

© М. А. Вишнякова

**ЭВОЛЮЦИОННАЯ ПРЕЕМСТВЕННОСТЬ СТРУКТУРНЫХ МЕХАНИЗМОВ  
ГАМЕТОФИТНОГО И СПОРОФИТНОГО ТИПОВ РЕАКЦИИ  
САМОНЕСОВМЕСТИМОСТИ**

M. A. VISHNYAKOVA. EVOLUTIONARY SUCCESSION IN THE STRUCTURAL MECHANISMS OF GAMETOPHYTIC AND SPOROPHYTIC TYPES OF SELF-INCOMPATIBILITY REACTION

Обсуждаются сходство и различие в морфологическом проявлении реакции самонесовместимости 2 типов генетического контроля: гаметофитного и спорофитного. Несмотря на принципиальное различие типов пыльцевых зерен, рылец, столбиков и мест проявления реакции у видов с гаметофитной и спорофитной самонесовместимостью имеется множество примеров промежуточного свойства, т. е. наличие у одного вида признаков обоих типов реакции. На основе этих фактов, а также анализа разнообразия морфологического проявления реакции у разных видов рассматриваются предполагаемые пути эволюции ее структурных механизмов на уровне клеток, тканей и органов. Предложенные представления позволяют, во-первых, примирить 2 дискуссионные позиции о месте и времени экспрессии гена S в спорофитной системе самонесовместимости, во-вторых, объяснить структурные основы разнообразного морфологического проявления реакции у разных видов и, наконец, обнаружить эволюционную преемственность структурных механизмов реакции 2 типов, позволяющую объяснять примеры исключения из правил, а именно промежуточный или нетипичный для данного типа контроля характер ее морфологического проявления у многих видов.

Деление гомоморфной самонесовместимости на 2 типа — спорофитный и гаметофитный — основано на различии генетического контроля. Реакция спорофитного типа определяется генотипом диплоидных тканей спорофита, в то время как реакция гаметофитного типа зависит от гаплоидного генотипа пыльцы. Наряду с различием генетических механизмов 2 типа самонесовместимости имеют и разное морфологическое проявление реакции, а также разные типы пыльцы, рылец и столбиков. Кроме того, гаметофитная и спорофитная самонесовместимость никогда не встречаются в пределах одного семейства. Данные молекулярной биологии свидетельствуют о различиях молекулярной массы продуктов гена самонесовместимости S в 2 системах и об отсутствии их гомологии (Haring et al., 1990). Последнее может указывать на независимое происхождение гаметофитной и спорофитной самонесовместимости.

Вопрос о происхождении самонесовместимости носит дискуссионный характер. Одни ученые (H. Whitehouse (1950, 1960) и ряд его последователей) считают, что самонесовместимость возникла в эволюции растений однажды; другие (Bateman, 1952; Crowe, 1964; Charlesworth, Charlesworth, 1979; Richards, 1986) допускают ее независимое происхождение в различных систематических группах. Несмотря на разногласия, касающиеся моно- или полифилиетического происхождения самонесовместимости у цветковых, относительное единодушие достигнуто в представлении о более примитивном характере ее гаметофитного типа (Whitehouse, 1950; Brewbaker, 1957, 1967; Padney, 1958, 1960, 1980; Crowe, 1964). Об этом свидетельствуют, во-первых, наличие этого типа у представителей более примитивных порядков *Magnoliales*, *Winterales*, *Hamamelidales*, *Nymphaeales* (в то время как спорофитная самонесовместимость свойственна представителям в основном высших порядков *Asterales*, *Capparales*, *Caryophyllales*, *Malvales*), во-вторых, большая примитивность морфологических признаков реакции у видов с гаметофитной самонесовместимостью. Большинству видов с этим типом самонесовместимости присущи 2-клеточные пыльцевые зерна, пестики с влажным рыльцем и полым столбиком и осуществление реакции в столбике или завязи, что, как будет показано далее, свидетельствует о более низком эволюционном статусе ее механизмов. Видам со спорофитной самонесовместимостью присущи более высоко организованные генеративные структуры, задействованные в реакции: 3-клеточная пыльца, пестики с сухим рыльцем и сплошным столбиком, а также более раннее осуществление реакции отторжения на рыльце.

Полагают, что моногенная (ген S) мультиаллельная гаметофитная самонесовместимость дала начало, с одной стороны, спорофитной системе (S), а с другой — дигенной гаметофитной самонесовместимости злаков (гены SZ) (Pandey, 1960; Lundqvist, 1962; Crowe, 1964; Суриков, 1972). Однако существует альтернативное мнение: считать более примитивной спорофитную систему самонесовместимости из-за характера скульптуры эскины ранних покрытосеменных, а также времени возникновения у них столбика (Zavada, 1984; Zavada, Taylor, 1986).

Таким образом, единая сущность реакции (отторжение пестиком мужских гаметофитов того же генотипа) у видов со спорофитной и гаметофитной самонесовместимостью морфологически проявляется по-разному. Между тем, если существует эволюционная преемственность 2 систем, то она должна найти отражение и в морфологических признаках реакции гаметофитного и спорофитного типов. Наличие этой преемственности может (и, по-видимому, должно) быть обусловлено общими физиологическими, биохимическими и цитологическими закономерностями взаимодействия пыльцы с пестиком. Цель данной работы — выявление эволюционной преемственности 2 систем.

**Время и место экспрессии гена S в мужском гаметофите**

Полагают, что различие 2 типов самонесовместимости обусловлено местом и временем действия гена S: до-мейотическим в спорофитной системе и постмейотическим в гаметофитной. Именно это обстоятельство должно иметь решающее значение для локализации продуктов гена S и для характера протекания реакции.

В гаметофитной системе самонесовместимости синтез продуктов гена S осуществляется под контролем ядра микроспоры в ее протопласте. Отсюда эти продукты поступают в интину по мере ее синтеза и формирования (Brewbaker, 1957). Этот структурно-функциональный постулат гаметофитной самонесовместимости в настоящее время не вызывает сомнения. Более спорными являются представления о месте и времени экспрессии гена (генов) самонесовместимости в спорофитной системе. По мнению одних исследователей (Brewbaker, 1957; Pandey, 1958, 1960, 1970), ген S начинает функционировать еще до мейоза в микроспороцитах, и его продукты попадают в цитоплазму всех 4 микроспор, т. е. транскрипция и трансляция гена S разделены во времени (Pandey, 1979).

Другие ученые полагают, что экспрессия S-гена осуществляется постмейотически в тапетуме пыльника, откуда его продукты поступают к пыльцевому зерну на конечных стадиях развития и включаются в экзину (Heslop-Harrison, 1968a; Heslop-Harrison et al., 1975).

В результате многолетней дискуссии К. Pandey (1979) пришел к компромиссному заключению, что продукты гена S могут синтезироваться как в мейоците, так и в тапетуме. При этом необходимо допустить, что продукты S-гена локализируются не только в экзине, но и в цитоплазме и/или интине пыльцевого зерна.

