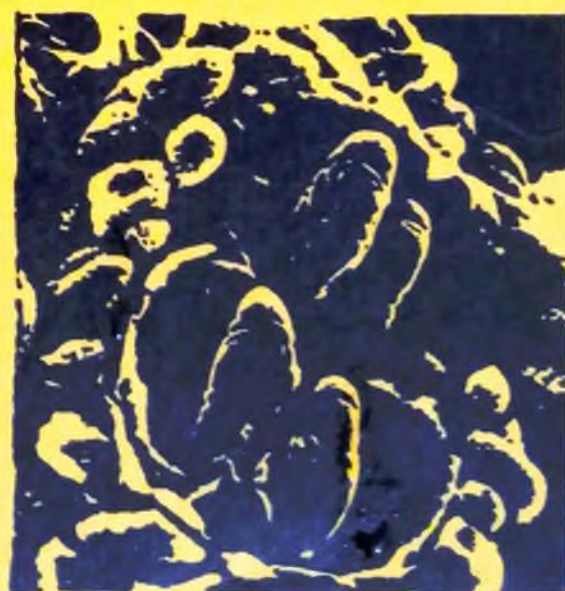


Р. Б. Нокс

БИОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЫ



Р. Б. Нокс

БИОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЫ

Перевод с английского и предисловие
доктора биологических наук С. А. РЕЗНИКОВОЙ



МОСКВА АГРОПРОМИЗДАТ 1985

ББК 28.5

Н79

УДК 581.162.3

The Institute of Biology's Studies in Biology no. 107

POLLEN AND ALLERGY

R. BRUCE KNOX

Professor of Botany University of Melbourne

Рекомендована к изданию Институтом физиологии растений им. К. А. Тимирязева

Нокс Р. Б.

Н 79 Биология пыльцы/Пер. с англ. и предисл. С. А. Резниковой.— М.: Агропромиздат, 1985.— 83 с., ил.

В книге известного английского эмбриолога обобщены современные данные по биологии пыльцы. Рассматриваются вопросы строения пыльцы и ее формирования, механизмы переноса пыльцы, особенности опыления при совместимых и несовместимых скрещиваниях. Дается описание современных методик, используемых при работе с пыльцой.

Для агрономов-селекционеров, генетиков и физиологов, работающих в области сельского хозяйства.

Н 3802010000—172
035(01)—85 КБ—51—11—84

ББК 28.5

58

© R. Bruce Knox, 1979

© Перевод на русский язык, ВО «Агропромиздат», 1985

ПРЕДИСЛОВИЕ К РУССКОМУ ИЗДАНИЮ

Предлагаемая вниманию читателя небольшая книга «Биология пыльцы» написана профессором ботаники Мельбурнского университета Ноксом — автором многочисленных научных статей, посвященных исследованию биологии пыльцевого зерна. В книге изложены современные представления о развитии, структуре и функциях мужского гаметофита цветковых растений. Впервые в одной работе рассмотрены вопросы формирования и распространения пыльцы, раскрыта роль пыльцы в возникновении аллергических заболеваний, непосредственной причиной которых являются распознающие белки, локализованные в оболочке пыльцевого зерна и участвующие в механизмах само- и перекрестной несовместимости у растений.

Книга хорошо иллюстрирована фотографиями, графиками и схемами, позволяющими лучше понять подчас довольно сложный материал, и снабжена списком рекомендуемой литературы. Несомненным достоинством книги является приложение — описание нескольких простых в исполнении методов исследования пыльцы.

Автор объективно отражает роль различных исследователей, в том числе советских ученых, в изучении биологии пыльцы. Опубликованная в 1961 г. в Докладах АН СССР статья Н. В. Цингер и Т. П. Петровской-Барановой «Оболочка пыльцевого зерна — живая, физиологически активная структура» послужила отправной точкой для многолетних исследований Нокса, который неоднократно отмечал в своих работах роль наших соотечественниц в изучении данной проблемы. В книге есть также ссылка на работы И. В. Мичурина и его последователей, посвященные преодолению несовместимости при отдаленных скрещиваниях; они широко развиваются профессором Ноксом и его учениками на новой экспериментальной основе.

Без сомнения, книга окажется полезной для широкого круга научных работников — биологов, агрономов, медиков, а также для студентов, изучающих биологию и медицину.

ПРЕДИСЛОВИЕ К АНГЛИЙСКОМУ ИЗДАНИЮ

Пыльцевые зерна — структуры, несущие мужские гаметы растений, — тесно связаны с историей и жизнью людей. Эта небольшая книжка представляет собой введение в жизнь пыльцевого зерна и попытку показать его двойственную роль — в оплодотворении растений и возникновении аллергических заболеваний.

Наши представления о функции сложноструктурированных наружных оболочек пыльцевых зерен значительно развились в течение последнего десятилетия. Оказалось, что пыльца содержит информационные молекулы, которые функционируют как факторы распознавания. С одной стороны, эти факторы способствуют выбору соответствующих мужских гамет женским рыльцем, с другой — определяют начало сезонной астмы и сезонной лихорадки у чувствительных к ним людей. Механизмы, стоящие за этими реакциями, рассмотрены наряду с описанием способов распространения пыльцы воздушными потоками в городской атмосфере и медоносными пчелами.

Я благодарю профессора Дж. Хеслоп-Харрисона за стимуляцию моего интереса к пыльце, моих коллег, особенно доктора Кларка и миссис С. Дакер за критический просмотр рукописи, Анну Поттедж за исполнение рисунка 12 и Мэдж Робертсон за секретарскую помощь.

Мельбурн, 1978

Р. Б. Н.

1. ПЫЛЬЦЕВОЕ ЗЕРНО

Пыльцевое зерно — это специализированная структура, содержащая спермии, или мужские гаметы цветковых растений. Слово «пыльца» (pollen) введено великим шведским ботаником Линнеем в 1760 году. Оно происходит от латинского корня и подчеркивает ее сухость и сыпучесть. Пыльцевое зерно состоит из двух или трех клеток, объединенных в одно целое, и содержит обычно около 20% белка, 37% углеводов, 4% жиров и 3% минеральных веществ.

1.1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ПЫЛЬЦЫ

О существовании пыльцы было известно уже на заре развития человеческого общества. Наиболее ранние свидетельства тому мы находим в образцах доисторического искусства — на обломках разных камней из дворцов ассирийских царей периода Хаммурапи (800 лет до нашей эры), которые показывают, что уже тогда люди знали о наличии пола у растений. На изображениях мифологические крылатые гиганты опыляют женские соцветия финиковой пальмы, встряхивая над ними мужские соцветия.

Геродот, путешествуя по Ассирии, установил двудомность финиковой пальмы, но эта идея позднее была отвергнута Аристотелем на том основании, что растения не могут передвигаться и в связи с этим у них отсутствует необходимость разделения полов. У его ученика Теофраста не было таких заблуждений. Теофраст утверждал, что плоды женской финиковой пальмы разовьются только в том случае, если над ее соцветием встряхнуть соцветия мужской пальмы. Он пришел к выводу, что описанный процесс опыления не уникален для финиковой пальмы и, по-видимому, существует у всех растений.

Теофраст отметил параллель между этим и другим древним обычаем — капрификацией (опылением) фигового дерева. Культивируемый инжир (*Ficus carica*) имеет полые плоды, или сиконии, в которых находятся женские цветки. Для образования плодов ветки дико-

как мужскую часть, тогда как завязь с ее столбиком представляет женскую ... тычинки — это мужские половые органы, в которых секретируется и собирается пыльца — самая таинственная часть растения».

Эта работа стимулировала проведение других исследований по опылению растений. Джеймс Логан, губернатор штата Пенсильвания (США) в 1739 г. провел опыты на кукурузе, показавшие, что пыльца из метелок перемещается с воздушным потоком к початкам. Роль насекомых в опылении была продемонстрирована в опытах Йозефа Кельрейтера, директора ботанического сада в Карлсруэ (Германия), результаты которых были опубликованы между 1761 и 1766 г. Он показал, что насекомых может привлекать нектар цветков, который пчелы используют для получения меда. Позднее Христиан Шпренгель, ректор прихода в Шпандау, настолько увлекся опытами по опылению, что был обвинен в пренебрежении своими церковными обязанностями. Он установил роль нектарников в выделении нектара как аттрактанта для насекомых-опылителей и отметил, что яркоокрашенные точки у основания лепестков цветка указывают местоположение нектарников. Шпренгель провел также замечательные наблюдения над цветками, которые улавливают и даже уничтожают опыляющих их насекомых.

Несмотря на эти достижения в понимании процессов опыления, механизмы оплодотворения оставались малоизученными. Представления о них были очень неопределенными, возможно, из-за нехватки научного оборудования в то время. Считалось, что пыльца лопается на рыльце, высвобождая оплодотворяющие гранулы, которые находят дорогу через каналы столбика к завязи (Needham, 1740). Кельрейтер оказался более наблюдательным. Он сообщил, что маслянистая жидкость, секретлируемая пыльцой, смешивается с выделениями рыльца, давая новое вещество; оно течет через столбик к семяпочке, где, по его мнению, происходит оплодотворение.

Все эти представления должны были измениться на повороте к XIX столетию с появлением новых, более мощных микроскопов, которые обладали как большим увеличением (до 500 раз), так и более высокой разрешающей способностью. Французский художник и ботаник Тюрпин и итальянский микроскопист Амичи неза-

1.2. ФОРМА ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН

Пыльца имеет многообразные формы, преимущественно варианты сферы, и размеры, достигающие 300 мкм (рис. 1, 2, 3). Геометрия пыльцевых зерен определяется в некоторой степени числом и расположением проростковых пор: круглых и шарообразных зерен — от нуля до множества апертур, удлинённых — две, треугольных (трехсторонних) — три и квадратных (четырёхсторонних) — четыре.

Апертуры — основной морфологический признак пыльцевого зерна. Они могут быть представлены длинными бороздами (кольпами), порами или их сочетанием. Поры являются круглыми структурами, тогда как борозды характеризуются тем, что их длинные оси более чем в два раза превышают ширину. Пыльцевые зерна имеют четко выраженную полярность, и борозды проходят от полюсов через середину. Таким образом, вид с полюсов (с верхушки или основания) дает совершенно иную морфологическую картину пыльцевого зерна, чем вид с боков. При взгляде с полюса, определяемого схождением борозд, виден контур пыльцевого зерна.

Однодольные растения в основном характеризуются пылью с одной апертурой, как правило, широкой бороздой. У пыльцы двудольных может быть 3, 4 или

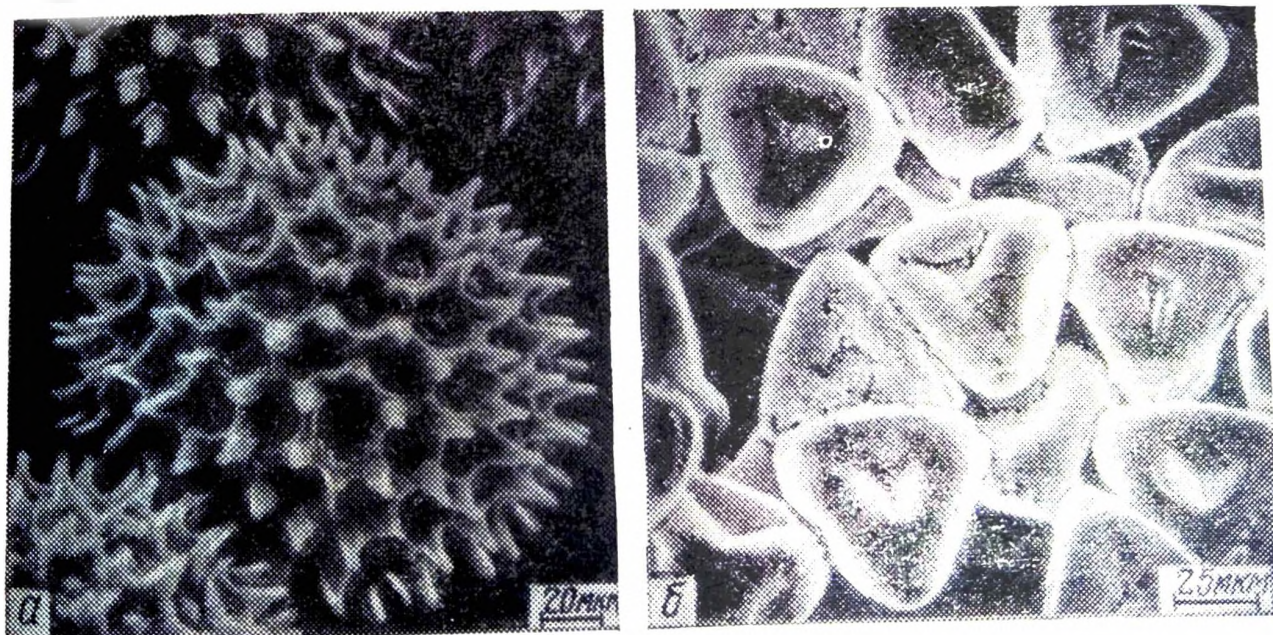


Рис. 1. Форма пыльцевых зерен:

a — пыльцевое зерно ипомеи (*Ipomoea*) с проростковой порой, окруженной шипами; *б* — пыльцевое зерно *Eucalyptus* с проростковыми порами, расположенными в углах треугольников; пыльцевые зерна покрыты полленкидом.

взаимо друг от друга обнаружили в 20-х годах существования пыльцевой трубки. За этим последовало открытие Амиччи в 1846 г. трофической зависимости пыльцевой трубки от пестика. Ее роль в переносе спермиев к семяпочке была продемонстрирована позднее французским ботаником Броньяром.

К этому времени были достигнуты значительные успехи в изучении структуры пыльцевого зерна. Кельрейтер в середине XVIII столетия полагал, что пыльцевое зерно имеет клеточную сердцевину и покрыто двумя оболочками, при этом наружная является плотной и эластичной. Это было подтверждено Мирбелом, отметившим наличие проростковых пор (апертур). Тонкие детали структуры пыльцевой стенки были изучены Хьюго ван Модем, который ввел процедуру срезов, заменившую более ранние методы разрывания или мацерации. Он разработал классификацию пыльцы, основанную на геометрической конфигурации апертур. Работая в Петербурге, Юлиус Фрицше представил в 1833 г. первую естественную классификацию пыльцы на основе морфологических и химических исследований пыльцевых оболочек. Он назвал наружную, скульптурную оболочку *эксиной*, а внутреннюю, гладкую — *интиной* и продемонстрировал их различную растворимость в серной кислоте. Позднее Фишер показал наличие более утолщенной и сложной *эксины*, увеличение выпуклости и числа проростковых пор в пыльце более высоко продвинутых в эволюционном отношении видов.

В конце XIX столетия был преодолен последний барьер в понимании природы пыльцы: установлены существование клеток — спермиев и их связь с чередованием поколений. Еще в 1842 г. аптекарь Вильгельм Гофмейстер продемонстрировал сперматозоиды нескольких низших растений, т. е. прежде чем они были открыты у животных. Однако доказательство чередования поколений у цветковых растений не было получено до опубликованной в 1874 г. работы Целаковского и позднее — Страсбургера. Противоречия, связанные с представлением о клеточной природе спермиев, были разрешены только в 1965, когда появился сканирующий электронный микроскоп. Остальные вехи относятся к XX столетию, они формируют основу этой книги и будут рассмотрены в последующих главах.

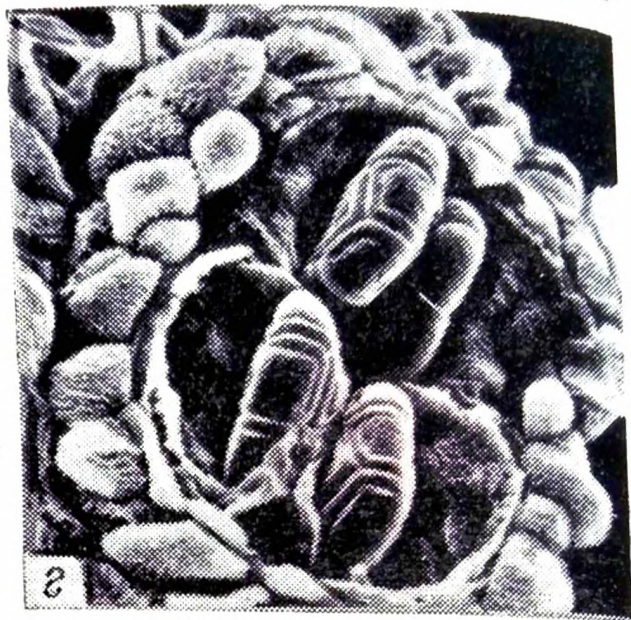
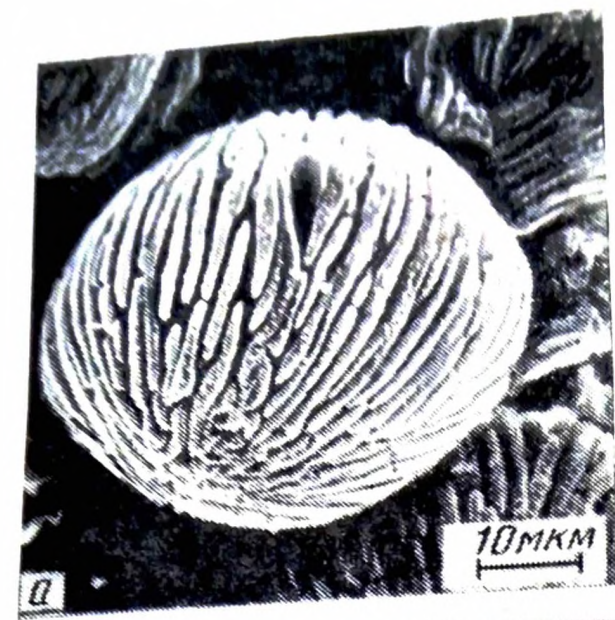


Рис. 2. Форма пыльцевых зерен:
 а — пыльцевое зерно *Datura*; видна бороздчатая экзина и одна из трех проростковых пор; б — детали поверхности экзины; видна пористая некзина;
 в, г — вскрывшийся пыльник *Acacia subulata*; видны полиады, содержащие по 16 пыльцевых зерен.

5 апертур, представленных порами или комбинацией пор и борозд (см. рис. 1, 2). Они обычно радиально симметричны по отношению к экватору. Некоторые двудольные имеют много апертур, и в этом случае они преимущественно являются порами. Поры часто покрыты крышечкой (оперкулюмом) из спорополленина, которая сбрасывается при прорастании. Схема эволюции типов пыльцевых отверстий, предложенная А. Л. Тахтаджяном в 1959 г., приведена на рисунке 4.

Еще одна форма пыльцы связана со слипанием отдельных пыльцевых зерен, образующих полиады, или

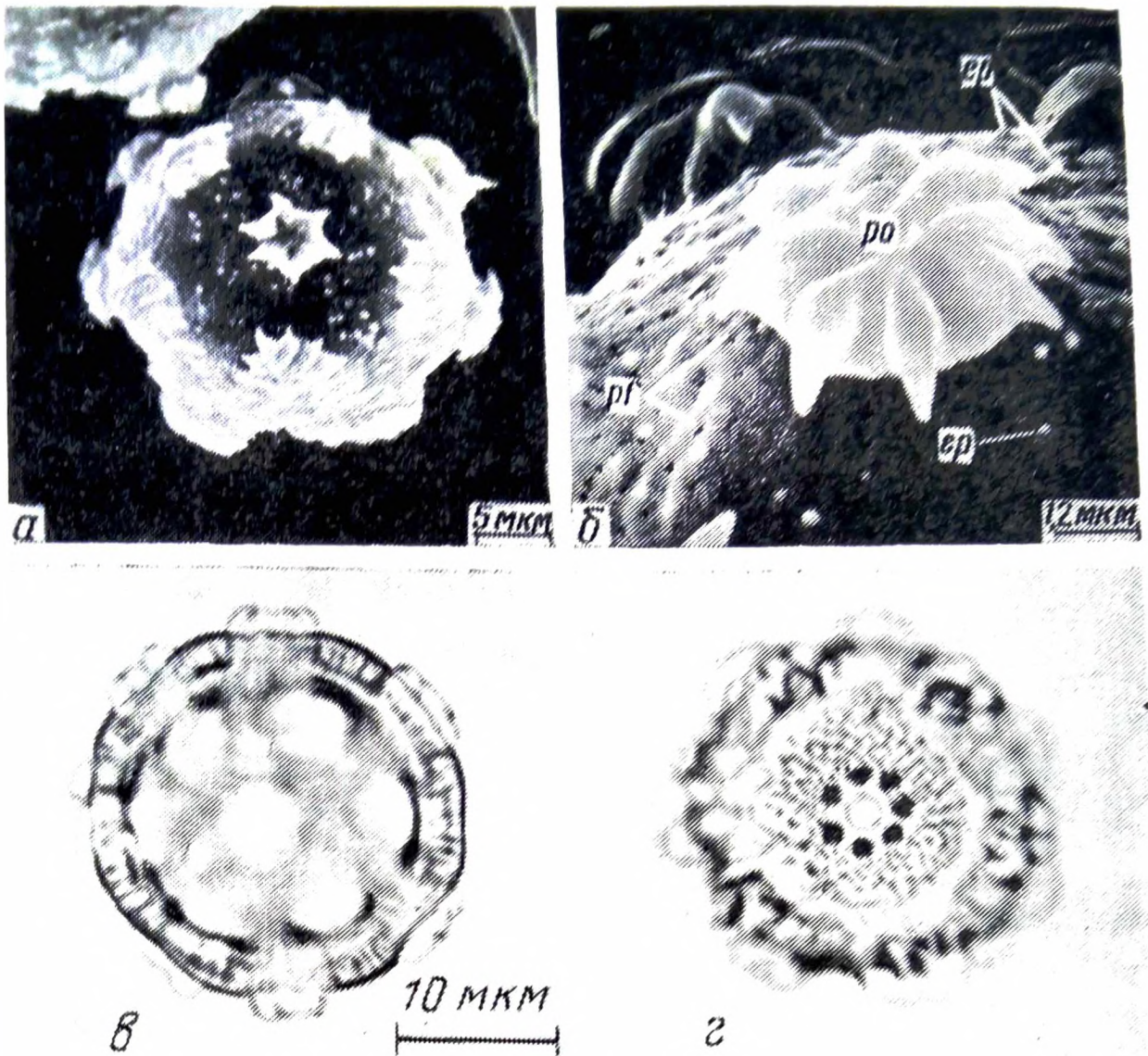


Рис. 3. Необычная скульптура пыльцевых зерен *Pupalia larrasea* (сем. амарантовых):

a — сферические пыльцевые зерна с орнаментированными проростковыми порами (*po*); *б* — экзина, украшенная маленькими шипами (*ep*) и пронизанная микропорами (*pf*); *в, г* — поверхность и вид с полюса того же пыльцевого зерна в световом микроскопе с использованием фазового контраста после ацетализа (по Zandonella P., Lecocq M., Pollen et Spores, 1977, 19, 119).

пыльцевые массы различных типов. Тетрады или полиады пыльцевых зерен возникают, когда микроспоры остаются в контакте после растворения каллозной оболочки тетрад, окружающей их в конце мейоза. Тетрады пыльцевых зерен характерны для некоторых семейств, например относящихся к порядку вересковых (*Ericaceae*, *Ericaceae*), росянковых (*Droseraceae*) и ситниковых (*Juncaceae*), а также определенных родов в пределах австралийских семейств *Goodeniaceae* и *Mimosaceae*. Неизвестно, почему пыльцевые зерна слипаются, но

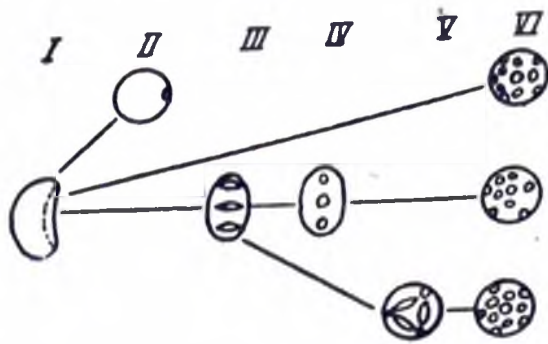


Рис. 4. Эволюция формы и типа пыльцевых зерен у покрытосеменных (по А. Takhtajan. Die Evolution der Angiospermen, Iena):

I — однобороздные; II — однопоровые; III — трехбороздные; IV — трехпоровые; V — многобороздные; VI — многопоровые.

в тетрадах *Lechenaultia* (Goodeniaceae) столбики эскины связывают пыльцевые зерна, следовательно, в начале развития между ними возможен тесный контакт. Если одно, два, три или все пыльцевые зерна стерильны, могут формироваться монады, диады, триады и нуллиады. У мимозы (*Acacia*) 4, 8, 16, 32 или 64 пыльцевых зерна, как правило, объединены в полиады (см. рис. 3) в зависимости от числа мейотических тетрад, удерживаемых в сегментах пыльника.

Пыльцевые зерна объединяются в массы у орхидных (Orchidaceae) и ластовневых (Asclepiadaceae). В семействе орхидных ассоциации свободных отдельных пыль-

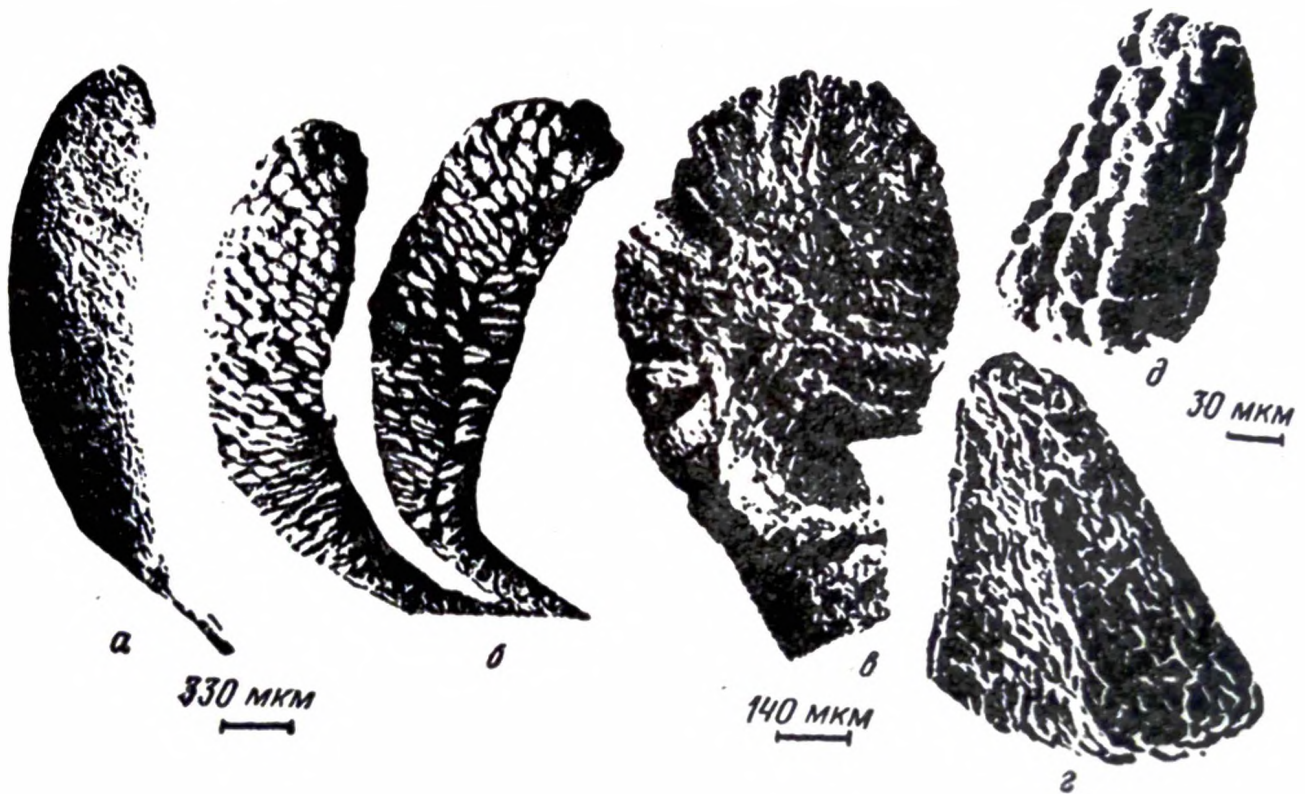


Рис. 5. Изображение поверхности поллиний и массул орхидных, полученное с помощью сканирующего микроскопа:

а — *Spiranthes*; б — *Haemaria* и в — *Ophrys*, пыльцевые мешки которых представляют собой отдельные поллинии; г — *Orchis* и д — *Gymnadenia*, пыльцевые мешки которых собраны в массулы (по Schill R., Pfeiffer W., Pollen et Spores, 1977, 19, 5—118).

