

УДК 575.183 : 581.162.31

ГЕНЕТИКА

А. М. Агаджанян

Количество пыльцы как фактор изменения степени автофертильности в популяциях перекрестноопыляющихся растений

(Представлено академиком АН Армянской ССР В. О. Казаряном 24/VII 1986)

На основании собственных и литературных данных нами ^(1,2) высказана точка зрения, что принципиальных различий в механизмах воспроизведения перекрестноопыляющихся автофертильных и автостерильных популяций не существует. Размножение осуществляется на основе избирательности оплодотворения не только в самофертильных популяциях, как это принято считать, но и в популяциях самостерильных. Селективным преимуществом при оплодотворении в автостерильных популяциях обладает более самонесовместимая пыльца, а в автофертильных—менее самосовместимая. Следовательно, если по теории самонесовместимости s-аллели, контролирующие размножение автостерильных видов, функционируют таким образом, что исключают только гомозиготизацию по этим факторам, не подвергая какой-либо дискриминации остальные комбинации оплодотворения, то по нашей схеме панмиксия в автостерильных популяциях ограничивается не только в результате ингибирования пыльцевых трубок в несовместимых комбинациях скрещивания, но и вследствие известной селективности пыльцы при оплодотворении в совместимых сочетаниях, детерминируемой полиморфизмом растений по степени самонесовместимости. Отсюда следует, что механизмы размножения самостерильных и самофертильных перекрестноопыляющихся популяций имеют общую основу—гаметофитную конкуренцию в процессе оплодотворения, что, несомненно, является важным адаптивным признаком вида. Разница только в том, что табу на самооплодотворение в первом случае более полное, чем во втором.

Понятно, что закономерность селективного преимущества более самонесовместимой (менее самосовместимой) пыльцы в перекрестноопыляющихся популяциях будет проявлять себя только при нормальных режимах опыления, т. е. в условиях значительного численного преимущества пыльцевых зерен над семяпочками. Возникает вопрос, что произойдет с аллогамными популяциями при исключении такого избытка пыльцы? Какова вообще роль количества пыльцы в определении ее селективной ценности, от которой, по-видимому, во многом зависит генетическая структура популяций в ареале природного вида и у культивируемых энтомофилов в условиях ограничения опылительной деятельности насекомых?

В опытах по ограниченному опылению разных растений, начатых еще Корренсом и особенно широко проведенных Д. В. Тер-Аванесяном (3), было показано, что при сокращении количества пыльцы на рыльцах цветков происходит замедление скорости прорастания пыльцевых зерен и наблюдается участие в оплодотворении гамет, которые при избытке пыльцы в оплодотворении вступить не могли.

Что касается разных частей ареала природных видов, то очевидно, что максимум попадаемой на рыльца растений пыльцы своего вида окажется в центре ареала, характеризующегося наибольшей плотностью стояния растений, а минимум—на периферии, где плотность населения наименьшая (4). Вполне понятно, что по мере удаления от центра ареала, а следовательно, снижения степени насыщенности рылец пыльцой и ослабления вследствие этого гаметофитной конкуренции будет все более и более ограничиваться действие отмеченной выше закономерности о селективном преимуществе более самосовместимой пыльцы по отношению к пыльце менее самосовместимой, а на самых границах распространения вида она может не проявляться вообще.

Очевидно поэтому, что у географически отдаленных популяций вида уровень самосовместимости должен быть ниже, чем у центральных его популяций. Эта мысль находит свое подтверждение в некоторых фактах, указывающих на существование общего правила, согласно которому в пределах отдельных видов самосовместимость чаще всего встречается в периферийных популяциях (5-7). Данная закономерность выявлена и при изучении ареалов распространения родов, имеющих в своем составе как самосовместимые, так и самонесовместимые виды: автостерильные виды рода сосредоточены в центре, а автофертильные—на периферии ареала (8). Необходимо здесь проводить параллель с выявленной еще Н. И. Вавиловым (9) закономерностью географического распределения генов—преимущественного сосредоточения доминантных генов в центре происхождения культурных растений, в то время как на периферии ареалов распространены в основном рецессивные гены.

