of the pollen and pistils of apples in relation to the germination of the pollen.— *Proc. Yowa Acad. Sci.*, 1918, 25, p. 391.
- Massart I.* Sur pollination sans fecondation.— *Bull. Jard. Bot. de L'Etat. Bruxelles*, 1902, 1(3), p. 85.
- Matsubara Sachiko, Tsukamoto Jotaro.* Studies on germination of chrysanthemum pollen. III. Substance promoting germination.— *Plant and Cell Physiol.*, 1968, 9, 3, p. 565.
- Mergen F., Cutting S. G.* Male flowers on oneyearold Mugo pine seedlings.— *Forest Sci.*, 1957, 3, 4, p. 355.
- Miki Hisako.* A study of tropism of pollen tubes to pistils. III. Negative tropism of pollen tubes in *Camellia sinensis*.— *Mem. Coll. Sci. Univ. Kyoto*, 1959, 26, 1, p. 61.
- Miki Hisako.* A study of tropism of pollen tubes to the pistils. IV.— *Mem. Col. Sci. Univ. Kyoto*, 1961a, 28, 1, p. 105.
- Miki Hisako.* A study of tropism of pollen tubes to the pistils. V. Negative tropism, germination and tube growth of pollen grains in *Primula obconica*.— *Mem. Col. Sci. Univ. Kyoto*, 1961b, 28, 3, p. 365.
- Miki Hisako.* Pollen germination and pollen tube growth in the presence of pistil slices in vitro.— *Mem. Coll. sci. Univ. Kyoto*, 1961c, 28, 3, p. 375.
- Millardet A.* Note sur la fausse hybridation chez les Ampelidees.— *Revue de viticulture*, 1901, 16, 418, p. 677.
- Milovanić M., Vidojković R.* Klijavost polena krušakka «in vitro» u Beski (Srem).— *Savremena poljopr.*, 1966, 14, 7-8, p. 635.
- Milutinović M.* Uticaj smeše polena na težinu plodova, težinu semena i klijavost semena jabuke roze delišes.— *Savremena poljopr.*, 1967, 15, 7-8, p. 677.
- Minarik C. E., Shive J. W.*— *Amer. J. Bot.*, 1939, 26.
- Miravalle R. J.* Germination of cotton pollen in vitro.— *Empire Cotton grow. rev.*, 1965, 42, 4, p. 287.
- Mitchell J., Whitehead M.* Responses of vegetative parts of plants following application of extract of pollen from *Zea mays*.— *Bot. Gaz.*, 1941, 102, p. 770.
- Miyoshi M.* Über Chemotropismus der Pilze.— *Bot. Ztg.*, 1894.
- Modlibowska J.* Bimodality of crowded pollentubes in *Primula obconica*.— *J. Heredity*, 1942, 33, 5, p. 187.
- Moewus F.* Zur Physiologie und Biochimie der Selbsterilität bei *Forsythia*.— *Biol. Zbl.*, 1950, 69, 5/6.
- Mohl H.* Beitrag zur Anatomie und Physiologie, 1834.
- Molisch H.* Zur Physiologie des Pollens mit besonderer Rücksicht auf die chemotropischen Bewegungen der Pollenschlauche.— *Sitz. Ber. K. Akad. Wien. Math-nat. Kl.* 1893, 102, S. 425.
- Montuelle B., Henry A.* Influence du porte-greffe sur le pollen des pommiers cultivés dans le Nord de la France.— *Bull. soc. bot. France*, 1966, 113, 1-2, p. 15.
- Mori Ryūya.* Изучение пыльцы. 1. Использование TTC для определения

- жизнеспособности пыльцы.— Bull. Aishi Gakugei Univ. Natur. Sci., 1958, 7, p. 73.
- Morris O. Studies in apple pollination state college of Washington pollmon.— Wash., 1921, Bull., 163, May.
- Mortenson L. R., Peloquin S. J., Hougas R. W. Germination of *Solanum* pollen on a tificial media.— Amer. Potato J., 1964, 41, 10, p. 322.
- Müller H., Schilowa I.— Züchter, 1959, 29, S. 187.
- Müller R.— Beitr. Biol., 1953, 30.
- Münzner R. Untersuchungen zur Physiologie von Pollen keimung und Schlauwachstum unter besonderer Berücksichtigung der Borsäurewirkung.— Biol. Zbl., 1960, 79, 1, S. 59.
- Musat N. Contributii la studiul biologiei polenului de eastraveti.— Luerari stiintifice. Ser. B., 1966, 9, Horticulture, 13.
- Nägeli K. Zur Entwicklungsgeschichte des Pollen bei den Phanerogamen. Zürich, 1842.
- Nakamoto Mutuō, Yasuda Nobuyoshi. О прорастании пыльцы сои.— Sci. Rept. Fas. Liberal. Arts. and Educ., Gifu Univ. (Natur. Sci.), 1957, 2, 1, p. 63.
- Natrova Z. Studium velikosti pylových zrn závislosti na umístění klásku v kláze u dvouřádkového a sestirádkového jarního ječmene.— Vedec. place. Vyzkumn. ustava obilnazsk. Kromerizi., 1964, 3, p. 125.
- Natrova Z. Studium velikosti pylových zrn jarního ječmene v klasech jednozí různého řádu.— Genet. a slechteni, 1968, 4, 2, p. 85.
- Nauriyal J. P., Rana R. S. Pollination studies in Almond.— Indian J. Hortic., 1965, 22, 1, p. 1.
- Nebel B. R. Lacmoid-martiks-yellow for staining pollentubes in the style.— Stain Technol., 1931, 6, 1.
- Nemeč B. Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere cytologische Fragen. Berlin, 1910.
- Nielsen N., Holström B.— Acta chem. scand., 1957, 11.
- Nielsen N., Grömmér J., Lunden R.— Acta chem. scand., 1955, 9.
- Nohara S. Experimental studies on pollen of some *Salix*.— Jap. J. Bot., 1924, 2, 1.
- Norton J. D. Festing of plumpollen viability with tetrazolium salts.— Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci., 1966, 89, p. 132.
- Oakes A. J. Pollen behavior in the peanut (*Arachis hypogaea*).— Agron. J., 1958, 50, 7, p. 387.
- O'Kelley J. C.— Amer. J. Bot., 1955, 42.
- O'Kelley J. C. Boron effects on growth, oxygen uptake and sugar absorption by germinating pollen.— Amer. J. Bot., 1957, 44, 3, p. 239.
- Oprea Constanta. Citera date priving biologia polenului de nuc.— Lucrara stiint. Inst. agron. «N. Balcescu», 1967, 10, p. 253.
- O'Relly I. C.— Amer. J. Bot., 1955, 12, 3, p. 322.
- Östling N. Investigation concerning pollen germination in artificial substances Berätt.— Alnarps Landtbr. Mey Inst. Trädg., 1945.
- Overley F. L., Bullock R. M.— Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci., 1947, 49.
- Pandey K. R. Stigmatic secretion and bud-pollinations in self- and cross-compatible plants.— Naturwissenschaften, 1963, 50, 11, S. 408.
- Pankow H. Über den Pollenkitt bei *Galanthus nivalis* L.— Flora, 1958, 146, 1-2, S. 240.
- Passecker F. Untersuchungen über die Fertilität des Pollens von Kern und Steinobstsorten.— Fortschr. Landw., 1927a, 2, S. 137.
- Passecker F. Die Keimfähigkeit des Pollens von Kern- und Steinobstsorten.— Fortschr. Landw., 1927b, 2, 19, S. 615.
- Passecker F. Kann man aus der Keimfähigkeit des Pollens in Zuckerlösung auf dessen Tauglichkeit zur Befruchtung schliessen.— Gartenbauwissenschaft, 1930, 3, 3.
- Paton J. B. Pollen and pollen enzymes. I. The theoretical and practical aspects of the occurrence of enzymes.— Amer. J. Bot., 1921, 8, 10, y. 471.
- Pfahler P. L. In vitro germination of rye (*Secale cereale* L.) pollen.— Crop. Sci., 1965, 5, 6, p. 597.