цевых зерен найдены у представителей апостациевых, клейкие массы — у венерина башмачка, относящегося к подсемейству циприпедиевых, и тетрады, свободно объединенные эластичными висциновыми нитями тапетального происхождения, — у собственно орхидных и неоттиевых (рис. 5). Орхидеи из подсемейства собственно орхидных имеют пыльцевой мешок в виде многочисленных, связанных между собой пакетов, или массул. У неоттиевых вся пыльца в пыльцевом мешке представлена большими структурами, называемыми поллиниями, которые можно легко разъединить в мучнистую или пылевидную массу. У высших орхидных, таких, как *Ophrydeae*, поллинии могут быть в виде твердых масс, каждая из которых является отдельно распространяющейся единицей.

1.3. СТРУКТУРА ПЫЛЬЦЕВОЙ ОБОЛОЧКИ

Рисунок экзины определяется видом структурных элементов, из которых она состоит. Существует два основных типа структуры экзины (рис. 6). При *столбчатом типе* стержни заканчиваются выраженными головками, которые могут сливаться, образуя сложный рисунок; примером служит сетчатая экзина лилий и крестовцветных. При *покровном типе* стержни покрыты крышкой, часто украшенной шипами, наростами и другими выступами (см. рис. 5). Наружное покрытие пронизано микропорами, которые часто концентрируются у основания шипов, открывая доступ к полостям внутри наружного слоя экзины. Полости имеют внутри свод, а покров (тектум) поддерживается стержнями, расположенными на нижнем слое. У пыльцы *Hibiscus* семейства *Malvaceae* этот слой непомерно утолщен.

Экзина состоит из спорополленина, который отличается своей устойчивостью как к физическим, так и к ферментативным воздействиям. Полагают, что он образуется в результате окислительной сополимеризации

Рис. 6. Структура оболочки пыльцевых зерен; оболочка с экзиной покровного (а) и столбчатого (б) типа (по Heslop-Harrison J., Science, N. Y, 1968, 161, 230).



каротиноидов и каротиноидных эфиров. Экзина покрывает все пальцевое зерно, за исключением проростковых апертур, где обычно отсутствует или сильно утолщена. Она имеется у большинства наземных растений, но может быть редуцирована до тонкой мембранной структуры, а у некоторых водных однодольных вообще отсутствует.

Гладкая внутренняя оболочка — интина — не влияет на структуру поверхности пыльцы. Она выходит на поверхность пыльцевого зерна у проростковых апертур, где обычно утолщена и имеет более сложную структуру. Подобно первичной стенке соматических клеток, интина состоит из целлюлозных микрофибрилл и матрикса из гемицеллюлозы, пектиновых веществ и белков. Интина есть у всех пыльцевых зерен и часто сильно утолщена. По срокам развития она отличается от экзины: ее отложение начинается намного позднее, на стадии ранней вакуолизации микроспор (см. раздел 2.3).

1.4. АНАЛИЗ ПЫЛЬЦЫ И ИСТОРИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Экзина обеспечена всеми характерными для пыльцы атрибутами матрицы, которые могут быть специфичными для семейства, трибы, рода или вида. Возможность сопоставить ископаемую пыльцу, сохранившуюся в геологических отложениях, с пыльцой живых растений (см. рис. 6) дает ключ к истории жизни растений в прошедшие геологические эпохи.

Отложения ископаемой пыльцы датируют с помощью стандартных способов, принятых в палеонтологии. При исследовании пыльцы, сохранившейся в относительно поздних торфяных отложениях четвертичного периода, используют радиоактивный углерод. Эти измерения могут с определенной точностью характеризовать возраст образцов в пределах 30 000 лет. Геологически более поздние отложения представляют собой материалы, образовавшиеся в каком-то ином месте, а затем отложившиеся на месте взятия образца. Пыльцевые зерна в пределах данного образца могут быть извлечены, идентифицированы и подсчитаны. Данные, представленные в виде пыльцевых диаграмм, характеризуют относительную встречаемость определенного рода или группы во флоре рассматриваемого периода. Их следует воспринимать с существенными ограничениями, так как только

переносимая по воздуху пыльца растений из влажных местообитаний, таких, как топи, болота и дно озер, имеет тенденцию сохраняться в большом количестве в ископаемых отложениях. Пыльца сохраняется в этих условиях, поскольку они обеспечивают анаэробизм, ограничивающий окисление спорополленина. Эти исследования дают информацию не только о растительности конкретной эпохи, но также о происшедших климатических изменениях. Великолепный обзор истории британской растительности сделан Годвином [5], а для центральной Европы — Стракой [21].

Принципы, используемые при идентификации ископаемой пыльцы, особенно интересны. Успех палинологических изысканий зависит от соответствия пыльцы неизвестных ископаемых растений современным образцам, при этом делается важное допущение о том, что в ходе эволюции изменений в структуре экзины не произошло. Более старые ископаемые третичного периода труднее поддаются расшифровке, поскольку одни из них относятся к реликтовым видам, а другие представляют тупиковую линию (см. рис. 6). С целью классификации ископаемых пыльцевых зерен им была присвоена их особая номенклатура с собственными родовыми и видовыми названиями. Антарктический бук *Nothofagus* в ископаемой форме становится *Nothofagidites*, мимоза *Acacia* становится *Polyadopollenites*, поскольку ее пыльца собрана в полиады. Найденная в Австралии ископаемая пыльца, похожая на пыльцу эвкалипта, названа *Myrtaeidites eucalyptoides*. Она оказалась почти неотличимой от пыльцы современных родов *Myrtaceae*, таких, как мирт (*Angophora*), синкарпия (*Syncarpia*) и новозеландский род метросидерос (*Metrosideros*).

На рисунке 7 показаны временные границы встречаемости различных пыльцевых зерен в ископаемой летописи для островного континента Австралии. Покрытосеменные впервые появляются в нижних отложениях мелового периода, однако первые пыльцевые зерна покрытосеменных могут быть уверенно идентифицированы только в поздних отложениях этого периода. Многие типы пыльцы впервые обнаружены в палеоцене и эоцене и меньшее количество — в олигоцене и миоцене. Семейство сложноцветных (*Compositae*) появилось в миоцене в Австралии и других местах земного шара. Это огромное семейство имеет всемирное распространение,

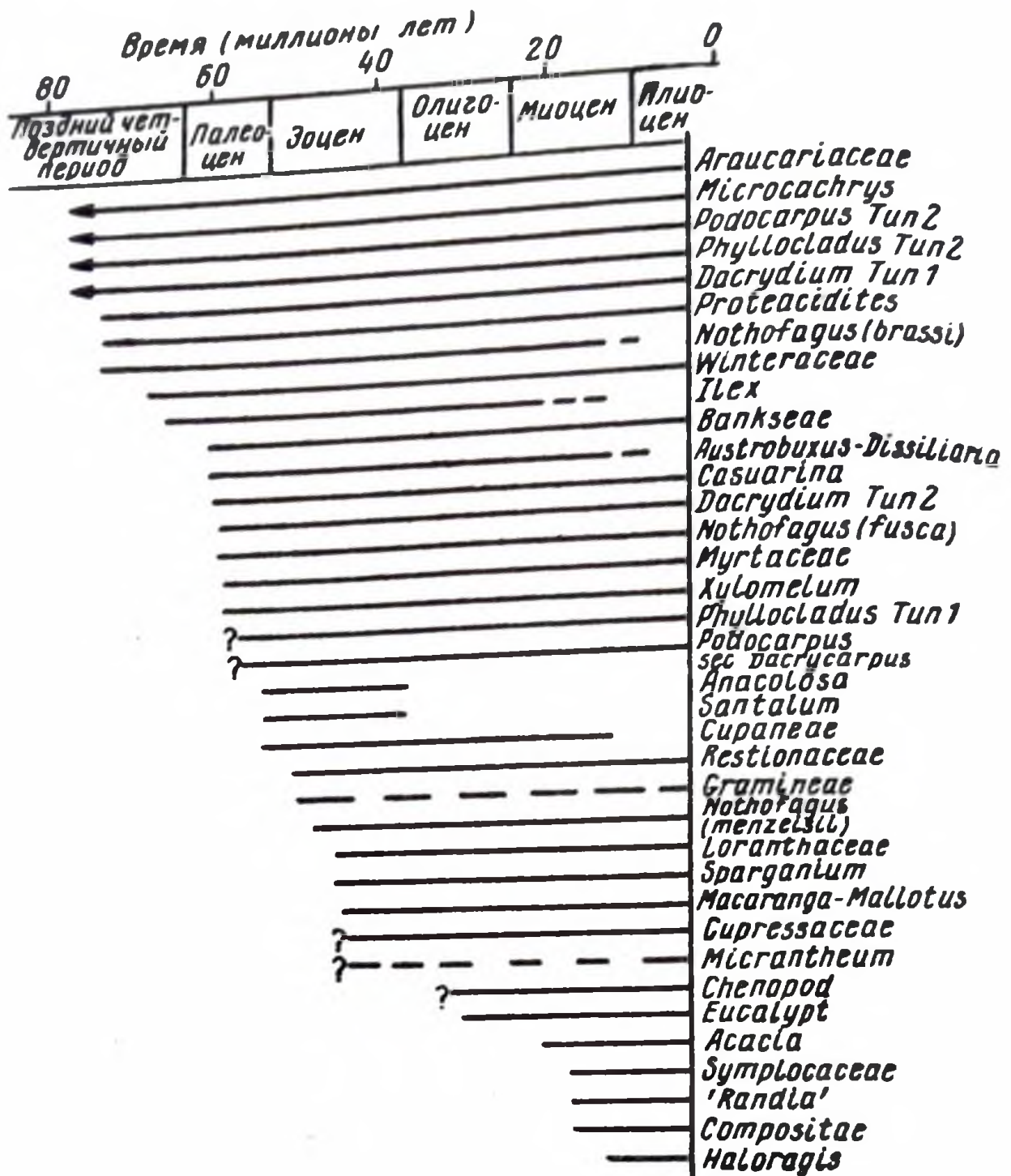


Рис. 7. Появление ископаемой пыльцы покрытосеменных в Австралии в плейстоценовом периоде (по Martin H., 1978. Alcheringa, в печати).

встречается почти в каждой экологической нише и представлено практически всеми формами и в то же время сформировалось одним из последних (рис. 7). В Австралии одним из наиболее рано появившихся типов является пыльца ископаемого *Nothofagidites*, которая найдена в нижних отложениях палеоцена и среднем эоцене, а также в изобилии встречается в отложениях позднего

эоцена и миоцена. Поздний миоцен и плиоцен характеризуется меньшей встречаемостью пыльцы *Nothofagidites* и доминированием *Myrtaceae*. Позднее, в плейстоцене, возрастает численность травянистых растений, таких, как злаки и сложноцветные.

Эти изменения в составе растительности могут быть обусловлены известными из истории континентальной географии движениями континентов по поверхности Земли. Австралия была связана с Антарктикой до периода среднего эоцена, что может быть причиной изобилия пыльцы антарктического бука *Nothofagus* в образцах этого времени, собранных в Австралии. В середине третичного периода Австралия столкнулась с юго-восточным Азиатским материком, и эти изменения отражены в отложениях, служащих важным свидетельством трансконтинентальной миграции растительности. Мартин в Сиднее недавно высказал мнение о двух формах такой миграции: распространение в направлении более благоприятных условий и миграция, контролируемая изменением климата. В Австралии получены палинологические доказательства отступления современной субтропической растительности из центрального района, теперешней пустыни, к климатически более благоприятному восточному побережью, а также распространения к северу или отхода по направлению к Квинсленду и отступления в южном направлении, к Тасмании, прослеживаемые, например, по современной локализации антарктического бука *Nothofagus gunii*. Данные об ископаемой пыльце представляют собой важное свидетельство такой миграции и климатического контроля эволюции растений.

2. ФОРМИРОВАНИЕ ПЫЛЬЦЫ

Образование пыльцы — составная часть жизненного цикла цветковых растений, который основан на смене двух поколений, как и у низших растений. Доминирующее поколение представлено диплоидным вегетативным телом растения, или спорофитом. Спорофит образует гаплоидные споры — клетки, дающие мужские или женские гаметы, которые формируются внутри структур, называемых гаметофитами. Пыльцевое зерно — это мужской гаметофит. При созревании оно содержит две, в некоторых случаях три клетки. Примерно у двух третей семейств цветковых растений пыльцевые зернасыпаются из пыльника в двухклеточном состоянии. Одна из этих клеток должна поделиться после прорастания на рыльце цветка с образованием двух клеток-спермиев, тогда как другая предназначена для осуществления регуляторных функций. У других семейств деление генеративной клетки происходит в созревающем пыльцевом зерне, вследствие чего пыльцевые зерна являются трехклеточными (рис. 8).

Пыльца формируется внутри пыльника, который может значительно варьировать по форме, но обычно является удлиненной структурой, содержащей четыре пыльцевых мешка, или локулуса. В молодом пыльнике можно выделить четыре слоя: эпидермис, средний слой, тапетум и спорогенную ткань (рис. 9). Эпидермис и средний слой нужны для защиты развивающегося пыльника. Средний слой обычно дифференцируется в эндотеций с массивными, похожими на обручи утолщениями оболочки в период зрело-

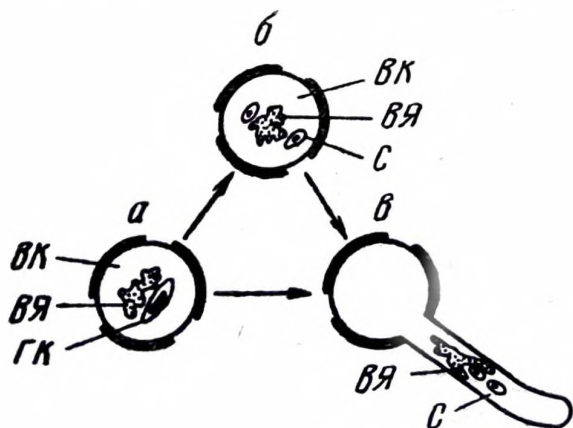


Рис. 8. Зрелые двухклеточные (а) и трехклеточные (б) пыльцевые зерна. Двухклеточные пыльцевые зерна становятся трехклеточными во время прорастания (в) (по Dexheimer J., Rev. Cytol. et Biol. veg., 1970, 33, 169—234): BK — вегетативная клетка; ГК — генеративная клетка; ВЯ — ядро вегетативной клетки; С — спермии.

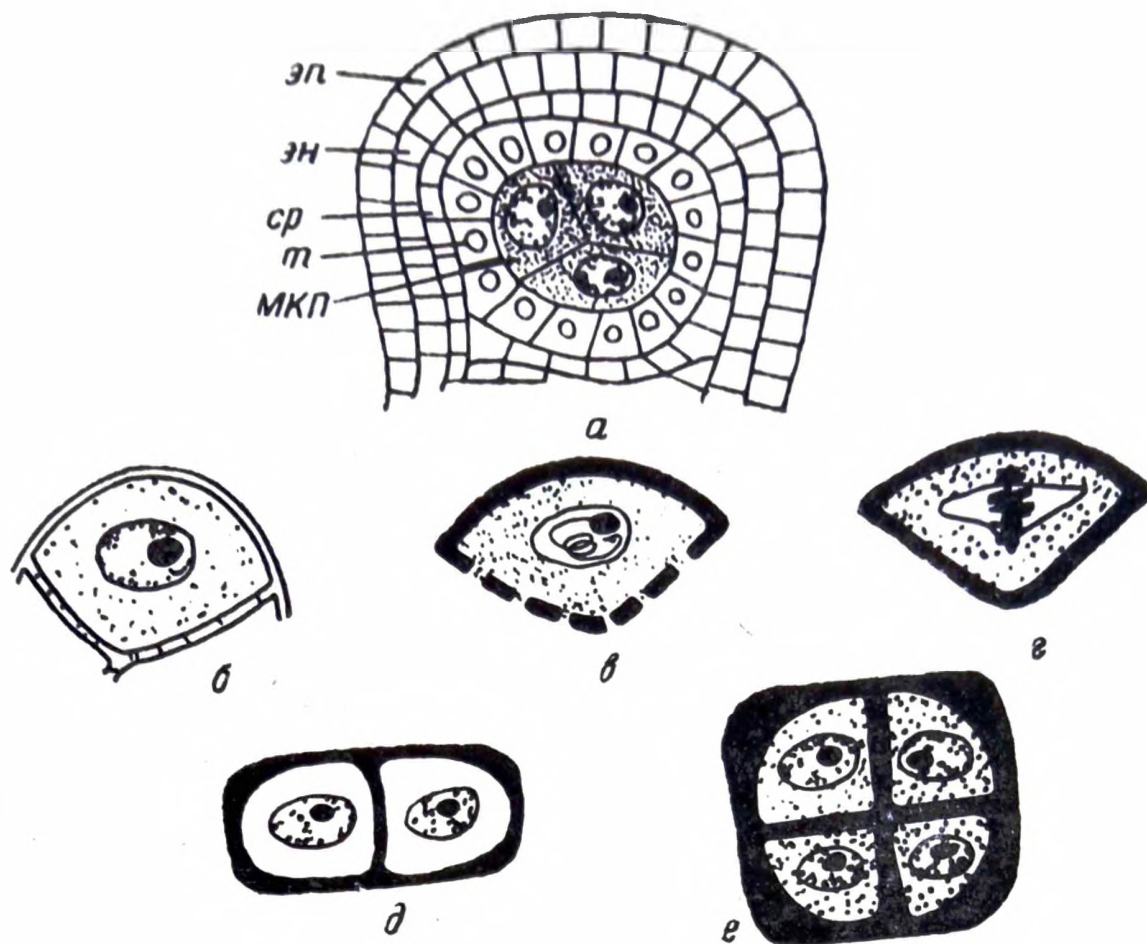


Рис. 9. Материнская клетка пыльцы (МКП) во время мейоза:

а — схема участка пыльника, показывающая МКП на стадии премейотической интерфазы в окружении тапетальных клеток; *б* — МКП; показаны плазмодесмы, связывающие соседние клетки; *в* — МКП на стадии зиготены — пахитены; первичная клеточная оболочка (см. *б*) заменена каллозной оболочкой, пронизанной широкими каналами; *г* — МКП в метафазе I, каллозная оболочка присутствует; *д, е* — диады и тетрады, молодые микроспоры окружены каллозной оболочкой; *эп* — эпидермис; *эн* — эндотеций; *ср* — средний слой, *т* — тапетум.

сти, которые способствуют растрескиванию пыльника. Тапетум — это питательная ткань, окружающая спорогенные клетки. Он может быть двух характерных типов: париетальный, или секреторный, когда тапетальные клетки остаются в пристеночном положении вокруг полости пыльника, и амебоидный, или плазмодиальный, когда клеточные стенки разрушаются и тапетальные протопласты вторгаются в полость пыльника, вступая в тесный контакт с развивающимися микроспорами.

2.1. МЕЙОЗ И ЕГО ПОСЛЕДСТВИЯ

Мейоз включает в себя два последовательных клеточных деления, имеющих важные генетические последствия:

— уменьшение (редукция) числа хромосом вдвое,

при последующем слиянии гамет обеспечивающее восстановление их первоначального числа.

— генетическая рекомбинация как результат кроссинговера сегментов хромосом, обеспечивающая отличие каждой микроспоры от своей сестринской микроспоры и увеличение разнообразия в потомстве.

Цитология и генетика мейоза хорошо изучены [14]. Современные исследования этого процесса сосредоточены в области клеточной биологии. Значительная часть работ по мейозу в биохимическом и электронно-микроскопическом аспектах проведена Хеслопом-Харрисоном, в настоящее время работающим на Уэльской селекционной станции в г. Аберистуите, и Дикинсоном из университета Ридинг (Англия). Они полагают, что мейоз «совпадает во времени с одним из наиболее драматических изменений в процессе развития растений — переходом от спорофитной к гаметофитной фазе жизненного цикла. Спорофит является более сложным из двух поколений по морфологическим и биохимическим свойствам и, без сомнения, в нем отражена большая часть возможностей данного генома. Мужской и женский гаметофиты обладают независимым метаболизмом, но они очень редуцированы морфологически и функционально, т. е., по-видимому, большая часть генома репрессирована в период данной фазы жизненного цикла. Репрессия должна быть опосредована каким-то событием или последовательностью событий, происходящих в самих мейоцитах или на первых этапах развития спор, которые они продуцируют. Более того, спорофитная информация, которая может мешать развитию гаметофитных функций, должна быть предварительно устранена в течение того же периода, прежде чем цитоплазма станет хозяином гаметофитных ядер по завершении деления мейоцита». Это происходит в результате изменения и клеточных оргanelл, отражающих перепрограммирование или реорганизацию внутри гаметофитных клеток, и изменения структуры и проницаемости клеточных стенок в процессе спорофитно-гаметофитного перехода, который начинается с подавления связи между ними.

Изменения начинаются в ранней профазе мейоза I. В пыльниках лилии происходит уменьшение на 50% общей клеточной РНК к пахитене — периоду, когда слияние хромосом и кроссинговер становятся цитологически различимыми. Соотношение аденина и гуанина в РНК

меняется, указывая на уменьшение относительного количества рибосомальной РНК и увеличение остаточной РНК, ассоциированной с хромосомами. При электронно-микроскопических исследованиях материнских клеток пыльцы выявлена элиминация основной части цитоплазматических рибосом в течение профазы, так что к концу первого деления рибосомы в цитоплазме фактически отсутствуют. В течение второго деления уровень рибосом восстанавливается за счет ядрышкоподобных тел — нуклеолоидов, находящихся в цитоплазме. В период дегградации рибосом значительные порции цитоплазмы инкапсулируются внутри дву- или многомембранных включений, начиная с поздней лептотены. Мембраны, образующиеся в ядерной оболочке, изолируют до 16% премеитической цитоплазмы непосредственно перед элиминацией рибосом. Процессы дегградации, происходящие снаружи, по-видимому, не затрагивают рибосомы в этих включениях. Изменения захватывают и другие цитоплазматические органеллы: подвергается реорганизации внутренняя структура пластид и митохондрий.

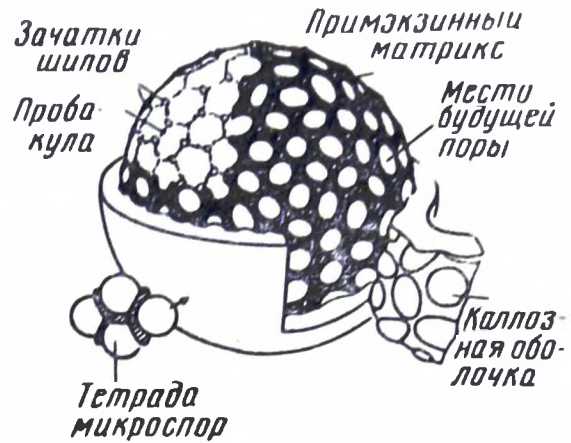
Параллельно ходу профазы с ее событиями в ядре и цитоплазме такие же драматические изменения протекают в клеточных стенках и межклеточных связях (см. рис. 9). После завершения дифференциации из спорогенных клеток материнские клетки пыльцы разделены первичными клеточными стенками, состоящими из целлюлозных микрофибрилл, расположенных внутри матрикса из гемицеллюлозы и пектинов. Плазмалеммы соседних клеток связаны латерально плазмодесмами — узкими трубочками, проходящими через клеточные стенки. В течение ранней профазы первичные стенки разрушаются и заменяются оболочками из 1,3-β-глюкана (каллозы), пронизанными массивными цитоплазматическими каналами шириной около 1 мкм, которые составляют до 20% поверхности стенки и достигают максимального развития в зиготене — пахитене. В это время вся масса клеток представляет собой синцитий, который с помощью иголки можно выделить из полости пыльника как единую структуру. Свобода цитоплазматических связей, возможно, обусловлена потребностями в мейотической синхронизации, когда все материнские клетки пыльцы проходят последовательные этапы деления одновременно.

В конечном итоге каллозные оболочки материнских клеток пыльцы сближаются, запечатывая цитоплазматические каналы ко времени метафазы I. Впоследствии образуется специальная каллозная оболочка, которая в различной степени (в зависимости от семейства) окружает диады и тетрады. Ее функция заключается, очевидно, в обеспечении определенного уровня изоляции развивающихся микроспор для сохранения их генетической тождественности и чистоты, поскольку показано, что каллоза задерживает проникание в протопласт макромолекул, по размеру превосходящих макромолекулы простых сахаров. В то же время высказано предположение, что каллоза, обладая гигроскопичностью, может абсорбировать большое количество воды и предотвращать нежелательное обезвоживание микроспороцитов внутри пыльника в условиях водного стресса. Какова бы ни была ее функция, к концу тетрадного периода молодые микроспоры освобождаются от каллозной оболочки, которая растворяется под воздействием 1,3- β -глюкангидролазы. Присутствие каллозы, окружающей мейотические клетки или тетрады микроспор, можно легко продемонстрировать цитохимически (см. главу 7).

