

Биолог. журн. Армении, 3-4 (52), 1999

УДК 581.162

О ТИПАХ ГЕТЕРОМОРФНОЙ НЕСОВМЕСТИМОСТИ У РАСТЕНИЙ

А.М. АГАДЖАНИЯ

Институт ботаники НАН Армении, 375063, Ереван

Обсуждаются разные типы диаллельной гетероморфной несовместимости у покрытосеменных растений. Обосновывается тезис, что у гетероморфных видов морфологическая и функциональная компоненты гетеростилии составляют единое целое. Анализируются случаи, когда причинная связь между двумя элементами гетеростилии может отсутствовать.

Զննարկվում են ծածկասերմ բույսերի դիալել հետերոմորֆ անհամատեղելիության գոյության տարբեր ձևերը: Հիմնավորվում է թեզ, որ հետերոմորֆ տեսակների մոտ ձևաբանական և ֆունկցիոնալ հետերոստիլիայի կոմպոնենտները կազմում են միասնական ամբողջականություն: Վերլուծվում են դեպքեր, երբ կարող է բացակայել հետերոստիլիայի երկու տարրերի միջև պատճառական կապը:

The different forms of diallelic heteromorph incompatibility in Angiosperms are discussed. The thesis on morphological and functional components of heterostyly as a single integrity in heteromorph species is substantiated. The cases, when relation between two elements of heterostyly is absent, are analysed.

Гетеростилия - гетероморфия - мультиаллельная самонесовместимость - диаллельная самонесовместимость

Как известно, самонесовместимость является наиболее совершенной системой исключения самооплодотворения и обеспечения перекрестного оплодотворения у цветковых растений. В пестиках растений еще в прогамной фазе происходит высокоизбирательный отбор, в результате которого отвергаются все пыльцевые зерна (или пыльцевые трубки) с идентичными S-генами и воспринимаются только мужские гаметофиты с неидентичными генами несовместимости. Такой механизм перекрестного размножения обеспечивает максимальную защиту и экономию женских гамет, поскольку неудачные комбинации скрещиваний предотвращаются до сингамии [1, 4, 19].

Как мы знаем, морфологически самонесовместимость бывает двух основных типов: гомоморфная (цветки в пределах популяции морфологически не отличаются) и гетероморфная, или гетеростилия (внутри популяции цветки имеют морфологически различное строение).

Гомоморфная самонесовместимость широко распространена среди покрытосеменных и, возможно, голосеменных, в то время как гетероморфная несовместимость встречается значительно реже и, естественно, лишь в пределах покрытосеменных, поскольку из современных растений обоеполость цветков свойственна только им. Кроме того, если гомоморфная самонесовместимость распределена довольно равномерно и обнаружена во всех филогенетических линиях цветковых растений, то распределение гетероморфной

несовместимости носит крайне неравномерный характер, встречается она очень редко и преимущественно в продвинутых подклассах и семействах. Гетеростилия совершенно отсутствует в самых примитивных подклассах двудольных (*Magnoliidae*, *Ranunculidae* и *Hamamelididae*) и однодольных (*Alismatidae* и *Arecidae*).

Гетероморфная несовместимость абсолютно несоизмерима с гомоморфной и по своей эффективности. Как мы знаем, механизм мультиаллельной несовместимости, который присущ гомоморфным видам, обеспечивает практически полную перекрестную совместимость в пределах популяции. Причем в этой системе перекрестное оплодотворение осуществляется при ничтожно малой потере пыльцы: почти каждое пылецветное зерно потенциально в состоянии превратиться в действенную гамету. Между тем как при диаллельной несовместимости гетероморфных видов предотвращение самооплодотворения и обеспечение перекрестного оплодотворения достигается путем значительного сокращения числа совместимых сочетаний, т.е. ценой огромной потери пыльцы. Ведь при тристилии каждая особь может быть совместима приблизительно только с 2/3 общего числа особей популяции, а при дистилии - наиболее распространенной формы гетероморфизма - всего лишь с половиной. Таким образом, хотя гетеростилия в силу бисексуальности растений имеет заметные преимущества перед двудомностью, она существенно уступает системам с мультиаллельной гомоморфной несовместимостью.