Несмотря на длительную историю этой дискуссии, структурные механизмы передачи в микроспору домейотической спорофитной информации практически не обсуждались. Между тем, существует устойчивое мнение (Heslop-Harrison, Dickinson, 1967; Dickinson, Andrews, 1977; Dickinson, Heslop-Harrison, 1977; Dickinson, 1981 и др.) о спорофитной детерминации морфогенеза экзины, которая, как известно, формируется в постмейотический период, и о возможных путях сохранения спорофитной информации в цитоплазме мейоцитов в виде долго живущих информационных молекул. Подобные представления позволили нам на основе целого ряда фактов (Mackenzie et al., 1967; Dickinson, Heslop-Harrison, 1977; Вишнякова, 1987) предположить, что в тех же цитоплазматических структурах могут сохраняться и информационные молекулы спорофитной детерминации самонесовместимости. В результате их трансляции продукты гена S становятся составляющей частью цитоплазмы микроспоры. Известно, что интина является продуктом мужского гаметофита и создается под контролем его ядра (Heslop-Harrison, 1968c). Анализ формирования интины, проведенный на основе ряда работ по ультраструктуре пыльцевого зерна (Кнох 1971; Кнох, Heslop-Harrison, 1971; J. Heslop-Harrison, 1975b, 1979; Y. Heslop-Harrison, 1975, 1977; Mascarenhas, 1990) и собственных наблюдений (Вишнякова, 1991), позволяет допустить, что наряду с продуктами гаметофитной фракции из цитоплазмы микроспоры поступают в интину и вещества спорофитного происхождения. При таком допущении предположение Pandey (1979) о возможности нахождения спорофитных детерминант самонесовместимости в цитоплазме или/и интине становится вполне обоснованным.

В пользу предположения о возможности домейотической транскрипции и пост-мейотической трансляции гена S можно также привести данные о домейотической экспрессии спорофитных факторов, определяющих диморфизм пыльцы в гетероморфных системах самонесовместимости (Dulberger, 1975).

Таким образом, сформулируем первый вывод о возможной преемственности структурных механизмов 2 типов самонесовместимости: в результате домейотической экспрессии гена S возможна локализация продуктов спорофитного происхождения в интине и в формируемой ею оболочке пыльцевой трубки. В случае гаметофитной самонесовместимости локализация продуктов гена S в интине безусловна (Кнох, Heslop-Harrison, 1971; Кнох et al., 1975).

В случае постмейотической экспрессии гена S в спорофитной системе поступление его продуктов в пыльцевое зерно из тканей пыльника, а именно из тапетума, остается, по-видимому, единственным возможным путем. Несмотря на то что ни одно из электронно-микроскопических исследований не дает доказательств массовой передачи тапетальных белков в камеры экзины, положение о том, что именно экзина являетсяместилищем продуктов гена S в спорофитной системе самонесовместимости, неоднократно доказано (Нокс, 1990). Также показано, что экстракты тапетума на поверхности рыльца представителей рода *Raphanus* вызывают реакцию отторжения в виде каллозных отложений в сосочках рыльца при отсутствии микроспороцитов или пыльцевых зерен (Dickinson, Lewis, 1973).

Кроме того, классическое представление о роли тапетума в создании экзины (Heslop-Harrison, Dickinson, 1969; J. Heslop-Harrison, 1977) допускает его участие не только в морфогенетических процессах, но и в определении ферментативной активности экзины путем включения в нее различных веществ, в том числе продуктов гена (генов) самонесовместимости. Данные молекулярной биологии подтвердили недолговременную экспрессию гена S в тапетуме пыльника *Brassica* в постмейотическом периоде (Nasrallah et al., 1991). После дезинтеграции тапетума экспрессия уже не наблюдается.

Работы последних лет показали, что при обсуждении функции оболочки пыльцевого зерна какместилища продуктов гена S нельзя игнорировать ее третью сферу — липофильное покрытие пыльцевого зерна, источником которого является тапетум. Различают 2 состояния этого вещества — поленкит и трифину (Dickinson, Lewis, 1973). Поленкит (термин Trole, 1928, по: Dickinson, Lewis, 1973) иногда называют простым пыльцевым покрытием, так как он состоит из гомогенной липидной фракции, в то время как трифина считается сложным покрытием, поскольку представляет собой гетерогенную смесь с большим содержанием липидов (Echlin, 1971). Показано, что пыльце видов с гаметофитной самонесовместимостью в основном присущ поленкит, а видам со спорофитной самонесовместимостью — трифина (Dickinson, 1990). При дезинтеграции тапетума липофильные покрытия экзины накладываются на поверхность пыльцевых зерен (Heslop-Harrison, 1968b; Dickinson, Lewis, 1973).

Эксперименты последних лет показали, что трифина пыльцы у представителей сем. *Brassicaceae* содержит принципиально важные для системы самонесовместимости вещества, так как изолированная от пыльцевых зерен она может стимулировать события, характерные для несовместимого взаимодействия. Молекулярный анализ I гликопротеидов трифины показал, что они очень схожи с продуктами гена S — SLG j (S-locus glycoprotein) и SLR (S-locus related) рыльца. Однако S-аллельные различия этих веществ в отличие от аналогичных им в пестике не доказаны (Dickinson, 1990).

Поскольку трифина является продуктом тапетума, она может содержать только продукты спорофита и соответственно определять только спорофитный контроль. Почему аналогичная экспрессия не показана для поленкита, который тоже является продуктом тапетума? Очевидно, решающим здесь является состав пыльцевого покрытия. Гетерогенность состава трифины и наличие в ней наряду с липидными глобулами, являющимися почти единственным компонентом поленкита, цитоплазматических остатков тапетума не исключают возможности наличия в ней также продуктов гена S тапетального происхождения. На примере *Brassica oleracea* (Ruiter et al., 1994) показано, что из 6 клонов сДНК, выделенных из смеси белков трифины, 1 — боек 4 — представляет собой единственную копию, экспрессирующуюся в стенке пыльника, возможно, в тапетуме. Безусловно, трифина является более сложным образованием, чем поленкит, которому приписывают функции, не связанные с реакцией узнавания, главным образом защиты пыльцы (Heslop-Harrison, 1968b).

Таким образом, при гаметофитном контроле продукты гена (генов) самонесовместимости локализируются в интине/оболочке пыльцевой трубки, у видов со споро-фитным контролем при условии домейотической экспрессии гена S — также в интине/оболочке пыльцевой трубки, а при постмейотическом его действии — в экзине или в трифине. Из дальнейшего изложения станет ясно, какую важную роль играет локализация продуктов генов самонесовместимости в определении характера самой реакции в обеих системах.