- Pfahler P. L. In vitro germination and pollen tube growth of maize (*Zea mays* L.) pollen. I. Calcium and boron effects.—*Canad. J. Bot.*, 1967, 45, 6, p. 839.
- Pfahler P. L. In vitro germination and pollen tube growth of maize (*Zea mays* L.) pollen. II. Pollen source, calcium and boron interactions.—*Canad. J. Bot.*, 1968, 46, 3.
- Pfeiffer N. E. Effect of lyophilization on the viability of lily pollen.—*Contribs Boyce Thompson Inst.*, 1955, 18, 3, 153.
- Pfundt M. The influence of air moisture on the duration of the vitality of pollen.—*Jahrb. wiss. Bot.*, 1909, 47, 1.
- Pfundt M. Einfluss der Luftfeuchtigkeit auf die Lebensdauer des Blütenstaubes.—*Jahrb. wiss. Bot.*, 1910, 47, 8, 1.
- Piatkowska T. Komunikat o przechowywaniu pyłku ziemniaka przez okres jednego roku w temperaturze —7 do —10° C.—*Biul. Inst. hodowli i aklimat. roślin*, 1966, 5, S. 83.
- Piech K. Zwiennosc pyłku Iniey (*Linaria genistifolia*) i niektórych innych roślin.—*Kosmos*, 1922, 47, s. 412.
- Pirags D. Latvijas PSR alksņu sugu ziedputeršņu didzība.—*Latv PSR Zinātņu Akad. vestis*, 1961, 11, p. 127.
- Pluijm J. van der, Linskens H. F. Feinstruktur der Pollenschläuche im Griffel von *Petunia*.—*Züchter.*, 1966, 36, 5, p. 220.
- Plumier W. Déterminations chromosomiques et cultures de pollen chez quelques variétés de raisins de table.—*Bull. office intern. vin.*, 1955, 28, 287, p. 1.
- Pollen viability determination with tetrazolium bromide.—*J. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, 1966, 13, 8, p. 748.
- Poncová J. Pokusy o prodloužení životaschopnosti pylu kukurice (*Zea mays* L.) konzervací.—*Rostl. výroba*, 5, 12, s. 1637.
- Pospíšilova D. Poznatky o kličivosti pel'u vinica hroznorodeho.—*Vinarstvi.*, 1961, 54, 4, p. 55.
- Pospíšilova D. Posobenie bóru na kličivosť pel'u úrodnost vinica.—*Pokr. vinohradn. vinarsk. výskum.* Bratislava, 1963, 11.
- Pospíšilova D. Studium podmienok oplvňujúcich vitalitu pel'u odrod *Vitis vinifera*.—*Rostl. výroba*, 1964, 10, 12, s. 1291.
- Poszwinska J. Developpement des tubes polliniques après la pollinisation artificielle des pistils chez le *Petunia hybrida*.—*Bull. Acad. polon. sci. Sér. sci. biol.* 1967, 15, 12, p. 771.
- Pozsar E. I. The nitrogen metabolism of the pollen tube and its function in fertilization.—*Acta Botanica*. Budapest, 1960, 6, 3-4, p. 389.
- Prasad A. Gibberellic acid induced pathenocarpny in the peach.—*Agra Univ. J. Res. (Sci.)*, 1963, 12, 3, p. 53.
- Prasad A., Dikshit A. P. Studies on the storage of papaya pollen grains.—*J. Sci. Res. Banaras Hindu Univ.*, 1963—1964, 14, 1, p. 52.
- Prasad A., Dikshit A. P., Tyagi I. D. Studies on the pollen germination of tomatoes.—*J. Sci. Res. Banaras Hindu Univ.*, 1964, 14, 2, p. 13.
- Puri Y. P., Lehman W. F. Effect of pollen aggregation and sucrose levels of germination of fresh and stored alfalfa pollen.—*Crop Sci.*, 1965, 5, 5, p. 465.
- Quadrto M.—*Riv. Biol.*, 1928, 10.
- Radzevičius A. Tiamino ir nikotino rūgšties itaka pomidoru augimui ir derėjimui.—*Liet TSR Aukstuju moniklu mokslo darbai. Biologija*, 1966, 6, p. 109.
- Raghavan V., Baruah H. K. Effect of the factor on the stimulation of pollen germination and pollen tube growth by certain auxins, vitamins and trace elements.—*Physiol. plant.*, 1959, 12, p. 441.
- Raja V. D. Guruswamy, Damodaran A. Studies on pollen viability of three cultivated species in *Gossypium* L.—*Madras Agric. J.*, 1968, 55, 9, p. 413.
- Rajki E. A portokok fejlődési állapotának hatása a megtermékenyülésre.—*Növénytermelés*. Budapest, 1962, 11, 4, p. 327.
- Rajkine C. E. A bibére jutó pollen mennyiségének hatása a megtermékenyülésre.—*Növénytermelés*. Budanest, 1962, 11, 1, p. 35.

- Randhawa G. S., Dhuria H. S., Nair P. K. R. A note on gibberellin induced parthenocarpy in citrus.—Indian J. Hort., 1964, 21, 2, p. 171.
- Rao A. N. Pollen germination in oil palm — *Elaeis guineensis* Jacq. — Current Sci. (India), 1967, 36, 23, p. 641.
- Rao C. H. Stimulation of in vitro germinations tube growth of diploid et tetraploid pollen of *Hibiscus*. — Indian Exp. Biol., 1969, 7, 2, p. 127.
- Rao S. N., Subba Rao Ch., Rao P. Bhaskara. Effects of gibberellic acid on loquat (*Eriobotrya japonica* Lindl.). — J. Hort. Sci., 1963, 38, 1, p. 1.
- Ratiu Flavia. Observatii asupra germinării polenului la plante de cultură. — Studia Univ. Babes-Bolyai. Biol., 1958, 3, 7, p. 93.
- Rawes A. N. Pollination in Orchards, V. Summary of apple pollination investigations. — J. Roy. Hort. Soc., 1922, 47, 8.
- Redemann C. T. — Chem. Abstr., 1951, 45.
- Remy P. — Ann. Amel. Planta, 1953, 3.
- Renner O. Zur Biologie und Morphologie der männlichen Haplonten einiger Oenotheren. — Z. Bot., 1919, 11, S. 305.
- Richer P. Experience sur la germination des grains de pollen en présence de stigme. — C. r. Paris., 1902, 135, p. 634.
- Ridi M. S., Aboul Wafa M. H. — J. Roy. Egypt. Med. Assoc., 1950, 33.
- Riede W. — Beiträge zum Geschlechte und Anpassungsproblem. — Flora, 1925, 118-119, S. 421.
- Rittinghaus P. Ueber die Widerstandsfähigkeit des Pollens gegen äussere Einflüsse. — Verh. Rhienland., 1887, 43, S. 123.
- Roemer T. Zur Pollenaufbewahrung. — Z. Pflanzenzücht., 1914, 2, S. 68.
- Rosen W. G. Ultrastructure and physiology of pollen. — Ann. Rev. Plant Physiol., 1968, 19, Palo Alto, Calif. Ann. Revs. Ins., p. 435.
- Sahulka J. Contribution to the question of direct influence of α -naphthaleneacetic acid on initiation of fruit buds on apple trees. — Biol. Plant., 1967, 9, 5, p. 392.
- Sakamura T. Experimentelle Studien über die Zell- und Kernteilung mit besonderer Rücksicht auf Form, Grösse und Zahl der Chromosomen. — J. College Sci. — Imp. Univ. Tokyo, 1920, 39, 11, s. 1.
- Sakamura T., Stow J. Über die experimentell veranlasste Entstehung v. Keinfähigen Pollen-Körnern mit Abweichenden Chromosomen. — Jap. J. Bot., 1926, 3, p. 111.
- Sanches R. L., Smeltzer D. G. Sorghum pollen viability. — Crop Sci., 1965, 5, 2, p. 111.
- Sandsten E. P. Some conditions which influence the germination and Fertility of pollen. — Res. bull., 4. The Univ. Wisconsin Agric. Exp. St., 1909.
- Sanford W. W., Bonanos S., Xanthakis A. A preliminary study of orchid pollen germination and the chromatographic isolation of a stimulant from columns. — Phytochemistry, 1964, 3, 6, p. 671.
- Santamour F. S., Nienstaedt H. The extraction, storage and germination of eastern hemlock pollen. — J. Forestry, 1956, 54, 4, p. 269.
- Sarvella P. Vital-stain testing of pollen viability in cotton. — J. Heredity, 1964, 55, 4, p. 154.
- Sasaki T. On the preservation of the pollen of cereals. — Proc. Imp. Acad., 1927, 3, p. 191.
- Sassen M. M. A. Fine structure of *Petunia* pollen grain and pollen tube. — Acta bot. neerl., 1964, 13, 2, p. 175.
- Sato Yoshio, Muto Kazuyoshi. Die Lebensdauer von Salix-Pollen. — Festschr. Erwin Aichinger., 1954, 1, S. 77.
- Savelli R. Sur le mécanisme de la stimulation mutuelle des grains de pollen germant on collectivité. — C. r. Acad. sci., 1940, 210, 15, p. 546.
- Savelli R., Caruso C. Stimulation mutuelle dans la germination des grains de pollen de *Nicotiana*. — C. r. Acad. Sci., 1940, 210, 5, p. 184.
- Savinova N., Löbl D., Bălan E. et al. Imbunătățirea fructificării la tomate prin folosirea stimulenților. — Gradina, via si livada., 1963, 12, 5, p. 25.