2.2. ЗАГАДКА СКУЛЬПТУРНОГО УЗОРА ОБОЛОЧКИ ПЫЛЬЦЕВОГО ЗЕРНА

Наиболее ранние стадии развития наружной оболочки пыльцевого зерна, включая формирование экзины, проходят, когда микроспоры на стадии тетрад заключены в каллозную оболочку. Протопласты сформированных микроспор, находящихся внутри тетрады, окружены плазмалеммой и каллозной оболочкой, и шаблон в построении наружной оболочки просто отсутствует. Однако будущие места проростковых апертур, связанных с положением микроспоры в тетраде, по-видимому, уже определены. Только в этих местах были найдены пакеты мембран эндоплазматического ретикулума (см. раздел 2.4), лежащие рядом с плазмалеммой и параллельно ей. Вначале появляется *примэкзина*, слой — матрикс, в котором откладываются элементы экзины. Она состоит из микроволокнистого целлюлозного материала и расположена между плазмалеммой каждой микроспоры и каллозной оболочкой. В местах апертур примэкзина от-

Рис. 10. Объемная диаграмма микроспоры *Trotaea* на стадии тетрады. Каждая микроспора окружена каллозной оболочкой, покрывающей примэксинный матрикс (показано черным). Зачатки шипов и пробакулы экзины (показано белым) расположены в примэксинном матриксе (по Waterkeyn L., Bienfait A., Grana, 1970, 10, 13).



сутствует (рис. 10). Стержни наружной экзины определяются во время формирования примэксины. Хеслоп-Харрисон с помощью сканирующей электронной микроскопии показал, что в микроспорах лилии места, которые далее станут стержнями, характеризуются появлением колонок радиально ориентированных изогнутых пластинок (ламелл) внутри слоя примэксины. Когда начинается синтез спорополленина, он покрывает пластинки колонок, которые становятся похожими на стержни. В это же время тангенциально к поверхности плазмалеммы формируются пластинки и внизу; они покрываются спорополленином и образуют подстилающий слой экзины. У пыльцевых зерен с покровным типом экзины формируются также шипы, которые в дальнейшем будут украшать экзину, но остаются мягкими и гибкими, пока микроспоры находятся внутри тетрады. В результате оболочка молодой микроспоры содержит все элементы скульптурного орнамента экзины. Затем каллозная оболочка разрушается, высвобождая микроспоры.

Материал примэксинного матрикса становится рыхлым во время быстрого роста экзины, характерного для периода молодой споры. Освободившись от давления каллозной оболочки, пыльцевые зерна меняют также форму и становятся шарообразными. Накопление спорополленина, приводящее к увеличению экзины, продолжается в течение всего периода активной жизнедеятельности тапетума, но связано только с усложнением структурных особенностей, уже существующих при выходе микроспор.

Можно с полным основанием предполагать, что тапетум играет важную роль в формировании экзины и питании пыльцы. На стадии молодых микроспор тапе-

талые клетки обладают всеми особенностями секреторных клеток. Тапетальная клеточная стенка, обращенная к полости пыльцевого мешка, меняет свою структуру, и на ее поверхности откладываются гранулы спорополленина. Эти структуры — *орбикулы* — были впервые описаны цитологами XIX столетия у нескольких семейств цветковых растений и часто называются *телами Убиша*. Они увеличиваются в объеме по мере роста экзины в толщину за счет отложения спорополленина на их наружной поверхности. По-видимому, орбикулы несут различные функции: они могут служить транспортной формой спорополленина или его источником для отложения экзины, формировать культуральный мешок для более легкого распространения пыльцы или представлять побочный продукт метаболизма пыльника. Однако, какова бы ни была их функция, они сохраняют все особенности спорополленина, отложенного на экзине, включая некоторые элементы орнамента, и размер их варьирует от 6 до 8 мкм.

Образование такого сложного орнамента поднимает особенно интересные вопросы, касающиеся механизма его генетического контроля, как с точки зрения локализации этого механизма, так и способа передачи информации. Экзина образуется вокруг гаплоидной споры, но в окружении диплоидных тканей пыльника, имеющих родительский геном. Неясно, регулируется ли образование скульптурного орнамента самой микроспорой или материнским растением. Информация, необходимая для определения узора экзины, должна быть порождена самой спорой, поскольку ее оболочка покрывается орнаментом еще тогда, когда спора заключена в каллозный футляр. Тем не менее генетические исследования показывают, что весь процесс находится под спорофитным контролем.

Бейтсон и Панет в 1909 г. провели опыты по скрещиванию двух чистых линий гороха — с удлиненной пылью (обычно с тремя апертурами) и с круглыми пыльцевыми зернами (с двумя апертурами). При скрещивании все гибриды F_1 имели удлиненную пыльцу, т. е. удлиненная форма, видимо, доминировала над круглой. Во втором гибридном поколении произошло расщепление с соотношением растений с удлиненной и круглой пылью 3:1, подтверждая, что удлиненность пыльцы определяется доминантным геном L , а округлость —

рецессивным аллелем *l*. Поскольку все растения F_1 имели удлиненную пыльцу, ясно, что контроль формы пыльцевых зерен осуществляется спорофитом, так как гаметофитный контроль дал бы соотношение 1 : 1. Каковы же пути передачи информации? Может ли она передаваться через тапетальные клетки, окружающие микроспоры во время синтеза оболочки, или же цитоплазматические детерминанты передаются от материнской клетки пыльцы через последовательные деления мейоза? Если материнские клетки пыльцы повреждены механически, при центрифугировании, или химически, под действием колхицина, в формировании оболочки пыльцы образуются погрешности. По-видимому, существует два уязвимых периода: ранняя профазы, когда обработка действует на расположение апертур и разделение микроспор, и второе мейотическое деление — ранний тетрадный период, когда могут быть индуцированы дефекты орнамента экзины. Эти опыты показывают, что спорофитная материнская клетка пыльцы осуществляет по меньшей мере частичный контроль.

2.3. РАЗВИТИЕ ПЫЛЬЦЫ

Используя морфологические и химические критерии, Хеслоп-Харрисон с сотр. охарактеризовали различные этапы развития пыльцы после высвобождения микроспор из тетрад. Этот момент является началом *периода молодой микроспоры*. Свободные микроспоры быстро увеличиваются в объеме, не имеют вакуоли и окружены плазмалеммой и тонкой экзиной (рис. 11).

Основной период роста микроспоры совпадает с началом периода *вакуолизации*. Оно определяется появлением маленькой центральной вакуоли в цитоплазме микроспоры и синтезом внутреннего слоя оболочки, называемого интиной. Вакуоль — это органелла, окруженная особой мембраной, или тонопластом. Период вакуолизации можно примерно разделить на три фазы: раннюю, среднюю и позднюю. В течение ранней фазы вакуоль увеличивается в размере по отношению к цитоплазме, пока не достигнет половины диаметра микроспоры (рис. 11, 4), начинается синтез полисахарида интины внутри микроспоры, а также отложение внутреннего слоя экзины — нэксины. В середине периода вакуолизации микроспора внешне напоминает кольцо с печат-

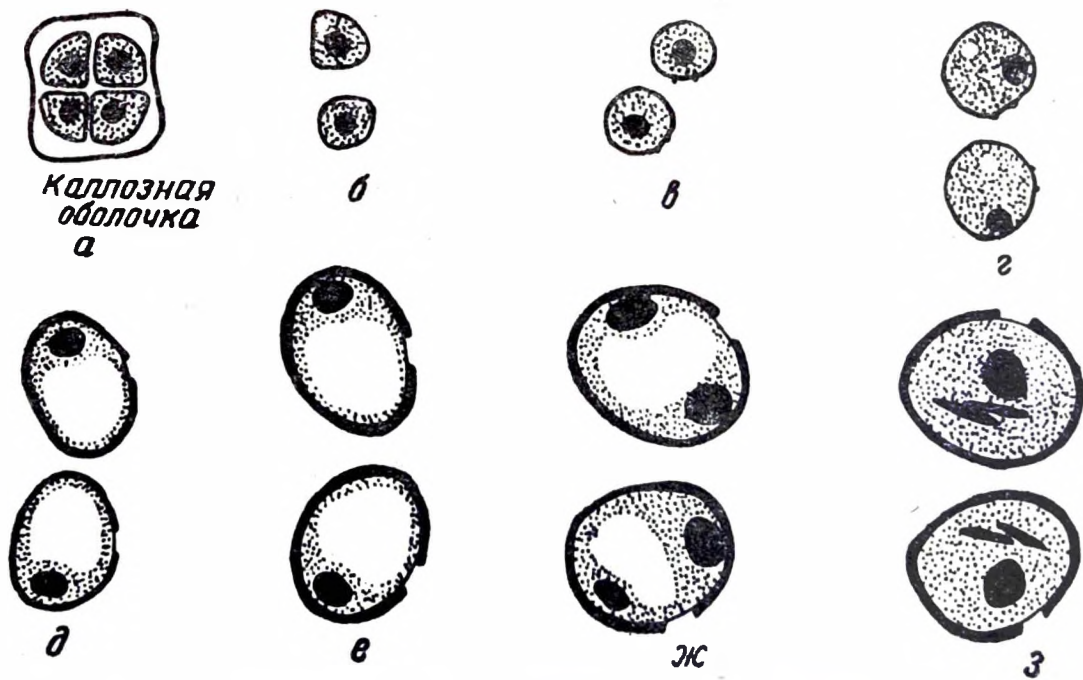
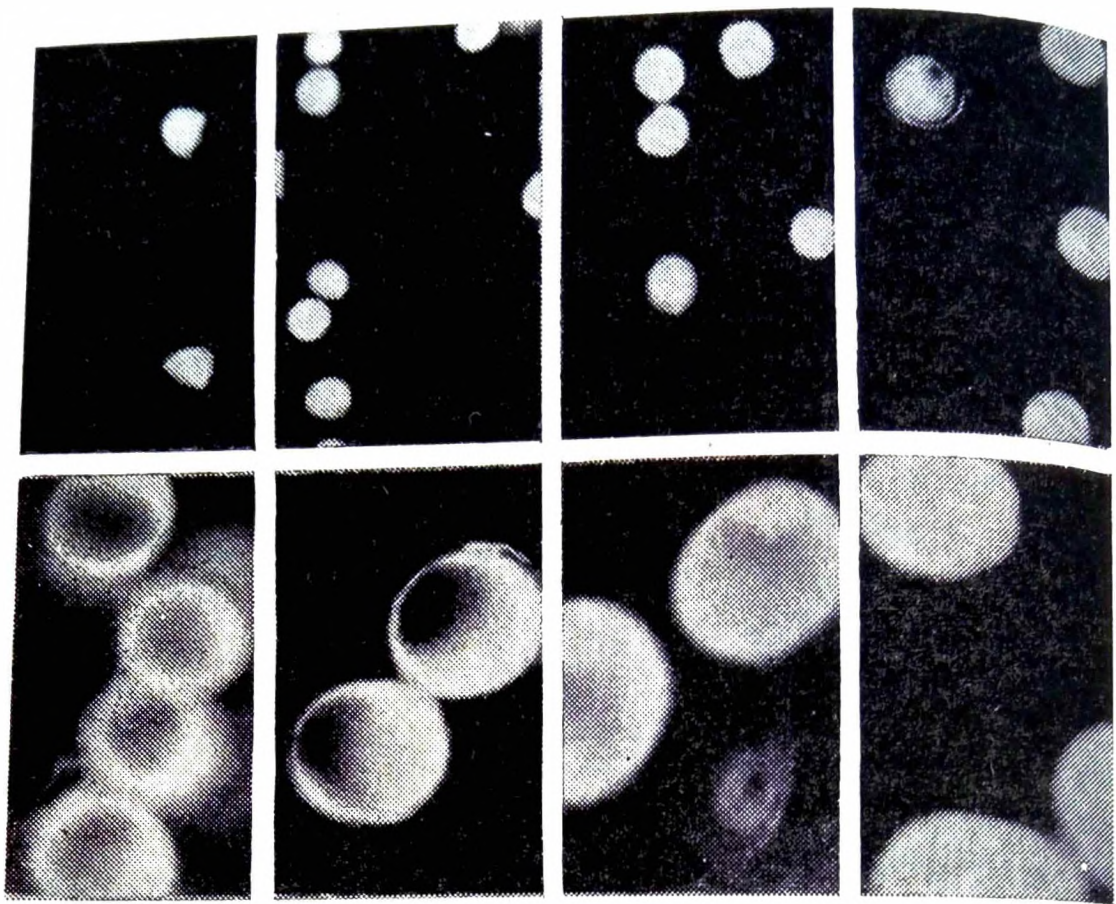


Рис. 11. Схематическое изображение морфологических особенностей развивающихся микроспор и пыльцевых зерен, выявленных с помощью флуорохромотографии (см. микрофото): *а* — тетрады микроспор; флуоресцируют только поврежденные микроспоры; *б* — высвобождение микроспор из тетрад, вакуоли отсутствуют; *в* — стадия молодых микроспор, вакуоль отсутствует; *г* — ранний этап вакуолизации, вакуоль увеличивается в объеме; *д* — средний этап вакуолизации, вакуоль заполняет почти всю микроспору; *е* — поздний этап вакуолизации, вакуоль уменьшается в объеме; *ж* — двухклеточное пыльцевое зерно; *з* — зрелое трехклеточное пыльцевое зерно; цитоплазма заполнена крахмальными зернами.

кой; вакуоль заполняет ее почти полностью, оставляя тонкую пленку цитоплазмы по периферии плазмалеммы с хорошо различимым ядром, смещенным в один конец микроспоры; интина хорошо развита и заметно утолщена у проростковой апертуры. К позднему периоду вакуолизации микроспора значительно увеличивается в объеме, но вакуоль не выдерживает такого темпа роста и ее размер составляет примерно половину диаметра микроспоры (рис. 11, 6).

У большинства растений период вакуолизации заканчивается первым пыльцевым митозом. Это деление дает вегетативную и генеративную клетки. Последняя позднее делится снова, образуя две клетки, или спермии. Ядро вегетативной клетки контролирует функционирование пыльцевого зерна и пыльцевой трубки.

Митоз микроспоры — это неравное деление: генеративная клетка заметно меньше, чем вегетативная. Вегетативное ядро увеличивается в ходе созревания пыльцы, часто становясь лопастным. Генеративная клетка, вначале полусферическая, обычно плотно прилегает к интине. Она отличается от обычной соматической клетки тем, что вместо целлюлозной оболочки сначала откладывается каллозная. Каллозная оболочка эфемерна и существует не более 24 часов. Затем полисахаридная оболочка разрушается и заменяется двумя мембранными слоями. Генеративная клетка обычно содержит цитоплазматические органеллы, включая эндоплазматический ретикулум, митохондрии, пластиды и рибосомы. Эти органеллы могут играть важную роль в передаче зиготе мужских цитоплазматических детерминант при оплодотворении.

В двуклеточном пыльцевом зерне генеративная клетка постепенно удлиняется и вступает в задержанную митотическую профазу. Деление, которое должно дать две гаметы, не происходит до тех пор, пока пыльца не прорастет. В трехклеточном пыльцевом зерне, например у злаков (см. рис. 11, 12), деление происходит во время созревания пыльцы: два ядра гаметы вначале разделяются клеточной пластинкой, затем она разрушается и заменяется окружающими мембранами. Таким образом, два спермия являются действительно клетками, хотя и сильно редуцированными. Клетки-спермии могут содержать ряд органелл и принимают удлиненную или нитевидную форму.

Период, следующий за первым пыльцевым митозом, называется *периодом созревания*. Вудард показал на пыльце *Tradescantia*, что во время созревания происходит пятикратное увеличение содержания белка. Центральная вакуоль становится гантелевидной и прогрессивно уменьшается по мере продолжения цитоплазматического синтеза. Поздний период созревания следует различать по началу накопления углеводов в пыльцевом зерне, которое легко определить по появлению больших крахмальных зерен в плотной невакуолизированной цитоплазме.

Объем пыльцевого зерна злаков в период от высвобождения микроспор из тетрад до созревания увеличивается в 500 раз. Описанные явления относятся к большинству растений, у которых было исследовано развитие пыльцы, но существуют интересные исключения. Это в основном небольшие изменения в последовательности этапов развития пыльцевого зерна, хотя иногда может меняться и вся последовательность. Примером может служить необычная нитевидная пыльца некоторых морских трав. Первое деление микроспоры происходит вскоре после ее высвобождения из тетрад, так что период вакуолизации начинается скорее после, чем до первого пыльцевого митоза. Для большинства видов характерен короткий период развития, причем интервал между высвобождением микроспоры из тетрад и пыльцевым митозом составляет около пяти дней у *Tradescantia*, кукурузы и канареечника, 15 дней у лилии и более 30 дней у некоторых орхидных. У многих древесных растений между мейозом и созреванием пыльцы может быть продолжительный период покоя.

2.4. БИОЛОГИЯ КЛЕТОК ПЫЛЬЦЕВОГО ЗЕРНА

Пыльцевое зерно ведет себя как одноклеточный организм, несмотря на то что зрелая пыльца состоит из двух или трех клеток. Ультраструктура пыльцы показана на рисунке 12, где в качестве примера использовано пыльцевое зерно райграса. Пыльцевое зерно однопоровое, трехклеточное. Самая большая клетка — вегетативная — имеет лопастное центральное ядро, содержащее хроматин и единственное ядрышко. Ядерная оболочка пронизана множеством пор, сообщающихся с цитоплазмой и связанных с мембранной системой эндоплазма-

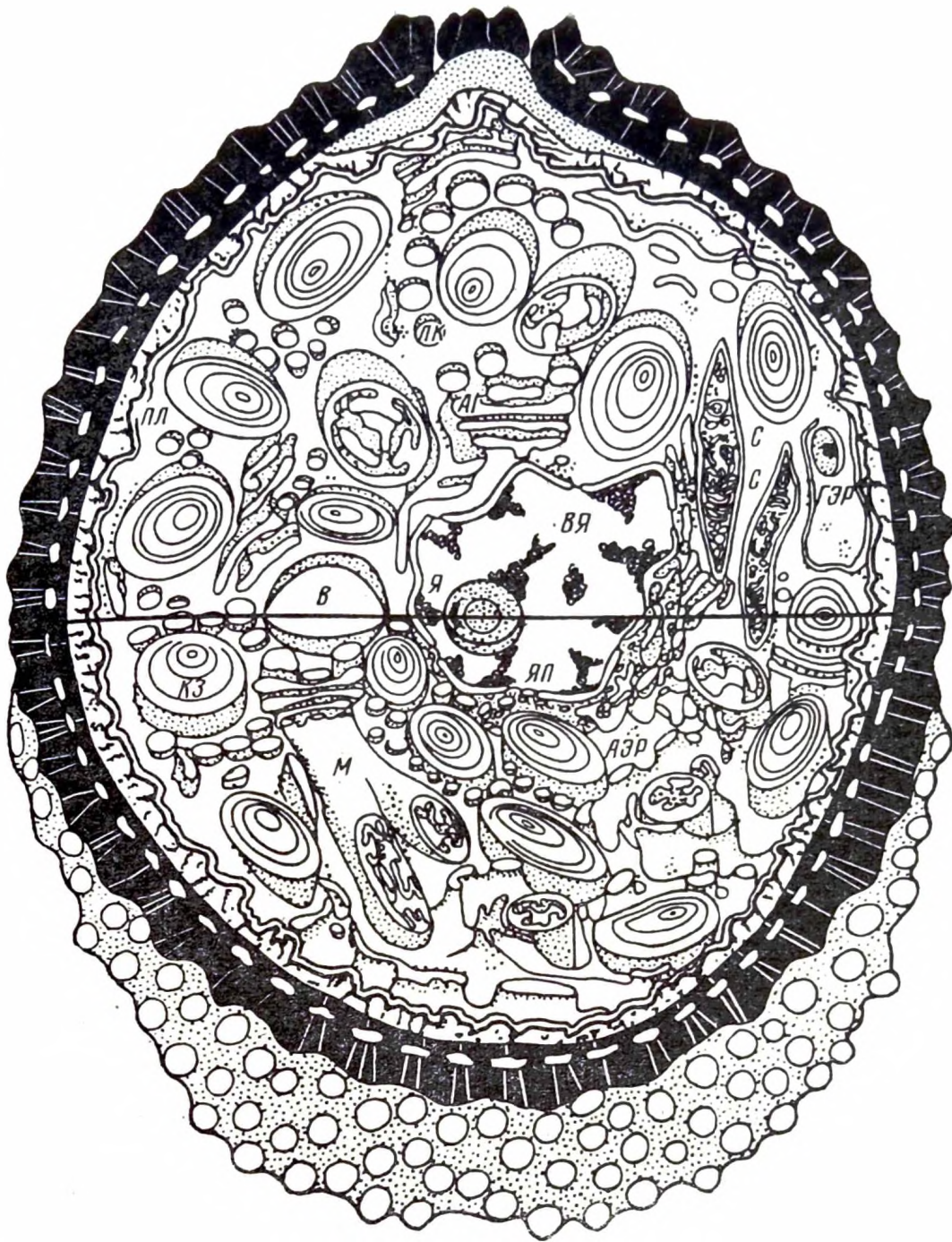


Рис. 12. Схема пыльцевого зерна райграса, показывающая ядро, цитоплазматические органеллы, слои оболочки и их взаимоотношения (масштаб не соблюден, число органелл сокращено). Слои оболочки пыльцевого зерна: экзина (показана черным), пронизанная радиально ориентированными микропорами (показаны белым); интина (показана точками), утолщенная в районе единственной простковой поры (самая верхняя часть пыльцевого зерна на рисунке). Для простоты плазмалемма вегетативной клетки не показана (схема основана на электронных фотографиях и диаграмме растительной клетки, заимствованной у Gunning, Steer, 1976):

АЭР, ГЭР — агранулярный и гранулярный эндоплазматический ретикулум; *М* — митохондрия; *АГ* — аппарат Гольджи; *КЗ* — крахмальное зерно; *В* — вакуоль; *ЛК* — липидная капля; *ПА* — плазмалемма; *ВЯ* — ядро вегетативной клетки; *Я* — ядрышко; *ЯП* — ядерная пара; *С* — спермии — клетки, окруженные собственной плазмалеммой.

тического ретикулума. Ядро лежит внутри цитоплазмы, которая заполнена запасными органеллами: углеводы отложены в крахмальных зернах, липиды — в сферосомах, белки — в мембранных пузырьках, ассоциированных с эндоплазматическим ретикулумом. В биосинтезе этих запасных веществ участвуют следующие органеллы: аппарат Гольджи — в синтезе углеводов, агранулярный и гранулярный эндоплазматический ретикулум — в синтезе белков. Цитоплазма также содержит множество митохондрий и пластид, обеспечивающих метаболические потребности клетки [7]. Запасные вещества мобилизуются во время прорастания пыльцевого зерна и поддерживают растущую пыльцевую трубку, пока она не вступит в контакт с тканью столбика, из которой может извлекать дальнейшее питание.

Две другие клетки — это спермии, лежащие внутри вегетативной клетки. Двухядерные пыльцевые зерна содержат одну генеративную клетку, которая сходна со спермиями, но крупнее их. Вначале цитологи, используя световой микроскоп, расходились во мнениях в отношении того, являются ли спермии клетками или голыми ядрами. Эта проблема была решена в 1965 г. Ларсоном, который с помощью электронно-микроскопических наблюдений показал, что спермии кукурузы имеют свою собственную цитоплазму и окружены двойной мембраной, т. е. являются настоящими клетками. Каждый спермий представляет собой удлиненную структуру размером примерно 8×14 мкм, окруженную четко выраженной плазмалеммой и, кроме того, плазмалеммой вегетативной клетки. Ядро спермия — округлое с пористой ядерной оболочкой. Для находящихся в цитоплазме органелл по сравнению с органеллами вегетативной клетки характерна тенденция к редукции внутренней структуры. Они включают аппарат Гольджи, митохондрии, пузырьки эндоплазматического ретикулума и полисомы. У некоторых растений также идентифицированы пластиды.

Плазмалемма вегетативной клетки окружена двуслойной оболочкой. Внутренний слой — интина — содержит много радиально ориентированных трубочек, состоящих из белкового материала, и характерно утолщен в районе единственной апертуры благодаря присутствию *промежуточного слоя* (Zwischenkörper). Наружный слой — покровная экзина — и оба составляющих ее слоя —

нэксина, или подстилающий слой, и сэксина пересечены тонкими каналами, микропорами.

Наружная поверхность зрелой пыльцы обычно покрыта клейким пигментированным материалом, богатым липидами. Кноль в 1930 г. назвал его *полленкит* (пыльцевой цемент). Это продукт секреции тапетальных клеток, клеящие свойства которого обусловлены маслянистой и белковой природой, а цвет — каротиноидными пигментами. Он особенно обилен в пыльце растений, опыляемых насекомыми, по-видимому, для того чтобы усилить прилипание пыльцы к телу опылителей. У некоторых растений, например у *Rhododendron* (семейство Ericaceae) и *Oenothera* (семейство Onagraceae), могут формироваться висциновые нити, связывающие пыльцевые зерна. В пыльниках этих растений пыльцевые зерна соединены между собой и высвобождаются как нити пыльцевого мешка может быть соединено вместе и образует поллиний (см. стр. 13). Полленкит может не только защищать спермию от ультрафиолетового излучения благодаря содержащимся в нем пигментам, адсорбирующим ультрафиолетовые лучи. Он может также выделять вещества. В полленките капусты и других крестоцветных были найдены гиббереллиноподобные ростовые гормоны, называемые брассинами.

Готовые к рассеиванию пыльцевые зерна заключены в свои защитные оболочки и находятся в состоянии временного покоя. В 1920-х годах Ноултон и Винсон показали их исключительно низкую респираторную и метаболическую активность. Содержание воды в пыльце уменьшено до 10—15%, как в семенах. Однако покой пыльцы зависит скорее от состояния гидратации, чем от наличия какого-либо ингибитора, регулирующего покой семян.

3. РАСПРОСТРАНЕНИЕ ПЫЛЬЦЫ

Пыльники могут вскрываться двумя путями. Чаще всего они растрескиваются продольно. Пыльца может быть также высвобождена с помощью крышечки или клапана через конечное отверстие. В семействе Ericaceae клапан приводится в действие опыляющим насекомым, которое сжимает пыльники (*Rhododendron*) или наносит по ним удар (*Vaccinium* или *Trunbergia*).

У растений некоторых родов, например у мангустана (*Garcinia*) из семейства Guttiferae, механизм вскрывания пыльника вообще отсутствует и пыльца должна быть насильственно извлечена насекомым-опылителем.

Кроме того, пыльца может высыпаться из пыльника, растрескивающегося в закрытом цветке, когда она откладывается внутри цветка. У *Lechenaultia* (семейство Goodeniaceae) пыльца удерживается в сумкообразной структуре, которая после сбора пыльцы векторами становится частью рыльца. У телопеи (*Telopea*) и других Proteaceae пыльца находится на вершине колонки рыльца, которое принимает ее только после удаления пыльцы птицами-опылителями (см. рис. 15). В цветках колокольчика *Campanula* (Campanulaceae) и подсолнечника (Compositae) выметывающие волоски на удлиняющемся рыльце выталкивают глыбки пыльцы из пыльников, пыльца оказывается снаружи цветка, и это облегчает ее сбор насекомыми-опылителями. Подобный процесс особенно интересен у *Centaurea*, одного из родов трибы цинаровых, где пыльца выделяется только при сокращении тычиночных нитей вследствие их раздражения насекомым-опылителем. Высказано предположение, что этот механизм предотвращает «кражу» пыльцы насекомыми, не принимающими участия в опылении, или защищает ее от ветра и дождя.