Но несмотря на несомненные преимущества, которыми обладают гомоморфные мультиаллельно-самонесовместимые виды перед видами с гетероморфной несовместимостью, некоторые представители первых в разных филогенетических линиях некогда вынуждены были идти по пути создания диаллельной несовместимости с одновременным или последующим наращиванием сложного комплекса гетероморфизма. А то, что эволюционными предками гетеростильных видов действительно являлись гомоморфные формы, характеризующиеся той или иной степенью самонесовместимости, отмечал еще Дарвин [2].

Изучение проблемы происхождения и эволюционного развития гетеростилии ставит все новые и новые вопросы. Отметим наиболее важные из них: в каких условиях гомоморфная мультиаллельная самонесовместимость функционировать уже не могла и какие эволюционные силы при этом способствовали появлению синдрома гетеростилии, вероятная последовательность в становлении физиологической несовместимости и морфологического гетероморфизма цветка, масштабы распространения и закономерности распределения гетеростилии в системе покрытосеменных, генетический контроль гетеростилии, взаимоотношения дистилии и тристилии, роль полифилии и монофилии в возникновении и дальнейшем развитии гетеростилии, причинная связь гетеростилии с жизненной формой и жизненным циклом, причины серьезных различий классов двудольных и однодольных растений по частоте встречаемости гетеростилии, место и значение гетеростилии в общей системе размножения различных ветвей покрытосеменных и др.

Нами предусмотрен цикл работ, первой из которых является настоящая статья, посвященная существующим типам гетеростилии.

Морфологическое разнообразие при гетеростилии включает дистилию и тристилию. Дистилия - когда по расположению пыльников и рылец в цветке растения бывают двух типов - короткостолбчатые с длинными тычинками и длинностолбчатые с короткими тычинками. Растения длинностолбчатого типа со времен Дарвина [2] называются *pin*, а короткостолбчатого - *thrum*. При тристилии образуются соответственно три типа растений - короткостолбчатые (с длинными и средними тычинками), среднестолбчатые (с длинными и короткими тычинками) и длинностолбчатые (с короткими и средними тычинками).

При дистилии длина пестика одной формы соответствует длине тычинок противоположной (комплементарной) формы, при тристилии аналогичным образом высота каждого типа столбика строго соответствует высоте комплементарных тычинок двух противоположных форм, т.е. размер длинных столбиков длинностолбчатой формы совпадает с размером длинных тычинок средне- и короткостолбчатой форм, размер средних столбиков среднестолбчатой формы - с размером средних тычинок длинно- и короткостолбчатой форм и размер коротких столбиков короткостолбчатой формы - с размером коротких тычинок длинно- и среднестолбчатой форм. Т.е. совместимый союз возможен только в том случае, когда рыльца одной формы дистильного вида опыляются пыльцой тычинок другой ее формы, а у тристильного вида - когда на рыльца пестика одной формы переносится пыльца из тычинок соответствующего уровня двух других форм.

Гетероморфная система несовместимости впервые подробно описана и проанализирована Дарвином в 1877 г. в классической работе "Различные формы цветов у растений одного и того же вида". Эффективные варианты опыления он [2] назвал легитимными, законными, неэффективные - иллегитимными, незаконными. Но хотя иллегитимными являются и автогамия и перекрестное опыление в пределах своей морфологической группы, однако несовместимость при внутриморфной ксеногамии проявляется несколько слабее, чем при самоопылении.

Как правило, две формы дистильных и три формы тристильных видов встречаются в популяциях примерно в равном соотношении.

К дистильным относятся такие семейства, как *Primulaceae*, *Plumbaginaceae*, *Polemoniaceae*, *Rubiaceae* и многие другие. Отметим, что дистилия - основная и самая распространенная форма гетероморфии. Тристилия отмечена всего в 6-7 семействах покрытосеменных, но наиболее полно изучена она в семействах *Lythraceae*, *Oxalidaceae* и *Pontaderiaceae*, триморфная природа которых обнаружена давно и исследована еще Дарвином [2].