- Sawada Y.** Физиологическое и морфологическое изучение пыльцевых зерен. 7. О действии некоторых аминокислот на прорастание пыльцевых зерен и рост пыльцевых трубок.— *Bot. Mag.*, 1958, 71, 840, p. 218.
- Sawyer M. L.** Pollen tube and spermatogenesis in *Iris*.— *Bot. Gaz.*, 1917, 64.
- Schacht H.** Entwicklungsgeschichte des Pflanzen-Embryon. Amsterdam, 1850.
- Scheivel F. J.** Kritik der Lehre von den Geschlechtern der Pflanze Heidelberg. 1812.
- Schleiden M.** Einige Blicke auf Entwicklungsgeschichte des vegetabilischen Organismus bei Phanerogamen.— *Wien. Arch.*, 1837, 3.
- Schleiden M.** Beiträge zur Phytogenesis.— *Arch. Anat., Physiol. und wiss. Med.*, 1838.
- Schleiden M.** Über Bildung des Eichenes und Entstehung des Embryos bei *Phanerogamen*.— *Acta Nova Acad. Leop. Nature*, 1839, 19.
- Schmadlak J.** Zur Frage Keimfähigkeit von Apfelpollen.— *Arch. Gartenbau*, 1966a, 13, 8, S. 649.
- Schmadlak J.** Untersuchungen des Pollenschlauchwachstums in Apfelgriffeln, I. Pollen-keimung auf der Griffelnarbe, Affinitätskoeffizient und Eindringtiefe der Pollenschläuche in den Griffel.— *Arch. Gartenbau*, 1966b, 13, 6, S. 497.
- Schmucker T.** Bor, als physiologische entscheidendes Element.— *Naturwissenschaft*, 1932a, 20, S. 839.
- Schmucker T.**— *Planta*, 1932b, 16, S. 378.
- Schmucker T.**— *Planta*, 1933, 18.
- Schmucker T.**— *Planta*, 1934, 23, 1-2, S. 264.
- Schmucker T.** Über den Einfluss von Borsäure auf Pflanzen, insbesondere keimende Pollenkörner.— *Planta*, 1935, 23, S. 264.
- Schneider G.** Wachstum und Chemotropismus von Pollenschläuchen.— *Z. Bot.*, 1956, 44, 2-3, S. 175.
- Schock-Bodmer U.** Methode zur Ermittlung der Wachstum geschwindigkeit der Pollenschläuche in Griffel.— *Verhandl. Schweiz. Naturforsch. Ges.*, 1932.
- Schrauwen J., Linskens H. F.** Mass culture of pollen tubes.— *Acta bot. neerl.*, 1967, 16, 5, p. 177.
- Schwanitz F.** Über die Pollenkeimung einiger diploider Pflanzen und ihrer Autotetraploiden in künstlichen Medien.— *Züchter*, 1942, 14, S. 274.
- Schwarzenbach F.**— *Vierteljahrssch. Naturforsch. Ges. Zürich*, 1953, 98, 1.
- Schwarzenbach F. H.** Untersuchungen über einen Pollenkeimungshemmstoff aus reifenden Samen von *Cyclamen persicum* Mill.— *Vierteljahrssch. Naturforsch. Ges. Zürich*, 1957, 102, S. 317.
- Sears E.** Cytological phenomena connected with selfsterility in flowering plants.— *Genetics*, 1937, 22.
- Sen S. K., Datta R. M.** Study on the rate of pollen tube growth of *Sesbania aculeata* Pers. under infra-red radiation in culture medium.— *Österr. bot. Z.*, 1960, 107, 1, 80.
- Shibata K.** Die Doppelbefruchtung bei *Monotropa uniflora* L.— *Flora*, 1902, 90.
- Simola L. K.** The effect of some non-protein amino acids on pollen germination and pollen-tube growth in five species of the Viciae.— *Planta*, 1967, 77, 4, p. 287.
- Simon J.** A new method of preserving flower pollen in a viable condition.— *Gartenwelt*, 1910, 15, S. 94.
- Singh J. P., Randhawa S. S.** Effect of GA and sucrose on germination and pollen tube growth in mandarin (*Citrus reticulata* Blanco).— *Indian J. Hort.*, 1961, 18, 2, p. 119.
- Singh S. N.** Studies on the pollen storage of mango.— *Indian J. Hort.*, 1962, 19, 3-4, p. 92.
- Singh S. N., Katiyar G. P.** Testing viability of pollen grains of *Luffa* sp.— *Madras Agric. J.*, 1966, 53, 3, p. 127.
- Singh V. P.** Studies in the artificial germination of pollen grains. I. Germination.

- nation of pollen grains of *Sesbania culeata* Pers. and *Crotalaria juncea* Linn.—Agra Univ. J. Res. (Sci.), 1957, 6, 1, p. 63.
- Smith P. F. Studies of the growth of pollen with respect to temperature, auxins, colchicine and vitamin B.—Amer. J. Bot., 1942, 29.
- Sood P. P., Malik C. P., Tewari H. B. A histochemical study of the localization of succinicdehydrogenase in the germinating pollen grains of *Portulaca grandiflora*.—Z. Biol., 1969, 116, 3, p. 215.
- Sorensen E. L. Factors affecting pollen germination and interrelations of pollen characters and fertility in smooth brome grass (*Bromus inermis* Leyss.): Part I. Factors affecting pollen germination. Part II. Interrelations of pollen characters and fertility.—Dissert. Abstrs., 1955, 15, 12, p. 2378.
- Sosa-Bourdouil C. Chimisme comparé des pollens et systématique.—Ann. biol., 1954, 30, 3, ser., 3-4, p. 99.
- Sosnová V., Uhlik J. Vztah mezi klicivostí pylu, délkou průduchů na listech a počtem chromozómů u hrušni.—Sbor. ÚVTI, Genetika a Slechtění, 1965, 1, 2, S. 11.
- Spallanzani L. Opusculs de Physique animale et vegetale.—Trad. par Jean Sennebier 2 vls Geneve, 1777.
- Spieß L., Müller K. Wstepne badania nad żywotnością pyłku zyto.—Hodowla roślin, aklimatyzacja i nasiennictwo. 1964, 8, 5, s. 541.
- Spina P. Osservazioni sulla biologia florale del pisello.—Riv. ortoflorofrutticoltura ital., 1954, 38, 1-2, 20.
- Spurr A. R.—Amer. J. Bot., 1957, 44.
- Srivastava V. K. Studies on fruit set in chillies (*Capsicum frutescens* L.) as influenced by application of plant regulators.—Sci. and Cult., 1964, 30, 4, p. 210.
- Stenar H. Embryologische Studien. I. Zur Embryologie der Columniferen. II. Die Embryologie der Amaryllideen. Diss., Uppsala, 1925a.
- Stenar H. Embryologische und zytologische Studien über *Limnanthes douglasii* R. Br.—Svensk. bot. tidskr., 1925b, 19.
- Sternier E. Pollenbiologische Studien in nördlichsten Skandinavien.—Arkiv Bot., 1913, 12, p. 1.
- Stout A. B. The viability of date pollen.—J. New York Bot. Garden, 1924, 25, p. 101.
- Strasburger F. Die Coniferen und die Gnetaceen. Jena, 1872.
- Strasburger F. Ueber fremdartigen Bestäubung.—Jahrb. wiss. Bot., 1886, 17, S. 50.
- Suszkowa J. Badania stosunków zapylania u niektórych odmian śliw.—Arboretum korn., (1960), 1961, 5, s. 225.
- Sutton L. F., Wilcox R. B. Factors influencing Pollen germination.—Thesis Univ. Wisconsin, 1912.
- Takami W. Физиологическое исследование пыльцы.—Bot. mag., 1956, 69, 813, p. 128.
- Takeushi M.—Jap. J. Bot., 1953, 14.
- Tanaka K. The pollen germination and pollen tube development in *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc. II. The tube growth and tube nucleus.—Sci. Repts Tohoku Univ., Ser. 4, 1956, 22, 4, p. 219.
- Tanaka K.—The pollen germination and pollen tube development in *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc. III. The growth-inhibiting substances in the ether extract from *Pinus* pollen grains.—Sci. Repts Tohoku Univ. Ser. 4, 1958, 24, 1, p. 45.
- Tanaka K. The pollen germination and pollen tube development in *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc. VI. The effects of the acidic growthinhibiting substances from *Pinus* pollen grains on the germination of *Brassica* seeds.—Sci. Repts Tohoku Univ. Ser. 4, 1964, 30, 1, p. 21.
- Thiele L., Strydom D. K. Incompatibility studies in some Japanese plum cultivars (*Prunus salicina* Lindl.) grown in South Africa.—S. Africa, Tydskr. Landbouwetensk., 1964, 7, 1, p. 165.
- Thimann K.—J. Gen. Physiol., 1934, 18, 1, p. 23.