3.1. АДАПТАЦИЯ К ОПЫЛЕНИЮ ВЕТРОМ

Только около 30 из более чем 300 семейств цветковых растений имеют приспособления для распространения пыльцы с помощью ветра, называемого анемофилией. Семейства, в которых большинство родов относит-

ся к ветроопыляемым, включают Gramineae (злаковые), Cyperaceae (осоковые), Juncaceae (ситниковые), Salicaceae (ивовые), Chenopodiaceae (маревые) и Urticaceae (крапивные). Среди нескольких семейств, преимущественно опыляемых животными-опылителями, некоторые роды также являются ветроопыляемыми, например амброзия (*Ambrosia*) из семейства Compositae и ясень (*Fraxinus*) из семейства Olaceae. Эта особенность часто ассоциируется с разделяющей полостью при наличии однодомности (амброзия и береза) или двудомности (дуб и тополь).

Приспособленность растений к ветроопылению выражается в редукции частей цветка, увеличении продукции пыльцы и величины рыльца. Длинные тычиночные нити выносят пыльники далеко наружу от раскрытых прицветников. Пыльники слабо прикреплены к тычиночным нитям, подвижны, могут вибрировать и двигаться в воздушных потоках, что способствует высвобождению пыльцы. Пыльники ветроопыляемых видов раскрываются только в благоприятную погоду, когда тепло и сухо, т. е. в основном только в дневные часы. Цветки одних трав раскрываются рано утром и поздно вечером, тогда как другие имеют один период цветения в течение дня.

Раскрытие цветков растений ржи, готовых к цветению, можно экспериментально индуцировать путем их затенения в течение 10 сек. Йохансен (Дания) показал в 1966 г., что вспышка цветения следует с разрывом в две минуты. По его мнению, резкое уменьшение солнечной радиации, в естественных условиях связанное с прохождением облаков, может служить основным триггером для массового цветения злаков. Раскрытие цветков индуцируется лодукулами — маленькими белыми, похожими на лепестки структурами внутри цветка, которые быстро набухают у основания, выдвигая наружу зеленые нижние чешуи цветка. В то же время тычиночные нити неожиданно увеличиваются за счет быстрого удлинения составляющих их клеток примерно с 2 мм до конечной длины 7—10 мм со скоростью, достигающей у ржи 1,6 мм/мин. Полагают, что вскрытие пыльника и высвобождение пыльцы происходят вследствие потери воды эндотецием. Цветки остаются раскрытыми в течение 5—15 мин, затем колосковые чешуи медленно закрываются

Этот процесс был прекрасно описан Задереллом в 1909 г. (цит. по Arber A., "The Gramineae", Cambridge University Press, 1934).

Колосья ржи, находившиеся в затемненной комнате, были внезапно выставлены на солнечный свет: «в следующие полминуты слышатся характерный шорох и нежное потрескивание; колосковые чешуи начинают ослаблять свои объятия... То тут, то там между ними застенчиво выглядывают кончики прелестных фиолетовых пыльников, и начинается общая суматоха. Кажется, что в каждой цветке между сестринскими пыльниками начинается соревнование за то, чтобы скорее покинуть свое тесное жилище! Хрупкая и нежная тычиночная нить удлиняется все больше и больше, она уже не может далее поддерживать тяжелый пыльник и он опрокидывается, а за ним следуют другие, разбрасывая вокруг себя маленькие облачки пыльцевых зерен. Тычинки извиваются и дрожат в волнении, выпрямляясь до самого кончика. Появляется все больше и больше пыльников, облачки пыльцы становятся все более многочисленными и крупными, наконец, все цветки включаются в опыление и миллионы пыльцевых зерен покрывают стол вокруг сосуда».

Массовое появление пыльцы трав можно наблюдать тихим утром в поле. Когда первый ветерок волнует цветки, пыльца поднимается маленькими облачками, образуя дымку над полем. Если траву не скашивать и не стравливать скоту, один гектар райграса даст 210 кг пыльцы за сезон цветения. Выход пыльцы широко варьирует в зависимости от вида трав. Например, на посевах таких распространенных видов, как райграс, ежа сборная, бухарник шерстистый и канареечник, каждый цветущий колос дает от двух до пяти миллионов пыльцевых зерен, тогда как растения костра и овсюга выбрасывают менее 1000 зерен.

3.2. ПЕРЕНОС ПЫЛЬЦЫ НАСЕКОМЫМИ И ДРУГИМИ БЕСПОЗВОНОЧНЫМИ

Распространение пыльцы животными предусматривает специфическую коадаптацию между цветком и опылителем. Сама пыльца обычно покрыта клейким веществом, обеспечивающим ее прилипание к телу насекомого. Она распространяется комочками, а не отдельными зернами, так как этим обеспечивается удобная величина груза для опылителя. Такой принцип наиболее ярко выражен у некоторых семейств, где для обеспечения эффективного распространения пыльцы подключаются особые механизмы. Например, у *Rhododendron* (Ericaceae) клейкое покрытие пыльцевых зерен усилено висциновыми нитями и пыльца распространяется в виде длинных «связок»; у определенных орхидных и ластовневых пыльца склеивается в массы или особые структуры (полли-

нии), которые представляют собой цельный пылевой груз.

Для установления прямых и частых контактов между цветком и опылителем существуют особые аттрактанты: нектар, пыльца или специфический аромат. Кроме того, цветки посещаются различными видами опылителей. В отсутствие прямых аттрактантов опыление может происходить только в результате случайных визитов. Утверждают, что именно таким образом ухвертки и кузнечики опыляют по ночам подсолнечник.

Перечень насекомых-опылителей дан в таблице 1. Прimitивные насекомые копошатся в цветке, при этом

1. Насекомые-опылители и их адаптации

Насекомые	Адаптация				
	личинка питается		взрослая особь питается		
	нектаром	пыльцой	нектаром	пыльцой	пахучими веществами
Thysanoptera					
Трипсы	—	—	+	—	—
Coleoptera					
Различные жуки	—	—	+	+	—
в том числе навозные	—	—	+	+	+
Diptera					
Различные мухи	—	—	+	+	—
в том числе навозные	—	—	+	+	+
Hymenoptera					
Symphyta: пилильщики	—	—	+	+	—
Terebranthès, Ichneumonidae:					
осы-наездники (мимикрия цветка)	—	—	+	—	—
Aculeata, Formicidae:					
муравьи	+	—	+	—	—
Vespidae: осы	+	+	+	—	—
Apioideae: пчелы	+	+	+	+	—
Lepidoptera					
Rhopalocera: бабочки (дневные садятся на цветки)	—	—	+	—	—
Heterocera: моли (ночные бабочки)					
совки (садятся на соцветия)	—	—	+	—	+
бражники (свободный полет)	—	—	+	—	+

их ноги и тела в большей или меньшей степени покрываются пылью, часть которой может попасть на рыльце цветка. Именно так ведет себя трипс *Taeniothrips eriseae*, опыляющий вереск *Calluna vulgaris*. Тетрады пыльцы вереска прилипают к телу трипса, покрытому нектаром. Мужские особи трипсов встречаются редко, и самки в поисках самца передвигаются от цветка к цветку, перенося пыльцу.

Важными опылителями тропических цветов служат жуки, имеющие особые приспособления для жевания пыльцы. У *Nemognathus*, например, максиллы по длине обычно превосходят тело насекомого. Жуков привлекает к цветкам их запах. Растения тропического семейства *Apocynaceae* имеют фруктовый запах, а *Calycanthus* — бродильный. Жуки питаются липкой пыльцой и могут при этом осуществлять опыление. В основании цветка *Calycanthus occidentalis* (каликантус) расположена ловушка. Здесь ряды спирально свернутых красных листочков околоцветника наклонены внутрь и покрывают пыльники и пестик. Фруктовый запах цветка привлекает жука *Colopterus*, который проникает в ловушку и поедает особые плодовые тельца, формирующиеся из стерильных пыльников. Когда жук оказывается внутри, лепестки околоцветника рефлексивно закрывают выход, удерживая до десяти жуков в одном цветке. Вначале восприимчивые рыльца увядают перед растрескиванием пыльника, которое происходит не раньше чем через два дня после раскрытия цветка. Затем цветок раскрывается полностью, освобождая покрытых пыльцой жуков, которые посещают вновь раскрывающиеся цветки и осуществляют перекрестное опыление.

Сходные улавливающие механизмы привлекают падальных или навозных мух, особенно для опыления аронников, которые могут издавать запах разлагающихся фекалий человека. Более примитивные типы мух просто ищут нектар в пахучих цветках, например плюща (*Hedera helix*) и различных зонтичных, тогда как у высокоадаптированных мух хоботок очень удлинен, что облегчает питание нектаром. Так, хоботки жужжал (*Bombyliidae*) достигают 10 мм, а слепни и длиннохоботницы Южной Африки имеют хоботки длиной 50 мм. Мухи не нуждаются в пыльце для выкармливания личинок, поэтому их опылительные функции нерегулярны.

Род *Hymenoptera* включает несколько экономически

наиболее важных насекомых-опылителей. Из них только осы и пчелы кормят своих личинок пылью (табл. 1). Среди взрослых насекомых лишь пилильщики и пчелы используют пыльцу как источник белка. Муравьи являются известными потребителями нектара и меньше известны как опылители. Широко распространенное еще с викторианских времен домашнее растение *Aspidistra* опыляется муравьями, которые питаются обильным нектаром ее пурпурных цветков, расположенных у основания растения на уровне почвы. В тропических пустынях, например в Сахаре, муравьи играют важную роль при опылении различных видов *Euphorbiaceae*. Растения, относящиеся к этому семейству, имеют наружные нектарники, легкодоступные для муравьев, которые являются одними из немногих насекомых, способных переносить большие перепады температур.

Наиболее любопытный вариант адаптации, связанный с опылением, — это приспособленность самцов некоторых перепончатокрылых, например, ос-ихневмонид,

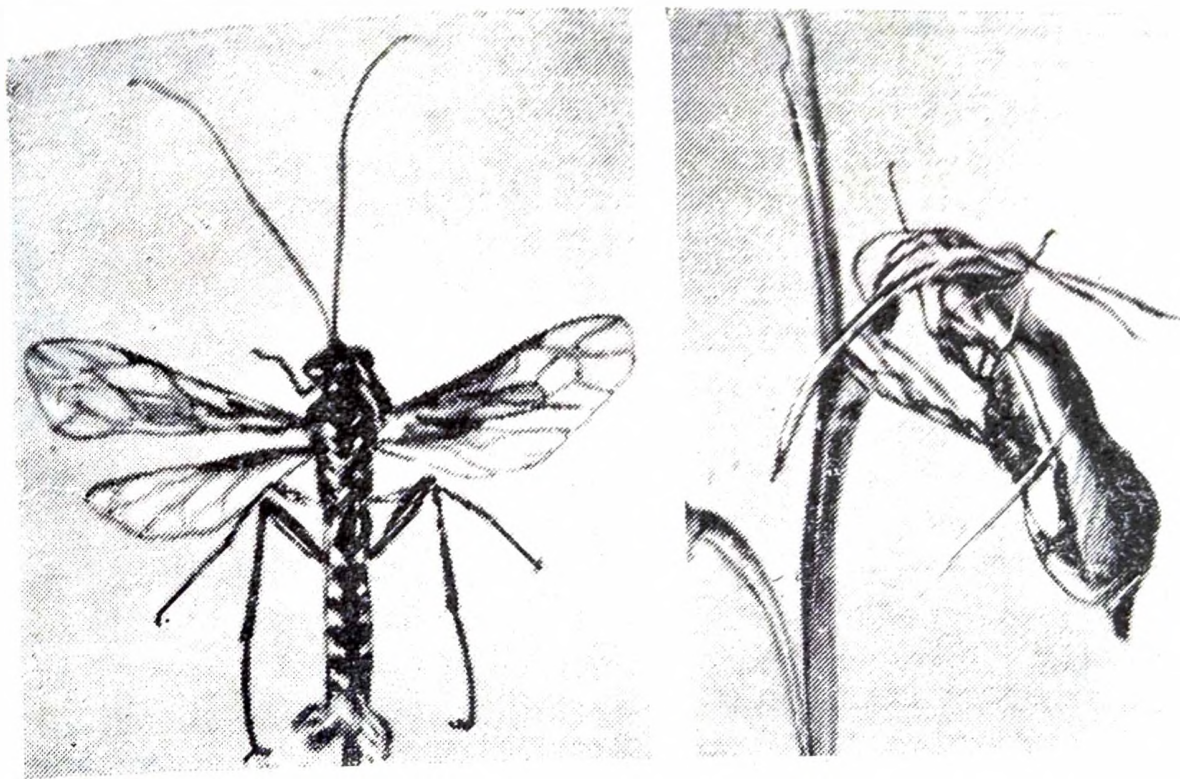


Рис. 13. Опыление австралийской орхидеи *Cryptostylis leptochila* осой-наездником. Слева — оса приближается к цветку своей хвостовой частью с брюшком, обращенным к рыльцу; справа — обхватив нижнюю губу цветка усиками, насекомое вздрагивает и затихает, а затем покидает цветок, неся пару поллиниев на брюшке. Оса посетила один за другим три цветка в короткое время (по Coleman E., The Victorian Naturalist, 1930, 46, 237).

к опылению определенных орхидных. Цветки привлекают самцов тем, что по форме они напоминают самок. Молодой самец, обычно еще не встречавший самку, подлетает к цветку, при попытке совокупиться касается клювика рыльца своим телом и уносит поллинии (рис. 13). Перелетая с цветка на цветок и повторяя описанные действия, насекомое осуществляет перекрестное опыление. Поллинии орхидных всегда располагаются в особом месте на теле насекомых: ихневмониды переносят поллинии *Cryptostylis leptochila* (рис. 13) на брюшке, поллинии *Platanthera chlorantha* — на глазах, поллинии *P. bifolia* — на хоботке и поллинии *Sabia pratensis* — на груди. Осы могут переносить поллинии на большое расстояние к другим цветкам.

Трутней пчел привлекают цветки других орхидных, воспринимаемые ими как насекомые-враги, вторгшиеся на их территорию. Отражающая ультрафиолетовые лучи центральная часть цветка, указывающая путь к нектару, внешне напоминает насекомое, и во время агрессивной реакции трутней может происходить опыление. Пыльца орхидных переносится массами и недоступна для питания. Поэтому цветки привлекают таких пыльценосных насекомых, как пчелы, выделяя нектар.

В сравнении со всеми другими насекомыми пчелы наиболее активно участвуют в опылении. Для них характерен широкий круг поведенческих реакций — от относительно простых у одиночных пчел до сложных у медоносных и других общественных видов. Многие одиночные пчелы, например из семейства *Prosopididae*, имеют короткие ротовые органы и поедают пыльцу, позднее отрывая ее для расплода. Пчелы-листорезы (*Megachilidae*) собирают пыльцу на брюшке, тогда как все высокоорганизованные пчелы собирают ее на волосистой поверхности ног (низшие типы) или в корзиночки на задних ногах (наиболее высокоразвитые). Крупные пчелы — сильные насекомые, способные раздвигать части цветка в поисках пыльцы или нектара. Такие растения, как дельфиниум и аконит, имеющие открытые цветки с длинными шпорами, опыляются исключительно пчелами, тогда как закрытые цветки многих представителей *Labiatae*, *Papilionaceae* и *Scrophulariaceae* опыляются шмелями. Шмели могут переносить значительное количество пыльцы, и, даже если они пытаются стряхнуть всю пыльцу, прилипшую к их опушению, ее остается достаточно

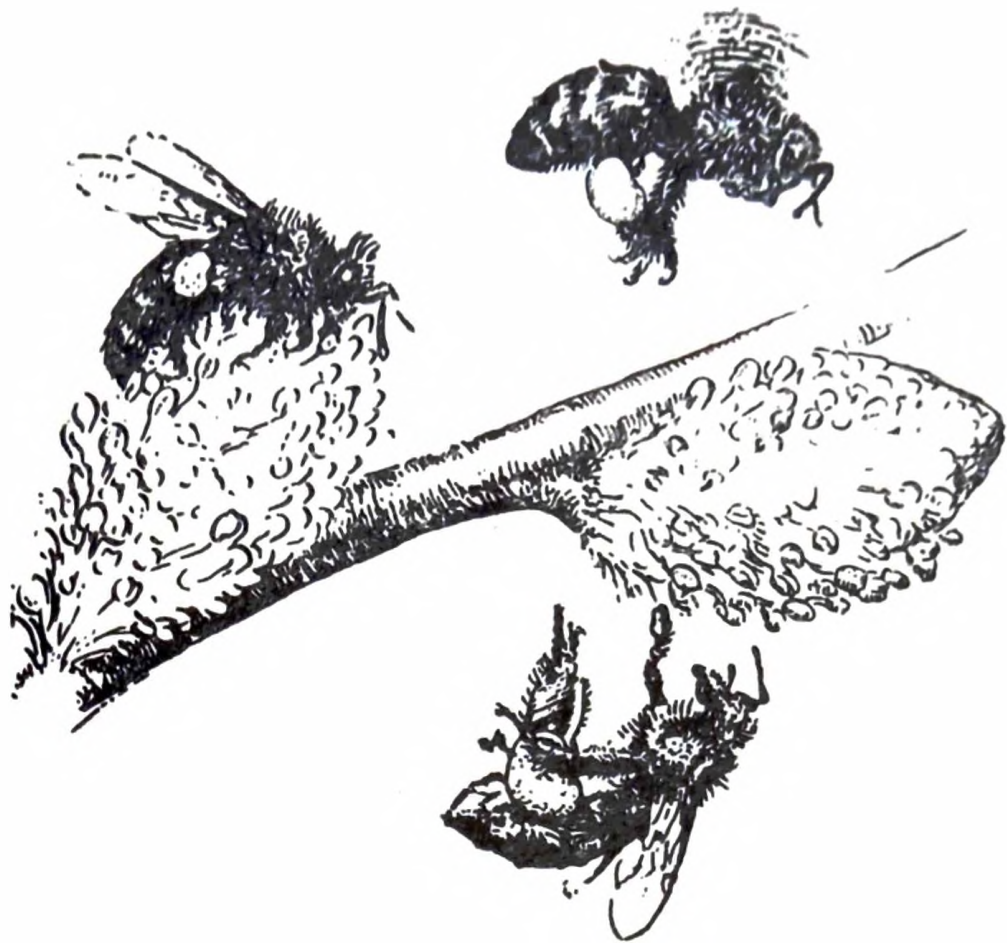


Рис. 14. Пчелы, работающие на сережках ивы. Пчела слева соскребает мандибулами пыльцу с пыльников; пчела справа внизу переносит мед с язычка к месту отложения валиков; летящая пчела справа вверху с помощью средних ног придает определенную форму своему грузу (по Hodges, 1974).

для опыления. Адлер (1966) показал, что для хорошего завязывания семян в цветках арбуза необходимо восемь посещений пчелами.

Медоносные пчелы посещают цветки, которые могут предоставить пыльцу, или нектар, или то и другое. Английский пчеловод Дороти Ходжес описала в 1952 г., как она «наблюдала процессию пчел, возвращающихся с поля, с грузом пыльцы то темно-коричневого или черного цвета, то светящимся яркими красками — оранжевыми, желтыми, красными или зелеными». Пчелы смешивают пыльцу с содержащимся в их медовом зобике нектаром в пасту, формируя пыльцевой груз. Это зачаровывающая процедура. Пчела счищает пыльцу с тела язычком и ногами, перенося ее на щеточки средних ног (рис. 14). Кончики задних ног сложены вместе, тогда как кончики средних ног помещены между ними и выдвинуты вперед. По описанию Ходжес, «в результате пыльца, превратившаяся в клейкую массу, откладывается в ви-

де плотных валиков на внутренней стороне кончиков задних ног. Когда на них собирается достаточно пыльцы, происходит последняя операция. На дистальном конце с внутренней стороны голени задних ног расположены сильные гребни, направленные против отложенных на кончике противоположной задней ноги валиков пыльцы ... и пчела толкает их вниз, вычесывая таким образом компактную массу влажной пыльцы в пыльцевой пресс между гребнем и поверхностью противоположной ноги. Сустав между голенью и лапкой закрывается, пастоподобная пыльца продавливается в пыльцевой пресс и выталкивается наружу и вверх... укладываясь на гладкое вогнутое днище пыльцевой корзиночки».

По возвращении в улей пчела откладывает пыльцу в пустые или частично заполненные восковые ячейки. Она опускает задние ноги в ячейку и выдавливает пыльцу средними ногами. Другая пчела плотно спрессует пыльцу и, когда ячейка заполнится, запечатает ее медом для сохранения. Каждая ячейка содержит около 15—20 носок пыльцы весом от 7 до 15 мг. Запасенная таким образом пыльца называется пергой. Во время хранения она может подвергаться биохимическим изменениям, включая увеличение кислотности и инверсию содержащейся в ней сахарозы, накапливает большое количество гистамина. Многие из этих изменений осуществляются за счет микробиального загрязнения, так как с образованием перги связана особая бактериальная флора.

Виды запасаемой пыльцы варьируют в зависимости от сезона цветения. По данным Джерри и Аллена (1957), в Европе ранней весной (февраль — март) в первую очередь происходит сбор пыльцы с древесных пород, в частности с орешника, тополя, ослы и ивы. Поздней весной (апрель — май) преобладает пыльца плодовых деревьев, одуванчика и крестоцветных, а также дуба и ясеня. Ранним летом пчелы собирают преимущественно пыльцу клевера, горчицы, окопника, мака и других сорняков. Большинство этих растений дает пыльцу от 10—до 16 часов ежедневно, но некоторые открываются только утром, между 6 и 10 часами; к ним относятся роза, мак, крестовник, *Verbascum* и вербена.

Наиболее примитивные чешуекрылые имеют жующие ротовые органы и питаются пыльцой, но более развитые формы питаются исключительно нектаром, ис-

пользуя для этого длинный тонкий хоботок. Бабочки посещают цветки в течение дня и садятся на них в поисках нектара и пыльцы. Наоборот, моли ведут в основном ночной образ жизни и порхают над цветками (см. табл. 1). Взрослая особь потребляет всю собранную пищу, поскольку чешуекрылые не выкармливают гусениц. Моли обладают сильным обонянием, что, по-видимому, является важным видом адаптации для ночного опыления, и могут также опылять исключительно длинные цветки. По способности опылять некоторые цветки бражники могут конкурировать с колибри. Опыляемые чешуекрылыми цветки обычно более нежные, часто имеют подвижные пыльники в противоположность плотным цветкам с фиксированными пыльниками, которые типичны для растений, опыляемых птицами.

3.3. ПТИЦЫ, ЛЕТУЧИЕ МЫШИ И ДРУГИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ КАК ОПЫЛИТЕЛИ

Требования позвоночных к пище много сложнее и больше, чем у беспозвоночных, однако и птицы, и летучие мыши, а также некоторые мелкие млекопитающие поедают пыльцу и нектар как основную часть их рациона и могут участвовать в опылении. Сахар, содержащийся в пыльце и нектаре, служит, по-видимому, основным аттрактантом и источником энергии для очень высокого обменного уровня у колибри, которой необходимо 1,75 Дж/г/ч и которая ежедневно поглощает количество пищи в два раза больше ее собственного веса. Позвоночные имеют большую продолжительность жизни, и пища необходима им круглый год, поэтому как опылители они в основном встречаются в тропических районах, где цветы появляются во все времена года.

Птицы часто добывают нектар, прокалывая цветки. Действительно, в Индонезии встречается один из родов семейства Loganthaceae, у растений которого цветки остаются закрытыми до тех пор, пока их не проколется клювом птица, после чего они взрывоподобно раскрываются.

К птицам-опылителям относятся виды колибри из Нового Света, африканская и азиатская нектарницы, гавайские цветочницы, американские сахарные птицы, австралийские медоеды и попугаи лори. Лори также из-

вестны как щеткоязычные медовые попугаи; это название дано из-за бахромчатого кончика языка, который характерен для птиц, приспособленных к питанию нектаром. Если колибри осуществляют свои функции, порхая перед цветками, другие птицы, например медоеды, садятся на цветки или ветки под ними. Цветки, приспособленные для опыления птицами, должны быть достаточно крепкими, чтобы служить и насестом для птицы, и устоять против повреждения при проникании ее клюва. Опыление птицами — особенность многих растений Австралии. Их цветки часто собраны в соцветия, похожие на подушечку для иголок (что соответствует вышеуказанным требованиям), и окрашены в красный цвет, особенно привлекательный для птиц. Когда раскрываются цветки телопеи (*Telopea*) и многих видов гревиллей (*Grevilla*, Proteaceae), пыльца выдавливается из пыльников на верхушку колонки столбика и может попасть на головки птиц-медоедов, сающихся на соцветия в поисках нектара (рис. 15). При перемещении птицы к бо-

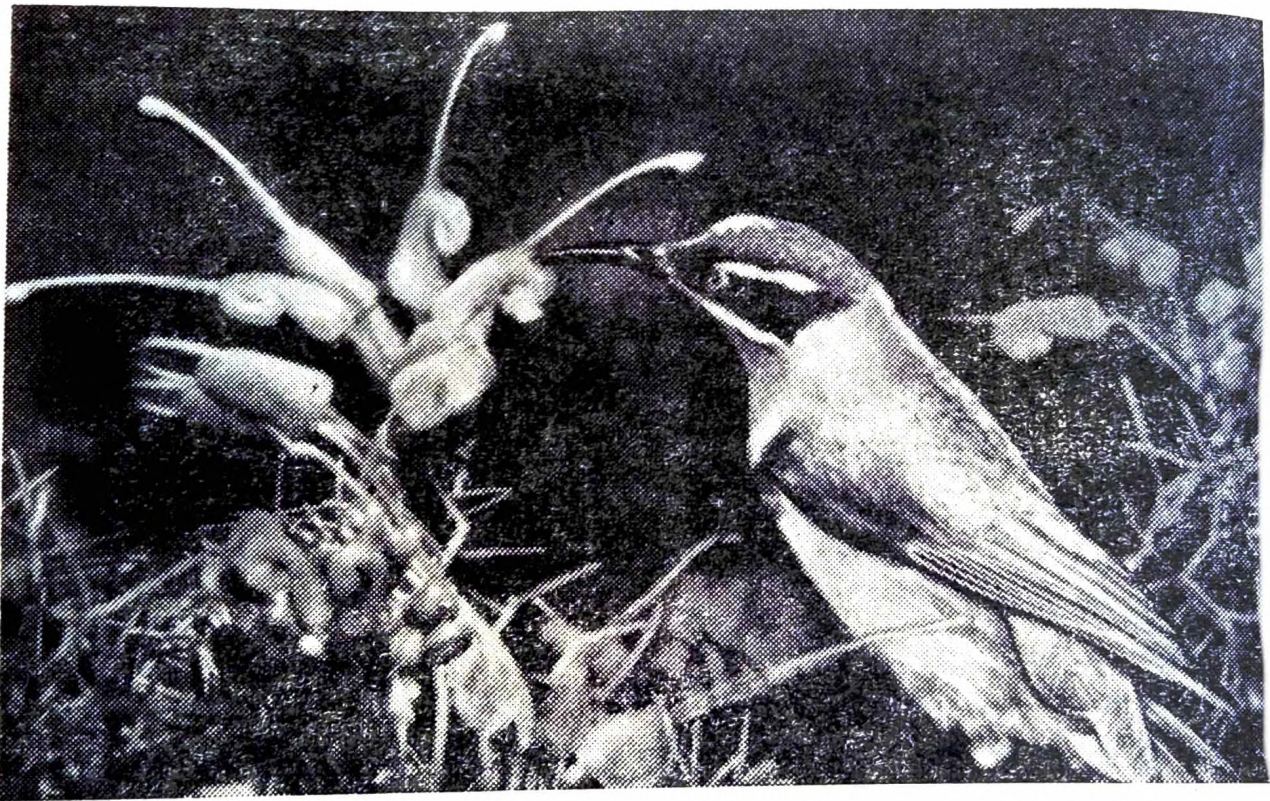


Рис. 15. Австралийский медоед перед опылением цветка *Grevillea*. Во время контакта с предыдущим цветком на голове птицы уже образовалась «шапочка» из пыльцы. Когда медоед полностью погружает длинный клюв в цветок, его головка прикасается к рыльцу, находящемуся на конце колонки, осуществляя опыление (по Morcombe, 1968).