### Локализация продуктов самонесовместимости в пестике

Представления о локализации продуктов гена S в пестике основаны на данных молекулярной биологии. При помощи иммунохимических тестов у видов со споро-фитной самонесовместимостью они выявлены в оболочках эпидермальных клеток рыльца (Kandasamy et al., 1989). У *Nicotiana alata*, обладающего гаметофитной самонесовместимостью, S-специфические гликопротеиды являются компонентом межклеточного матрикса проводниковой ткани столбика и эпидермиса плаценты (Anderson et al., 1986; Cornish et al., 1987; Bernatzky et al., 1988), т. е. место синтеза веществ самонесовместимости точно совпадает с путем, по которому растут пыльцевые трубки. В бутоне же слабый синтез продуктов гена S отмечен только в ограниченной области рыльца.

Эти данные, после соотнесения их со структурой пестиков, можно интерпретировать следующим образом. Составной частью оболочки эпидермальных клеток сухих рылец является гидратированная пленка, выявляемая только методами цитохимии и электронной микроскопии, — пелликула (Mattsson et al., 1974). Сложная биохимическая организация пелликулы показана для многих видов (Вишнякова, 1989). Наряду с такими важными функциями, как гидратация пыльцевых зерен и активация кутиназ пыльцевых трубок, пелликула отводит ведущую роль в узнавании пыльцы, т. е. в системе самонесовместимости. У представителей рода *Raphanus* в ней найдены S-специфические антигены (Nasrallah, Wallace, 1967; Nasrallah et al., 1972; J. Heslop-Harrison, 1975a). При этом показано, что реакция самонесовместимости проявляется за день до раскрытия цветка. Это совпадает с увеличением уровня синтеза S-локус специфических гликопротеидов (SLG). По мере аккумуляции этих гликопротеидов в рыльце оно приобретает способность отторгать собственную пыльцу (Roberts et al., 1979; Nasrallah et al., 1985; Nasrallah et al., 1987).

У *Nicotiana alata* S-специфические гликопротеиды выявлены в межклеточном матриксе проводниковой ткани столбика. Этот вид, как и другие представители сем. *Solanaceae*, имеет пестик с влажным рыльцем и сплошным столбиком, в центре которого находится специализированная проводниковая ткань (Nettancourt et al., 1973; Cresti et al., 1976; Cresti et al., 1979; Cresti et al., 1980). Пыльцевые трубки в этой ткани растут по межклеточному матриксу, который образуется в результате нарушения первоначального контакта между клетками при растворении срединной пластинки (Sassen, 1974). Основным содержимым межклеточного матрикса являются пектины. Наряду с ними отмечаются низкомолекулярные углеводы, пероксидаза, кислая фосфатаза, мукополисахариды (J. Heslop-Harrison, 1975a; Kenrick, Knox, 1981). S-специфические гликопротеиды выявлены в проводниковой ткани сплошных столбиков еще у целого ряда видов с гаметофитной самонесовместимостью (Май et al., 1982; Kamboj, Jackson, 1986; Май et al., 1986).

Однако для большей группы видов с гаметофитным контролем самонесовместимости (представители семейств *Fabaceae*, *Strelitziaceae*, *Liliaceae*) характерны полые (открытые) столбики, обладающие каналом, заполненным секреторной жидкостью. Данных о наличии в этой жидкости продуктов гена S у конкретных видов пока нет. Однако известно, что биохимический состав канальцевой жидкости и межклеточного матрикса сплошных столбиков аналогичен (Labarca et al., 1970), поэтому следует ожидать присутствие S-специфических молекул в секреторной жидкости канала. Интересны факты наличия в канальцевой жидкости белковых продуктов, отсутствующих в рыльце, например специфичного гликопротеида у *Trifolium pratense* (Heslop-Harrison, Heslop-Harrison, 1982), и различия секреторных систем рыльца и столбика у *Lilium longiflorum* (Miki-Hirosige et al., 1987). Поскольку ингибирование роста самонесовместимых пыльцевых трубок у этих видов осуществляется в столбике, можно предположить, что именно эти отсутствующие в рыльце белки и задействованы в реакции самонесовместимости. Осталось установить, сегрегируют ли эти продукты с определенным S-генотипом.

Несмотря на то что активность S-гена не выявляется в рыльцах зрелых цветков у видов с гаметофитной самонесовместимостью, игнорировать роль рыльца при обсуждении природы реакции самонесовместимости нельзя. Рыльца этих видов относятся к категории влажных — имеющих на своей поверхности секреторную жидкость, биохимический состав которой показан для многих растений (Вишнякова, 1989). Здесь укажем, что основным компонентом секрета рыльца являются липиды. Количество белков может быть весьма незначительным. Вязкость секрету придают углеводы, фенольные соединения и мукополисахариды (Lord, Webster, 1979). В секрете влажных рылец всегда отмечается неспецифическая эстеразная активность, которую считают тестом на восприимчивость рыльца (Mattson et al., 1974). Что же касается кутикулярного покрытия влажных рылец, то у некоторых видов растений оно отсутствует. Например, у австралийских видов акации кутикула на рыльце не выявляется (Kenrick, Knox, 1981). У ряда исследованных видов рыльце покрыто только пелликулой. В некоторых родах отмечено наличие на поверхности рыльца только кутикулы, которая может растворяться перед цветением, как это происходит, например, у *Annona squamosa* {*Fabaceae*} (Vitanage, 1984). Но наиболее типичным, по-видимому, является кутикулярно-пелликулярное покрытие, которое рвется в зрелом рыльце. На примере *Petunia* показано (Shivanna, Sastri, 1981), что на ранних стадиях развития цветка на рыльце выявляется только пелликула, позднее вдоль нее становится различной кутикулой. Перед созреванием происходит разрыв этих поверхностных слоев, и секрет освобождается, вынося обрывки пелликулы на поверхность. Эстеразная активность, обнаруживаемая ранее в пелликуле, после разрыва присутствует в ее обрывках. Аналогичное пелликулярно-кутикулярное покрытие рыльца описано для *Nicotiana tabacum* (Shivanna, Sastri, 1981).

Факт существования пелликулярно-кутикулярных покрытий у влажных рылец представляется крайне важным свидетельством наличия общих элементов в структуре рылец 2 типов. А поскольку пелликула играет кардинальную роль в реакции самонесовместимости у видов со спорофитным контролем, присутствие ее на поверхности рылец с гаметофитной самонесовместимостью весьма знаменательно. Обсудим этот факт в контексте эволюционных

преобразований пестика.

### Эволюция проводникового тракта в пестиках покрытосеменных

Пестик цветковых растений — производное плодолистиков. Сплошные (закрытые) столбики являются результатом полного срастания кондупликатного плодолистика, в то время как столбики с каналом — результатом его неполного срастания; (Тахтаджян, 1964). Столбики промежуточного характера, по-видимому, отражают степень срастания плодолистика.