- Thomas L. A.** Gravenstein and Jonathan apples prodiged with gibberellin acid.— *Nature* (Engl.), 1963, 198, 4877, p. 306.
- Thompson P. A.** The effect of applied growth substances on development of the strawberry fruit. I. Induction of parthenocarpy.— *J. Exp. Bot.*, 1964, 15, 44, p. 347.
- Thompson P. A.** Promotion of strawberry fruit development by treatment with growth regulating substances.— *Hort. Res.*, 1967, 7, 1, p. 13.
- Tischler G.** Pollenbiologische Studien.— *Z. Bot.*, 1917, 9, S. 417.
- Tischler G.** Studien über die Kernplasmarelation in Pollenkörner.— *Jahrb. wiss. Bot.*, 1925a, 64, S. 121.
- Tischler G.** Ein Beitrag zum Verständnis des Certationsproblem bei *Melandrium*.— *Planta*, 1925b, 1, 3, S. 332.
- Tokugawa J.** Zur Physiologie des Pollens.— *J. Col. Sci. Imp. Inst. Tokyo*, 1914, 35, 1.
- Tomaszewsky Z., Kuraczyk A.** Badania nad żywotnością i płodnością pyłku oraz cechami morfologicznymi niektórych biotipów lucerny mieszańcowej.— *Hodowla roślin, aklimatyzacja i nasiennictwo*, 1968, 12, 3, s. 283.
- Tombesi A.** La qualità del polline di 4 cultivar di fragola.— *Italia agric.*, 1964, 101, 7, p. 767.
- Torfs P.** Stuijmeelkieming bij tamaat.— *Agric. (Belg.)*, 1968, 16, 4, p. 45.
- Trivedi B. C., Sharma P. C.** Effect of some aliphatic acids on the germination of pea pollen.— *Current Sci. (India)* 1967, 36, 8, p. 214.
- Tsao T.** A study of chemotropism of pollen tubes in vitro.— *Plant Physiol*, 1949, 24, p. 494.
- Tsukamoto Yotaro, Matsubara Sachico.** Studies on germination of chrysanthemum pollen. II. Occurrence of a germination-promoting substance.— *Plant and Cell Physiol.*, 1968, 9, 2, p. 237.
- Tufts W. P., Philp G. L.** Pollination of the sweet cherry.— *Californ. Agr. Exp. St.*, 1925, Bull. 385.
- Tulecke W. R.** Preservation and germination of the pollen of Ginkgo under sterile conditions.— *Bull. Torrey Bot. Club.*, 1954, 81, 6, p. 509.
- Tupy J.**— *Biol. Plant. (Prague)*, 1959, 1, 2.
- Tupy J., Staley R. G., Linskens H. F.** Stimulation of pollen tube growth in vitro by thiouracil and other antimetabolites of nucleic acid bases.— *Acta bot. neerl.*, 1965, 14, 1, s. 148.
- Ushirosawa K., Shibukawa J.**— *Aomoti Apple Exp. Sta.*, 1951, 4.
- Valentin G.** Repertorium für Anatomie und Physiologie. Berlin, 1938, 3.
- Valleau W. D.** Sterility in the strawberry.— *J. Agr. Res.*, 1918, 12, 10.
- Van Campo Madeleine.** Variations polliniques intraflorales.— *Adansonia*, 1966, 6, 1, p. 55.
- Van Tighem.** Recherches Physiologiques sur la végétation libre du pollen et de l'ovule et sur la fécondation directe des plantes.— *Ann. sci. nat. bot.*, 1869, 5, 12, p. 312.
- Varas Jacints.** Factores que afectan la germinación del cacao in vitro.— *Turrialba*, 1962, 12, 4, p. 220.
- Vasil J. K.** Studies on pollen germination. Modern development in plant physiology.— *Bot. Dept. Univ.*, 1958, 7-8.
- Vasil J. K.** Pollen germination in some Gramineae: *Pennisetum typhoideum*.— *Nature* (Engl.), 1960a, 187, 4743, p. 1134.
- Vasil J. K.** Studies on pollen germination in certain Cucurbitaceae.— *Amer. J. Bot.*, 1960b, 47, 4, p. 239.
- Vasil J. K.** Studies on pollen germination of certain *Solanaceae*.— *Bull. Tarrey Bot. Club.*, 1964, 91, 5, p. 370.
- Vasil J. K., Bose Nanda.**— *Indian Bot. Soc. Mem.*, 1959, 2.
- Venkatasubramanian M. K.**— Pollen and pollen-tube studies in rice.— *Madras' Agric. J.*, 1953, 40, 9, p. 395.
- Verda.**— *Schwz. Wochenschr. Chemie und Pharmacie*, 1912, 51, S. 631.
- Vilasini G., George M. K., Pillai P. K.** Studies on the effect of growth regulators on pollen germination and tube growth in «Shoe flower» (*Hibiscus rosa-sinensis* L.).— *Agric. Res. J. Kerala*, 1967, 5, 1-2, p. 1.

- Visser T.— Med. ed. Dir. Tuinb., 1951, 14.
- Visser T.— Med. ed. Landbr.-Hooges. (Wageningen), 1955, 55.
- Visser T. Germination and pollination experiments with *Forsythia*.— Proc. Koninkl. nederl. akad. wet., 1956, C 59, 5, p. 685.
- Vondráček J. Kličivost pylu jabloni a hrušni v různých koncentraciích sacharósy.— Rostl. výroba, 1963, 9, 9, p. 957.
- Wagenitz G. Über die Änderung der Pollengrobe von Getreiden durch verschiedene Ernährungsbedingungen.— Ber. Dtsch. bot. Ges., 1955, 68, 8, S. 297.
- Wang F. H. Effect of auxin, colchicine and certain aminoacid on the germination of *Lotus corniculatus* pollen.— Biochem. Bull. (China), 1944, 38, p. 1.
- Warnock S., Hagedorn D.— Agron. J., 1956, 48, p. 347.
- Watanabe K. Studies on the germination of grass pollen. I.— Bot. Mag., 1955, 68, p. 40.
- Watanabe K. Studies on the germination of grass pollen. II. Germination capacity of pollen in relation to the maturity of pollen and stigma.— Bot. Mag., 1961, 74, 873, p. 131.
- Watkins M. A. Genetic and cytological studies in wheat.— J. Genetics, 1935, 15, 3.
- Wellington R. Studies of natural and artificial parthenogenesis in the genus *Nicotiana*.— Amer. Natur., 1913, 47, 557, p. 279.
- Wentworth S. W. Relative effectiveness of apple pollen from vigorous and week trees as determined by the spur unite method.— Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci., 1929, p. 149.
- Westwood M. N., Björstam H. O. Effects of gibberellin A₃ on fruit shape and subsequent seed dormancy of apple.— Hortic. Sci., 1968, 3, 1, p. 19.
- Wettstein F. Morphologie und Physiologie des Formenwechsels der Moose auf genetischer Grundlage.— Z. Ind. Abst. und Vererb.-Lehre., 1924, 38.
- Whitehead R. A. Room-temperature storage of coconut pollen.— Nature (Engl.), 1962, 196, 4850, p. 190.
- Whitehead R. A. Freeze-drying and room temperature storage of coconut pollen.— Econ. Bot., 1965, 19, 3, p. 267.
- Whitehead R. A. Progrés dans la lyophilisation du pollen de cocotier.— Oléagineux., 1966, 21, 5, p. 281.
- Whitten J. C. The grape. I. A study of the types and varieties. II. A study of the pollination of cultivated grapes. III. Methods pursued by practical growers.— Missouri Agr. Exp. Sta., 1899, Bull. 46, p. 33.
- Wierszyłowski J., Rebandel Z., Babilas W. Effect of gibberellins and 2, 4, 5-T induced fruit setting in sour cherry orchards.— Acta agrobot., 1966, 18, p. 79.
- Wildiers E.— La cellule, 1901, 18, p. 313.
- Winkler A. J.— Hilgardia, 1926, 2.
- Winton L. L. Fertilization in forced quaking aspen and cottonwood.— Silvae genet., 1968, 17, 1, p. 20.
- Wittwer S. H.— Res. Bul. Univ. Missouri, 1943, 371.
- Wood G. W., Barker W. G. Preservation of blue-berry pollen by the freeze-drying process.— Canad. J. Plant Sci., 1964, 44, 4, p. 387.
- Wulf H. D. Ein Vergleich zwischen Kultur und Griffelpräparaten von Pollenschläuchen von *Nartheicum ossifragum*. Beitr.— Bot. Centralbl., 1935, 54 A.
- Yamada Ichiro. Об искусственном проращивании пыльцы риса. VI. Плазматические потоки в пыльцевых трубках. VII. Взаимоотношения между температурой и плазматическим потоком.— Proc. Crop. Sci. Soc. Jap., 1958a, 27, 1, p. 58.
- Yamada Ichiro. Об искусственном проращивании пыльцы риса. VIII. Связь между температурой и движением плазмы.— Proc. Crop. Sci. Soc. Jap., 1958b, 27, 2, p. 221.
- Yamada Ichiro. Studies on the histological and cytological changes in the tissues of pistil after pollination.— Jap. J. Bot., 1965, 19, 1, p. 69.

- Yamada Ichiro, Hasegawa Hiroshi.* Об искусственном проращивании пыльцы риса. IX. Действие температуры почвы на проращивание пыльцы.— Proc. Crop Sci. Soc. Jap., 1959, 28, 2, p. 157.
- Yasuda S.* Physiological research on self-incompatibility in *Petunia violacea*.— Bull. Imper. Collg. Agricult. and Forestry Morioka Nippon, 1934, 20, p. 1.
- Youngner V. B.* Low temperature induced male sterility in male fertile *Pennisetum elandestinum*.— Science, 1961, 133, 3452, p. 577.
- Zanoni G.* Antagonismo pollinica.— Riv. Biol., 1930, 12, p. 126.
- Zederbauer E.* Zeitliche Verschiedenwertigkeit der Merkmale bei *Pisum sativum*.— Z. Pflanzenzüchtung, 1914, 2, 1, S. 1.
- Zederbauer E.* Alter und Vererbung.— Z. Pflanzenzüchtung, 1917a, 5, 2, S. 257.
- Zederbauer E.* Alter, Vererbung und Fruchtbarkeit.— Verh. und zool.-bot. Ges. Wien., 1917b, 67, S. 81.
- Zeijlemaker F. C. J.* Growth of pollen tubes in vitro and their reaction on potential differences.— Acta bot. neerl., 1956, 5, 2, p. 179.
- Ziegler A., Branscheidt P.* Pollen — Physiologische Untersuchungen an Kern und Stain Obstsorten in Bayern und ihre Bedeutung für den Obstbau. Berlin, Verl. Paul Parey.
- Zielinski Q. B., Thompson M. M.* Pollen germination on *Pyrus species* and species hybrids.— Euphytica, 1966, 15, 2, p. 195.
- Zolotovitch G., Setenska M., Deteva R.* Über die Veränderungen in der Zusammensetzung der Saccharide und der Fermentaktivität bei der Lagerung von Rosenpollen.— Докл. Болг. АН, 1964, 17, 3, с. 295.