Экстремальные условия, подобные тем, в которых живут периферийные популяции природных видов, складываются и для энтомофильных растений при ограничении опылительной деятельности насекомых. Нарушение приспособительной связи энтомофилов с насекомыми, естественно, также увеличит шансы самосовместимой и низкосамосовместимой пыльцы при оплодотворении, т. е. той пыльцы, которая при нормальных режимах опыления подвергается определенной дискриминации. Нетрудно предвидеть, что все это приведет к изменению генетической структуры популяции и к нарастанию среднего значения ее автофертильности в результате обычных пересевов.

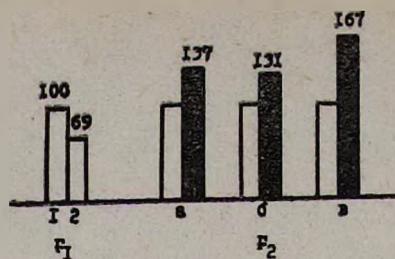
Весьма интересно, что полиморфизм растений по степени перекрестноопыляемости, которым, как мы уже говорили, определяется избирательность оплодотворения, в литературе (10,11) вполне справедливо рассматривается и как проявление неоднородности по выраженности пола у гермафродитных видов. Совершенно естественно отождествлять более самофертильные и плодовые растения перекрестно-

опыляющихся популяций с женским полом, а растения менее самофертильные и менее плодовые—с мужским, как это сделал Дарвин⁽¹²⁾ в отношении гетероморфных видов. Это означает, что при нормальных режимах опыления перекрестноопыляющихся растений (центральные области естественного ареала вида, хорошая обеспеченность энтомофауной культигенов) обеспечивается максимальная самонесовместимость и мужская сексуализация, в то время как в экстремальных условиях (периферия ареала природного вида, недостаток опылителей у энтомофильных видов в культуре) лучше бывает выражена самосовместимость и женская сексуализация.

Приведем некоторые собственные данные, показывающие реальность рассматриваемых закономерностей. В 1982 г. у гибридов F_1 , полученных от скрещивания высокосамосовместимого культурного томата сорта Аргаванди 45 с частично автофертильной линией 2970 *Lycopersicon hirsutum* f. *glabratum*, исследована реакция растений на два варианта самоопыления. Как видно из рисунка, по числу семян на плод вариант обычного принудительного самоопыления (нераскрывшиеся еще цветки просто заключались в бумажные изоляторы) значительно уступал варианту искусственного самоопыления (изолированные подобным образом цветки доопылялись пылью с других цветков своего же соцветия). Нет сомнения, что эти различия обусловлены разным количеством попавшей на рыльца растений пыли. Отсюда вытекает, что гибридные семьи второго поколения от разных вариантов самоопыления F_1 , ввиду различий в степени пыльцевой конкуренции при оплодотворении, должны отличаться по генетической структуре. Очевидно, что в первом варианте самоопыления вследствие ограничения пыльцевой конкуренции дискриминация функционально менее активных пыльцевых трубок будет незначительной. Между тем как во втором варианте из-за сильной гаметофитной конкуренции более самосовместимые пыльцевые зерна в значительной степени отстраняются от участия в процессе оплодотворения. В результате всего этого в F_2 от обычного самоопыления особей F_1 по сравнению с искусственным самоопылением увеличивается выход автофертильных растений и повышается общий уровень самофертильности (рисунок).