Опыты по созданию трансгенных растений самосовместимого клона *Nicotiana glauca*, в которые трансформировали SLG-ген из *Brassica oleracea*, где он экспрессируется в клетках рыльца, показали, что в пестике табака он экспрессируется в межклеточном матриксе вдоль проводникового тракта пестика аналогично тому, как это происходит в самонесовместимых линиях табака (Kandasamy et al., 1990, Moore Nasrallah, 1990). Обычно при трансформации тканеспецифических генов интродуцированные гены экспрессируются в том же самом типе клеток, что и у растения-донора\* (Sarker et al., 1988). Следовательно, можно говорить о гомологии клеток рыльца крестоцветных и клеток проводниковой ткани пасленовых. Именно на представителях сем. *Solanaceae* показано (Satina, 1944), что клетки проводниковой ткани столбика и внутренний эпидермис завязи произошли из одного и того же эпидермиса плодолистика (что очевидно из эволюции плодолистика и его рыльцевой поверхности). Известно, что у примитивных плодолистиков рыльцевая поверхность тянется широкой полосой вдоль всей краевой зоны («низбегающее рыльце») (Тахтаджян, 1964). По мере эволюции она локализуется и перемещается в апикальную позицию.

Исходя из известных положений о локализации продуктов гена S в пестике, а также из конкретных проявлений реакции самонесовместимости у разных видов, на которых остановимся далее, логично предположить, что одновременно с возрастанием специализации плодолистика, срастанием его краев и отдалением рыльца в апикальную позицию происходит и перемещение веществ узнавания, и в конечном счете их локализация только на рыльцевой поверхности (рис. 1).

Следовательно, вершиной структурной организации рыльца является приобретение им пелликулы, а совершенствование функциональной специализации выразилось в приобретении им компетенции узнавания пыльцы. Там, где эта функция не развита в полной мере, что свойственно видам с гаметофитным контролем, реакция узнавания осуществляется в более глубоких районах пестика. Удачной иллюстрацией этого положения являются представители 2 семейств — *Brassicaceae* и *Solanaceae*, обладающих разными системами самонесовместимости, разными типами рылец, но имеющих один тип столбиков (сплошные). Для представителей сем. *Brassicaceae* характерна спорофитная самонесовместимость с ингибированием пыльцевых трубок на рыльце, а сем. *Solanaceae* — гаметофитная с отторжением их в столбике. Главное различие пестиков в этих семействах: сухое рыльце с пелликулой в сем. *Brassicaceae* и влажное с отсутствием структурно идентифицируемой поверхности узнавания в сем. *Solanaceae*. Следовательно, тип столбика не имеет значения для места осуществления реакции. Критическое значение для ее локализации имеет тип рыльца, но прежде всего наличие на нем такой высоко специализированной структуры, как пелликула.

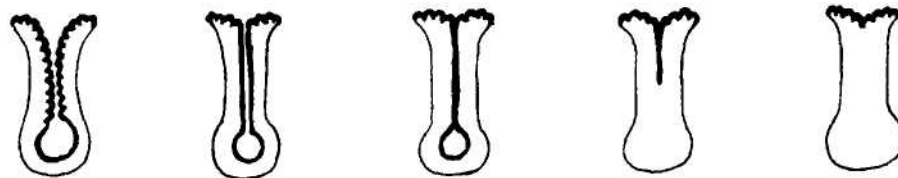


Рис. 1. Схематическое изображение эволюции плодолистика и возможных путей эволюции в нем продуктов генов самонесовместимости: срастание кондупликатного стилодия и перемещение рыльца и веществ узнавания в апикальную позицию.

Вернемся к видам с гаметофитной самонесовместимостью, на рыльцах которых отмечено наличие пелликулы. Как показано на примере петунии, к моменту раскрытия цветка пелликула рвется под напором образовавшегося в межклеточных пространствах секрета, на поверхность которого и поступает пыльца (Shivanna, Sastri, 1981). Таким образом, здесь пелликула не выполняет присущей ей функции восприятия и, следовательно, узнавания пыльцы. Однако факт наличия или отсутствия пелликулы у видов с влажными рыльцами, на наш взгляд, можно рассматривать как свидетельство преемственности сухих и влажных рылец. По-видимому, возрастанию роли пелликулы способствовало уменьшение количества секрета, т. е. «высыхание» рыльца. В связи с этим было бы интересно проследить корреляцию наличия пелликулы с количеством секрета и местом отторжения пыльцевых трубок. Если на рыльцах видов с обильным секретом разрыв пелликулы неизбежен, то имеется ли и рвется ли пелликула на рыльцах, где секрет представлен единичными каплями, наблюдаемыми, например, у *Crotalaria juncea* (*Fabaceae*) (Ghosh, Shivanna, 1982)? Как глубоко в столбике ингибируется рост пыльцевых трубок, если у влажных рылец возможно существование сравнительно интактной пелликулы? Ответы на эти вопросы могли бы пролить свет на эволюцию приспособленности рыльца к раннему узнаванию пыльцы.

### Разнообразие морфологического проявления реакции самонесовместимости

Проявления реакции самонесовместимости разнообразны у разных видов. В пределах каждого из 2 типов реакции самонесовместимости, принципиально различающихся по месту осуществления (на рыльце при спорофитной самонесовместимости и в столбике или завязи — при гаметофитной), также существует определенная изменчивость.

При микроскопическом исследовании спорофитной самонесовместимости выявляются 4 этапа, где экспрессируются ее факторы: 1) прикрепление пыльцевых зерен к рыльцу; 2) прорастание пыльцевых зерен; 3) проникновение пыльцевой трубки через пелликулу и кутикулу рыльца; 4) рост трубки в тканях рыльца.

Изучение генетической природы спорофитной самонесовместимости показало, что морфологическое проявление является отражением вариабельности в силе аллелей гена S. Так, у *Brassica oleracea* 60 аллелей гена S делятся на 2 группы: «сильные», при наличии которых пыльцевые зерна на собственном рыльце почти не гидратируются и, соответственно, почти не прорастают, и «слабые», позволяющие определенному числу пыльцевых трубок проникать в ткани рыльца (Dickinson, 1990; Nasrallah et al., 1991). Установлено, что различные S-аллели влияют на скорость прилипания и гидратации пыльцевого зерна. При сильных аллелях самонесовместимости пыльце требуется больше времени для прилипания к рыльцу.

Поскольку каждое из перечисленных выше проявлений реакции спорофитной самонесовместимости отражает важный функциональный этап взаимодействия пыльцы с рыльцем, их можно интерпретировать следующим образом. Известно, что процесс прилипания пыльцы к рыльцу может быть в определенной степени специфичным и неспецифичным (Dumas, Gaude, 1983). По-видимому, прилипание происходит по типу взаимодействия «фермент—субстрат» (Dumas, Gaude, 1983; Heslop-Harrison, 1983); возможно, что от характера этого взаимодействия зависят и гидратация пыльцевого зерна, и индукция сигналов для дальнейшего восприятия его пестиком. При этом мы вполне допускаем, что в случаях специфичного прилипания этот процесс является первым критическим моментом узнавания при самонесовместимости. На примере *Brassica oleracea* показано, что прилипание предполагает специфическое связывание низкомолекулярных белков поверхности пыльцевого зерна с гликопротеидами поверхности рыльца. В самонесовместимых вариантах опыления число пыльцевых зерен, прикрепившихся к рыльцу, у этого вида значительно снижено (Roberts et al., 1980; Stead et al., 1980; Roberts et al., 1984). Особенно это выражено у растений с «сильными» S-аллелями (Dickinson, 1990).