УКАЗАТЕЛЬ РУССКИХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ

- Абрикос 56, 72, 74, 89, 117, 247, 249, 250, 251
 — обыкновенный 136, 175, 247, 248, 251
 Азалия 144
 Аир тростниковый 175
 Аистник цикутolistный 167, 173
 Айва 74, 110, 111, 183
 Акация 122
 Алиссум 147
 Альдея розовая 174, 176
 Амариллис 66, 125
 Амариллисовые 32, 197
 Арахис 54, 106, 279
 Арбуз 7, 145, 146, 190, 279
 — обыкновенный 166
 Астра иволлистная 165
 Базилик камфарный 59
 Баклажан 145, 146, 169, 237, 279, 294
 Бальзамин 208
 Барвинок 26, 50, 52, 179, 192, 257
 — малый 173, 177—179
 Бархатцы 43
 — мелкоцветные 169
 Бегония 122
 Безвременник осенний 182
 Белокудренник черныи 165
 Береза 38, 207, 236
 — бородавчатая 54, 165, 176
 Бересклет 46
 — европейский 54
 Берест листовидный 170
 Бирючина 140
 Бобовые 16, 74, 78, 177, 210
 Бобы конские 61, 170, 293, 294
 — кормовые 279
 Бодяк полевой 166, 212
 Боярышник 164
 — колючий 166
 Бриофиллум 61
 Бромелиевые 147
 Брюква 117, 160, 171
 Бузина 116, 122, 140, 258
 — черная 54, 116, 117, 119, 169, 173
 Бурачок морской 217
 Василек синий 212
 Ваточник сирийский 175
 Ветреница 126, 135, 140
 — лютиковая 127, 130—134
 Вика посевная 170, 174, 175, 212, 213
 Виноград 56, 59, 65, 71, 73, 80, 83, 103, 105, 113, 117, 125, 144, 183, 190, 208, 216, 233, 236, 237, 279
 Виноградовник пятилистный 173
 Вишня 18, 56, 60, 72, 166, 235, 277, 279, 294
 — обыкновенная 134, 138, 174
 Водосбор обыкновенный 175
 Володушка 126
 Вьюнок полевой 166
 Галинзога мелкоцветная 167
 Гвоздика бородавчатая 166
 Гвоздичные 64, 210
 Георгина 85, 86
 Гиацинт 129, 132, 185
 — восточный 127, 130—133, 135, 185
 Гинкго двулопастное 279
 Гладиолус 48, 49
 Гледичия 74
 Глоксиния 144
 Голубика узколистная 146
 Горец птичий 168, 170
 Горох 32, 80, 81, 92, 93, 140, 171, 205, 206, 207, 279, 296, 297, 299
 — посевной 100, 101, 205, 212, 213, 296
 Горчица черная 165
 Граб обыкновенный 166, 175
 Гранат 190
 Гречиха 20, 57, 65, 78, 80, 223—226
 Груша 13, 59, 60, 64, 72, 78, 82, 96—98, 105, 106, 110, 111, 115—118, 125, 126, 144—146, 148, 149, 151—153,

159, 170, 177, 182—184, 190, 193,
216, 234, 235, 237, 250, 258, 261, 266,
276, 279, 284, 294, 300, 304
Груша дикая 110, 111, 118, 136
— обыкновенная 136, 168, 173
Грушанка круглолистная 175
Губоцветные 60, 118, 161
Гулявник лекарственный 169
Гусиный лук 58, 129, 135, 137, 140
— желтый 126, 129—134, 136

Джут 102

— стручковый 125

Дикий виноград пятилиственный 168

Донник 59

— лекарственный 168, 178

Дуб 78—80, 83, 236, 239, 262

— обыкновенный 169, 174, 279

— черешчатый 54

Дурман 42, 91, 195

— обыкновенный 166

Душистый горошек 71, 75, 76, 100,
101, 164, 165, 167, 170—173, 206

Дыня 13, 54, 78, 100, 102, 190, 279

— посевная 101

Ежевика 140

Ель 58, 92, 107

— белая 168

— европейская 168, 279

Желтая акация 54, 118, 122

Живучка 140

Жимолость 140

— татарская 54, 137, 250

Звездчатка дубровная 169

— ланцетовидная 174

— средняя 169

Зверобой обыкновенный 100, 102, 258

— продырявленный 101

Земляная груша 167, 170

Земляника 144, 146, 147

Злаки 11, 13, 34, 43, 49, 60, 64, 65,
68, 106, 126, 129, 131, 137, 159, 184,
270, 277, 278, 293, 294, 298

Ива 16, 38, 87, 125, 186

— белая 54, 87, 109, 169

Ильмовые 46

Ижир 279

Ипомея пурпурная 167

Ирис 32, 280

Калла эфиопская 129, 130

Калужница болотная 134, 135, 139,
140, 174, 175, 193

Камнеломковые 74

Канатник 165

Капуста 43

Капуста белокачанная 166, 174

Карагана 15, 54, 140

— древовидная 116, 118, 137, 138,
250

Картофель 43, 54, 56, 61, 86, 90, 91,
107, 108, 169, 174, 180, 208, 262, 280

— колумбийский 107

Касатик германский 167, 174

Каштан обыкновенный 54

Кенаф 59

— коноплевидный 167

Клевер 74, 110, 205—207, 231

— альпийский 175

— горный 174

— красный 109

— луговой 100, 101, 170, 174, 186, 189,
205, 207, 212, 213, 338, 339

— персидский 294

— полевой 175

— ползучий 174, 212

Клен остролистный 165, 173

— татарский 165

— ясенелистный 54, 84, 85, 165

Клещевина обыкновенная 169

Клоповник мусорный 167, 174, 175

Клубника 280

Клюква 146

Кок-сагыз 271

Колокольчик персиколистный 173,
179, 201

— сибирский 23, 173, 174, 176

Колокольчиковые 49

Колючелистник качимовидный 54,
280, 295

Коноплевые 106

Конопля 7, 30, 31, 57, 65, 69, 111, 112,
180, 277, 280, 285, 296

— посевная 166, 212, 213

Конский каштан 55, 116, 117, 140,
162, 165

Коровяк 122

— мохнатый 170

Космос раздельнолистный 174, 175,
203—207

Кохия вечная 167

Крапива двудомная 170, 212

— жгучая 170

Крапивные 106

Крапивоцветные 60, 64

Красоднев желтый 174

Крестоцветные 117

Крыжовник 266, 296

Куколь 212

Кукуруза 5, 14—18, 55—57, 64—66, 70,
72, 73, 84—86, 90—92, 98, 99, 105,

114, 127, 128—132, 137, 148, 149,
153—156, 159, 160, 170, 171, 220,

267, 269—271, 277, 278, 280, 293,
294, 296, 297, 298, 301, 303

— сахарная 170

Куриное просо 166, 212

Лаванда 161

Лапчатка гусиная 168

Лебеда лоснящаяся 165

Лен 65, 78, 280

— обыкновенный 174, 175

Лещина 38, 54, 174, 193, 286

Лилейные 32, 60, 106, 122, 188, 197

Лилия 15, 32, 48, 54, 122, 145, 270, 299

Лимон 281

Лимонник китайский 147

Липа крупнолистная 182

— мелколистная 54, 174

— сердцелистная 170

Лиродендрон тюльпанный 167

Лиций варварский 167

Ломонос прямой 175

Лопушник большой 85, 165, 170

— малый 165

Лук 107, 160—163, 171, 176, 177

— репчатый 160, 165, 173, 180, 181, 263

Львиный зев 43, 78, 100—102, 165, 205—207, 231, 235, 237, 250, 299

Льянка обыкновенная 139, 195, 201, 243

Любисток аптечный 174

Люпин 78, 102, 281, 294

— белый 57, 186

— желтый 167

— многолиственный 100, 101

— узколиственный 167, 182

Лютик 140

— едкий 174, 177

— многоцветковый 169

— ползучий 169

Люффа цилиндрическая 281

Люцерна 33, 54, 61, 74, 92, 201, 233, 294

— посевная 168, 189, 195, 281

Лядвенец рогатый 74, 101, 173, 175, 212, 250, 258

Маис 285

Майник двулиственный 173, 177

Мак 80, 140, 210

— масличный 281, 293

— полевой 210, 212, 213

— самосейка 162, 168

— сплыворный 85

Малина обыкновенная 169, 189, 190, 281

Мальва 217

Мальвовые 49, 64, 85, 176, 267, 273

Мандарин 105, 106

Маргаритка 53

Марево 106

Марь белая 166, 212

Маслина 53, 199, 236

Махорка 82, 108, 121, 168, 193, 208, 219, 245, 246, 275

Медуница 140, 223, 226

— лекарственная 175

— темная 134, 136, 138, 140

Мелколистник канадский 167, 174

Миндаль 13, 281

Молодило русское 173, 174

Молочай лозный 174, 250

Морковь съедобная 166, 170

Морозник 193

Мотыльковые 40, 106, 188

Мушмула 144

Мышей сизый 169, 170, 212

Мята блошиная 168

— водяная 174

— зеленая 85

— полевая 168

Наперстянка 40, 106, 140, 195, 201, 287, 291

— пурпурная 119, 186, 187

Нарцисс 90, 108, 193, 235

— поэтический 174, 175

Настурция 100, 122, 184, 203, 205—207

— большая 100, 101, 139, 170, 174, 203—206, 286

Незабудка болотная 174, 175

Ноготки аптечные 204—206

Норичниковые 106, 118, 188

Ночная красавица 168, 170

— свеча 47

Нут 299

Овес 16, 57, 73, 127, 129—132, 137, 148, 149, 176, 212, 217

Огурец 54, 74, 78, 80, 92, 93, 100—102, 120, 145, 146, 166, 174, 187, 192, 208, 235, 278, 281

