

Дербенник выбирает пыльцу для опыления

Волкова Ольга Александровна

Московский Государственный Университет им. М. В. Ломоносова
Биологический факультет, Москва, Россия
E-mail: centaurea57@yandex.ru

Пыльцевые зерна растений – микроскопические частицы, размеры которых не превышают 50 мкм. Эти частицы окружают нас повсюду и обладают полезными свойствами, но способны вызывать аллергию. Не смотря на такие микроскопические размеры такие частицы имеют очень сложно устроенную оболочку, состоящую из нескольких слоев. Морфологические особенности пыльцевых зерен видоспецифичны и, как правило, незначительно варьируют не только в пределах одного вида, но часто даже в пределах рода и семейства. Однако пыльцевые зерна некоторых растений различаются даже в пределах одного цветка. Для чего же растениям нужны так сложно устроенные пыльцевые зерна даже в пределах одного цветка?



Механизм для отбора полового партнера у растений - гетеростилия

Эти микроскопические частицы окружают нас повсюду: в воздухе, в почве, в составе продуктов питания. Ученые используют их морфологические особенности для реконструкции растительности далекого прошлого, для определения возраста горных пород, для судебно-криминалистической и искусствоведческой экспертизы. Богатство форм этих микроскопических частиц огромно и до конца не изучено. Все это – пыльцевые зерна растений.

Всем известна польза меда, но лишь немногие знают о свойствах цветочной пыльцы (обножки). В ней содержатся самые различные вещества – сахара, жиры, белки, углеводы, витамины, в особенности группы B, пигменты, ферменты (амилаза, инвертаза, каталаза, протеаза, пектиназа), калий, магний, натрий, кальций, медь, железо, фосфор. Определение содержания пыльцы в продуктах пчеловодства лежит в основе экспертизы их качества.

Весной, когда начинается пора цветения, многие вспоминают про слезящиеся глаза, заложенный нос, чихание, приступы удушья, слабость. Все это признаки аллергии на пыльцу или поллиноза, который вызывается циркулирующими в воздухе пыльцевыми зернами. Аллергия является результатом реакции организма на содержащиеся в пыльце специфические белки. В средней полосе России весной главные «виновники» поллиноза – береза, злаки и полынь. Благодаря огромной пыльцевой продукции и мелким размерам пыльца может переноситься с потоками воздуха на огромные расстояния, вызывая аллергические реакции у людей на обширных территориях, часто вдалеке от источников эмиссии.

Что же представляет из себя пыльца растений? Пыльцевые зерна – это мужские гаметофиты семенных растений, формирующиеся в пыльниках или мужских шишках и необходимые для оплодотворения. Размеры пыльцевых зерен очень сильно варьируют, но у подавляющего большинства растений не превышают 50 мкм. Каждое пыльцевое зерно покрыто сложно устроенной оболочкой – спородермой, которая состоит из двух основных слоев – внутреннего интины и наружного экзины. Внешний слой – экзина – выполняет роль своеобразного внешнего скелета. Она содержит в своем составе уникальный биополимер – спорополленин – обладающий невероятной химической устойчивостью. Например, пыльцевые зерна можно кипятить в растворах концентрированных кислот и щелочей, при этом экзина не страдает. Именно благодаря химическим свойствам спорополленина пыльцевые зерна сохраняются в ископаемом состоянии миллионы лет и служат бесценным источником информации для палеонтологии, геологии и стратиграфии. Экзина – наиболее сложно устроенный слой оболочки пыльцевого зерна, нередко содержащий полости с биологически активными веществами, стратифицированный на несколько подслоев и часто несущий на поверхности различные скульптурные образования. Интина – внутренний слой спородермы – химически очень нестоек и состоит в основном из пектинов. Он формируется на самых последних этапах развития оболочки и необходим при прорастании пыльцевого зерна на рыльце пестика. Именно интина формирует пыльцевую трубку, по которой движутся мужские гаметы – спермии.

Прорастание пыльцевого зерна приурочено к специфическим местам спородермы, получившим название апертур. Именно на основании признаков строения, положения и числа апертур ученые могут идентифицировать пыльцевые зерна разных растений. Апертур различаются по форме и внутренней структуре. Они могут представлять собой поры, борозды, бороздки, щели, или просто утонченные нечетко очерченные участки экзины (Кремп, 1967). Как правило, в области апертур наружная оболочка пыльцы (экзина) утончается, а внутренняя (интина) – утолщается. По своей внутренней структуре

различают простые и сложные апертуры. Сложные апертуры характерны только для высших двудольных растений. Для них характерно наличие дополнительной апертуры – оры – во внутренних слоях экзины, которая отличается по форме от апертуры наружных слоев оболочки. Пыльцевые зерна некоторых растений имеют ложные борозды – «псевдоапертуры» – которые не принимают участие в прорастании пыльцевого зерна, но могут растягиваться при набухании. Внешне псевдоборозды выглядят как настоящие апертуры. Различие заметно лишь при изучении ультратонкой структуры этих участков оболочки – для них не характерно утолщение интины, обязательное для всех настоящих апертур (<http://www3.bio.uu.nl/palaeo/glossary>; Erdtman, 1952; Сладков, 1967, Thanikaimoni, 1986).