Следующими критическими моментами могут быть отсутствие гидратации, а следовательно, и активации ферментных систем пыльцевого зерна, что выражается в его неспособности сформировать пыльцевую трубку. Наиболее часто встречаемым проявлением спорофитной самонесовместимости является ингибирование появившихся пыльцевых трубок на рыльце или после их проникновения через пелликулу и кутикулу.

Разнообразие проявлений гаметофитной самонесовместимости определяется различной глубиной осуществления реакции в столбике и завязи. С целью систематизации морфологического проявления реакции гаметофитного типа нами предложен термин «индекс ингибирования пыльцевых трубок», обозначающий отношение средней длины пыльцевых трубок при самонесовместимом ингибировании к длине проводникового тракта пестика (Суриков, Вишнякова, 1987, 1988). Этот показатель, подсчитанный для разных сортов яблони (Суриков, Вишнякова, 1987, 1988) и абрикоса (Петрова, Вишнякова, 1992), а также жимолости и вишни (Вишнякова, 1994), обнаружил видо- и сортоспецифичность. Определенные нами значения данного признака для представителей изученных сортов и видов отражают их принадлежность к группам самонесовместимых, частично или полностью самосовместимых. Исходя из этого, можно выделить некое пороговое значение признака, характеризующее переход фактора самонесовместимости (SI) в состояние самосовместимости (SC). Совершенно очевидно, что чем меньше значение индекса ингибирования, т. е. чем раньше пыльцевые трубки прекращают свой рост, тем более самонесовместимым является данное растение.

Таким образом, сходным моментом в проявлении 2 типов генетического контроля самонесовместимости можно считать позднее проявление реакции у спорофитного типа в тканях рыльца и раннее проявление ее у гаметофитного типа в апикальной части столбика.

Давно известно, что из перечисленных в начале статьи коррелятивных отношений между морфологическими атрибутами реакции и типом ее контроля имеются исключения, которые представляют собой как бы промежуточные формы. Классическим примером является *Theobroma cacao*, у которого при спорофитном контроле торможение пыльцевых трубок происходит в завязи (Core, 1962). Известны противоположные примеры: при гаметофитном контроле ингибирование пыльцевых трубок происходит на рыльце. Это характерно для некоторых представителей семейств *Commelinaceae* (Heard, Beadle, 1980; Owens, 1981) и *Papaveraceae* (Foote et al., 1992). При генетических исследованиях контроля самонесовместимости у таких видов, как правило, выявляется его промежуточный — гаметофитно-спорофитный — характер. Такой контроль был показан для *Theobroma cacao* (Pandey, 1960) и для других представителей сем. *Sterculiaceae* — *Cola nitida* и *Sterculia chicha* (Jacob, 1973; Taroda, Gibbs, 1982).

При исследовании представителей сем. *Brassicaceae*, являющегося классическим примером спорофитного контроля самонесовместимости, выявлено наличие у них второго (гаметофитного) фактора (G) контроля этого признака (Lewis et al., 1988; Zuberi, Lewis, 1988). Он комплементарен к гену S, супрессируется спорофитной системой (что выражается в неполной экспрессии собственных аллелей или ее отсутствии) и является частью общей системы самонесовместимости. По-видимому, этот факт может быть назван примером преемственности генетических механизмов реакции самонесовместимости, хотя совершенно очевидно, что, несмотря на длительную историю изучения, генетика самонесовместимости также еще во многом не понята.

Наиболее ярким примером исключения из общего правила в проявлении самонесовместимости являются представители сем. *Poaceae*. Известно, что у них при гаметофитном контроле признака реакция происходит по спорофитному типу, на поверхности рыльца или в его волосках (Shivanna et al., 1978; Heslop-Harrison, 1982). Кроме того, злаки имеют 3-клеточные пыльцевые зерна, сухое рыльце, покрытое пелликулой, и сплошной столбик, т. е. все признаки, характерные для видов со спорофитным контролем. Свою интерпретацию этого феномена, объяснение которого пока неизвестно, приведем далее.

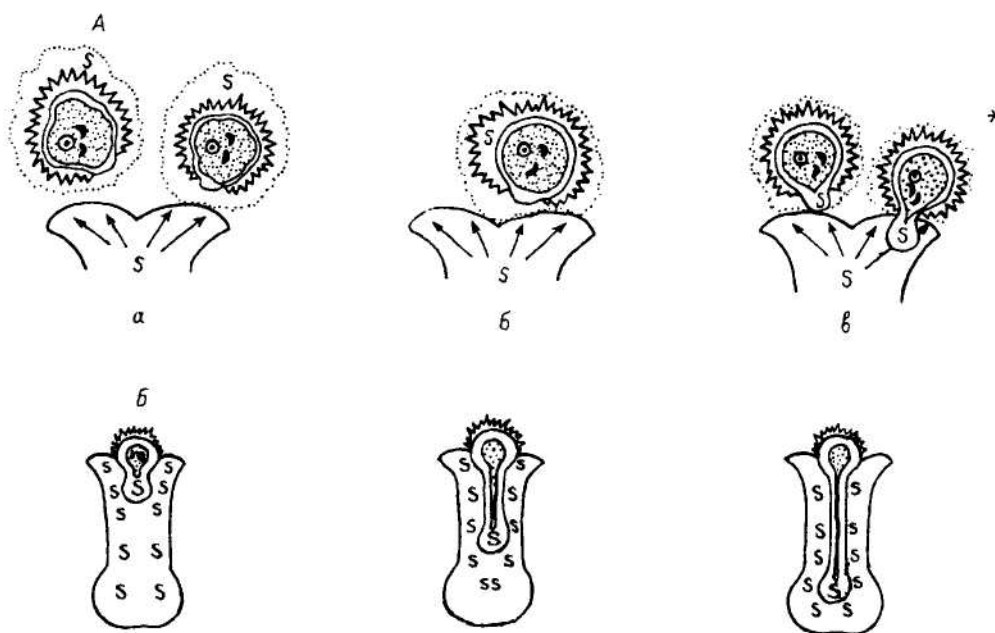


Рис. 2. Схема возможных проявлений самонесовместимого взаимодействия мужских гаметофитов с пестиком в зависимости от локализации продуктов генов самонесовместимости.

A — спорофитная самонесовместимость: локализация веществ узнавания в пестике (в пелликуле) и в пыльцевом зерне (а — в трифине, б — в экзине, в — в интине); B — гаметофитная самонесовместимость: локализация веществ узнавания в пестике (по пути роста пыльцевых трубок с предполагаемым смещением из нижней части пестика в верхнюю) и в пыльцевом зерне (в интине); S — вещества узнавания. ♦ Аналогичное проявление самонесовместимости в сем. *Росáceе*.