Одуванчик лекарственный 169, 211

Окопник жесткий 281

— кавказский 281

— крымский 281

— лекарственный 281

Ольха 38, 207

— клейкая 54, 175

Орех грецкий 65, 167, 173, 281

— черный 61, 167

Орешник 54, 207

Орхидея 121, 143, 295

Орхидные 16, 266

Оси́на 207, 232, 281

Ослинник 43, 46, 47, 102, 205, 206

— двулетний 100, 101, 174, 175, 203, 204

Осот полевой 211

Очиток едкий 162, 163, 173, 174, 175, 177

Очный цвет пашенный 174, 203, 204, 206

Пальма 285
 — кокосовая 300
 — масличная 80, 285
 — финиковая 16, 285, 301
 Парадизка 183
 Паслен черный 100, 101, 139, 205, 206, 207, 243
 Пекаи 281
 Пелюшка 212
 Первоцвет 129, 135, 223, 226, 235
 — весенний 258
 — лекарственный 173, 233
 — обратноконический 127—130, 132, 134, 173, 176, 295
 Перец 92
 — стручковый 146, 166, 261, 262, 281, 293, 294
 Персик 13, 55, 66, 72, 74, 89, 100, 117, 144, 281, 300
 Петрушка посевная 168
 Петуния 38, 47, 72, 78, 90, 125, 129, 140, 144, 239, 240—246, 250, 251, 253, 255, 256, 271
 — гибридная 100, 101, 126, 147, 168, 173, 250, 251, 255, 286
 Пижма 195
 Плаун 302
 — булавовидный 174
 Повилика европейская 174
 Погремок большой 175
 Подбельник альпийский 208
 Подмаренник весенний 116, 117, 258
 — цепкий 177
 Подорожник ланцетный 168
 — средний 85, 86, 168, 258
 Подснежник белоснежный 47, 162
 Подсолнечник 15, 57, 122, 164, 195, 203—207, 267, 278, 281, 282, 284, 295
 — однолетний 167, 204, 278
 Полынь горькая 165
 — чернобыльник 165
 Помидор 32, 73, 92, 100
 — съедобный 101, 167
 Примула 58, 85, 95, 96, 147, 221, 282
 — весенняя 221
 Пролеска сибирская 126, 133, 134, 138
 Просвирник лесной 167
 — маленький 167
 Просо 59
 Прострел 140, 193
 Пустырник обыкновенный 167
 Пшеница 13, 34, 55, 57, 64, 98, 147, 216, 218, 266, 270, 274, 278, 282, 293, 294, 296, 298, 300, 302
 — мягкая 174, 175
 — яровая 57, 278
 Пшенично-пырейный гибрид 16
 Пырей 170
 — ползучий 166, 173

Ракитник регенсбургский 175
 Редька 43
 — дикая 212
 — посевная 169
 Репа 117
 Рис 14, 50, 126, 190, 270
 Робиния 140, 170
 — клейкая 243, 250
 — ложноакация 23, 169, 173, 176, 250
 Рододедран 72
 Рожь 32, 33, 54, 55, 65, 105, 127—132, 137, 142, 144—146, 148, 153, 156—160, 210, 212, 216, 236, 266, 282, 294, 298, 307
 — озимая 142, 148
 — посевная 174, 175
 Роза 43, 258
 — казанлыкская 282, 294
 — садовая 282
 — чайная 258
 Розмарин 161
 Розоцветные 40, 60, 74, 188, 294
 Ромашка безъязычковая 168
 — непахучая 166, 210
 Рябина 54
 Салат посевной 167
 Свекла 190, 220
 — сахарная 42, 54, 59, 81, 145, 146, 190, 271, 274, 282, 293, 295, 304
 — столовая 165
 Секвойя 121
 Сирень 54, 78, 171, 259, 261, 282
 — амурская 282
 — венгерская 282
 — Элегинцева 282
 — обыкновенная 169, 282
 — пониклая 282
 Слива 60, 66, 90, 91, 117, 144, 180, 181, 231, 235, 282, 300
 — домашняя 137, 138, 168, 173
 Сложноцветные 16, 64, 68, 195, 202, 209, 210, 211, 293
 Смородина 74, 116, 266, 296
 — белая 169
 — золотистая 144, 169
 — красная 169
 — черная 144, 147, 169, 174, 261, 282, 283
 Сольданелла венгерская 208
 Сорго 283
 — сахарное 169, 294
 Сосна 14, 16, 20, 58, 72, 95, 123
 — кедровая 283
 — обыкновенная 283
 — съедобная 283
 Соя 72, 109, 185
 Спорыш 85, 86, 171

- Табак 13, 75—78, 90, 92, 121, 183, 208,
216, 227, 228, 235, 242, 243, 275, 283,
304
- Табак душистый 126, 175, 242, 243
— крылатый 139
— турецкий 168, 173
- Тернослива 258
- Тимьян обыкновенный 212
- Томат 54, 71, 78, 79, 93, 142, 145—147,
216, 232, 236, 263, 267, 283, 286, 294,
295, 296, 301
- Тополь 38, 232, 271
— белый 54, 168
— душистый 283
— лавролистый 283
— черный 143
- Традесканция 123, 125
- Турнепс 117
- Туя западная 169
- Тыква 74, 216, 266, 283
— обыкновенная 166
- Тыквенные 49, 73, 74
- Тысячелистник обыкновенный 165,
177
- Тюльпан 5, 193, 231, 236
- Фасоль 13, 72, 160, 283, 299
— обыкновенная 168
- Фацелия пижмолистная 168
- Фиалка 140, 171
— трехцветная 170
- Форзиция 208
- Фуксия багряная 167, 170
- Хлопчатник 18, 43, 56, 57, 66, 108, 114,
184, 271—274, 296
- Хмель 40, 50, 59, 69, 76, 77, 107, 111,
112, 119, 178, 186, 187, 196, 215, 246,
283
- Хохлатка 129, 140
— Галлера 126, 129, 130, 131
- Хрен 162, 163, 165, 176, 177
- Хризантема 263
- Цикламен 82, 83, 129
— персидский 130, 131, 133, 135
- Цикорий дикий 166
- Цинния стройная 170
- Цитрусовые 283, 300
- Чемерица 162
- Черемуха обыкновенная 54, 60, 162,
176, 180, 181, 247—249, 258, 259, 261
- Черешня 13, 32, 50, 105, 116, 117, 136,
145, 146, 166, 178, 199, 247—251,
258, 284, 300
- Черешня дикая 178
- Черника 174
- Чернобыльник 164
- Чертополох поникший 166
- Чеснок 85, 86, 160, 171, 175, 176,
182
- Чилига древовидная 166, 175
- Чина 203, 205—207, 299
— душистая 101, 203—205
— луговая 23, 85, 86, 173, 210, 211
- Чистотел большой 166, 178
- Чистяк весенний 126, 134, 136
— лютичный 131
- Чубушник 140
— садовый широколистный 23, 85,
162, 173, 176, 177, 182
- Шалфей 201
— луговой 212
- Шафран 78
- Шелковица 284
- Шиповник 182
- Шпакник садовый 203—206
- Шток-роза 85, 176
- Щавель конский 174, 175
- Щирица запрокинутая 165, 212
- Эвкалипт 284
- Элодея 160
- Энотера 92, 233
- Эспарцет 212
— виколистный 212, 213
- Эшольция 80
- Яблоня 13, 16, 32, 33, 34, 39, 52, 56, 59,
60, 64, 73, 78, 81, 82, 90—92, 96—98,
105, 106, 108—113, 115—118, 120,
125, 126, 144—150, 153, 159, 160,
180—183, 190, 197, 216, 231, 232,
234—237, 247—250, 257, 265, 266,
273, 276, 284, 294, 300, 301, 304
— дикая 110, 111, 118, 162, 261
— домашняя 137, 138
- Ясень высокий 174
- Ятрышник пятнистый 174
- Ячмень 32, 57, 61, 144—146, 179, 184,
268, 277, 278, 284, 298
— двурядный 57
— шестирядный 57