Морфологические особенности пыльцевых зерен видоспецифичны и, как правило, незначительно варьируют не только в пределах одного вида, но часто даже в пределах рода и семейства. Однако из этого правила есть и свои исключения. В основном они относятся к растениям с гетероморфными цветками. Один из ярких примеров таких растений – дербенник иволистный (*Lythrum salicaria*), широко распространенный в средней полосе России. Дербенник произрастает по сырым лугам, берегам водоемов, на окраинах болот (Маевский, 2006). Листья у него простые, часто супротивные или мутовчатые, лепестки розового цвета, отдельные и часто сморщенные, тычинок вдвое больше лепестков, расположены они в двух кругах (Гладкова, 1981).

Для этого растения характерно наличие трех типов цветков, различающихся по высоте столбика и длине тычиночных нитей (Рис. 1). Тычинок в цветке дербенника 6, они расположены в два круга. Цветки первого типа имеют средней длины тычинки внешнего круга и короткие внутреннего круга (длинностолбиковая форма). Среднестолбиковая форма имеет длинные, превышающие столбик тычинки внешнего круга и короткие внутреннего. Короткостолбиковая форма характеризуется длинными внешними тычинками и средней длины внутренними тычинками (Гладкова, 1981). Наличие у особей одного и того же вида двух (дистилия) или трех (тристилия) морф цветков называется гетеростилией. Гетеростилия — приспособление растений с обоеполыми цветками к перекрёстному опылению, при котором пыльца от пыльников одного цветка переносится на рыльце пестика другого цветка. Насекомые (главным образом пчелиные и двукрылые) садятся на выступающие тычинки или столбик и просовывают хоботки внутрь трубки венчика, чтобы добыть нектар. При этом пыльники длинных тычинок пачкают пыльцой брюшко и внутреннюю сторону задних ножек насекомого, средние тычинки оставляют пыльцу на нижней стороне груди и между передними ножками, а короткие тычинки трутся о хоботок и нижнюю губу. При посещении других цветков рыльца

соответствующей длины касаются тех же частей тела насекомого, и пыльца с пыльников одной высоты попадает на рыльце пестика той же длины. Таким образом, основная функция тристилии заключается в снижении частоты самоопыления внутри цветка и увеличении доли «легитимно», правильно опыленных растений (Nicholls, 1987). Тристилия представляет собой довольно редкое явление в природе. Кроме дербенниковых, тристилия отмечена только в семействах кисличных (*Oxalidaceae*), понтедериевых (*Pontederiaceae*), амариллисовых (*Amaryllidaceae*) и коннарсовых (*Connaraceae*) (Гладкова, 1981; Nicholls, 1987; Morris, 2007).

Как и у всех видов с гетероморфными цветками, у дербенника в пыльниках с более длинными тычинками образуется более крупная пыльца, чем в пыльниках коротких и средних тычинок. Кроме того, тычинки разных кругов различаются цветом пыльников. Длинные тычинки в цветках с коротким и средним столбиком имеют зеленые пыльники, тогда как короткие и средние тычинки имеют желтые пыльники. Стенки пыльников не окрашены, цвет их обусловлен окраской самих пыльцевых зерен, в наружной оболочке которых расположены пигменты. Однако пока неясно, зеленый цвет пыльцы обусловлен наличием пигментов, отличающихся от таковых в пыльце желтого цвета, или зеленый цвет – результата смеси нескольких пигментов. Кроме того, до сих пор остается неизвестным, что же это за пигменты. Пыльцевые зерна из тычинок разной длины отличаются типом поверхности наружной оболочки – экзины. Пыльцевые зерна всех типов тычинок (длинных, средних и коротких) имеют струйчатую поверхность (Рис. 2). Однако струи пыльцевых зерен из длинных и средних тычинок длинные и четкие. У пыльцевых зерен из коротких тычинок струи короткие, беспорядочно ориентированные, такой тип поверхности можно назвать морщинистым. Форма пыльцевых зерен всех типов одинакова и может быть описана как сфероидальная.

В оболочке пыльцевых зерен всех типов тычинок имеется 6 апертур (Рис. 3). Три из этих апертур – простые, три другие – сложные. Сложные апертуры представляют собой борозды, в центре которых имеются оры. Простые борозды более короткие, они чередуются со сложными апертурами. Функции простых апертур до настоящего времени однозначно неопределенны.

Если пыльцевые зерна дербенника поместить в воду, они начинают разбухать равномерно, борозды обоих типов растягиваются, обеспечивая целостность пыльцевого зерна. В уменьшении объема пыльцевых зерен при недостатке воды также участвуют как простые, так и сложные борозды. Прорастают же пыльцевые зерна только через сложные борозды. При этом пыльцевые зерна из длинных тычинок прорастают медленнее, чем пыльцевые зерна из коротких тычинок. Под сложными бороздами спородерма имеет

строение, типичное для апертурных областей: утоньшенная экзина и заметно утолщенная двухслойная интина. Под простыми бороздами интина однослойная, толщина ее такая же, как в межапертурных участках. Различия в строении проявляются только на самых последних этапах развития оболочки пыльцевого зерна.