лее старому цветку пыльца попадает на поверхность воспринимающего рыльца.

Первые наблюдения за опылением летучими мышами сделал Бурк во время посещения Богорского ботанического сада в Индонезии в 1892 г. Питающиеся плодами летучие мыши посещали цветки *Freycinetia insignis*, о которой в настоящее время известно, что она опыляется исключительно этими животными. В число опыляемых летучими мышами видов входят банан (*Musa*), баобаб (*Adansonia*), дурман (*Durio*) и хлебное дерево (*Artocarpus*). Цветки этих видов обычно издают характерный аромат, похожий, как говорят, на запах самих животных и напоминающий запах масляной кислоты; цветки банана имеют затхлый запах. У растений, опыляемых летучими мышами, как правило, цветки расположены на длинных свисающих стеблях, которые у деревянистой лианы *Muscina* могут достигать 10 м в длину. Каулифлория, цветки которой расположены непосредственно на ветвях дерева, также является примером характерной адаптации для данного способа опыления, поскольку летучие мыши любят висеть вниз головой во время питания. Цветки опыляемых летучими мышами растений образуют огромное количество пыльцы: баобаб, например, имеет 1500—2000 пыльников в одном цветке. Летучие мыши, питающиеся нектаром и пыльцой, принадлежат к подсемейству *Glossophaginae*, все представители которого отличаются более конической мордочкой и более длинным языком, чем их насекомоядные сородичи. Язык *Myonycteris harrisonii* по длине равен телу. Фогель (1968) показал, что шерсть *Glossophaga* сходна с чешуйками на брюшке шмеля и, по-видимому, служит приспособлением для переноса пыльцы.

Многие мелкие растительноядные млекопитающие поедают цветки и могут опылять их. Деженер в 1945 г. отмечал, что гавайская ночная крыса *Rattus hawaiiensis* карабкается по деревьям *Freycinetia arborea* в поисках сочных прицветников и, поедая их, переносит пыльцу. Баобаб *Adansonia digitata* может опыляться галаго (*Galago*). Некоторые сумчатые, например опоссум-медоед *Tarsipes spencerae* и австралийская эндемичная крыса *Rattus fuscipes*, питаются нектаром, регулярно опыляют собранные в соцветия типа подушечек для иголок цветки некоторых *Proteaceae*, включая банксиану утонченную *Banksia attenuata*.

3.4. ОПЫЛЕНИЕ С ПОМОЩЬЮ ВОДЫ

Проточная вода представляет для рассеивания пыльцы водных растений такую же идеальную среду, как и воздух. Однако, поскольку пыльца наземных растений обычно лопаается при помещении в воду, у водных растений сформировались различные механизмы для защиты своей пыльцы или для адаптации к пресной, солоноватой и морской воде.

Многие водные растения, населяющие все виды водоемов, кроме морей, просто выносят цветки на поверхность воды.

Аналогичным образом некоторые наземные растения опыляются при помощи капель дождя, позволяющих пыльце перемещаться от пыльников к рыльцу, а с брызгами — от цветка к цветку. Определенные водные растения погружены в воду в течение всего жизненного цикла, но «умудряются» осуществлять опыление на ее поверхности.

Один из наиболее эффективных механизмов — это опыление с помощью пузырьков воздуха: мужские цветки, пыльники или даже пыльцевые зерна, заключенные в такие пузырьки, отделяются от погруженного растения и всплывают к поверхности воды, где осуществляется опыление.

В 1869 г. Скотт наблюдал у валлиснерии (*Valisneria*, семейство Hydrocharitaceae) интересный процесс: «под полуденным солнцем неисчислимые цветочки освобождаются от своих оберток и всплывают подобно маленьким воздушным шарикам, пока не достигнут поверхности воды, где чашечка тихо лопаается — два больших противоположно размещенных лепестка выпрямляются, образуя крошечные рули, а третий, меньший, загибается назад, как миниатюрный парус, ... восхитительным образом помогая цветкам в выполнении их миссии по отношению к появляющимся женским цветкам». Женский цветок, вначале погруженный в воду, быстро выносится на поверхность за счет удлинения цветоножки, которая похожа на спираль.

Другой представитель того же семейства — морская трава *Halophila* — адаптирован к опылению в воде иным способом.

Ее сферические пыльцевые зерна высвобождаются в воду на длинных клейких нитях, помогающих

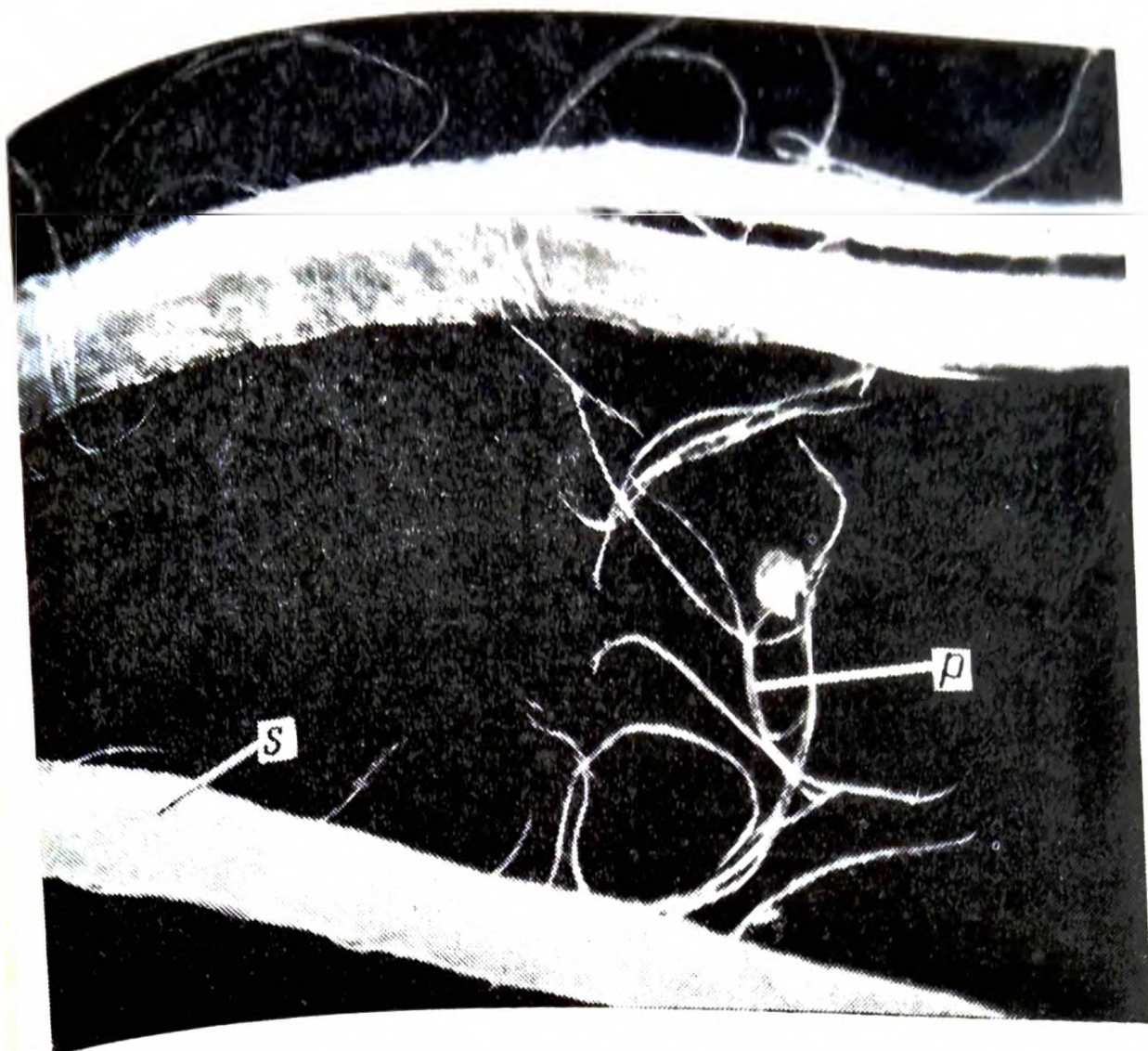


Рис. 16. Нитчатые пыльцевые зерна (*p*) *Amphibolis antarctica* переносятся морскими течениями к гладким клейким рыльцам (*s*) женских цветков, полностью погруженных в воду (по Ducker S. C., Pettitt J. M., Кнох R. В., Aust J. Bot., 1978, 26, 265).

контакту с рыльцами и увеличивающих его возможность. Эти наблюдения были впервые сделаны в 1826 г. французским исследователем и ботаником Годишадом в заливе Шарк (Западная Австралия). Он отметил необычную нитевидную пыльцу морской травы *Amphibolis antarctica* (семейство *Cymodoceaceae*). Она распространяется в воде подобно хлопковому волокну, собранному в длинные веревкообразные массы, в поисках неуловимого женского цветка (рис. 16), поскольку разнополые цветки появляются на разных растениях.

Замечательная особенность пыльцы морской травы заключается в ее способности сгибаться и разгибаться в морских течениях, что существенно при ее длине: например, пыльца зостеры (*Zostera*, семейство *Zosteraceae*) достигает длины 3 мм, а у *Amphibolis* — более

5 мм. Это происходит в результате потери слоя наружной экзины.

Почти все эти водные растения являются однодольными. Виды болотника (*Callitriche*) относятся к двудольным и имеют разнообразные механизмы опыления: для *C. verna*, цветки которого расположены над водой, характерна пыльца с толстой экзиной, напротив, у *C. autumnalis*, полностью погруженного в воду, пыльца не имеет экзины, но покрыта липидами, возможно, защищающими ее от воздействия воды во время путешествия к рыльцу.

4. ПЫЛЬЦА И ОПЛОДОТВОРЕНИЕ

На рыльце цветка может попасть разнообразная пыльца как данного, так и других видов, однако рыльце выбирает только совместимую пыльцу для завязывания семян. Полагают, что этот выбор обусловлен особым взаимодействием между макромолекулами, локализованными на рыльце и в определенных участках оболочки пыльцевого зерна.

4.1. ДВЕ САМОСТОЯТЕЛЬНЫЕ СФЕРЫ ПЫЛЬЦЕВОЙ ОБОЛОЧКИ

Оболочки всех пыльцевых зерен приспособлены к переносу белков и других материалов, происходящих как из самой пыльцы, так и из клеток родительского растения (спорофита). Два слоя пыльцевой оболочки — экзина и интина — представляют собой две различные самостоятельные сферы в отношении их подвижных компонентов (рис. 17). Полости в экзине, сводчатые у покровных типов и открытые у похожих на сетку столбчатых типов, содержат белки и гликопротеины, выделяемые тапетумом пыльника, и часто запечатаны сверху маслянистым поверхностным слоем. Напротив, в слой интины во время его отложения включаются белки, синтезируемые молодой спорой и позднее вегетативной клеткой пыльцевого зерна. Эти белки откладываются в полисахаридном матриксе стенки в форме трубочек или листочков. В пыльцевых зернах, имеющих апертуры, белки интины концентрируются ниже проростковых апертур, тогда как у неапертурных типов располагаются в интине вокруг всего зерна.

Эти продукты, имеющие различное происхождение, находятся внутри пыльцевой оболочки и быстро выделяются при увлажнении пыльцевого зерна, например при попадании на воспринимающую поверхность рыльца. Пути и кинетику выделения содержащихся в оболочке белков можно изучить с помощью простых экспериментов (см. главу 7). Первыми высвобождаются белки, содержащиеся в экзине, они диффундируют из полостей

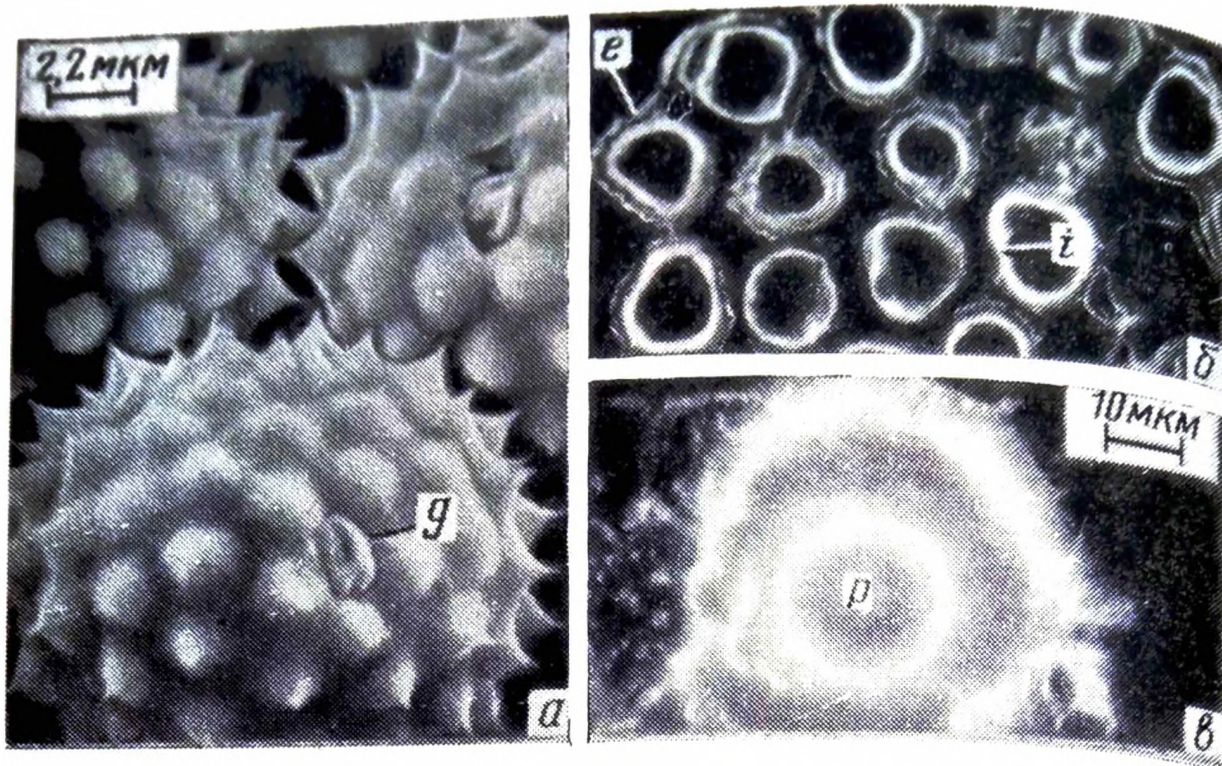


Рис. 17. Характеристика разных сфер оболочки пыльцевого зерна амброзии с использованием флуоресцентно-иммунологического метода (по Howlett V. J., Knox R. B., Heslop-Harrison J., J. Cell Sci., 1973, 13, 603—619; Knox R. B., Heslop-Harrison J., Cytobios, 1971, 4, 49—54):

a — наружная поверхность пыльцевого зерна (*g*), выявленная с помощью сканирующего электронного микроскопа; *б, в* — срезы замороженных пыльцевых зерен после обработки пыльцевых диффузатов флуоресцентно-мечеными антителами кролика. Рисунок *б* показывает связывание антител белками экзины (*e*) и интины (*i*) в виде белых участков в пыльцевых зернах, которые были разрезаны прямо в пыльнике во избежание артефактов, обусловленных диффузией. На рисунке *в* — зрелое сухое пыльцевое зерно (*p*) разрезано в замороженном состоянии непосредственно в желатине после экспозиции в течение 30 секунд. За это короткое время белки диффундировали из мест локализации в оболочке пыльцы и видны как ореол вокруг пыльцевого зерна.

оболочки в течение первых секунд увлажнения (см. рис. 17).

Белки интины выделяются позднее, в течение двух-трех минут, диффундируя из проростковых апертур тех пыльцевых зерен, где интина эффективно запечатана неэкзиной, или со всей поверхности пыльцевого зерна, если неэкзина пронизана каналами. До настоящего времени большинство исследований белков пыльцевой оболочки проводилось гистохимическими методами или включало количественное электрофоретическое их определение в экстрактах пыльцы. Эти эксперименты показали, что указанные места оболочки пыльцы содержат множество ферментов, антигенов и гликопротеинов. Один общий количественный анализ высокомолекуляр-

ных веществ в пыльцевых экстрактах показывает, что белки и углеводы находятся примерно в равных количествах с небольшим добавлением липидов.

Из семян бобовых выделены лектины или агглютинины, которые могут действовать как *растительные антитела*, с удивительной специфичностью связывающиеся некоторыми гликопротеинами растений. Лектины преимущественно связываются сахарами. Впервые их обнаружили по способности взаимодействовать с гликопротеиновыми оболочками клеток животных, вызывая агглютинацию или обособление клеток. Это свойство можно специфически ингибировать предварительным добавлением к лектину простого сахара. Связывающие участки лектинов из семян различных видов бобовых специфичны к определенным сахарам. Лектины способны избирательно связываться с гликопротеинами у поверхности клетки, так как они распознают концевые группы сахаров в цепи, прикрепленной к белку. Так, лектин из канавалии (*Canavalia ensiformis*) — это белок, способный взаимодействовать с глюкозой и маннозой, но не с галактозой; его изолировали, очистили и назвали конканавалином А. В двойных диффузионных тестах в агаре со многими пыльцевыми экстрактами лектин дает преципитаты, и это показывает, что гликопротеины с соответствующей специфичностью к сахарам находятся в оболочке пыльца. Использование лектинов, меченных флуоресцинизотиоцианатом, показало, что конканавалин А связывается белками интины и экзины пыльцевого зерна, свидетельствуя о наличии гликопротеинов в оболочке пыльца.

4.2. РЕАКЦИИ РАСПОЗНАВАНИЯ

Для успешного опыления необходима очень точная степень соответствия и коадаптации между пыльцой и рыльцем — началом пути к женской яйцевой клетке. Попав на рыльце, пыльцевое зерно может прорасти, образуя пыльцевую трубку; она переносит два спермия в зародышевый мешок, где они высвобождаются. Один сливается с женской гаметой — яйцеклеткой, второй — с первичным ядром эндосперма, с тем чтобы сформировать зародыш и эндосперм в процессе двойного оплодотворения, характерного для цветковых растений (рис. 18). Несоответствие на любом этапе этих после-

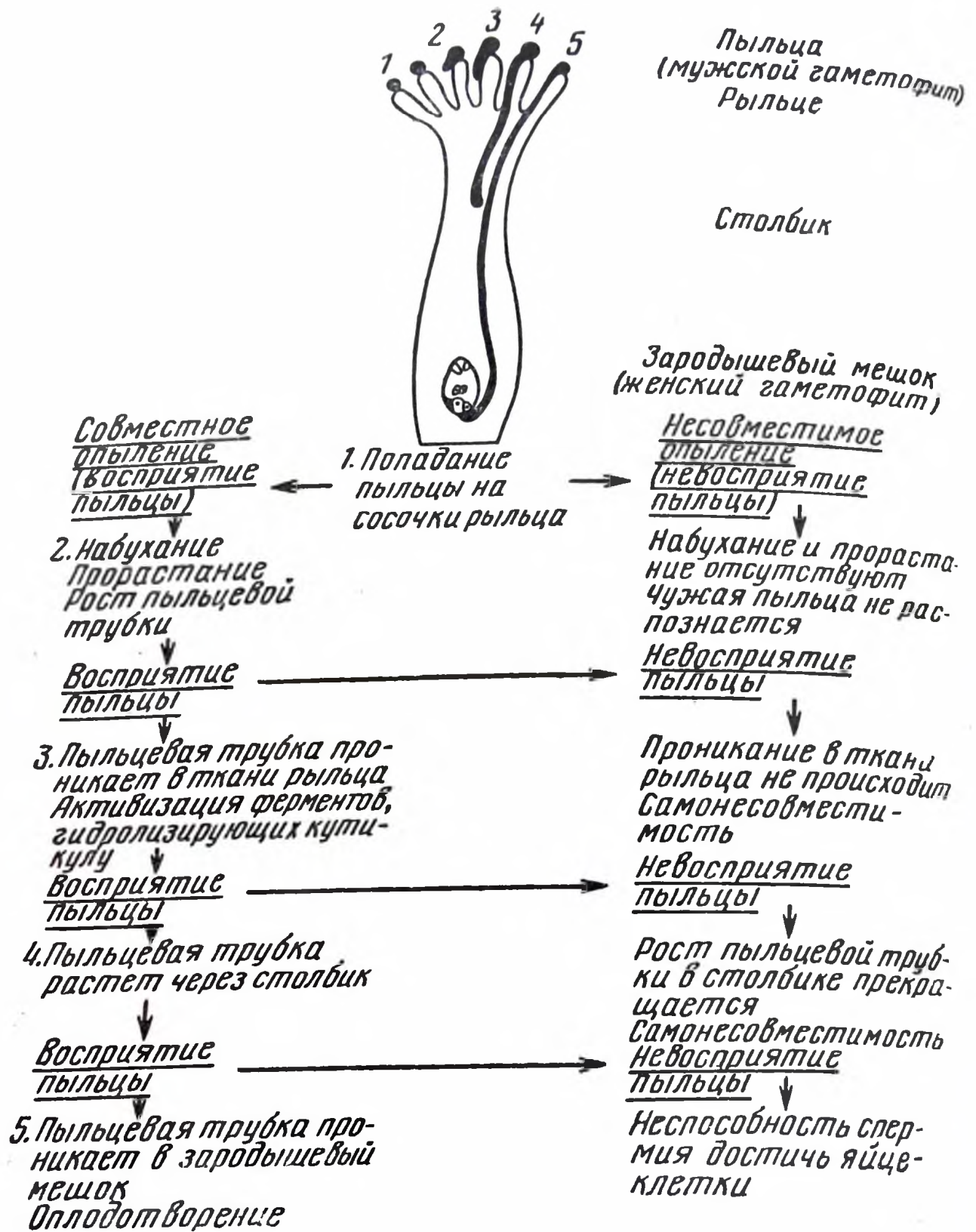


Рис. 18. Диаграмма, показывающая поведение пыльцы и пыльцевых трубок при совместимом и несовместимом опылении. Похожая на руку структура представляет собой пестик, а пыльцеобразные выступы — отдельные сосочки рыльца. Схема основана на наблюдениях растений из сем. Iridaceae, Compositae и Cruciferae, упомянутых в тексте.



Рис. 19. Проращение пыльцы на поверхности рыльца райграса.

довательных событий создает эффективный барьер для функции мужских гамет.

В контакт с поверхностью рыльца вступают самые разнообразные пыльцевые зерна, приносимые воздушными течениями или насекомыми-опылителями (рис. 19). Рыльца гладиолуса (*Gladiolus*, семейство Iridaceae) имеют сухую, но клейкую поверхность. Экспериментально показано, что пыльца растений из других семейств обычно не набухает и не прорастает на них (рис. 20), в то время как пыльца растений из семейства Iridaceae

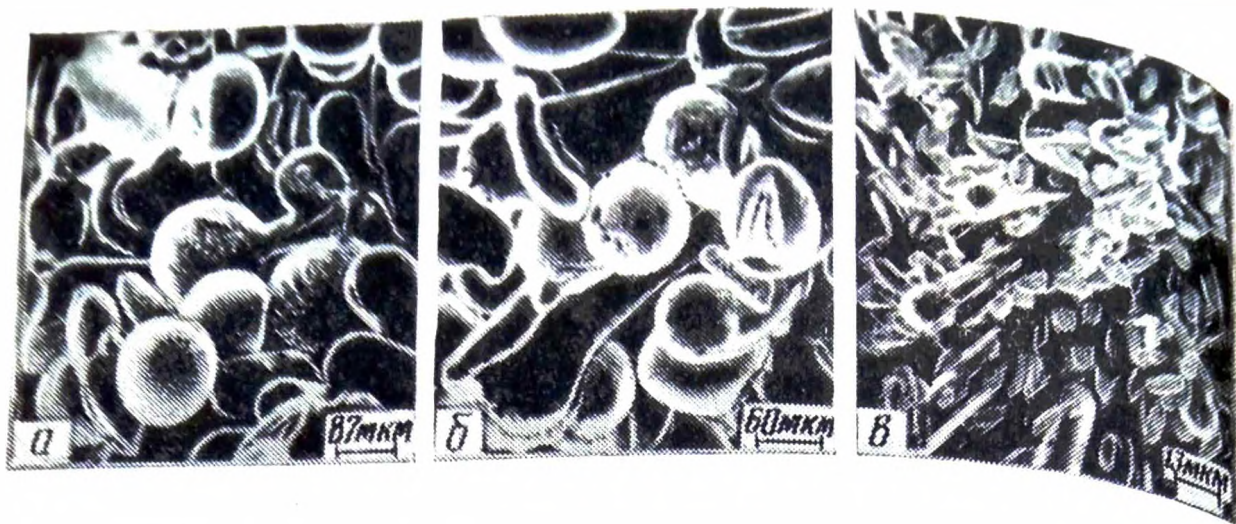


Рис. 20. Микрофотографии живого рыльца гладиолуса через 2 часа после опыления совместимой пылью *Gladiolus* (а), пылью *Crocosmia aurea* (б) и пылью *Gloriosa rothschildiana* (в); получены с помощью сканирующего микроскопа (по Кнох R. В., Clarke A. E., Harrison S., Smith P., Marchalonis J. J., Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A., 1976, 73, 2788).

вступает в контакт с рыльцем. При этом происходит немедленное выделение белков экзины через микропоры, за которым в течение нескольких минут следует выделение белков интины. Эти события сигнализируют о начале роста пыльцевой трубки и прорастании пыльцевого зерна. Одновременно осуществляется второе событие, связанное с распознаванием, — активизация ферментных систем, под действием которых пыльцевая трубка может прокладывать себе путь через стенку клетки рыльца и проникать в нее. Однако пыльцевые трубки растут скорее между клетками столбика или, как у *Gladiolus* и *Lilium*, через канал столбика, который заполнен поддерживающей их рост слизью.