Еще один пример. Растения F_1 ($s_f s_c$) между культурным томатом сорта Midseason 427 ($s_c s_c$) и дикой формой *glabratum* (линия вр. 7924) ($s_f s_f$) при обычном самоопылении в 1973 г. завязали в среднем 7,3 семени на плод против 28,4 при свободном опылении. Разумеется, столь сильные различия в осеменности плодов здесь также связаны с разным количеством попадаемой на рыльца растений пыли. В первом случае практически вся пыльца, в том числе и s_c -несущая, участвует в оплодотворении. Наоборот, в условиях свободного опыления при наличии большого количества более активной s_f -пыльцы конкурентоспособность пыли с фактором s_c сильно падает. Это приводит к существенным различиям в соотношении генотипов в F_2 . Достаточно сказать, что в потомстве гибридов от обычного самоопыления из 25 проанализированных в 1974 г. растений 6 оказались высокосамосовместимыми ($s_c s_c$), в то время как из 22 растений от свободного цветения только одно было идентифицировано как $s_c s_c$.

Трудно поэтому согласиться с имеющимся в литературе⁽⁴⁾ тезисом о том, что оптимальные условия центра ареала вида (получение растением максимального количества пыли своего вида) требу-



Количество автофертильных растений и средний уровень самосовместимости в F₂ при обычном самоопылении в зависимости от способа самоопыления F₁ культурного томата с *L. hirsutum* f. *glabratum* 2970. F₁—число семян на плод при искусственном (1) и обычном принудительном (2) самоопылении. F₂—количество автофертильных растений (а), завязываемость плодов (б) и число семян на цветок (в) в потомстве от искусственного (светлые столбцы) и обычного (темные столбцы) самоопыления F₁. Показатели варианта искусственного самоопыления приняты за 100

лена. Применяя ограниченное опыление, можно ослабить селективность оплодотворения и способствовать реализации теоретического предела изменчивости у таких гибридов. Вскрытые закономерности могут быть использованы в селекции растений на самофертильность.

НИИ земледелия Госагропрома Армянской ССР

Ա. Մ. ԱՂԱՋԱՆՅԱՆ

Մտվկափոշու քանակը՝ որպես խաչածն փոշոտվող բույսերի պոպուլյացիաներում ինֆեռֆերտիլության փոփոխման աստիճանի գործոնը

Հայտնվում է տեսակետ, որի համաձայն խաչածն փոշոտվող ինքնաֆերտիլ և ինքնաստերիլ պոպուլյացիաների վերաբրտադրման մեխանիզմներում շկան սկզբունքային տարբերություններ: Խաչածն ճանապարհով բազմացումը իրականացվում է բեղմնավորման ընտրողականության հիման վրա ոչ միայն ինքնաֆերտիլ պոպուլյացիաներում, ինչպես այն ընդունված է համարել, այլև ինքնաստերիլ պոպուլյացիաներում:

ЛИТЕРАТУРА — ԳՐԱԿԱՆՈՒԹՅՈՒՆ

- ¹ А. М. Агаджанян, Биол. журн. Армении, т. 38, № 2 (1985).
- ² А. М. Агаджанян, Биол. журн. Армении, т. 39, № 3 (1986).
- ³ Д. В. Тер-Аванесян, Опыление и наследственная изменчивость, Советская наука, М., 1957.
- ⁴ В. А. Геодакян, Журн. общей биологии, т. 39, № 5 (1978).
- ⁵ Н. G. Baker, Evolution v. 9, p. 347—348 (1955).
- ⁶ G. L. Stebbins, Amer. Nat., v 91, № 861 (1957).
- ⁷ Дж. М. Смит, Эволюция полового размножения, Мир, М., 1981.
- ⁸ Н. G. Baker, Evolution, v. 21, № 4 (1967).
- ⁹ Н. И. Вавилов, Избр. тр. Т. 5, Наука, М.—Л., 1965.
- ¹⁰ И. М. Молчан, Изв. ТСХА, № 3, 1974.
- ¹¹ А. И. Палилов, Л. В. Жотылева, А. П. Савченко и др., Полиморфизм растений по степени перекрестноопыляемости, Наука и техника, Минск, 1981.
- ¹² Ч. Дарвин, Соч. Т. 7, Изд. АН СССР, М.—Л., 1948,