Для чего же растениям нужны так сложно устроенные пыльцевые зерна даже в пределах одного цветка? На первый взгляд кажется, что размножение растений – это процесс случайный. Однако и у растений есть различные механизмы, позволяющие цветкам выполнять отбор партнера. Одним из таких механизмов и является гетеростилия. Наличие внутри одного цветка тычинок разной длины является приспособлением к перекрестному опылению, что способствует наибольшей плодовитости при скрещивании. При «легитимном», правильном опылении (переносе пыльцы из тычинок одной длины на рыльце пестика той же длины) образуется больше семян, чем при «иллегитимном», незаконном. Таким образом, размер пыльцы, возможно, является препятствием для прорастания на рыльце пестика одной длины пыльцы из тычинок одинаковой длины. Однако для чего дербенник образуют пыльцу разного цвета и тем более разной морфологии – до сих пор остается неясным.



Рис. 1. Цветки разных морф *Lythrum salicaria*

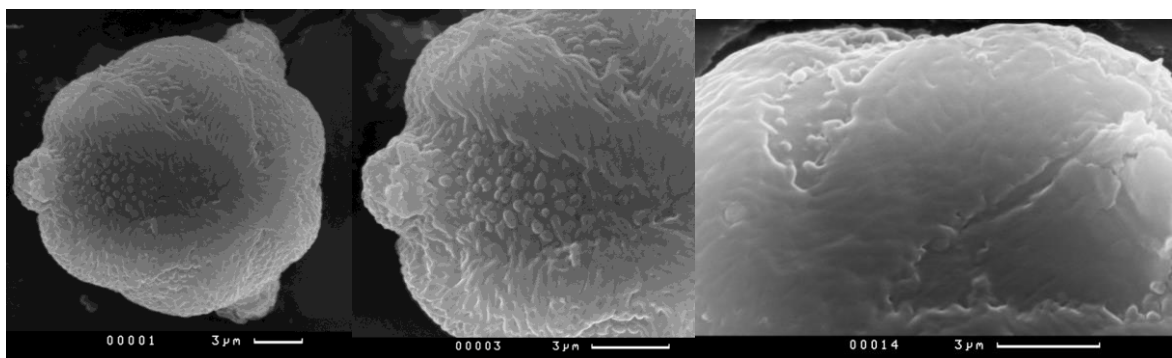


Рис. 2. Особенности поверхности пыльцевых зерен *Lythrum salicaria*

Пыльцевые зерна дербенника из тычинок разной длины. Слева направо: пыльцевое зерно из пыльников длинных, средних и коротких тычинок. Поверхность зерен из коротких тычинок морщинистая, а из длинных и средних характеризуется длинными струями.

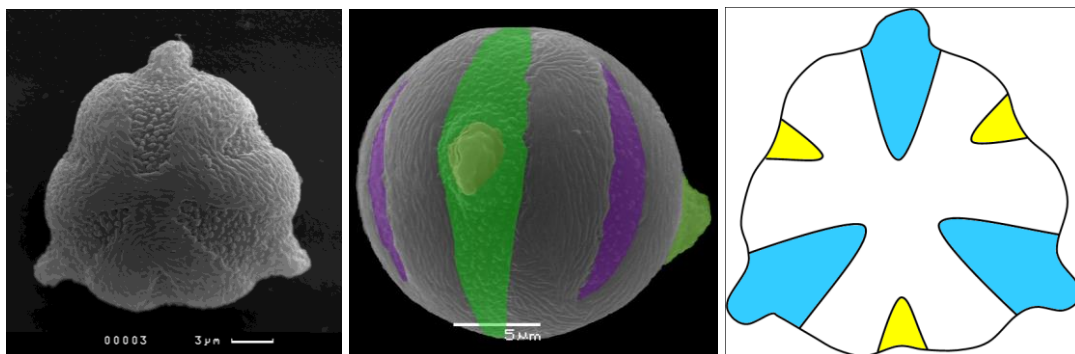


Рис. 3. Пыльцевые зерна дербенника. Слева — вид сверху, посередине — вид сбоку, справа — схема зерна. В оболочке зерен всех типов тычинок имеется шесть апертур: три простые, три сложные (борозды, в центре которых оры). На схеме: простые апертуры — желтые, сложные — синие; на фото: цвет простых — фиолетовый, сложных — зеленый, оры сложной апертуры показаны желтым.

Литература

1. Кремн Г.О.У. Палинологическая энциклопедия. М., 1967.
2. <http://www3.bio.uu.nl/palaeo/glossary>
3. Erdtman G. Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Stockholm, 1952.
4. Сладков А.Н. Введение в спорово-пыльцевой анализ. М., 1967.
5. Thanikaimoni G. // Pollen and Spores: Form and function. L., 1986.
6. Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. М., 2006.
7. Гладкова В.Н. Жизнь растений. М., 1981.
8. Nicholls M.S. // Pl. Syst. Evol. 1987. V.156. P.151—157.
9. Morris J.A. // diss. ... d-r of philosophy. 2007.