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ

- Abies koreana* 95
 — *pinsapo* 95
Abutilon 49
 — *avicennae* Gaertn. 165
 — *hybridum* 179
Acer negundo L. 165
 — *platanoides* L. 165, 173
 — *tataricum* L. 165
Achillea millefolium L. 165
Aesculus 90
 — *hippocastanum* L. 31, 80, 162, 165, 262
Agropyron pectiniforme Roem. et Schult. 294
Agrostemma githago L. 212
Agrostis gigantea Roth. 294
Alcea rosea L. 85, 174
Allium 90
 — *cepa* L. 165, 173
 — *sativum* L. 85
Alopecurus arundinaceus Poir. 294
Althea rocea Cav. 49, 79, 200
Alyssum argenteum 147
 — *maritima* L. 217
Amaranthus retroflexus L. 165, 212
 Amaryllidaceae 285
Amaryllis 31
Ampelopsis brevipedunculata 237
 — *hederacea* 216
Anagallis arvensis L. 174
Anemone ranunculoides L. 127, 134
Antirrhinum 13, 72, 118
 — *majus* L. 13, 31, 79, 89, 90, 101, 165, 211, 231, 237, 241, 277, 295, 299
Arctium lappa L. 85, 165
 — *minor* Bernh. 165
Areca catechu 125
Armeniaca vulgaris L. 136
Armoracia rusticana (Lam.) Schur. 165
Artemisia absinthium L. 79, 165
 — *vulgaris* L. 165
Asparagus officinalis L. 64
Aster salicifolia Schol. 165
 Asterales 15
Atriplex nitens Schurh. 165
Avena sativa L. 127, 212
Azalea 71
Ballota nigra L. 165
Bellis perennis L. 53, 270
Beta vulgaris L. 165
Betonica officinalis L. 64
Betula verrucosa Ehrh. 165
Botrytis anthophila 109
Brassica 81, 271
 — *nigra* (L.) Koch. 165
 — *oleracea* var. *capitata* L. 166, 174
Brionia 217
Calendula officinalis L. 79
Calla 179
Callitha palustris L. 134, 174, 193
Camelia japonica 232
Campanula 13
 — *persicifolia* L. 48, 63, 173, 179, 195, 200—202, 241, 261
 — *rotundifolia* L. 258, 260
 — *sibirica* L. 31, 173, 174
Cannabis sativa L. 166, 212
Capsicum annuum L. 79, 261
Caragana arborescens L. 138, 166, 211, 258, 260
Carduus nutans L. 166
Carpinus betulus L. 166
Cassia fistulosa 58
Centaurea cyanus L. 210, 212
Cerastium hirsutum 66
Cerasus avium (L.) Moench. 136, 166, 178, 258, 260
 — *vulgaris* Mill. 134, 138, 166, 174
Ceratozamia 122
Chamaemelum inodorum (L.) Vis. 166, 210
Chamerops humilis 285
Chelidonium majus L. 166

Chenopodium album L. 166, 212
Chionodoxa 52, 257
Chrysanthemum leucanthemum L. 263
 — *morifolium* Ramat. 263
Cichorium intybus L. 79, 166, 200
Cirsium arvense (L.) Scop. 166, 179, 210, 212
 Cistales 15
Citrullus vulgaris Schrad. 166
Clivia miniata 179, 262
Colchicum autumnale L. 182
Colocasia esculenta 80
 Compositae 69, 271
Convolvulus arvensis L. 166, 271
Corchorus siliquosus L. 102
Coronilla varia L. 32
Corydalis cava Schw. et Kör. 189
 — *Halleri* Willd. 189
Coryllus avellana L. 92, 174, 179, 193
Cosmos bipinnatus Cav. 79, 174
Crataegus oxyacantha L. 166
Crepis capillaris (L.) Wallr. 271
Crinum asiaticum 74
Crotalaria brownii 54
 — *burkii* 54
 — *juncea* L. 74
Cucumis melo L. 79
 — *sativus* L. 101, 166, 174
Cucurbita pepo L. 166, 200
Cuphea cyanea 80
Cuscuta europaea L. 174
Cyclamen persicum Mill. 82
Cyphomandra lutea 267

Dactylis glomerata L. 294
Dahlia variabilis Desf. 85
Datura 44
 — *stramonium* L. 64, 91, 166, 195, 241, 273
Daucus sativus (Hoffm.) Roehl. 166
Dianthus barbatus L. 166
Digitalis 60, 64, 90, 194, 287, 288, 290—293
 — *ambigua* Murr. 195, 200, 287, 288, 290—292
 — *ferruginea* 287, 288, 290, 292
 — *lanata* 287—290, 292
 — *lutea* 287—292
 — *nervosa* 287, 288, 290, 292
 — *purpurea* L. 118, 186, 195, 200, 202, 210, 287—292
 — *sibirica* 287—290, 292
 — *siliata* 287, 288, 291, 292
Digraphis arundinacea (L.) Trin. 179

Echinochloa crus-galli (L.) Roem. et Schult. 166, 212
Eleagnus angustifolia L. 211

Elytrogia repens (L.) Desv. 166, 173, 294
Epipactis latifolia L. 63
 Ericaceae 69
Erigeron canadensis L. 167, 174
Erodium cicutarium (L.) L'Herit. 167, 173
Euphorbia virgata W. et K. 174
Evonimus 50

Fagus silvatica L. 50
Festuca pratensis Huds. 294
Ficaria verna Huds. 134, 136
Ficus elastica 179
Forsythia 14, 227
Forsythia intermedia Zab. 227
Fragaria elatior Ehrh. 280
Fraxinus excelsior L. 174
Fuchsia coccinea Ait. 167

Gagea lutea (L.) Ker.-Gawl. 59, 71, 134, 136, 189
 — *minima* (L.) Ker.-Gawl. 189
Galanthus nivalis L. 47, 92, 162
Galinoga parviflora Cav. 167
Gallium verum L. 258, 260
Genista tinctoria L. 241
Gladiolus 238
Gossypium 146
 Gramineae 69, 285

Helianthus annuus L. 79, 167, 195
 — *tuberosus* L. 167
Helleborus 193
Hemerocallis flava L. 174
Hibiscus 13, 49, 121, 125
 — *cannabinus* L. 167
Hippeastrum 237
Homogyne alpina (L.) Cass. 208
Hordeum distichum L. 179
Humulus lupulus L. 178, 195, 241, 244
Hyacinthus orientalis L. 127, 185
Hyoscyamus niger L. 31
Hypericum perforatum L. 101, 195, 241, 258

Impatiens balsamina L. 49
 — *parviflora* DC. 54
Ipomaea purpurea Roth. 167
Iris basica Abl. 32
 — *germanica* L. 167, 174
 — *versicolor* 270

Juglans nigra L. 61, 167
 — *regia* L. 167, 173

Kochia scoparia Schrad. 167

Lactuca sativa L. 167
Lathraea squamaria L. 271

- Lathyrus* 64, 90
 — *niger* 126
 — *odoratus* L. 79, 101, 164, 167, 173
 — *pratensis* L. 85, 173, 179, 210
Lavatera 49
 — *thuringiaca* L. 179
Leguminosae 285
Leonurus cardiaca L. 167
Lepidium ruderales L. 167, 174
Leucanthemum vulgare L. 179, 210
Levisticum officinale Koch. 174
Liliaceae 285
Lilium 274
 — *candidum* L. 32
 — *longiflorum* 54, 232
 — *martagon* L. 63, 77
Linaceae 69
Linaria genistifolia (L.) Mill. 63
 — *vulgaris* Mill. 31, 56, 79, 139, 195, 200—202, 258, 260
Linum usitatissimum L. 174
Liriodendron tulipifera L. 167
Lolium 64
Lonicera tatarica L. 137, 214
Lotus corniculatus L. 79, 101, 124, 173, 212, 241, 258, 260
Lupinus angustifolius L. 167, 182
 — *luteus* L. 167
 — *polyphyllus* Lindl. 80, 101
Lychnis 5
Lycium barbarum L. 167
Lycopersicum esculentum Mill. 79, 101, 167, 195, 241
Lycopodium 216
 — *clavatum* L. 174
Lythrum 120
 — *salicaria* L. 13

Majanthemum bifolium (L.) F. Schmidt. 60, 64, 173
Malus 72
 — *baccata* (L.) Borkh. 31
 — *domestica* Borkh. 137, 138, 258, 260
 — *silvestris* Mill. 162, 258, 260
Malva neglecta Wallr. 49
 — *pusilla* With. 167
 — *silvestris* L. 167
Marthecium ossifragum 306
Matricaria discoidea DC. 168
Matthiola annua Sweet. 79
Medicago erecta Koto v. 79
 — *falcata* L. 211
 — *sativa* L. 31, 61, 79, 168, 195, 200
Melandrium 217
 — *album* (Mill.) Garke. 296
Melilotus albus Desr. 79
 — *officinalis* (L.) Desr. 168, 178, 211
Melo sativus Sageret. 101
Mentha aquatica L. 174

Mentha arvensis L. 168
 — *pulegium* L. 168
 — *viridis* L. 85
Milla 122
 — *bifolia* 122
Mimosa pudica L. 75
Mirabilis jalapa L. 168, 197
Momordica balsamina 74
Monotropa uniflora 273
Muscari 52
Myosotis palustris Lam. 174

Narcissus poeticus L. 90, 174
 — *tazetta* L. 90
Nartheceum ossifragum 306
Nicotiana 185, 218, 219, 274, 293, 294
 — *acuminata* 121
 — *affinis* Moore. 80, 241—244
 — *alata* Link. et Otto. 31, 50, 79, 121, 139, 168, 293, 304
 — *calycina* 219, 220
 — *glauca* 219
 — *longifolia* 304
 — *paniculata* 121
 — *rustica* L. 79, 121, 168, 219, 241, 244, 245
 — *sanderæ* 76
 — *suaveolens* 121, 218, 219, 220
 — *tabacum* L. 79, 90, 121, 168, 173, 219, 241, 242
Nigella damascena L. 79
Nuphar lutea (L.) Smith. 260
Nymphaea 78, 217, 231

Ocimum canum Sims. 59
Oenothera 271
 — *biennis* L. 32, 47, 49, 101, 161, 174, 195, 200
 — *Lamarckiana* L. 32, 236, 240, 273
Onobrychis viciaefolia Scop. 212
Onopordon acanthium L. 79
Orchis maculata L. 174
Ornithogalum virens 75

Padus racemosa (Lam.) Gilib. 88, 162, 258, 260
Paeonia 217
Pandanus odoratissimus 75
Papaver rhoeas L. 162, 168, 212
 — *somniferum* L. 64, 85, 195, 200
Paris hexapetala 125
Parthenocissus quinquefolia (L.) Planch. 168, 173, 237
Paspalum 304
Pennisetum clandestinum 91
Petroselinum crispum (Mill.) Nym. 168
Petunia 237
 — *defecta* 232
 — *nyctaginiflora* 232