Хотя для гетероморфных видов наиболее четким отличительным признаком является длина столбика, и потому термин "гетеростилия" обычно предпочитается термину "гетероморфизм", имеются и некоторые другие признаки, характеризующие гетероморфию. Например, при дистилии, когда у цветков с длинными пестиками пыльники сидят на коротких тычиночных нитях, а у цветков с короткими пестиками - на длинных, диморфизм проявляется и в отношении ряда морфологических и физиологических признаков, в частности, размера пыльцевых зерен и клеток рыльца, на что обратил внимание еще Дарвин [2].

Порою, однако, диморфизм наблюдается по другим признакам. Гандерс [15] перечисляет 16 признаков, по которым проявляется диморфизм у разных гетеростильных видов. Кроме приведенных уже признаков длины столбика и тычинок, размера пыльцевых зерен и сосочек рыльца, диморфными являются также такие признаки, как проводимость тканей столбика, размер пыльника, цвет пыльцы, диаметр венчика и другие. В ряду этих признаков отмечается, например, опушенность столбика у *pin*- и ее отсутствие у *thrum*-растений в роде *Oxalis*, зеленый цвет пыльцы у *thrum*- и желтый у *pin*- растений *Lythrum californicum*, превосходство *thrum*- цветков *Fagopyrum* по диаметру венчика и т.д. Впрочем, ни одно из гетероморфных семейств и тем более таксономических категорий более низкого ранга не обладает сразу всеми известными диморфными признаками. Специфичность каждый раз проявляется только по части этих признаков.

Гетероморфная тристилия, для которой, как известно, характерны цветки трех различных морфологических типов с двумя кругами тычинок в каждом из них, также отличается полиморфизмом цветков по целому ряду признаков.

Как правило, имеется строгое соответствие между гетероморфией и диаллельной несовместимостью. При дистилии, например, эффективными, совместимыми являются лишь комбинации опыления между противоположными формами, т.е. *pin x thrum* и *thrum x pin*. Это означает, что реакция совместимости возникает тогда, когда крупная пыльца, вырабатываемая длинными тычинками короткостолбчатых растений, попадает на крупные папиллы рыльца длинностолбчатых растений и, наоборот, мелкая пыльца с коротких тычинок длинностолбчатых растений попадает на мелкие папиллы короткостолбчатых растений, т.е. когда по своему размеру (высоте) длинные столбики одной особи соответствуют длинным тычинкам другой, а короткие столбики одной особи - коротким тычинкам другой особи. Напротив, самоопыление и опыление в пределах своего морфологического типа оказываются несовместимыми.

По аналогии с диморфными видами, у триморфных видов, половые органы которых располагаются на трех уровнях, успешной оказывается лишь та комбинация опыления, когда на рыльца столбика одной формы переносится пыльца из равных ему по высоте тычинок двух других форм.

Дарвин [2], вслед за Гильдебрандом, ограничил гетеростилию случаями, в которых одна форма полностью фертильна только при опылении другой формой. Этой точки зрения придерживаются и многие современные авторы, например, Гандерс [15]. Однако некоторыми авторами (см. [3, 18]) термину "гетеростилия" придается более широкий смысл. Под гетеростильными подразумеваются и виды с гетероморфизмом столбика и тычинок, если даже это не сопровождается явлением несовместимости.

Весьма примечательно, что у гетеростильных видов с четким проявлением диморфизма пыльцы и рыльца реакция физиологической несовместимости может быть усилена физико-механической несовместимостью, обнаруженной в 1934 г. Шох-Бодмер у обыкновенной гречихи *Fagopyrum esculentum*. Шох-Бодмер (цит. по [5]) показала, что несовместимость у этого вида обусловлена в основном физико-механическими факторами, точнее различиями в размерах пыльцевых зерен и плотностью тканей столбика. Крупная пыльца длинных тычинок короткопестичных растений формирует относительно толстые пыльцевые трубки, которые не могут преодолеть плотные ткани короткого пестика, но сравнительно легко проникают сквозь менее плотные ткани длинного столбика. Мелкая же пыльца коротких тычинок длиннопестичных растений образует сравнительно тонкую пыльцевую трубку, способную проникнуть и в короткий, и в длинный столбик, но не хватает ростовых веществ для достижения основания длинных столбиков.