Даже на этой поздней стадии опыления завершение несовместимого скрещивания может быть остановлено (см. рис. 18, ступени 4 и 5). Некоторые формы самонесовместимости проявляются в остановке роста пыльцевой трубки именно на этой стадии. Конечные этапы роста пыльцевой трубки — это ее проникание в зародышевый мешок, когда она попадает во вспомогательную клетку, прилегающую к яйцеклетке, и через открывающуюся пору выделяет (возможно, с некоторой взрывной силой) две гаметы. Одна гамета сливается с ядром яйцеклетки, чтобы сформировать зиготу, другая — с первичным ядром эндосперма, запуская формирование эндосперма. Даже на этой поздней стадии существуют пре-

рывающие механизмы, которые предотвращают оплодотворение, а именно неспособность пыльцевой трубки высвободить мужские гаметы, или, после их высвобождения, — неспособность спермия прикрепиться к яйцеклетке. Оба эти механизма предотвращают слияние гамет. Несовместимость на данной стадии при самоопылении существует у какао (*Theobroma cacao*) и красоднева (*Heimerocallis*).

4.3. КОНТРОЛИРОВАНИЕ ОПЫЛЕНИЯ

Активное невосприятие пыльцы вслед за несовместимым скрещиванием впервые отметил Чарльз Дарвин в 1882 г. Он обнаружил, что после самоопыления пыльцевые массы некоторых орхидных становятся бурыми и некротическими, не разделяются на пыльцевые зерна и не прорастают. Недавно показано, что с реакцией невосприятия связан полисахарид каллоза, которая откладывается в прорастающей пыльце или иногда в клетках рыльца при контакте с несовместимой пыльцой (рис. 21). Природа и скорость этих видимых проявлений несовместимости являются важными последствиями реакций распознавания между пыльцой и рыльцем.

Со взаимодействующими поверхностями клеток пыльцы и рыльца можно манипулировать как физиче-



Рис. 21. Микрофотография, показывающая флуоресценцию каллозы, образуемой пыльцевыми трубками при несовместимом опылении у *Iberis* (Cruciferae).

ски, так и химически, чтобы изменить их способность к взаимному распознаванию. В течение многих лет И. В. Мичурин и его последователи в СССР показывали, что несовместимость между различными родами и видами можно преодолеть путем нанесения смесей пыльцы на рыльца. В 1968 г. Стетлеру в Сиэтле (США) при работе с несовместимыми видами тополей удалось «замаскировать» обычно несовместимую пыльцу; смешивая ее с совместимой пыльцой, стерилизованной гамма-облучением, он получил гибридное потомство. Нокс, Уиллинг и Эшфорд провели дальнейшие эксперименты с несовместимыми видами черного и белого тополя в Канберре. Они обнаружили, что разные несовместимые виды пыльцы можно одинаково успешно замаскировать с помощью диффузатов совместимой пыльцы для получения гибридного потомства. Эти эксперименты показали, что содержащиеся в оболочке пыльцы белки необходимы для реакции распознавания на поверхности рыльца. В дальнейших опытах с тополем и различными крестоцветными промывание пыльцы растворителями также изменяло ее способность к распознаванию, показывая, что целостность естественных взаимодействующих поверхностей в неменьшей мере необходима для выражения реакции распознавания.

5. АЭРОБИОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЫ

Пыльца составляет лишь небольшую часть аэропланктона, или споровой пыли, присутствующей в атмосфере. Наиболее часто встречающиеся частицы биологического происхождения — это микроорганизмы, особенно споры грибов. Например, по данным ежегодных измерений в Кардиффе (Англия), пыльцевые зерна составляют только 2% аэропланктона, остальное представлено спорами грибов из различных групп: несовершенных грибов — 43%, базидиомицетов — 37, аскомицетов — 17 и фикомицетов — менее 1%. Частицы, распыленные в воздухе, формируют *аэрозоли*. Присутствие бактерий и вирусов в аэрозолях установить довольно трудно, но водоросли, волоски растений, семена и другие растительные фрагменты, а также летучие вещества, включая терпены, можно обнаружить легче. Терпены представляют собой маслянистые вещества, выделяемые листьями деревьев на солнечном свете, и могут формировать голубую дымку в атмосфере или же агрегировать или полимеризоваться, образуя буро-черную воздушную сажу. Атмосфера может содержать и другие частицы, например, золу от лесных пожаров или промышленные выбросы не полностью сгоревшего топлива. Аэробиология изучает поведение суспензий частиц, как живых, так и неживых, перенос которых с одного места на другое зависит от свойств атмосферы. Аэрозоли могут перемещаться на короткие расстояния или выносятся в более высокие слои атмосферы и проходят долгий путь, прежде чем отложатся в другом месте.

5.1. ПЕРЕНОС ПЫЛЬЦЫ В АТМОСФЕРЕ

Судьба таких частиц, как присутствующая в аэрозоли пыльца во время рассеивания в атмосфере, была описана Хирстом (1973): «для любой такой маленькой и легкой частицы ... воздух является очень вязкой средой. Если бы мы с вами были погружены в патоку, мы падали бы со скоростью, равной нескольким миллиметрам или сантиметрам в секунду, не в состоянии продвинуться далеко, и вынужденно оказались бы в зависимости

от движения среды». Об атмосфере хорошо сказано как о беспокойном океане воздуха. Она разделена на большое количество зон: тропосферу, стратосферу, озоносферу и мезосферу, названных в порядке удаления от поверхности Земли. Тропосфера содержит почти весь воздух, необходимый для жизни. О ней говорят, что она находится в конвекционном равновесии в противоположность наружным слоям с их радиационным равновесием. Солнечная энергия нагревает атмосферу в основном путем конвекции, и температура воздуха уменьшается с увеличением высоты над уровнем моря в пределах тропосферы.

Близко к поверхности Земли расположен очень тонкий слой воздуха, связанный молекулярными силами; над ним находится пленка движущегося воздуха, известного как *ламинарный слой*, в котором воздух перемещается параллельно земной поверхности. При ветре и турбулентном перемещении воздуха толщина этого слоя может быть не больше 1 мм, тогда как ясной тихой ночью он достигает глубины в несколько метров. Слой действует как щит, предотвращающий попадание различных частиц в вышерасположенные турбулентные завихрения. Таким образом, попав в атмосферу, пылевые зерна, например, подвергаются воздействию сил и в результате передвигаются вертикально и горизонтально. Дальнейшая их судьба определяется стабильностью атмосферы.

При сравнении с каким-либо точечным источником, например фабричной трубой, биологические источники частиц большей частью воспринимаются как слабые и рассеянные. Для изучения рассеивания частиц, в частности пылевых зерен, были экспериментально созданы отдельные точечные источники биологических аэрозолей. В своем большинстве биологические источники представляют определенную зону или линию отдельных источников. Независимо от конфигурации этих источников судьба пылевых зерен, попадающих в атмосферу, в основном одинакова, и, как правило, они вновь попадают на землю на расстоянии несколько метров. Однако некоторая часть пыли, названная Грегори в 1962 г. *беглой фракцией* (escape fraction), способна диффундировать вверх и путешествовать на большие расстояния, прежде чем окончательно приземлится. Размер большинства переносимых воздухом пылевых зерен не

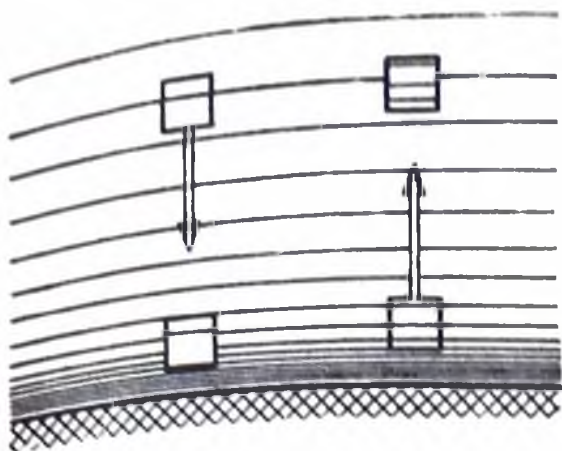


Рис. 22. Смешивание аэрозолей, содержащих пыльцу, в результате вертикальных перемещений воздуха (по Nilssen, 1973).

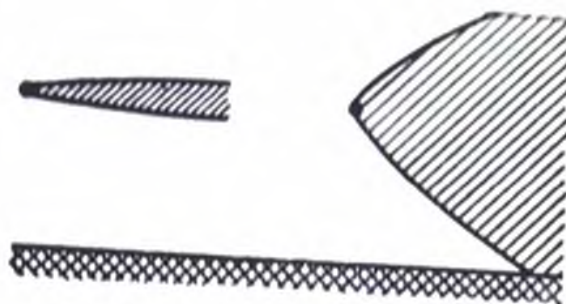


Рис. 23. Распространение содержащих пыльцу аэрозолей в стабильных (слева) и нестабильных (справа) условиях (по Nilssen, 1973).

превышает 25 мкм в диаметре, и, по закону Стока, они должны иметь скорость свободного падения 7,5 см/с. При падении с высоты 1 м при скорости ветра 10 узлов * пыльца может пролетать 67 м перед приземлением, а при падении с высоты 20 м — 1333 м. Однако из-за действия других факторов, например турбулентности, многие пыльцевые зерна откладываются вблизи от источника.

Вертикальные движения воздуха приводят к смешиванию плотных аэрозолей с аэрозолями меньшей плотности на более высоких уровнях (рис. 22). При перемещении частицы двигаются в основном в направлении ветра, но в то же время имеют тенденцию рассеиваться вертикально под действием нестабильных условий, и в результате большая их часть откладывается на землю недалеко от места взлета (рис. 23). При стабильных атмосферных условиях их судьба иная, частицы могут перемещаться на длинные расстояния. Условия, идеальные для длительного переноса, — это, во-первых, неустойчивые воздушные условия, при которых пыльца двигается вверх, и, во-вторых, стабильные условия, благоприятные для продолжительного перемещения.

В тропосфере часто наблюдаются суточные изменения стабильности. Слои, близкие к поверхности Земли, обычно стабильны в ночное время вследствие радиационного охлаждения земной поверхности. Однако в утренние часы нагревание поверхности почвы солнечными лучами приводит к нестабильности. В период между 10

* Около 19 км/ч.— Прим. пер.

и 12 часами пыльцевые зерна, высвобождавшиеся в таких условиях, могут достичь больших высот в турбулентной атмосфере. Напротив, ночью, когда происходят низкотемпературные инверсии, сопровождающиеся стабильным состоянием атмосферы около земной поверхности, возможность перемещения пылицы из низких слоев в более высокие уменьшается. При инверсии, возникающей вследствие радиационного охлаждения земной поверхности, температура возрастает с увеличением высоты, что обуславливает тихое и стабильное состояние атмосферы. Такие условия способствуют переносу пылицы на большие расстояния, и она может путешествовать в течение нескольких дней.

Весной и ранним летом дождь или изморось наиболее эффективно очищают атмосферу от крупных частиц, таких, как пыльца, и осаждение происходит двумя путями: частицы функционируют как центры для конденсации водяных паров и откладываются на землю непосредственно в каплях дождевой воды или чаще отложение может происходить при вымывании частиц из атмосферы ранее сформировавшимися каплями дождя.

Перенос на большие расстояния может также осуществляться во время сильных ливней и бурь, которые возникают в период очень нестабильных условий при регулярном вертикальном движении воздуха (рис. 24). Если ливни захватывают большие площади, например вдоль холодного фронта, частицы также могут рассеиваться. Часть их подхватывают более низкие течения, и отложение происходит в пределах зоны бурь. В Центральной и Восточной Европе зимой наблюдаются снеж-

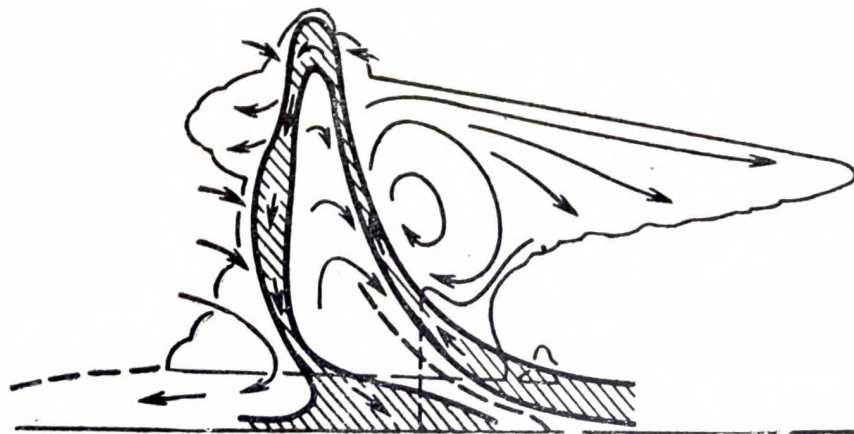


Рис. 24. Схематическое изображение поведения воздушных потоков, содержащих пыльцевые аэрозоли (заштриховано), во время сильной грозы (по Nilssen, 1973).

ные или пыльные бури, при которых легкая гумусная почва (лесс), а также пыльца переносятся на большие расстояния в тропосфере и затем выпадают в виде «красного снега».

Перенос пыльцы на большое расстояние впервые продемонстрировал в 1929 г. шведский ботаник Хесселман, поместивший клейкие пластинки на два плавучих маяка в Ботническом заливе. Ближайший маяк, расположенный в 30 км от берега, собрал 100 тысяч пыльцевых зерен приблизительно за месяц в начале лета. Другой маяк, в 55 км от берега, собрал в полтора раза больше пыльцы, в основном березы, сосны и ели. Еще более эффектная демонстрация была позднее представлена Эрдманом — знаменитым шведским палинологом, который изобрел вакуумную всасывающую ловушку для подсчета пыльцы в определенных объемах воздуха. В 1937 г., отправившись в путешествие через Атлантический океан во время сезона пыления, он установил наличие значительного количества пыльцы ольхи, березы, сосны, дуба, осоки и злаков в середине океана.

В настоящее время разработаны различные методы наблюдения за пылью в атмосфере. Наиболее простым является использование улавливающих стекол, покрытых двусторонней клейкой пленкой или вазелином, которые помещают в атмосферу на определенное время, обычно на сутки. Затем подсчитывают частицы, попадающие на стекло за счет притяжения. Этот метод дает количественную картину различных видов пыльцы, однако результаты не всегда адекватно отражают ее наличие в окружающем воздухе. Более точное представление о соотношениях атмосферных частиц дают споровые ловушки, где определенный объем воздуха продувается над липкой поверхностью, улавливающей частицы пропорционально их содержанию в воздухе.

В 1952 г. Хирст сконструировал споровую ловушку для подсчета атмосферных частиц размером от 3 до 40 мкм (споры грибов, пыльца большинства растений) с эффективностью 55—90%. В ловушке Хирста исследуемый воздух вводится в отверстие, направленное в сторону преобладающего ветра. Частицы прочно прикрепляются к липкому стеклу или ленте, которые движутся мимо отверстия с постоянной скоростью, обычно 2 мм в час. Преимущество этой ловушки в том, что она позволяет оценить временные колебания в концентрации

пыльцы; кроме того, использованную ленту можно хранить для анализа в течение семи дней. Более простым приспособлением является ротород — роторная ловушка, обеспечивающая отбор объемных образцов с различной эффективностью. Она имеет две U- или H-образные улавливающие антенны с липкой поверхностью. Вращаясь, антенны пропускают определенный объем воздуха в единицу времени. Частицы прилипают к перпендикулярным сторонам вращающихся квадратных металлических стержней или к ребрам покровного стекла в качестве улавливателя. Ротород приводится в действие от батарейки и весьма пригоден для работы в течение определенного времени. Эффективность сбора варьирует в зависимости от размера и плотности частиц.

5.2. ПЫЛЬЦЕВОЙ КАЛЕНДАРЬ

Пыльца деревьев, культурных злаков и сорняков распространена в атмосфере практически всех климатических зон. Однако если некоторые сорняки почти вездесущи, большая часть пыльцы умеренного климата резко отличается от пыльцы тропических районов. Растения тропиков цветут более продолжительное время, поэтому пыльца присутствует в атмосфере почти круглый год. В умеренном климате сезон пыления приурочен к теплым месяцам года — с конца зимы вплоть до осени. По мере наступления периода цветения в атмосферу поступает различная пыльца, т. е. каждый тип пыльцы проявляет особую сезонную периодичность (рис. 25). В Европе, Северной Америке и Австралии в соответствии с регулярными аэриобиологическими наблюдениями первой появляется пыльца деревьев — зимой и ранней весной. С пыльцы березы, ольхи, орешника, дуба, ясеня и вяза начинается пыльцевой календарь (рис. 25). Поздней весной и ранним летом начинается сезон злаков, за которыми непосредственно идут различные сорняки, например крапива, щавель, подорожник, а в Северной Америке осенью — различные амарантовые и амброзии.

Содержание пыльцы в образцах воздуха, взятых в Лондоне, сопоставляли с ее содержанием в образцах, отобранных опытной станцией в Ротамстеде, графство Хертфордшир. Неожиданно общее количество пыльцы, определенное в городском воздухе, оказалось больше,

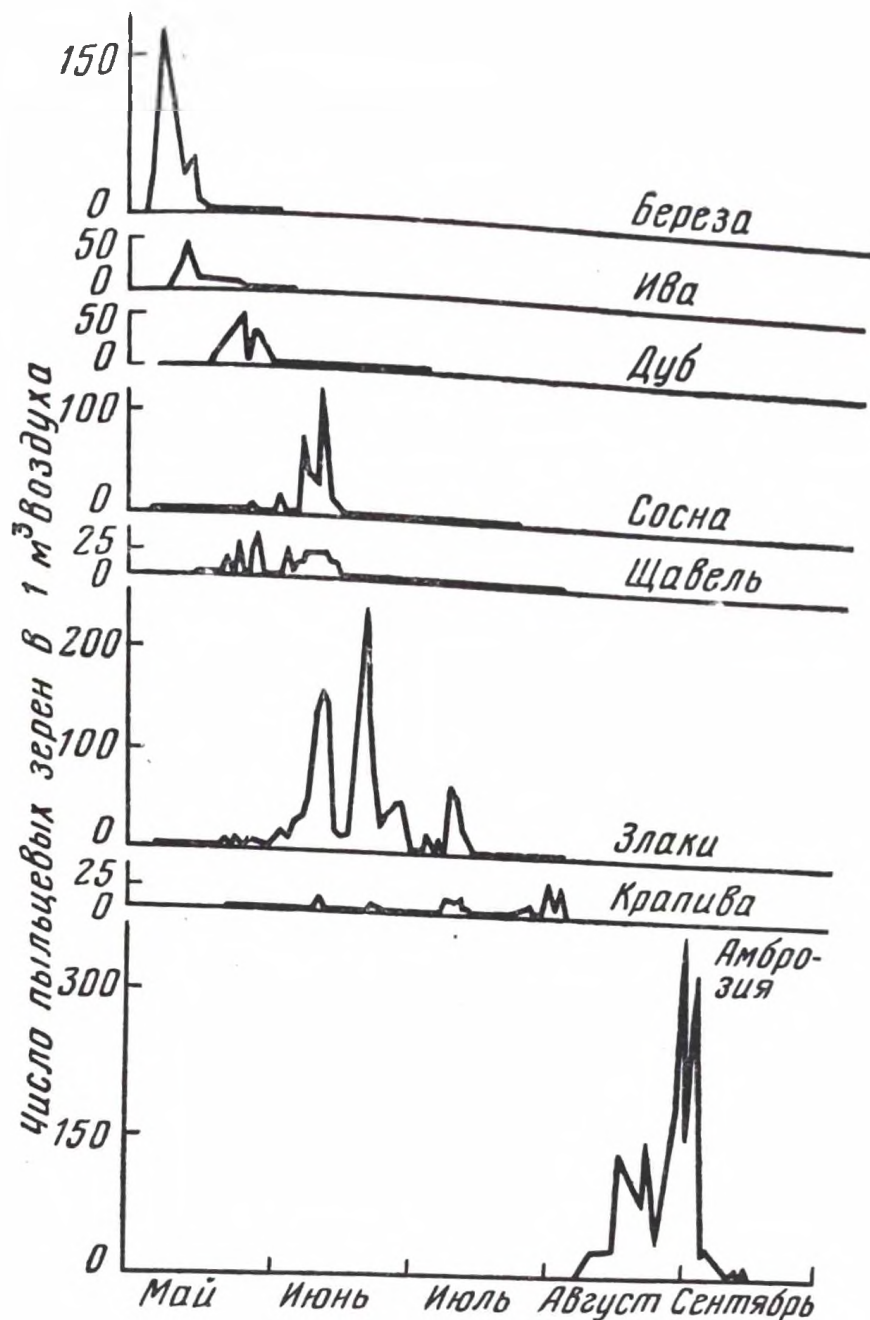


Рис. 25. Идеализированная диаграмма типичного пыльцевого календаря, показывающая содержание в воздухе пыльцы деревьев, злаковых трав и сорняков, характерных для зоны умеренного климата [для всех растений, кроме амброзии, приведены данные ван ден Ассема для Утрехта, Голландия (по Nilssen, 1973); количество пыльцы амброзии определяли в районе Брукхэйвна, штат Нью-Йорк (по Ogden et al., 1974)].

чем в сельской местности, в основном из-за высокой концентрации пыльцы платана, широко используемого для озеленения улиц. Содержание пыльцы других деревьев, а также трав в Ротамстеде было значительно выше, но по доле пыльцы сорняков, особенно подорожника и крапивы, на первом месте оказался городской воздух.

В ФРГ пыльца злаков присутствует в воздухе в четыре раза дольше, чем пыльца березы. Стикс показал, что и наступление, и продолжительность сезона цвете-

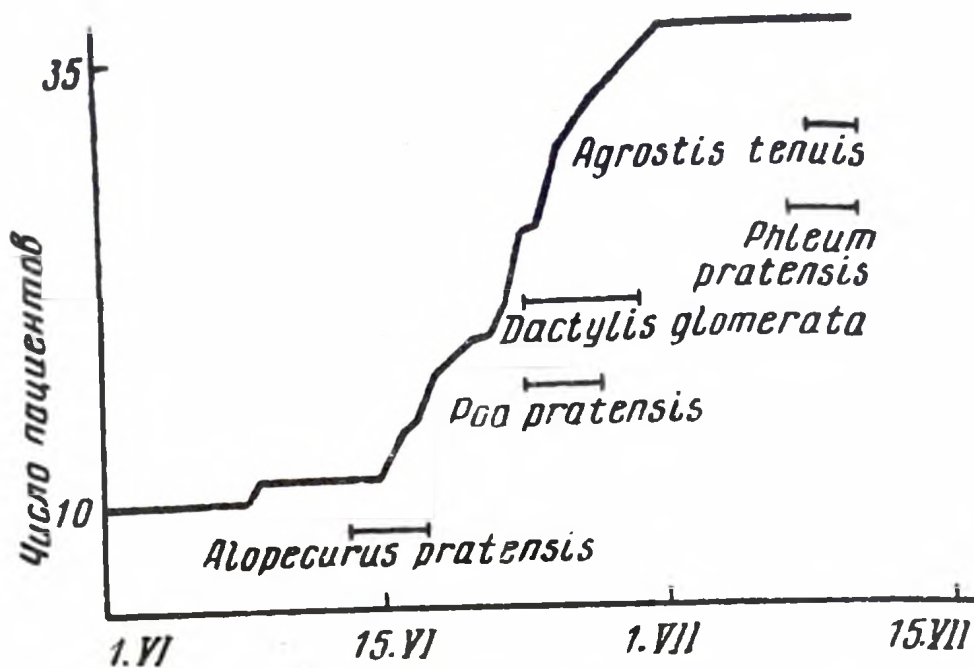


Рис. 26. Сезонная вспышка сенной лихорадки у 35 пациентов в сопоставлении с периодами пыления различных злаковых трав в Швеции (по Nilssen, 1973).

ния злаков зависят от высоты над уровнем моря и географического положения. В соответствии с данными о наличии пыльцы в восьми экспериментальных центрах наиболее короткий и наиболее длинный сезоны цветения совпадают и зарегистрированы на самых северных и наиболее высокорасположенных станциях. Однако в наступлении сезона пыления по годам наблюдается значительная разница. Пыльца орешника может появиться в начале февраля или в конце марта, пыльца березы, зацветающей позднее, регулярно появляется с середины до конца апреля. Широко варьирует из года в год и общее количество пыльцы.

Установить долю различных видов трав в общем количестве пыльцы, присутствующей в атмосфере, невозможно, но удастся отделить пыльцу зерновых культур от пыльцы дикорастущих трав. Каждый вид злаков имеет, кроме того, определенный период цветения, и с развитием цветения в него включаются различные роды, поддерживая уровень пыльцы в атмосфере (рис. 26).

5.3. ЦИРКАДНЫЕ РИТМЫ ВЫБРОСА ПЫЛЬЦЫ

Пыльники различных цветков вскрываются в определенное время дня, и можно ожидать увеличения концентрации содержащейся в атмосферном воздухе пыльцы приблизительно в эти периоды. Исследование суточ-

ной динамики появления пыльцы амброзии в период ее массового цветения (август и сентябрь) с помощью объемной ловушки показало, что пик выброса пыльцы приходится на первую половину дня с 6.00 до 14.00 в зависимости от условий погоды. Время появления пыльцы зависит как от ее высыпания из пыльников, так и от попадания в атмосферу, причем это не просто, как может показаться. Цветение амброзии, включая удлинение тычиночной нити и вскрывание пыльника, индуцируется в первую очередь изменениями температуры и относительной влажности, обычно происходящими в поле при восходе солнца. Пыльца не рассеивается сразу же, а высвобождается в виде комочков пыльцевых зерен, которые оседают на ближайших листьях и стеблях и позднее, после высыхания, сдуваются ветром. Эти четкие фазы регулируются различными атмосферными условиями:

высвобождение из пыльников и последующее частичное отложение на соседних растениях — временем дня, температурой и относительной влажностью воздуха;

выход в атмосферу с поверхности растения — скоростью ветра и турбулентностью.

Суточная динамика выхода пыльцы в атмосферу может существенно отличаться от средней закономерности, характерной для всего сезона пыления. Огден с сотр. из Национальной лаборатории в Брукхэйвне (США) изучали влияние погодных условий на выделение пыльцы амброзии, которое начиналось только при нестабильном, довольно сухом воздухе после восхода солнца и продолжалось, пока не начинался дождь или не утихал ветер (рис. 27). Очевидно, пыльца, обнаруженная в атмосфере после утреннего пика, была сдута с поверхности растений; с ее исчезновением на листьях загрязнение воздуха прекращается.

В противоположность пыльце амброзии пыльца злаковых трав не имеет выраженной тенденции слипаться при высвобождении, оставаясь тонкой, гладкой и сухой. Тем не менее, большая ее часть в густых посевах трав может отлагаться на поверхности ближних листьев и стеблей в виде «желтого дождя». Некоторые травы, включая бухарник шерстистый (*Holcus lanatus*), овсяницу (*Festuca rubra*) и ежу сборную (*Dactylis glomerata*), имеют в поле как утренний, так и послеобеденный пик выброса пыльцы.