Таким образом, морфологическое проявление реакции самонесовместимости у разных видов характерно для данного S-генотипа и является следствием нарушения взаимодействия мужского гаметофита (пыльцевого зерна/пыльцевой трубки) с пестиком на каком-то определенном, выявляемом визуально этапе: прилипание, гидратация, прорастание, проникновение через пелликулу и кутикулу, вхождение в ткани рыльца, рост в тканях столбика и завязи. Замечательно, что все разнообразие проявления реакции тем не менее укладывается в рамки различий между 2 типами: раннее ингибирование взаимодействия в спорофитной системе самонесовместимости и более позднее — в гаметофитной (рис. 2).

При этом неизбежно выявляется, что сходные фенотипические проявления встречаются у представителей достаточно удаленных в филогенетическом отношении семейств. Следовательно, можно говорить о параллелизме изменчивости этого признака в разных семействах и об определенном цикле изменчивости, отмечаемом у сортов, видов и родов в пределах семейства в соответствии с законом гомологических рядов Н. И. Вавилова (1967).

### Структурные основы различных проявлений реакции самонесовместимости

Поскольку реакция самонесовместимости происходит после узнавания пестиком мужского гаметофита, ее сущность может быть понята только после определения природы элиситоров и рецепторов, а также характера их взаимодействия. Обзор современных представлений о веществах, ответственных за узнавание в системе самонесовместимости (продуктов генов самонесовместимости), дан нами ранее (Вишнякова, 1994а). В этой статье мы касаемся только эволюции структур, в которых могут быть локализованы эти вещества. Совершенно очевидно, что чем раньше происходит их взаимодействие, тем раньше происходит узнавание и ингибируется взаимодействие мужского гаметофита с пестиком. В качестве наиболее раннего осуществления реакции следует рассматривать отсутствие прилипания пыльцы к рыльцу, что наблюдается у некоторых крестоцветных с «сильными» аллелями гена S (Dickinson, 1990; Nasrallah et al., 1991) и у диких видов подсолнечников, изученных нами (Вишнякова, GavriloVA, 1994). Ультраструктурные исследования взаимодействия пыльцевых зерен с рыльцем у видов *Brassicaceae* (Elleman et al., 1988; Elleman, Dickinson, 1990), а также данные о возможном наличии в трифине некоторых из них продуктов гена S дают основание полагать, что уже 1-й контакт «поверхностного слоя трифины» (Elleman, Dickinson, 1990) с пелликулой рыльца является специфическим и необратимым; их дальнейшее взаимодействие снимается из-за отсутствия прилипания пыльцы к рыльцу или слабого ее закрепления на нем. В случае локализации продуктов гена S в экзине реакция узнавания возможна только после их выхода на рыльце, что в свою очередь возможно только после прилипания пыльцы. Это может определить отсутствие гидратации и прорастания пыльцы, т. е., если со стороны пыльцевого зерна в реакции задействованы вещества, синтезированные в результате постмейотической экспрессии гена S и поступившие в него из спорофитных тканей пыльника, мы наблюдаем самое раннее (из возможных) проявление реакции самонесовместимости — до появления пыльцевой трубки. Прерывание взаимодействия после появления пыльцевой трубки и контакта ее с рыльцем предполагает экспонирование веществ, заключенных в интине. Как мы предположили, в интине могут быть продукты домейотического действия гена S. Таким образом, разнообразие морфологического проявления реакции спорофитной самонесовместимости определяется местом локализации ее реагентов в пыльцевом зерне, что в свою очередь определяется временем экспрессии гена. Пестик в этом смысле является константной структурой, поскольку его вещества для взаимодействия с пылью сконцентрированы в пелликуле рыльца.

При гаметофитной самонесовместимости структурой, несущей продукты гена S в пыльцевом зерне, является интина, а позднее — создаваемая ею пыльцевая трубка. Почему же в отличие от спорофитной самонесовмести-

мости с домейотическим действием гена S реакция осуществляется не на рыльце, а позднее? Объяснение этому следует искать в структурных особенностях рецептивной поверхности рыльца. Поскольку у влажных рылец видов с гаметофитной самонесовместимостью отсутствует пелликула, они лишены структурно идентифицируемой поверхности узнавания. Решающим для определения места реакции в данном типе является характер распределения продуктов гена S в столбике и завязи. Это и обуславливает сравнительно длинный «диалог» пыльцевой трубки с пестиком. Как мы отмечали, у видов с сильным контролем гаметофитной самонесовместимости реакция осуществляется сравнительно рано, о чем свидетельствуют малые значения индекса ингибирования пыльцевых трубок. Торможение пыльцевых трубок в тканях рыльца, отмечаемое у ряда видов с гаметофитной самонесовместимостью (Emerson, 1940; Heard, Beadle, 1980; Foote et al., 1992), на наш взгляд, можно объяснить возможным смещением реагентов самонесовместимости в апикальные районы пестика в процессе его эволюции.

Таким образом, наиболее позднее из возможных вариантов проявления реакции в спорофитной системе (после появления пыльцевой трубки и торможения ее в рыльце) и, напротив, максимально раннее проявление гаметофитной самонесовместимости (торможение пыльцевых трубок в рыльце или в апикальной части столбика) обусловлены, во-первых, локализацией продуктов гена S у обеих систем в интине, а во-вторых, имеющейся в рыльце компетенцией узнавания пыльцы у спорофитного типа или тенденцией к ее приобретению — у гаметофитного. И то, и другое, на наш взгляд, можно рассматривать как преемственность структурных механизмов 2 типов самонесовместимости.

С этих позиций можно объяснить и морфологическое проявление гаметофитного контроля самонесовместимости злаков, имеющего фенотип, свойственный спорофитному типу (Shivanna et al., 1978; Heslop-Harrison, 1982). Реакция происходит в результате экспонирования веществ интины/пыльцевой трубки гаметофитного происхождения и реагирования их с пелликулой, которая имеется на рыльцах злаков в отличие от других растений с гаметофитной самонесовместимостью. Наличие в сем. *Poaceae* наряду с признаками высокой морфологической и эмбриологической организации более примитивного типа контроля самонесовместимости, по-видимому, обусловлено особым характером его эволюции, которую объясняют дубликацией локуса S, в результате чего злаки имеют дигенный гаметофитный контроль этого признака (Pandey, 1960; Lundqvist, 1962; Crowe, 1964; Суриков, 1972).