Возможно, с позиций гипотезы физико-механической несовместимости можно объяснить и такой хорошо известный, но, пожалуй, парадоксальный факт: скрещивание двух конкретных растений при гетероморфной тристилии оказывается совместимым в одной комбинации и несовместимым - в другой. Например, опыление любого длиннопестичного растения пылью длинных тычинок любого среднестичного или короткопестичного растения популяции бывает эффективным, но если то же длиннопестичное растение опылить пылью с коротких тычинок того же среднестичного или пылью, извлеченной из средних тычинок того же короткопестичного растения, положительного результата мы уже не получим. Это едва ли не самый захватывающий и интригующий момент в вопросе о генетическом определении тристилии и, насколько нам известно, не проанализированный еще в литературе.

Таким образом, если иллегитимная стерильность, кроме физиологической обусловленности, зависит и от чисто физико-механических факторов, то это, бесспорно, свидетельствует о том, что сочетание гетероморфизма с несовместимостью (иммунной или механической природы) является гораздо более распространенным явлением, чем это допускается некоторыми авторами. Скорее же всего, связь гетероморфии с механизмом несовместимости носит всеобщий характер.

Кроме рассмотренного уже классического гетероморфизма, т.е. дистилии и тристилии, существует и негетеростильная гетероморфия. Бейкер [6, 8], например, выявил, что у некоторых видов сем. *Plumbaginaceae* при отсутствии диморфизма по обычным для гетеростильных видов признакам длины столбика и тычинок и размера пыльцевых зерен дифференциация проявляется в морфологии рыльца и пыльцы.

Так, у *Armeria maritima* цветки мономорфны по длине столбика и тычинок, но рыльца по воспринимающей поверхности бывают двух типов: крупнозернистые (названные "cob" по сходству с кочерыжкой кукурузного початка) и мелкососочковые ("papillate") [6]. Диморфизм растений наблюдается и в отношении скульптуры оболочки пыльцы. В пыльниках cob-растений развиваются пыльцевые зерна с крупносетчатой поверхностью экзины (тип А), а papillate-растения образуют пыльцу с мелкосетчатой структурой поверхности экзины (тип В). Совместимыми являются только те комбинации скрещивания, при которых cob-рыльца опыляются пылью типа В, а papillate-рыльца пылью типа А.

Весьма интересно, что диморфизм по структуре воспринимающей поверхности рыльца типа cob-papillate и скульптуре пыльцы типа А-В, характерный для *A. maritima*, обнаружен и у гетеростильного вида того же семейства - кермеса обыкновенного *Limonium vulgare* [8]. Совместимыми здесь являются только комбинации опыления между двумя разностолбчатыми формами. Таким образом, у этого вида мы уже сталкиваемся с ситуацией, когда диаллельная несовместимость действует в комплексе с гетеростильей.

Следовательно, сем. *Plumbaginaceae* находится на разных стадиях эволюции гетероморфной несовместимости. Диаллельная несовместимость присуща не только гетеростильным родам (*Limonium*, *Ceratostigma*), но и родам только с диморфизмом пыльцы и рыльца (*Armeria*, *Limonastrum*) и даже родам лишь с диморфной пылью (*Gontolimon*, *Acantholimon*). Более того, диаллельная несовместимость характерна и для рода *Aegialites*, вообще не наделенного каким-либо морфологическим диморфизмом цветка. На этом основании Бейкер [8] выводит такую последовательность возникновения гетероморфной несовместимости в этом семействе: физиологическая несовместимость без морфологической дифференциации, диморфизм пыльцы, диморфизм рыльца, и, наконец, полная гетеростилья. А Кроу [11] из этих фактов вообще делает общий вывод, что в эволюции

гетеростилии иммунологическое различие предшествовало морфологической дифференциации.