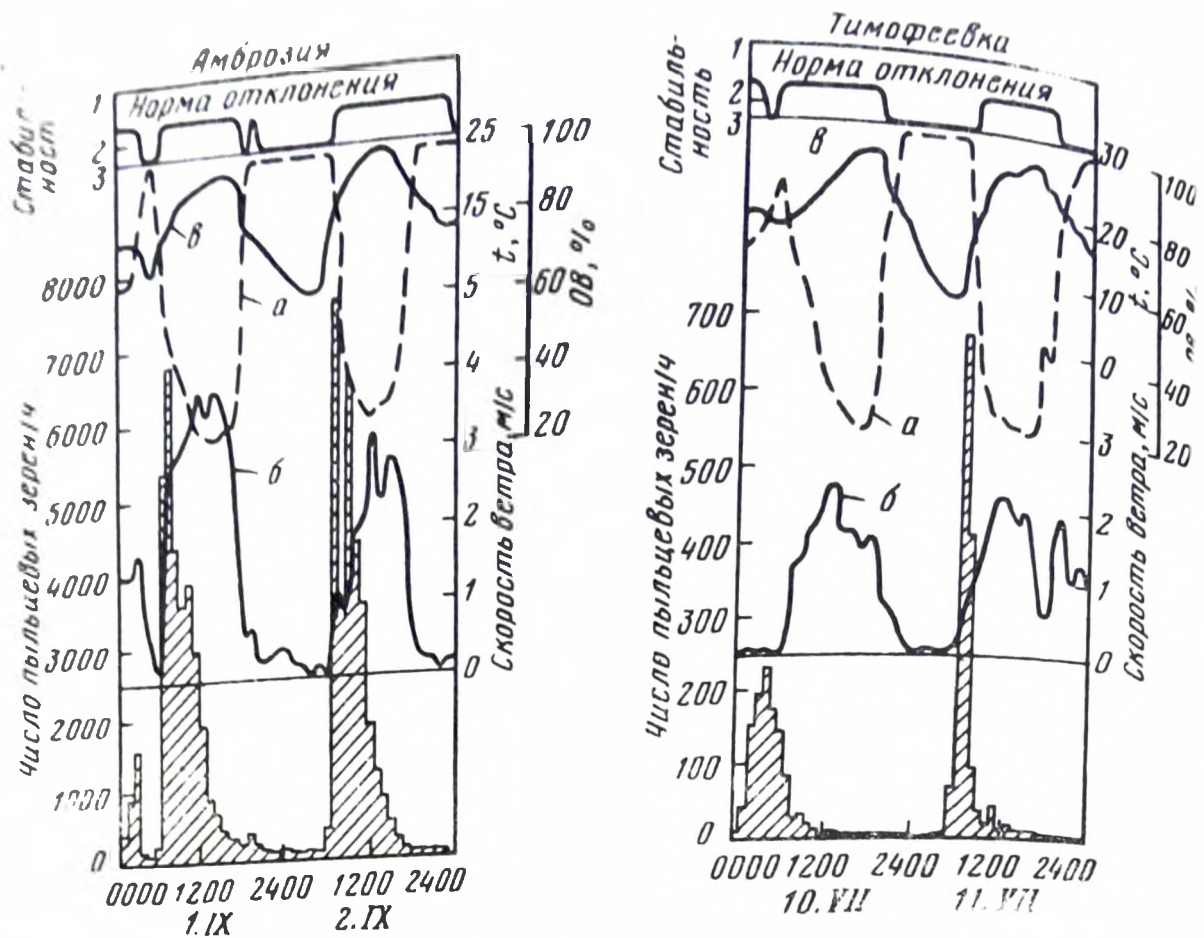


Рис. 27. Изменение почасового содержания пыли в воздухе (зашифровано) в зависимости от атмосферных условий (по Ogden E. C., Hayes J. V., Rayner G. S., Am. J. Bot., 1969, 56, 16—21): а — относительная влажность (ОВ); б — скорость ветра; в — температура; 1 — неустойчивая; 2 — нейтральная; 3 — стабильная.

В городской атмосфере Лондона пик загрязнения пылью злаков наблюдается между 15.00 и 20.00 ежедневно, причем он незначительно (на 1—2 часа) отстает от аналогичного пика в сельской местности (станция в Ротамстеде). Над Утрехтом (Голландия) максимальное содержание пыли злаков в атмосфере отмечали между 15.00 и 18.00, хотя в некоторые дни, в разгар сезона цветения, пики были установлены трижды: в 5.00, 11.00 и 17.00. В то же время подсчет пыли трав в атмосфере Мельбурна (Австралия) дал наиболее высокие результаты ночью, возможно, из-за низкотемпературных инверсий, способствующих концентрации пылевых аэрозолей.

Цветение тимофеевки исследовали в Северной Америке. В 1916 г. Эванс (шт. Огайо) обнаружил, что оно происходит в течение ночи, начинаясь в 22.00, достигая пика в 2.00 и прекращаясь к 6.00. В штате Оклахома Джонс (1952) установил, что высвобождение пыли осуществляется с 4.00 до 9.00. Более определенную информацию дали проведенные вблизи Нью-Йорка экспе-

рименты со споровыми ловушками Хирста, размещенными чуть выше уровня травы в центре посева тимофеевки. По данным Огдена с сотр. [18], первый выброс пыльцы в атмосферу происходит перед восходом солнца, а пик наступает примерно через 3 часа после восхода. Выделение пыльцы может идти в любое время от 21.00 до 6.00. На рисунке 27 показано содержание пыльцы в воздухе в течение двух суток. «В течение раннего утра 10 июля влажность была сравнительно низкой, воздух оставался стабильным только в течение короткого периода, и выброс пыльцы усилился к 2.00, несмотря на очень низкую скорость ветра. Пик сформировался к восходу солнца, и к 8.00 загрязнение воздуха в основном закончилось. На следующий день воздух оставался стабильным при высокой относительной влажности и слабом ветре до восхода солнца. До 5.00 выброс пыльцы был незначительным. Резкий пик обозначился в 6.00—7.00, когда возросла скорость ветра, упала относительная влажность и воздух стал нестабильным» [18].

Пики появления пыльцы злаков отрицательно коррелировали с дождями и относительной влажностью воздуха, и содержание пыльцы в атмосфере намного уменьшалось, когда небо было наполовину или полностью покрыто облаками. В дни с хорошей, ясной погодой загрязненность атмосферы пылью возрастает. Дожди очищают воздух от пыли, но если после этого сияет солнце, ее количество быстро увеличивается. Области высокого атмосферного давления благоприятны для загрязнения пылью в противоположность местностям с низким или меняющимся давлением. Пики содержания пыли в атмосфере связаны также с повышением температуры воздуха.

В целом суточная динамика пыли деревьев и сорняков сходна с описанной для амброзии и злаковых. Типичной для древесных растений является пыльца березы. В Дармштадте (ФРГ) ее максимальное количество наблюдается ежедневно между 12.00 и 18.00 (в течение сезона цветения).

Основной сорняк в Европе — это крапива (*Urtica*). Ван ден Асем в 1973 г. показал, что в Утрехте (Голландия) суточные пики появления пыли крапивы совпадают с пиками для пыли трав, за исключением того, что в основном появление пыли крапивы приходится на конец сезона цветения злаков (см. рис. 25). В благопри-

ятные дни концентрация пыльцы крапивы резко воз-
растала, тогда как концентрация пыльцы злаков сни-
жалась. Это явление было названо *эффектом истощения*,
поскольку к концу сезона пыления какой-либо вид уже
не имеет «банка» зрелых цветков, готовых к раскрытию
при возникновении благоприятных условий в теплые
и сухие солнечные дни.

Точность подсчетов пыльцы, выраженных в среднесу-
точных показателях, которые ежедневно появляются в
прессе во многих городах, снижена из-за заметного варь-
ирования концентрации пыльцы в атмосфере в течение
суток. Кроме того, концентрация пыльцы обычно наибо-
лее высока на уровне земли, уменьшаясь экспоненци-
ально с высотой над землей. Однако в бетонных ущель-
ях городов может иметь место и другая закономерность.
Как отметил Дейвис, в Лондоне концентрация пыльцы
на уровне улиц была значительно ниже, чем на уровне
верхних этажей домов. Вероятно, здания защищают воз-
душные ямы от содержащих пыльцу воздушных тече-
ний, проходящих над городом, а в солнечные дни теп-
лый воздух поднимается с улиц и мешает отложению
пыльцы. Аэриологи США предприняли попытку пред-
сказать начало и продолжительность сезона выброса
пыльцы амброзии на основании анализа подсчетов ее
содержания с учетом параметров погоды в предыдущие
сезоны. Это оказалось выполнимым при наличии коли-
чественных данных за несколько лет. В тех районах,
где пыльца трав представляет серьезную проблему вес-
ной и ранним летом, возможности прогноза несколько
ограничены продолжительностью сезона пыления, часто
превышающей 12—14 недель, и разнообразием родов
цветущих трав.

6. ПЫЛЬЦА И ЧЕЛОВЕК

6.1. РОЛЬ ПЫЛЬЦЫ В ВОЗНИКНОВЕНИИ АЛЛЕРГИЧЕСКИХ ЗАБОЛЕВАНИЙ

Пыльца, как и другие факторы среды, может вызвать аллергическую реакцию у восприимчивых людей. Тот, кто подвержен аллергии, обладает измененной способностью реагировать на потенциальные аллергены, или, как говорят, сверхчувствителен к ним. Пыльца вызывает различные аллергические заболевания, в том числе астму (аллергическая болезнь легких), сенную лихорадку (аллергический ринит), а также разнообразные глазные, кожные и респираторные нарушения. Характерная черта чувствительности к пыльце — ее сезонное проявление, обычно когда пыльца наиболее часто встречается в атмосфере.

Виды частиц, содержащихся в атмосфере и являющихся аллергенами, варьируют в зависимости от климата, географического положения и растительности, причем об их относительной важности информации очень мало. В Швеции Йоханссон недавно исследовал более 300 пациентов, подверженных аллергии, и показал, что большинство из них реагировало на животные раздражители — мех, шерсть или кожу (рис. 28). Около 18% были чувствительны к перхоти лошади, 17% — к перхоти кошек и по 5% — к перхоти коров и собак. Из оставшихся пациентов 11% реагировали на тесты с домашней пылью, 16% — на пищу, включая молоко, яйца, рыбу, и 30% — на пыльцу. Поскольку большая часть Швеции покрыта березовыми лесами, неудивительно, что 16% пациентов были чувствительны к пыльце березы и почти такое же число реагировало на пыльцу трав. В Северной Америке пыльца амброзии заменяет

Рис. 28. Частота возникновения аллергии у людей под влиянием внешних факторов (по Johansson S. G. O., in: Evans R. (ed.), *Advances in Diagnosis of Allergy: RAST*, 1975, 7—16, *Symposia Specialists*, Miami, U. S. A.).



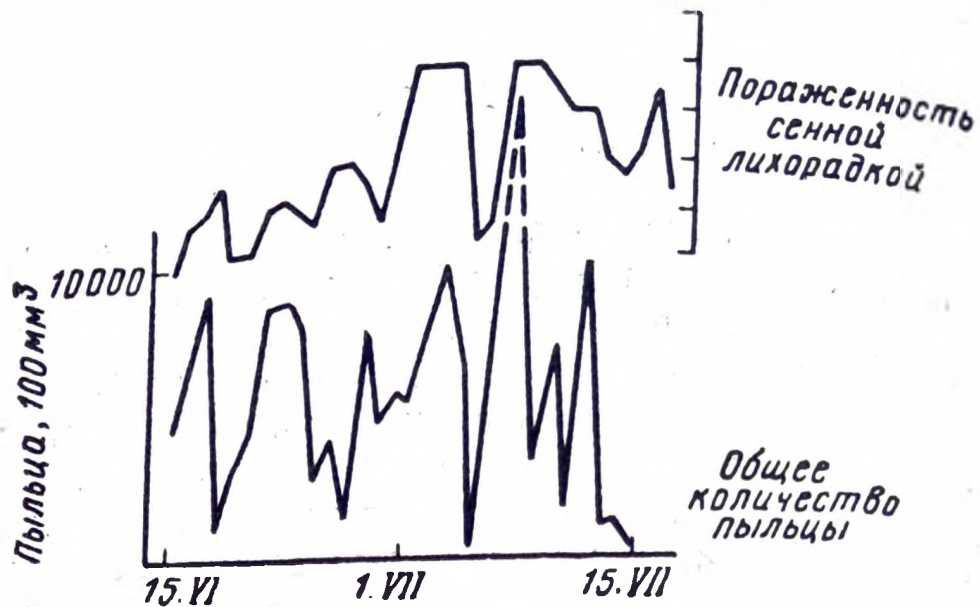


Рис. 29. Интенсивность заболеваемости сеной лихорадкой в зависимости от наличия пыльцы в атмосфере Осло, Норвегия (по Андруп О., Norsk. Videnskaf. Akad. I. Nat-Naturv. kl., 1945, 5; Навпен J. in: Nilssen, 1973).

в этом отношении пыльцу березы, тогда как в Средней Европе, Южной Австралии и Новой Зеландии пыльца злаковых трав — это основной аллерген, а пыльца деревьев играет гораздо меньшую роль.

Одно из первых исследований, которое позволило связать присутствующую в атмосфере пыльцу с аллергическими заболеваниями, провел Андруп в Норвегии в период 1939—1941 гг. Он исследовал содержание пыльцы в атмосфере, используя вакуумную споровую ловушку, которая была сконструирована в 30-х годах Эрдманом (см. стр. 59), и нашел, что пыльца березы преобладает в мае и начале июня, а пыльца злаковых трав — в конце июня и июле. Когда число пациентов с симптомами сеной лихорадки было сопоставлено с наличием пыльцы (рис. 29), пики содержания пыльцы совпали с возросшей интенсивностью сеной лихорадки в исследуемой группе пациентов. Андрупу удалось также сопоставить сезонное появление симптомов в группе из 35 больных сеной лихорадкой с периодами опыления трав (см. рис. 26). Период наибольшей заболеваемости соответствовал периоду цветения ежи сборной и тимофеевки — хорошо известных источников аллергенной пыльцы, используемой для клинических тестов.

Сравнение подсчетов пыльцы, проведенных в Лондоне, с появлением симптомов сеной лихорадки также показало значительный параллелизм между ними.

Фрэнкленд и Дэвис установили, что, когда концентрация пыльцы трав в воздухе Лондона превысила 50 пыльце-вых зерен на 1 м³, у всех пациентов обследуемого рай-она, клинически восприимчивых к пыльце трав, появи-лись симптомы заболевания. В Австралии у группы из 19 мельбурнских школьников, страдающих детской аст-мой и чувствительностью легких к пыльце райграса, установленной с помощью специальных тестов, было об-наружено заметное усиление симптомов в период цвете-ния трав весной и ранним летом. Результаты подсчетов концентрации пыльцы березы в Швеции соответствовали проявлению клинических симптомов аллергической бо-лезни глаз у детей. В штате Миннесота (США) осенние симптомы сенной лихорадки у пациентов, восприимчи-вых к пыльце амброзии, обычно совпадали с высоким ее содержанием в воздухе.

Причины, по которым пыльца вызывает астму у од-них людей и сенную лихорадку у других, неясны. Сен-ная лихорадка возникает в том случае, когда пыльца попадает в верхние дыхательные пути (ноздри, полость рта) и в глаза. У больного сенной лихорадкой появля-ется сильное раздражение глаз сразу после оседания пыльцевого зерна на поверхность глазного яблока, и это вполне понятно, так как пыльцевое зерно трав доста-точно велико, чтобы прочно закрепиться на нем при от-носительно небольших скоростях ветра. Астма — это бо-лезнь легких. При вдыхании пыльца может отложиться на самой наружной, покрытой ресничками ткани дыха-тельного пути. Во время астматической реакции симп-томы развиваются в более глубокой части легкого без ресничек, о чем говорит накопление жидкости и продукт секретиции в конечных бронхиолах. Симптомы могут по-явиться сразу же после попадания пыльцы или на не-сколько часов позже. Попадание пыльцы в легкие кон-тролируется несколькими путями в зависимости от раз-мера пыльцевых зерен и диаметра дыхательных путей. От трахеи до конечных бронхов эти пути делятся на две равные ветви около 14 раз, и их сечение сокращается с 13 до 3 мм² с соответствующим ослаблением скорости воздушного потока от 150 до $\approx 1,5$ мл/с в конечных бронхиолах. При вдыхании аэрозоля частицы величиной с пыльцевое зерно не могут достичь легких, так как в носовой полости они будут отфильтрованы за счет высо-кой степени турбулентности воздушного потока. Вдохну-

тые частицы диаметром более 30 мкм, в число которых входят все виды пыльцы и большая часть грибных спор, оседают в трахеях и верхних бронхах.

Существует два пути, по которым пыльца и другие частицы могут быть выделены из дыхательного тракта. Во-первых, поверхность бронхов покрыта мерцательным эпителием. У здорового человека реснички колеблются в направлении носовой полости с частотой 1300 мин⁻¹. Реснички покрыты слоем слизи, который перемещается в направлении трахеи со скоростью 1,5 мм/мин и достигает носоглотки в течение часа. Инфекция и раздражители ослабляют скорость движения, но она может быть увеличена кашлем. Любые частицы, отложившиеся в легких, выводятся с альвеолярной жидкостью и макрофагами, белыми кровяными клетками, которые могут частично разрушать вдыхаемый материал и отводить его в конечные бронхиолы или региональные лимфатические узлы.

Доказательство неспособности пыльцы трав непосредственно проникать в легкие получено в опытах с пыльцой мятлика лугового (*Poa pratensis*), меченной радиоактивным технецием ^{99m}Tc. После вдыхания пыльца оседала в верхней части глотки и не достигала трахеи, она была проглочена и в основном скопилась в желудке. Здесь может происходить процесс, называемый *персорбцией*. Пыльца, воспринятая орально, проходит через желудок, причем часть ее попадает из желудка непосредственно в ток крови в течение 45 минут. Значение персорбции в возбуждении аллергических реакций еще не оценено.

6.2. ЛОКАЛИЗАЦИЯ АЛЛЕРГЕНОВ В ПЫЛЬЦЕ

Что такое аллерген? Это не само пыльцевое зерно, а факторы, локализованные поверхностно или внутри него и способные вызывать аллергическое заболевание. Аллергенами являются белки или гликопротеины, которые могут стимулировать у восприимчивых людей формирование специфических кожно-сенсibiliзирующих антител, или реагинов, через иммунную систему тела.

Прежде чем понять, как действует аллерген, необходимо изучить природу аллергической реакции. Пирке в 1906 г. впервые определил ее как *приобретенную, специфическую, измененную способность к реакции*. Дан-

ная реакция, очевидно, связана с иммунной системой, ее способностью различать «свое» и «чужое» и предпринимать защитные действия. Пепис, известный аллерголог и иммунолог из Бромптонского госпиталя в Лондоне показал, что каждая часть определения, сделанного Пирке, имеет важный смысл. *Приобретенная* означает, что для стимуляции иммунной системы и развития сверхчувствительности, очевидно, необходим предварительный контакт данного организма с аллергеном. Это также означает, что при обнаружении такой чувствительности необходимо предпринять шаги к тому, чтобы в будущем по возможности избегать контакта с аллергеном. *Специфическая* относится к очень точным молекулярным взаимоотношениям, которые существуют между аллергеном и соответствующими антителами, вырабатываемыми организмом в ответ на него. Поверхностные детерминанты обеих молекул несут свою химическую информацию. Родственные аллергены могут содержать некоторые общие детерминанты, обуславливая таким образом до определенной степени перекрестную реакцию между ними. Наконец, *измененная способность к реакции* — это различный ответ на один и тот же аллерген, после того как в организме образовались антитела. Аллергическая реакция может быть усилена, как при сверхчувствительности, или ослаблена в результате возросшего иммунитета.

Известно два типа аллергической реакции на пыльцу. *Тип 1*, моментальная сверхчувствительность, характеризуется быстрым появлением волдырей на коже в месте контакта с аллергеном и демонстрируется кожным тестом или уколом. Полагают, что этот тип аллергической реакции вызывают кожно-сенсibiliзирующие антитела, или реагены, называемые иммуноглобулином E (IgE). *Тип 2*, или замедленная сверхчувствительность, появляется через несколько часов после контакта с аллергеном, возбудитель этой реакции — преципитирующие антитела, или иммуноглобулин G (IgG), вырабатываемые организмом после введения чужеродных антигенов.

Тип 1, или моментальная сверхчувствительность, охватывает большинство индуцированных пылью аллергических реакций. Первое свидетельство того, что реакции на аллерген вызываются специфическим фактором (в настоящее время известным как IgE), получено более 50 лет назад знаменитыми медиками-экспериментато-

рами Праусницем и Кюстнером. Кюстнер был подвержен аллергии на рыбу, и на его коже при тестах с экстрактом вареной рыбы образовывались волдыри. Праусниц, нечувствительный к рыбе, не реагировал на экстракт. В одном из опытов сыворотку, полученную от Кюстнера, ввели Праусницу путем подкожной инъекции. Через день область инъекции обработали рыбным экстрактом, что немедленно дало положительную реакцию. Этот опыт показал, что сыворотка Кюстнера содержала специфический фактор, вызывающий аллергическую реакцию на рыбный аллерген. Данный тест хорошо применим и для пыльцы.

Специфический фактор IgE был описан в 1966 г. К. и Т. Ишизака с соавт. Они показали, что он образуется в формирующих антитела клетках лимфоидных тканей у подверженных аллергии индивидуумов в ответ на воздействие таким аллергеном, как пыльца. IgE циркулирует в сыворотке с током крови, его биологическая роль определяется сродством к некоторым эпителиальным и слизистым клеткам, *базофилам* и *тучным клеткам*, к которым он прикрепляется F_c-фрагментом молекулы (рис. 30). Молекулы IgE могут оставаться связанными тучными клетками в течение нескольких недель, при этом каждая клетка может нести до 100 тыс. прикрепленных к ее поверхности молекул. Каждая молекула имеет два плеча с концевой группой, распознающей свой специфический аллерген, и связана с мембраной тучной клетки через мембранный гликопротеин, к которому она прикреплена.

Позднее, когда молекулы аллергена появляются вновь, они связываются с парами прилегающих молекул IgE на поверхности тучных клеток. Эта реакция индуцирует быстрое высвобождение медиаторов ткани — фармакологически активных веществ из гранул, секретлируемых тучной клеткой (рис. 30). Они включают гистамины и ферменты, которые вызывают симптомы аллергической болезни. Реакция выражается в зуде, воспалении и появлении волдырей и сопровождается инфильтрацией эозинофильных клеток в месте пробы. Ее легко ингибировать терапевтическими средствами, если они введены заранее. Сходные симптомы наблюдаются при назальной, глазной и бронхиальной реакциях на аллерген, включая одышку, кашель и стеснение в груди.

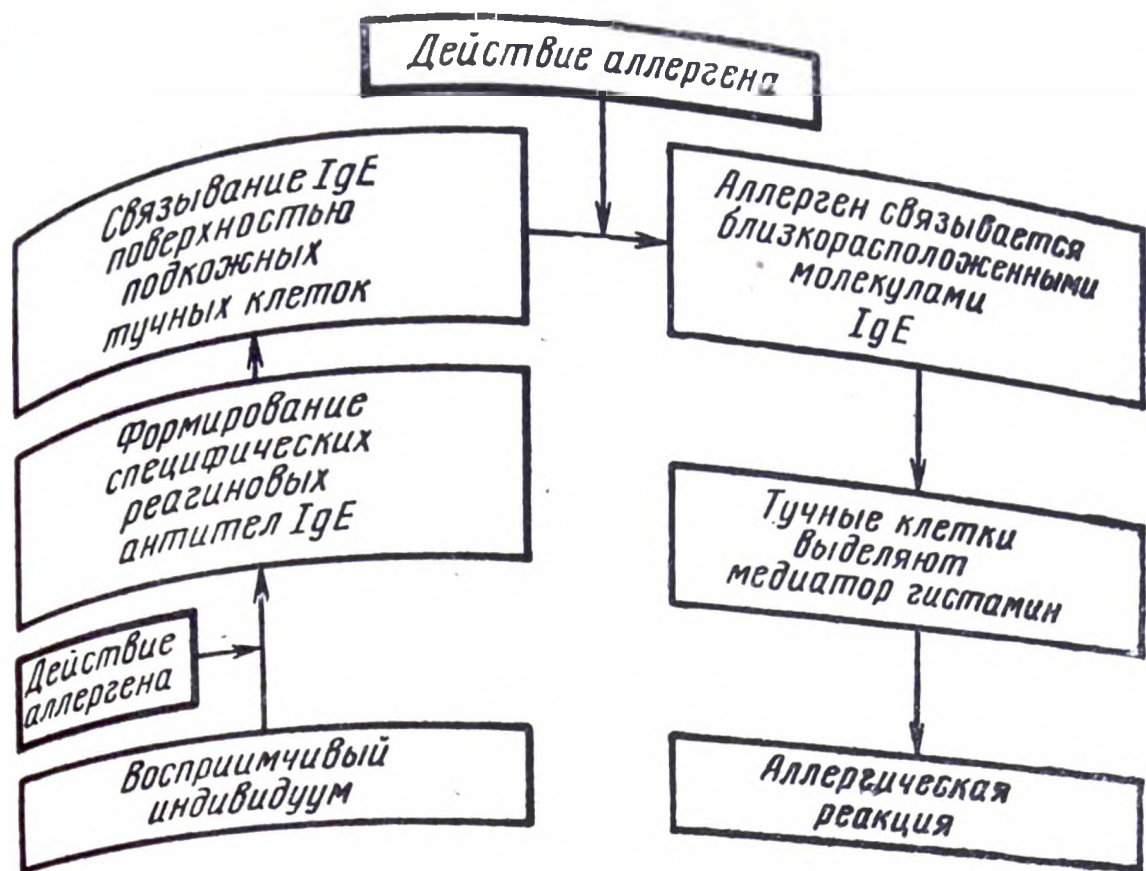


Рис. 30. Диаграмма, показывающая последовательность событий при возникновении аллергической реакции.

Какая часть человечества страдает от аллергии при воздействии аэроаллергенов типа пыльцы? На этот вопрос трудно ответить из-за недостатка надежных статистических данных. Считается, что в США около 15% населения подвержено сенной лихорадке, вызываемой пыльцой амброзии. В Англии сенная лихорадка поражает 3% населения. Изучение распространения аллергических заболеваний в Австралии показало, что 11,4% жителей столицы страны — Виктории — болеет сенной лихорадкой, а 4,6% — астмой, тогда как в Мельбурне 10% детей имеют сезонные симптомы одышки.