#### Предположительные пути эволюции структурных механизмов реакции самонесовместимости

Из проведенного анализа структурных механизмов взаимодействия мужского гаметофита с пестиком становится очевидным, что их эволюция обуславливает более раннее взаимное узнавание и соответственно более раннее прерывание взаимодействия в случае самонесовместимости. Структурно это определяется отдалением реагирующих агентов от гаметофита как в пестике, так и в пыльцевом зерне. Эволюция пестиков, происходившая путем срастания краев плодолистиков и переноса рыльца в апикальную позицию, может рассматриваться как средство для отдаления реагентов узнавания от женского гаметофита путем перемещения их в ткани спорофита. Эволюционной вершиной этого процесса явилось сосредоточение продуктов гена самонесовместимости в рыльце, а именно в его специализированной структуре — пелликуле, которая приобрела компетенцию узнавания. Наиболее быстро узнаваемой пестиком «визитной карточкой» пыльцевого зерна также является экстраклеточная, максимально удаленная от гаметофита локализация продуктов гена самонесовместимости, а именно в трифине. И в том, и в другом случае самонесовместимость определяется спорофитом. Аналогию узнавания на уровне гаметофитов, как это происходит у *Gymnospermales*, или гамет, как у ранних цветковых, можно предположить у тех самонесовместимых видов, у которых пыльцевые трубки проникают в семяпочки и даже входят в зародышевый мешок. Это позднее и сравнительно энергоемкое проявление самонесовместимости должно определяться взаимодействием 2 гаметофитов — пыльцевой трубки и зародышевого мешка. Нам представляется, что именно таким было исходное проявление реакции самонесовместимости.

Определенный диссонанс в это построение вносят данные о взаимосвязи морфологии экзины (признак, обычно не рассматриваемый в ряду признаков реакции самонесовместимости) и типов самонесовместимости (Zavada, 1984). Показано, что видам с гаметофитной самонесовместимостью, как правило, присуща микроперфоратная и имперфоратная экзина с гранулярной или тектум-коллумелятной эндэксиной. У видов со спорофитной самонесовместимостью экзина, как правило, ретикулятно-коллумелятная. Такая структура более соответствует функции вместилища продуктов спорофитной фракции, в том числе продуктов генов самонесовместимости, при спорофитном типе контроля. По данным палинологии, структура и скульптурированность экзины самых ранних покрытосеменных имеют значительные различия с таковыми современных цветковых растений с гаметофитным типом самонесовместимости и, напротив, незначительно отличаются от строения и морфологии экзины большинства растений со спорофитным типом. Отсюда неизбежно напрашивается вывод о том, что первичной системой самонесовместимости, возникшей вместе с первыми покрытосеменными в нижнем мезозойе, была спорофитная (Zavada, 1984). Несмотря на то что эта гипотеза была подвергнута существенной критике (Gibbs, Ferguson, 1987), описанные корреляции следует принять во внимание. Тем более что исходя из анализа структурных механизмов реакции также можно сделать вывод о не столь однозначном пути развития контроля самонесовместимости от гаметофитного к спорофитному, как это принято считать. Не беря на себя ответственности за интерпретацию генетической сущности реакции, мы на основе ее морфологического проявления предлагаем следующие этапы эволюции несовместимого взаимодействия мужского гаметофита с пестиком.

1. Спорофит—гаметофит (наиболее примитивный). Осуществляется в случае домейотической экспрессии гена S в спорофите и локализации его продуктов в интине/пыльцевой трубке и наличия компетенции узнавания у самого женского гаметофита. Пыльцевая трубка, донеся спорофитные вещества узнавания до женского гаметофита, встречается с его детерминантами и отторгается. Морфологически это выражается в ингибировании пыльцевой трубки в завязи: перед зародышевым мешком или при входе в не-

го. Проводя аналогию с голосеменными, где микроспора прорастает на поверхности яйцеклетки, перед этим преодолев сравнительно малое расстояние через ткань нуцеллуса, можно предположить, что такого рода взаимодействие могло возникнуть у ранних цветковых, карпели которых еще не образовали пестик с присущими ему структурами и функциями, что допускает, во-первых, наличие «голых» семяпочек, во-вторых, отсутствие у пестика функции узнавания. Возможно, что именно этот тип реакции наблюдается у *Theobroma cacao* (Cope, 1962) и генетически квалифицируется как гаметофитно-спорофитный (Pandey, 1970).

2. Гаметофит—гаметофит. Осуществляется в случае более поздней экспрессии гена S — в цитоплазме пыльцевого зерна и наличия компетенции узнавания у женского гаметофита. Пыльцевая трубка, в данном случае несущая гаметофитные детерминанты узнавания, реагирует с продуктами женского гаметофита. Ингибирование взаимодействия также осуществляется в завязи, что присуще многим видам с гаметофитным контролем самонесовместимости.

3. Гаметофит — спорофит. Принципиальное отличие от предыдущего взаимодействия заключается в отдалении продуктов узнавания от женского гаметофита в спорофитные ткани пестика. Реакция отторжения осуществляется в разных районах столбика, что характерно для видов с гаметофитным контролем. При наличии пелликулы, как это наблюдается в сем. *Rosaceae*, реакция осуществляется на рыльце.

4. Спорофит — спорофит (наиболее совершенный). Осуществляется в случае постмейотической экспрессии гена S — в тапетуме. Компетенция узнавания принадлежит продуктам спорофита: экзине или трифине у пыльцевого зерна и спорофитным тканям пестика. Кульминацией специализации пестика как органа узнавания является наличие на рыльце пелликулы. Кульминацией совершенствования самой реакции самонесовместимости является отсутствие прилипания пыльцы на рыльце как результат взаимодействия трифины и пелликулы. Полагаем, что подобное взаимодействие наблюдается при действии так называемых «сильных» аллелей самонесовместимости у *Brassica*.

Еще раз подчеркнем, что наши представления об эволюции самонесовместимого взаимодействия основаны только на анализе его структурных механизмов. Тем не менее, на наш взгляд, они не входят в противоречие с теоретическими построениями одного из крупнейших специалистов по генетике самонесовместимости К. Pandey (1979). Развивая учение о первичной (межвидовой) и вторичной (внутривидовой) специфичности, он указывает, что первичное узнавание пыльцы семяпочками было примитивной спорофитной детерминацией, которая путем дупликации цистронов преобразовалась в генный комплекс вторичной гаметофитной специфичности (самонесовместимости), в свою очередь эволюционирующей в спорофитную самонесовместимость.