Иногда морфологический гетероморфизм не сочетается с диаллельной несовместимостью, а выступает на фоне мультиаллельной самонесовместимости. К таким исключительным случаям относятся, например, виды *Narcissus* (*Ammaryllidaceae*) [10, 12], *Anchusa* (*Boraginaceae*) [13] и *Mirabilis* (*Nictaginaceae*) [7], которые, будучи самонесовместимыми, обнаруживают не 2-3, как у обычных гетеростильных видов, а множество скрещиваемых типов, т.е. одинаково фертильных при опылении между морфами и внутри морф. По-видимому, положение, в котором находятся эти виды, можно охарактеризовать как переходное от гомоморфной самонесовместимости к гетероморфной.

Но в некоторых случаях отсутствие видимой связи между морфологическим гетероморфизмом цветка и системой несовместимости может быть не проявлением начала стадии формирования гетеростилии, а наоборот, следствием нахождения вида уже в состоянии разрушения гетеростилии и перехода к самофертильности. В качестве примера приведем описанную еще Дарвином [2] обыкновенную кислицу *Oxalis acetosella*. Этот широко распространенный в северном полушарии мономорфный вид, состоящий из длиннопестичной формы тристильного вида и еще проявляющий большую изменчивость по длине столбика и тычинок, уже не показывает ни реакции самонесовместимости, ни реакции внутриморфной несовместимости. Растения оказались в достаточной степени фертильными как при опылении собственной пылью, так и опылении пылью других растений. Однако в условиях изоляции цветков происходило некоторое снижение плодovitости. Интересно, что разрушение самонесовместимости и триморфной несовместимости сопровождалось исчезновением диморфизма пыльцы в пыльниках обеих групп. Таким образом, подытоживает Дарвин, функционально растения не обнаруживают ни малейших признаков гетеростилии.

Хорошим примером, показывающим, что отсутствие связи между гетероморфизмом цветка и механизмом несовместимости не представляет собой естественное состояние синдрома гетеростилии, а является следствием распада самонесовместимости и гетероморфной несовместимости и перехода от аутбридинга к инбридингу, могут служить *Eichhornia crassipes* (*Pontederiaceae*) [9, 16] и *Decodon verticillatus* (*Lythraceae*) [14, 17].

На основании всего изложенного мы можем прийти к заключению, что у гетеростильных видов в норме правило сопряженности гетероморфизма цветка с несовместимостью действует всегда. Однако, как нам представляется, в двух случаях эта связь может отсутствовать. Во-первых, при зарождающейся гетеростилии, т.е. когда вид находится на ранних стадиях превращения гомоморфной мультиаллельной самонесовместимости в диаллельную гетероморфную несовместимость. Во-вторых, когда гетеростильный вид находится уже в процессе разрушения гетероморфной несовместимости и перехода к самофертильности. А еще в одном случае, а именно, когда у гетеростильного вида самонесовместимость и гетероморфная несовместимость выражаются довольно слабо и не очень четко, мы можем вынести ошибочное представление об отсутствии связи между гетероморфизмом и несовместимостью.

Почему же превосходство легитимных союзов над иллегитимными у разных гетеростильных видов бывает различным и даже очень различным, полным или частичным? Вероятнее всего, тут мы имеем дело с рядом причин. Однако в ряду причин, приведших к большим различиям в интенсивности физиологической несовместимости, ведущую или по крайней мере важную роль, по-видимому, должна играть изначальная разница в уровне самонесовместимости у гомоморфных предков гетеростильных растений. Несомненно также, что степень функциональности гетеростилии во многом зависит от эволюционной истории и геологического возраста самого явления. К этим вопросам, однако, мы вернемся в статье о происхождении гетеростилии.

ЛИТЕРАТУРА

1. Агаджанян А.М. Успехи соврем. биологии, 110, 36, 323-337, 1990.
2. Дарвин Ч. Соч., 7, 31-251, М.-Л., 1948.
3. Суриков И.М. Несовместимость и эмбриональная стерильность растений. 221, М., 1991.
4. Уильямс У. Генетические основы и селекция растений. 448, М., 1968.