Пыльцевые аллергены являются белками или гликопротеинами и были изучены на примере пыльцы амброзии и злаковых трав. В 1964 г. Кинг с сотр. в университете Рокфеллера (Нью-Йорк) изолировали и очистили аллергены из пыльцы амброзии, выделив два наиболее сильнодействующих антигена E и K. Они оказались кислыми белками, включающими две субъединицы — α -цепь с молекулярной массой 21 800 и β -цепь с молекулярной массой 15 700; общая молекулярная масса составляет 38 000. Обе цепи легко диссоциируют при нагревании и связаны ковалентными связями. Антиген E присутствует в четырех различных формах, которые

сходны иммунологически, но различаются по изоэлектрическим точкам. Аллергены пыльцы злаковых трав не менее сложны, основными среди них являются три группы термостойких гликопротеинов.

Две важнейшие группы аллергенов, названные Маршем с сотр. группами I и II, имеют молекулярную массу 30 000 и 10 000, и каждая включает несколько изоаллергенов, различающихся по изоэлектрическим точкам.

Очистку аллергенов проводят стандартными биохимическими методами, применяемыми для разделения белков. Существует несколько способов проверки полученных фракций на аллергенность. Кожные пробы или уколы, а также бронхиальные провокационные пробы обеспечивают быстрое тестирование подверженных аллергии людей путем сравнения реакции на известную концентрацию цельного пыльцевого экстракта с реакцией на разбавленные фракции. Кроме того, используют способность аллергенов высвобождать гистамин из сенсibilизированных лейкоцитов. Сродство IgE сыворотки подверженных аллергии объектов к их специфическим аллергенам дает основу для радиоаллергосорбентного теста (РАСТ). Это относительно простой и высокоспецифический способ измерения концентрации IgE в сыворотке здоровых и подверженных аллергии людей. Поскольку IgE присутствует в намного меньших концентрациях, чем IgG (в 500 000 раз), его нельзя определить с помощью иммунодиффузии. Вместо этого используют сродство IgE к специфическому аллергену. Аллерген связывают биохимически твердой фазой, например диском фильтровальной бумаги (рис. 31). Для проведения теста покрытый аллергеном диск вначале инкубируют с каплей сыворотки пациента, содержащей IgE, количество которого должно быть установлено. Через несколько часов диск промывают, чтобы удалить несвязанные белки, которые не взаимодействуют с молекулами аллергена. Специфический IgE на диске определяют с помощью радиоактивного теста, в котором полученный от овцы анти-IgE метят изотопом ^{125}I . Этот реагент наносят на диск, инкубируют для обеспечения связывания, затем промывают и уровень радиоактивности измеряют на счетчике Гейгера. Полученный показатель соответствует количеству IgE на данном диске и выражается в единицах IgE по отношению к стандарт-

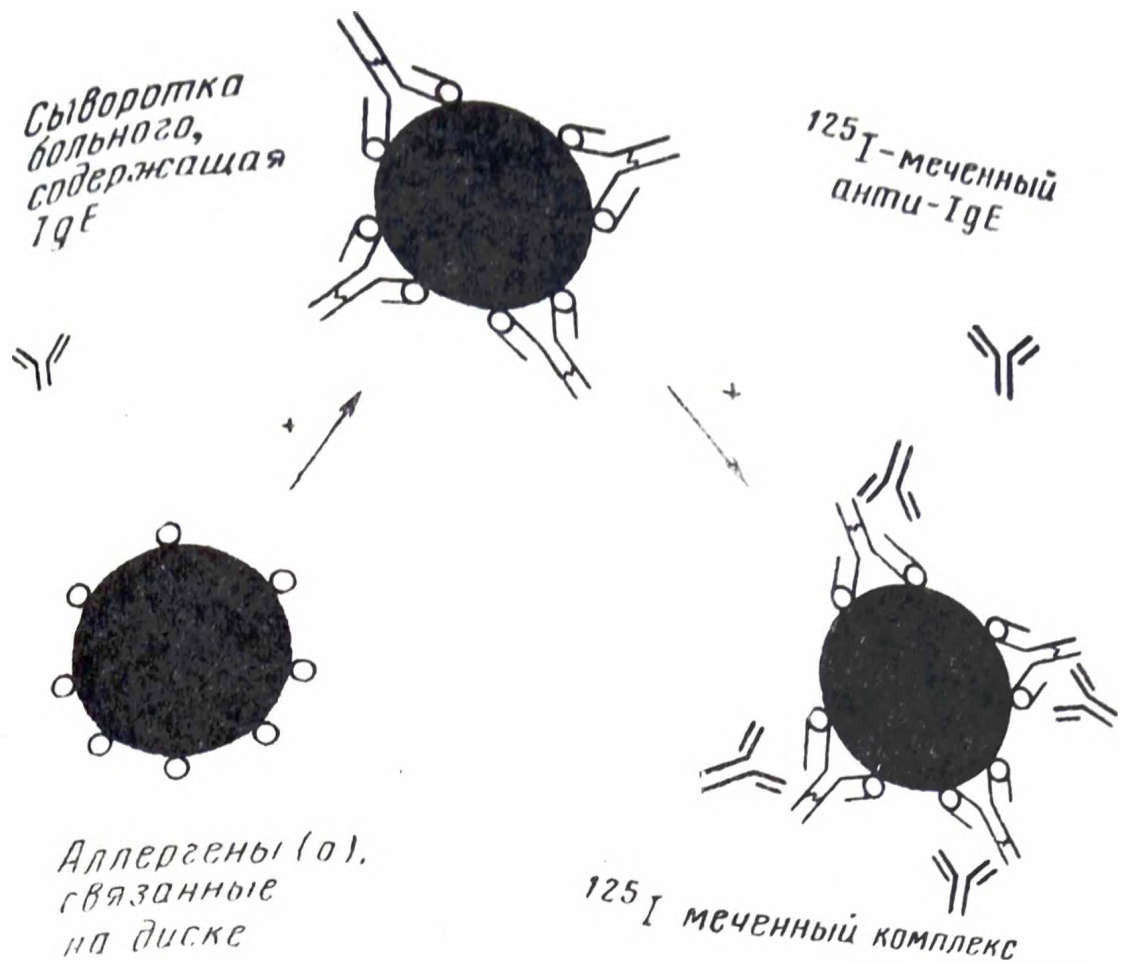


Рис. 31. Этапы проведения радиоаллергосорбентного теста (РАСТ).

ной контрольной сыворотке, использованной в опыте. Результаты показывают, что здоровые люди характеризуются в основном низким уровнем IgE — около 14 единиц/мл. Тест обеспечивает высокую степень различий между восприимчивыми к аллергии и здоровыми людьми и используется в лабораториях с 1969 г.

Концентрация антител IgE в сыворотке непостоянна и будет возрастать с увеличением дозы аллергена. Йоханссон в Швеции установил, что нижний годовой уровень концентрации IgE устанавливается за две недели до начала сезона пыления. В течение самого сезона возможно двух- или трехкратное возрастание уровня IgE, за которым следует постепенное его падение вплоть до досезонного уровня. Результаты опытов по воздействию пыльцы деревьев, злаковых трав и амброзии на пациентов с доказанной восприимчивостью к таким аллергенам показали, что РАСТ-реактивность находится в хорошем соответствии с другими методами проверки, такими, как кожный тест и определение выделившегося гистамина из лейкоцитов *in vitro*.

РАСТ-ингибирование оказалось ценным тестом для

изучения перекрестных реакций между антигенами пыльцы видов амброзии или различных родов злаковых трав. Тест основан на конкуренции за связывание между аллергенами твердой фазы, находящимися на диске в нерастворенном состоянии, и растворимыми аллергенами, которые могут конкурировать с ними за доступные IgE-антитела (см. рис. 31). Аллерген растворимой фазы действует как ингибитор связывания твердой фазой, и чем больше растворимого аллергена комплексируется с IgE, тем меньше IgE остается доступным для связывания дисками, которые при исследовании РАСТ-методом покажут более слабую активность, проигрывая в конкуренции.

Глейч с сотр. из штата Миннесота смогли сравнить аллергенность различных экстрактов одной и той же пыльцы.

Коммерческие экстракты пыльцы амброзии показали 1000-кратную разницу в силе, тогда как экстракты из пыльцы злаковых трав были совершенно сходны в отношении сродства к IgE. Аллергенность различных видов амброзии была проверена путем сопоставления их сродства к IgE из сыворотки больных аллергией. При использовании РАСТ-ингибирующего метода экстракты одного вида взаимодействовали с твердой фазой аллергенов второго, связанных на дисках. Различные виды амброзии были очень сходны в их сродстве, показывая, что пациенты выработали IgE-антитела к обоим испытанным видам или что аллергены каждого вида химически очень близки.

Экстракты ложной амброзии *Franseria* давали слабый ингибирующий эффект, т. е. только низкий уровень перекрестной реакции.

Заметные различия были выявлены при сопоставлении пыльцы различных трав. Если экстракты тонконога использовали как твердую фазу, а экстракты из других овсяниц конкурировали за IgE из сыворотки восприимчивых к пыльце трав пациентов, то три других вида трав были одинаково эффективными в связывании IgE: овсяница луговая, ежа сборная и райграс многолетний, тогда как тимофеевка и душистый колосок показали низкую степень сродства. Тонконог и первые три вида являются близкородственными и принадлежат к подтрибе *Festuceae*, а тимофеевка и душистый колосок относятся к разным подтрибам внутри фестукоидных

трав. Бермудская трава из трибы хлоридовых не показала никакого сродства, и пациентов из Миннесоты не следовало бы тестировать на чувствительность к ее пыльце, хотя на юго-западе США она является важным аллергеном.

6.3. РОЛЬ ПЫЛЬЦЕВЫХ АЛЛЕРГЕНОВ В ПРИРОДЕ

Аллергены пыльцы амброзии и злаковых трав расположены в экстрацеллюлярных оболочках — интине и экзине, это установили с помощью флуоресцентного метода.

Большое внимание при этом было уделено предотвращению диффузии из первоначальных мест локализации аллергенов в период обработки. Для этого использовали методы замещения в замороженном состоянии, поскольку аллергены диффундируют в течение первых секунд увлажнения пыльцевых зерен. Пыльцевые диффузаты содержат значительное количество белковых фракций. Одни фракции из полостей экзины происходят от родительских тапетальных клеток и, вероятно, несут диплоидные специфические детерминанты. Другие — из внутренней оболочки интины — произошли от протопласта пыльцы и, следовательно, несут гаплоидные детерминанты.

Отсюда предполагается, что различные формы аллергенов могут находиться в этих двух местах, однако до настоящего времени никакой биохимической гетерогенности не установлено.

Белки оболочки пыльцевого зерна, из которых аллергены амброзии составляют около 10%, связаны с начальными этапами опыления. Роль аллергенов в этом процессе все еще не установлена. Исходя из предполагаемой роли аллергенов как информационных молекул, исследователи считают, что они способны запускать формирование специфического IgE в организме человека и специфически связываться с ним на поверхности тучных клеток.

Весьма вероятно, что молекулы аллергена с таким высоким информационным содержанием могут выполнять аналогичную распознавательную роль во взаимодействии пыльцы и рыльца.

До сих пор еще не разработаны тесты, которые показали бы наличие особей с пылью низкой аллергенности

в таких популяциях аллергенных видов, как амброзия высокая (*Ambrosia elatior*) или райграсс (*Lolium perenne*).

Следовательно, аллергены не играют важной роли в опылении. Тем не менее поиск может оказаться полезным, поскольку он мог бы привести к внедрению в сельскохозяйственную практику линий травы с пылевой низкой аллергенности и, таким образом, к значительному улучшению окружающей среды для тех, кто подвержен аллергии к пыльце сельскохозяйственных трав.

7. ЭКСПЕРИМЕНТЫ С ПЫЛЬЦОЙ

7.1. СОСТАВЛЕНИЕ СПРАВОЧНОЙ КОЛЛЕКЦИИ ТИПОВ ПЫЛЬЦЫ

Поместите кусочек пыльника или стряхните пыльцу в каплю окрашивающей и консервирующей жидкости Кэлберла, нанесенную на предметное стекло, и накройте покровным стеклом. Храните препарат в горизонтальном положении в темном месте. Экзина пыльцевых зерен окрашивается в красный цвет. Раствор Кэлберла готовят путем смешивания 5 мл глицерина, 10 мл 95%-ного этилового или метилового спирта, 15 мл дистиллированной воды, 3 капель насыщенного раствора основного фуксина в воде и 3 капель расплавленной глицерин-желатины. Укажите на стекле название растения, дату и место сбора. [Для получения более широкой информации см. Ogden E. C. et al., 1973, Am. J. Bot., 56, 16—21].

7.2. ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ ПЫЛЬЦЫ

Этот метод основан на использовании флуорохроматической реакции. Для его осуществления необходимы реактив флуоресцин диацетат и флуоресцентный микроскоп, оборудованный голубыми возбуждающими фильтрами (BC_{12}). Флуоресцин диацетат не флуоресцирует и легко поглощается клетками, где он расщепляется ферментами с высвобождением флуоресцина — высокофлуоресцентного вещества, которое накапливается в цитоплазме фертильных пыльцевых зерен и вытекает в среду из стерильных зерен. Для использования флуоресцин диацетат (фирма Sigma Chemical или др.) растворяют в ацетоне из расчета 10 мг в 5 мл. Этот раствор добавляют по каплям к нескольким миллилитрам 10%-ной сахарозы, помещенной в маленькую пробирку, пока не появится устойчивый молочный оттенок. Обычно для этого достаточно 2—3 капель. Концентрацию сахарозы берут в соответствии с тоничностью пыльцы; например, пыльца злаковых требует 30%-ной сахарозы.

Стряхните пыльцу прямо из пыльника в среду. Оставьте на короткое время, затем накройте покровным стеклом и наблюдайте с помощью флуоресцентного микроскопа. Наблюдения должны проводиться в пределах

примерно 10 мин, иначе флуоресценция ослабевает, так как пыльцевые зерна теряют жизнеспособность. Этот метод, таким образом, зависит от целостности плазмалеммы; он разработан для пыльцы Дж. и И. Хеслоп-Харрисонами в 1970 г.

7.3. ДЕМОНСТРАЦИЯ БЕЛКОВ ПЫЛЬЦЕВОЙ ОБОЛОЧКИ

Белки, диффундирующие из пыльцы, включают аллергены. Их можно продемонстрировать двумя простыми способами. *Первый способ*: приготовление отпечатков пыльцы на предметных стеклах, покрытых агаром. Приготовьте 1%-ный агар и поместите 3 капли расплавленного агара на стекло с помощью пастеровской пипетки. Дайте агару растечься в тонкую пленку. Стряхните сухую пыльцу на липкую поверхность клейкой ленты и осторожно прижмите ее к агаровой пленке, оставив в таком положении на несколько секунд (можно и до 15 мин). После нанесения на агар окрашивающей и консервирующей жидкости накройте покровным стеклом и наблюдайте под световым микроскопом. Места выделения белков из оболочки пыльцевых зерен в агар окрасятся в голубой цвет. Эта окраска часто соответствует распределению проростковых апертур в пыльце.

Второй способ: выделение белков пыльцевой оболочки можно наблюдать под микроскопом, поместив пыльцевые зерна в фиксирующую и окрашивающую среду. Положите кусочек двусторонней клейкой ленты на предметное стекло, стряхните на нее какую-нибудь пыльцу (особенно интересен подсолнечник или другой представитель семейства сложноцветных) и накройте покровным стеклом. Наблюдайте сухую пыльцу, расположенную у края покровного стекла, вводя под него пипеткой немного окрашивающей и фиксирующей смеси. Пыльцевые зерна набухают, далее следует немедленное выделение содержащихся в их оболочке белков, вначале из экзины по всему пыльцевому зерну, а через несколько минут — из интины около проростковой поры.

Окрашивающая и фиксирующая смесь: приготовьте 0,25%-ный раствор кумасси синего в 45%-ном метиловом спирте и 10%-ной уксусной кислоте; после растворения добавьте к 1 части смеси три части 20%-ной сахарозы и профильтруйте непосредственно перед употреблением.

7.4. ОБНАРУЖЕНИЕ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН В ПЧЕЛИНОМ МЕДЕ

Взвесьте 10 г меда и растворите его в 20 мл воды, нагретой до 30—40 °С. Поместите в центрифужную пробирку и центрифугируйте при низкой скорости в течение 10 мин. Удалите большую часть надосадочной жидкостью, оставив 1—2 см над осадком. Пастеровской пипеткой поместите каплю осадка на предметное стекло, добавьте раствор Кэлберла, смешайте и накройте покровным стеклом. Пыльца будет окрашена в красный цвет и может быть идентифицирована и даже подсчитана для установления частоты встречаемости определенных типов пыльцы в меде.

7.5. ПРОРАЩИВАНИЕ ПЫЛЬЦЫ И ДЕМОНСТРАЦИЯ КАЛЛОЗЫ

Многие пыльцевые зерна легко прорастают в простой среде, а пыльцевые трубки можно наблюдать с помощью светового микроскопа без окрашивания. Приготовьте 1%-ный агар, содержащий 10% сахарозы и 0,008% борной кислоты, перенесите пипеткой несколько капель на покровное стекло и дайте им растечься в тонкую пленку. Когда агар остынет, нанесите пыльцу и храните стекло во влажной чашке Петри, пока не начнется прорастание. Пыльца лилии, фуксии и *Impatiens* прорастает легко.

Для демонстрации наличия полисахарида каллозы в прорастающей пыльце и пыльцевых трубках окрасьте ткань в обесцвеченном анилиновом голубом и наблюдайте с помощью флуоресцентной микроскопии, используя голубой или ультрафиолетовый возбуждающий фильтр. Каллоза флуоресцирует ярко-желтым или голубым цветом в зависимости от фильтра. Следует всегда проверять окрашивание ткани, помещенной в простую воду, чтобы исключить автофлуоресценцию. Краситель готовят путем растворения 2,3 г трехзамещенного ортофосфата калия (0,1М K_3PO_4) в 100 мл дистиллированной воды и добавления 0,1 г водорастворимого анилинового голубого. Колбу закрывают пробкой и на 24 часа помещают в темное место для обесцвечивания. Раствор должен быть прозрачным. Чтобы предотвратить высыхание краски, к нему добавляют глицерин до 10% по объему. Приготовленные препараты можно хранить в красящем растворе.

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Erdtman G. (1968). Handbook of Palynology. Hafner Press, New York.
- Erdtman G. (1971). Pollen Morphology and Plant Taxonomy in Angiosperm. Hafner Press, New York.
- Faegri K., Van der Pijl L. (1971). The Principles of Pollination Ecology. Sec. ed. Pergamon Press, Oxford and New York.
- Faegri K., Iversen J. (1975). Textbook of Pollen Analysis. Third ed. Hafner Press, New York.
- Godwin H. (1975). The History of the British Flora. A factual basis for phytogeography. Sec. ed. Cambridge Univ. Press, London.
- Gregory P. (1973). Microbiology of the Atmosphere. Sec. ed. Leonard Hill, Bucks., England.
- Gunning B., Steer M. (1976). Plant Cell Biology — an ultrastructural approach. Edward Arnold, London.
- Heslop-Harrison J. (ed.) (1971). Pollen, Development and Physiology. Butterworths, London.
- Heslop-Harrison J. (1972). Sexuality of angiosperms. In: Plant Physiology, a Treatise. Ed. F. Steward. Vol. 6C. Academic Press, London and New York.
- Heslop-Harrison J. (1975). Incompatibility and the pollen-stigma interaction. Ann. Rev. Plant Physiol., 26, 403—425.
- Heslop-Harrison J. (1978). Cellular Recognition Systems in Plants. *Studies in Biology*, no. 100. Edward Arnold, London.
- Hodges D. (1974). The Pollen Loads of the Honey-bee. Bee research Association, London.
- Hyde H., Adams K. (1958). An Atlas of Airborne Pollen Grains. Macmillan, London.
- Kemp R. (1970). Cell Division and Heredity. *Studies in Biology*, no. 21. Edward Arnolds, London.
- Knox R. (1976). Cell recognition and pattern formation in plants. In: The Developmental Biology of Plants and Animals. Eds. C. Graham and P. Wareing, pp. 141—167. Blackwell, Oxford.
- Morcombe M. (1968). Australia's Western Wildflowers. Landfall Press, Perth.
- Nilssen S. (ed.) (1973). *Scandinavian Aerobiology Bull.* 18, Swedish Natural Science Research Council, Stockholm.
- Ogden E., Raynor G., Hayes J., Lewis D., Haines J. (1974). Manual for Sampling Airborne Pollen. Hafner Press, New York; Collier Macmillan, London.
- Stanley R., Linskens H. (1974). Pollen, Biology, Biochemistry, Management. Springer-Verlag, Berlin. Heidelberg, New York.
- Straka H. (1975). Pollen- und Sporenkunde. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- Wodehouse R. (1935). Pollen Grains. Repr. by Hafner Press, New York.

Предисловие к русскому изданию	3
Предисловие к английскому изданию	3
1. ПЫЛЬЦЕВОЕ ЗЕРНО	4
1.1. История изучения пыльцы	5
1.2. Форма пыльцевых зерен	5
1.3. Структура пыльцевой оболочки	9
1.4. Анализ пыльцы и история растительности	13
2. ФОРМИРОВАНИЕ ПЫЛЬЦЫ	14
2.1. Мейоз и его последствия	18
2.2. Загадка скульптурного узора оболочки пыльцевого зерна	19
2.3. Развитие пыльцы	22
2.4. Биология клеток пыльцевого зерна	23
3. РАСПРОСТРАНЕНИЕ ПЫЛЬЦЫ	28
3.1. Адаптация к опылению ветром	32
3.2. Перенос пыльцы насекомыми и другими беспозвоночными	32
3.3. Птицы, летучие мыши и другие млекопитающие как опылители	34
3.4. Опыление с помощью воды	41
4. ПЫЛЬЦА И ОПЛОДОТВОРЕНИЕ	44
4.1. Две самостоятельные сферы пыльцевой оболочки	47
4.2. Реакции распознавания	74
4.3. Контролирование опыления	49
5. АЭРОБИОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЫ	53
5.1. Перенос пыльцы в атмосфере	55
5.2. Пыльцевой календарь	55
5.3. Циркадные ритмы выброса пыльцы	60
6. ПЫЛЬЦА И ЧЕЛОВЕК	62
6.1. Роль пыльцы в возникновении аллергических заболеваний	67
6.2. Локализация аллергенов в пыльце	70
6.3. Роль пыльцевых аллергенов в природе	77
7. ЭКСПЕРИМЕНТЫ С ПЫЛЬЦОЙ	79
7.1. Составление справочной коллекции типов пыльцы	79
7.2. Жизнеспособность пыльцы	79
7.3. Демонстрация белков пыльцевой оболочки	80
7.4. Обнаружение пыльцевых зерен в пчелином меде	81
7.5. Проращивание пыльцы и демонстрация каллозы	81
Дополнительная литература	82

Р. Б. Нокс

БИОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЫ

Заведующий редакцией *В. Е. Машковский*

Редактор *А. С. Саломе*

Художник *В. В. Кучин*

Художественный редактор *А. И. Бершачевская*

Технический редактор *М. У. Шиц*

Корректоры *М. И. Бынеев, В. А. Лебедева,*

А. В. Немировская

ИБ № 4272

Сдано в набор 21.01.85. Подписано к печати 11.03.85. Формат 84×108^{1/32}. Бумага кн.-журн. Гарнитура литературная. Печать высокая. Усл. печ. л. 4,62. Усл. кр.-отт. 4,83. Уч.-изд. л. 4,4. Изд. № 288. Тираж 2300 экз. Заказ № 1125. Цена 30 коп.

Ордена Трудового Красного Знамени ВО «Агропромиздат». 107807, ГСП, Москва, Б-53, ул. Садовая-Спасская, 18.

Областная ордена «Знак Почета» типография им. Смирнова Смоленского облуправления издательств, полиграфии и книжной торговли, 214000, г. Смоленск, проспект им. Ю. Гагарина, 2.

В 1985 году
В ВО «АГРОПРОМИЗДАТ»
ПО ТЕМАТИЧЕСКОМУ ПЛАНУ
ИЗДАТЕЛЬСТВА «КОЛОС»
ВЫХОДИТ В СВЕТ КНИГА

Бернье Ж., Кинне Ж.-М., Сакс Р. Физиология цветения, т. 1. Пер. с англ., США, 16 л.

Дан обзор классических концепций развития. Приведены экспериментальные системы, на которых исследуются различные стороны перехода к цветению, регуляция этого процесса с помощью минерального питания, водного режима, длины дня, температуры. Рассматриваются факторы, играющие решающую роль в формировании урожая важнейших сельскохозяйственных культур, — фотопериодизм, яровизация, применение фитогормонов и т. д.

Для научных работников — биологов, физиологов.

В 1985 году
В ВО «АГРОПРОМИЗДАТ»
ПО ТЕМАТИЧЕСКОМУ ПЛАНУ
ИЗДАТЕЛЬСТВА «КОЛОС»
ВЫХОДИТ В СВЕТ КНИГА

Бернье Ж., Кине Ж.-М., Сакс Р. **Фи-
зиология цветения**, т. 2. Пер. с англ., США,
25 л.

Рассмотрены основные механизмы, принимающие участие в зацветании растений. Показаны взаимоотношения между отдельными органами, роль корней, почек и апекса. Описаны анатомические и гистохимические изменения, сопровождающие переход к цветению, изменения, происходящие в клетках, особенно на молекулярном уровне. Показано влияние регуляторов роста и их распределение в растении.

Для научных работников — биологов, физиологов.

В 1985 году
В ВО «АГРОПРОМИЗДАТ»
ПО ТЕМАТИЧЕСКОМУ ПЛАНУ
ИЗДАТЕЛЬСТВА «КОЛОС»
ВЫХОДИТ В СВЕТ КНИГА

Инфекционные болезни растений: физиологические и биохимические основы. Пер. с англ./Под ред. Асада Я., Бушнелла Р., Оучи С. и др. Япония, 29 л.

В сборнике представлены материалы симпозиума, состоявшегося в 1981 году в США с участием японских и американских ученых, посвященного физиологии и биохимии инфекционных болезней растений. Изложены результаты фундаментальных исследований защитных механизмов растений, способность патогенов преодолевать эти защитные барьеры и практическое использование результатов исследований для защиты растений.

Для научных работников в области защиты растений.

В 1985 году
В ВО «АГРОПРОМИЗДАТ»
ПО ТЕМАТИЧЕСКОМУ ПЛАНУ
ИЗДАТЕЛЬСТВА «КОЛОС»
ВЫХОДИТ В СВЕТ КНИГА

Федтке К. Биохимия и физиология действия гербицидов. Пер. с англ., ФРГ, 19 л.

Книга автора из ФРГ раскрывает механизм действия гербицидов как ингибиторов фотосинтеза. Дана классификация гербицидов в соответствии с местом их действия на процесс фотосинтеза. Рассмотрено влияние гербицидов на физиологические процессы в растениях — запасание энергии, синтез нуклеиновых кислот и белка, метаболизм липидов, прорастание семян и т. д. Дано описание наиболее типичных вторичных ответных реакций растений на обработку гербицидами.

Для научных работников в области защиты растений, физиологов, биохимиков.