Petunia hybrida Hort. 79, 90, 101,
 168, 173, 211, 240, 241, 244, 245, 255
Phacelia tanacetifolia Benth. 168
Phaseolus multiflorus Lam. 66, 185
 — *vulgaris* L. 168
Philadelphus latifolius Schrad. 85,
 162, 173, 210
Phleum pratense L. 294
Phlox drummondii Hook. 79
Picea alba Link. 168
 — *excelsa* Link. 80, 168, 262, 279
Pinus densiflora Sieb. et Zucc. 73,
 93, 122
 — *edulis* L. 93, 283
 — *montana* Mill. 122
 — *ponderosa* 69
Pisum arvense L. 242
 — *sativum* L. 79, 101, 212
Plantago 90
 — *lanceolata* L. 168
 — *media* L. 85, 168, 258, 260
Poa 64
Polygonum aviculare L. 85, 168
Populus alba L. 168
 — *deltoides* Marsh. 271
 — *tremuloides* 271
 — *suaveolens* 283
Portulaca grandiflora Moench. 18
Potentilla anserina L. 168
Primula 60, 120, 220, 223, 224, 226
 — *denticulata* 147
 — *obconica* Hance. 31, 83—85, 87,
 88, 94, 96, 127, 128, 134, 173, 197,
 211, 242, 295
 — *officinalis* (L.) Hill. 173
 — *sinensis* Lindl. 58
 — *veris* L. 84, 88, 221—225, 258, 260
 — *vulgaris* Huds. 223
Primulaceae 285
Prunus 107
 — *domestica* L. 137, 138, 168, 174
 — *insititia* L. 88, 258, 260
Psidium guajava 74
Pulmonaria 223, 224, 226
 — *obscura* Dumort. 134, 136, 138,
 223
 — *officinalis* L. 224
Pulsatilla 193
Puschkinia 52, 257
Pyrus communis L. 72, 136, 168, 173,
 258, 260

Quercus robur L. 169, 174

 Ranales 15
 Ranunculaceae 285
Ranunculus acer L. 169, 174
 — *polyanthemus* L. 169
Raphanus raphanistrum L. 212
 — *sativus* L. 169

Reseda lutea L. 79
 — *odorata* L. 79
Ribes aureum Pursh. 169
 — *nigrum* L. 169, 174, 258
 — *vulgare* Lam. var. *alba* 169
 — var. *rubra* 169
Ricinus communis L. 169
Robinia pseudoacacia L. 169, 173, 258,
 260
Rododendron 71
Rosa 50
 — *cantina* L. 179
 — *odorata* Sweet. 258, 260
 Rosaceae 285
 Rosales 15
Rosmarinus officinalis L. 161
Rubus caesius L. 195
 — *idaeus* L. 169
Rumex 217
 — *acetosa* L. 296
 — *confertus* Willd. 174

 Salicaceae 285
Salix 54, 60, 299, 301, 304
 — *alba* L. 87, 88, 109, 169
 — *caprea* L. 77
 — *viminalls* L. 187
Salvia pratense L. 212
 — *sclarea* L. 200, 202
Sambucus nigra L. 169, 173, 258, 260
 Saxifragaceae 285
Scabiosa atropurpurea L. 114
Scilla 52, 236, 257
 — *sibirica* Andr. 134, 138
 Scrophulariaceae 285
Secale 64
 — *cereale* L. 127, 174, 212, 271
Sedum acre 54, 60, 64, 162, 173, 174
Sempervivum ruthenicum (Koch.)
Schnitt sp. et Lehmann. 173, 174
Sesbania benthamiana 54
 — *paludosa* 54
Setaria glauca (L.) P. B. 169, 212
Sida 49
Sinapis 81, 271
 Solanaceae 78
Solanum 146
 — *citrullifolium* A. Gr. 80
 — *gilo* 237
 — *melongena* L. 79, 169
 — *nigrum* L. 101, 139, 241
 — *rybinii* Juz. et Buk. 107
 — *tuberosum* L. 169, 174, 241
Soldanella hungarica Simk. 208
Sorghum saccharatum (L.) Pers. 169
Stellaria holostea L. 174
 — *media* (L.) Cyr. 169
 — *nemorum* L. 169
Streptocarpus 303
Syringa vulgaris L. 169

Sysymbrium officinale Scop. 169

Tagetes patulus L. 169

Tanacetum vulgare L. 195

Taraxacum officinale Web. et Wigg.
169, 260

Tecoma 69

— *radicans* 80

Thuja occidentalis L. 169

Thymus serpyllum L. 212

Tilia cordata Mill. 170, 174

Tradescantia virginica 107

Tragopogon major Jacq. 79

Trifolium montanum L. 174

— *pratense* L. 33, 74, 101, 170, 174,
212, 231

— *repens* L. 174, 212

Triticum 184

— *aestivum* L. 174, 179

— *durum* 282

Trollius europaeus L. 286

Tropaeolum major L. 31, 79, 101, 122,
139, 170, 174, 195, 200, 211

Tubiflorae 15

Tulipa gesneriana L. 211

Typhanium cuspidatum 170

Ulmus campestris L. 170

Urtica dioica L. 170, 212

— *urens* L. 170

Vaccinium myrtillus L. 174

Verbascum phlomoides L. 170, 244

— *thapsus* L. 31

Vicia cracca L. 32

— *fabia* L. 61, 170

— *sativa* L. 170, 174, 212

— *villosa* Rith. 211

Vinca minor L. 52, 60, 64, 104, 173,
178, 192, 257

Viola tricolor L. 170

Vitis vinifera L. 72

Xanthosoma sagittifolium 80

Zea mays L. 75, 85, 127, 170, 270

Zerna inermis (Leyss.) Lindm.
294

Zinnia elegans Jacq. 170

Zizania sp. 271

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
История вопроса	5
Химический состав пыльцы в связи с характером ее прора- стания	12
Методика определения жизнеспособности пыльцы	19
Химические методы	19
Проращивание пыльцы на искусственных средах	21
Проращивание пыльцы на рыльцах столбиков	41
Условия проращивания и прорастание пыльцы	46
Характер прорастания и скорость роста пыльцевых трубок	46
Значение воды для прорастания пыльцы	60
Искусственные среды для проращивания пыльцы	62
Влияние внешних факторов на прорастание пыльцы	88
Влияние физиологически активных веществ на прораста- ние пыльцы	119
Влияние физиологически активных веществ на резуль- таты опыления	141
Влияние фитонцидов на прорастание пыльцы	160
Воздействие другими факторами на пыльцу	182
Взаимовлияние пыльцевых зерен при прорастании	192
Состояние вопроса	192
Наши наблюдения	194
Взаимовлияние пыльцевых зерен разных видов при сов- местном проращивании	198
Поведение пыльцы в пыльцесмесях при разном соотноше- нии взятых компонентов	218
Взаимовлияние пыльцевых зерен у гетеростильных рас- тений	220
Взаимодействие пыльцы в «покоящихся» пыльцесмесях	227
Влияние околоцветника и других частей цветка на прораста- ние пыльцы	230
Влияние рыльца и его секретов	230
Влияние околоцветника	256
Влияние других частей растения	262

Условия и особенности прорастания пыльцы на рыльцах пестиков	264
Характер прорастания пыльцы и роста пыльцевых трубок в тканях пестиков	268
Скорость прорастания пыльцы и роста пыльцевых трубок в тканях пестиков	269
Взаимодействие активных веществ рылец и столбиков с веществами пыльцевых зерен	271
Влияние внешних факторов на секреторную деятельность рылец и рост пыльцы в тканях пестика	273
Жизнеспособность пыльцы и рылец	276
Продолжительность сохранения жизнеспособности пыльцы	277
Продолжительность сохранения жизнеспособности рылец	293
Влияние возраста пыльцы и рылец на результаты скрепления	296
Условия, способствующие наилучшему сохранению жизнеспособности пыльцы	297
Об осторожности при переносе данных по проращиванию пыльцы на искусственных средах в естественные условия	303
Литература	308
Указатель русских названий растений	357
Указатель латинских названий растений	362

Иван Николаевич Голубинский

БИОЛОГИЯ ПРОРАСТАНИЯ ПЫЛЬЦЫ

Печатается по постановлению Президиума Украинского общества генетиков и селекционеров им. Н. И. Вавилова АН УССР

Редактор Ю. В. Альберт
Художественный редактор Р. М. Калыш
Оформление художника Н. Ф. Кормыло
Технический редактор В. М. Кричевская
Корректор Г. И. Цыбенко

Сдано в набор 30.X 1973 г. Подписано к печати 16.IV 1974 г. БФ 02272. Зак. № 4-1462. Изд. № 407. Тираж 1200. Бумага № 1, 60×90^{1/16}. Усл. печ. листов 23,0. Учетно-изд. листов 27,24. Цена 2 руб. 88 коп.

Издательство «Наукова думка», Киев, Репина, 5.

Отпечатано с матриц Головного предприятия республиканского производственного объединения «Полиграфкинг» Госкомиздата УССР, Киев, ул. Довженко, 3 на Харьковской книжной фабрике «Коммунист» республиканского производственного объединения «Полиграфкинг» Госкомиздата УССР, Харьков, Энгельса, 11.