Предложенная модель эволюции структурных механизмов реакции самонесовместимости, во-первых, отражает их преемственность у 2 типов генетического контроля самонесовместимости, а во-вторых, на наш взгляд, позволяет в каждом конкретном случае объяснить примеры исключения из правил, а именно промежуточный или нетипичный для данного типа контроля характер ее морфологического проявления у многих видов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости // Н. И. Вавилов. Избранные произведения. Л., 1967. С. 3—61.
- Вишнякова М. А. Ультраструктура цитоплазмы микроспороцитов жимолости в ранней профазе I мейоза // Цитология. 1987. Т. 29. № 4. С. 391—398.
- Вишнякова М. А. Структурно-функциональные основы самонесовместимости у цветковых растений // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 2. С. 137—152.
- Вишнякова М. А. Ультраструктура пыльцевого зерна *Lonicera turczaninowii* (Caprifoliaceae) в процессе его созревания // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 10. С. 1368—1375.
- Вишнякова М. А. Структурные основы действия генов самонесовместимости у цветковых растений // Генетика. 1994а. Т. 30. № 10. С. 1381—1391.
- Вишнякова М. А. Структурно-функциональные основы несовместимости у растений: Авто-реф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1994б. 32 с.
- Нокс Р. Б. Пыльцевое зерно // Эмбриология растений: использование в генетике, селекции, биотехнологии. М., 1990. С. 224—316.
- Петрова Е. Ю., Вишнякова М. А. Морфологическое проявление самонесовместимости у ряда сортов абрикоса // Научно-техн. бюл. ВИР. 1992. Вып. 230. С. 70—72.
- Суриков И. М. Генетика внутривидовой несовместимости мужского гаметофита и пестика у цветковых растений // Успехи совр. ген. 1972. Вып. 4. С. 119—169.
- Суриков И. М., Вишнякова М. А. Рост пыльцевых трубок в пестиках цветка яблони (*Malus domestica* Borkh.) в связи с самонесовместимостью // Научно-техн. бюл. ВИР. 1987. Вып. 170. С. 34—38.
- Суриков И. М., Вишнякова М. А. Соотношение длины тычинок и столбиков цветка яблони в связи с проблемой самонесовместимости // С.-хоз. биология. 1988. № 6. С. 39—42.
- Техтаджян А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.; Л. 1964. 236 с.
- Anderson M. A., Cornish E. C., Mai S.-Z., Williams E. G. et al. Cloning of cDNA for a stylar glycoprotein associated with expression of self-incompatibility in *Nicotiana glauca* // Nature. 1986. Vol. 321. P. 38—44.
- Bateman A. J. Self-incompatibility system in angiosperms. 1. Theory // Heredity. 1952. Vol. 6. P. 285—310.
- Bernatzky R., Anderson M. A., Clarke A. E. Molecular genetics of self-incompatibility in flowering plants // Devel. Genet. 1988. Vol. 9. N 1. P. 1—12.
- Brewbaker J. L. Pollen cytology and self-incompatibility systems in plants // J. Heredity. 1957. Vol. 48. P. 271—277.
- Brewbaker J. L. The distribution and phylogenetic significance of binucleate and trinucleate pollen grains in the angiosperms // Amer. J. Bot. 1967. Vol. 54. P. 1069—1083.
- Charlesworth D., Charlesworth B. The evolution and breakdown of S-allele systems // Heredity. 1979. Vol. 43. P. 41—55.
- Cope F. W. The mechanism of pollen incompatibility in *Theobroma cacao* // Heredity. 1962. Vol. 17. P. 157—182.
- Cornish E. C., Pettitt J. M., Bonig I., Clarke A. E. Developmentally-controlled, tissue-specific expression of a gene associated with



self-incompatibility in *Nicotiana glauca* // Nature. 1987. Vol. 326. P. 99—102.

Cresti M., Went J. L., Pacini E., Willems M. T. M. Ultrastructure of transmitting tissue of *Lycopersicon peruvianum* style: development and histochemistry // Planta. 1976. Vol. 132. P. 305—312.

Cresti M., Ciampolini F., Pacini E. et al. Ultrastructural differences between compatible and incompatible pollen tubes in the stylar transmitting tissue of *Petunia hybrida* // J. Submicr. Cytol. 1979. Vol. 11. P. 209—219.

Cresti M., Ciampolini F., Sansavini S. Ultrastructural and histochemical features of pistil of *Malus communis*: The stylar transmitting tissue // Sci. Hort. (Neth.). 1980. Vol. 12. N 4. P. 327—337.

Crowe L. K. The evolution of outbreeding in plants. 1. The angiosperms // Heredity. 1964. Vol. 19. N 3. P. 435—457.

Dickinson H. C. Cytoplasmic differentiation during microsporogenesis in higher plants // Acta Soc. Bot. Pol. 1981. Vol. 50. N 1—2. P. 3—12.

Dickinson H. G. Self-incompatibility in flowering plants // Bioassays. 1990. Vol. 12. N 4. P. 155—161.

Dickinson H. G., Andrews L. The role of membrane-bound cytoplasmic inclusions during gametogenesis in *Li Hum longiflorum* Thunb. // Planta. 1977. Vol. 134. P. 229—240.

Dickinson H. G., Heslop-Harrison J. Ribosomes, membranes and organelles during meiosis in angiosperms // Phyl. Transact. R. Soc. Lond. B. 1977. Vol. 277. P. 327—342.

Dickinson H. G., Lewis D. Cytochemical and ultrastructural differences between intraspecific compatible and incompatible pollinations in *Raphanus* // Proc. R. Soc. Lond. B. 1973. Vol. 183. P. 21—38.

Dulberger R. S-gene action and the significance of characters in the heterostylous syndrome // Heredity. 1975. Vol. 35. N 3. P. 407—415.

Dumas C., Gaude T. Stigma-pollen recognition and pollen hydration // Phytomorphology. 1983. Vol. 31. N 3—4. P. 191—201.

Echlin P. The role of tapetum during microsporogenesis in anther // Pollen: development and physiology. London, 1971. P. 41—61.

Elleman C. J., Willson C. E., Sarker R. H., Dickinson H. G. Interaction between the pollen tube and stigmatic cell wall following pollination in *Brassica oleracea* // New Phytol. 1988. Vol. 109. N 1. P. 111—117.

Elleman C. J., Dickinson H. G. Pollen-stigma interactions in *Brassica*. IV. Structural reorganization in the pollen grain during hydration // J. Cell Sci. 1990. Vol. 80. P. 141—157.

Emerson S. H. Growth of incompatible pollen tubes in *Oenothera organensis* // Bot. Gaz. 1940. Vol. 101. P. 890—911.

Foot H. C. C., Walker E. A., Ride J. P. et al. Cloning of the self-incompatibility gene from *Papaver rhoeas* // Plant reproductive biology. Abstracts of XII Intern. Congress on sexual plant reprod. Columbus, USA, 1992. P. 20.

Ghosh S., Shivanna K. R. Anatomical and cytochemical studies on the stigma and style in some legumes // Bot. Gaz. 1982. Vol. 143. N 3. P. 311—318.

Gibbs P. E., Ferguson I. K. Correlations between pollen exine sculpturing and angiosperms self-incompatibility systems — a reply // Plant Syst. Evol. 1987. Vol. 157. P. 143—159.

Haring V., Gray J. E., McGlure B. A. et al. Self-incompatibility: a self-recognition system in plants // Science, 1990. Vol. 250. N 91842. P. 937—941.

Heard Y. I., Beadle D. J. The site of the self-incompatibility mechanism in *Tradescantia pallida* // Ann. Bot. 1980. Vol. 45. N 3. P. 251—256.

Heslop-Harrison J. Ribosome site and S-gene action // Nature. 1968a. Vol. 218. P. 90—91.

Heslop-Harrison J. Tapetal origin of pollen coat substances in *Lilium* // New Phytologist. 1968b. Vol. 67. N 4. P. 779—786.

Heslop-Harrison J. The pollen grain wall // Science, 1968c. N 161. P. 230—237.

Heslop-Harrison J. Incompatibility and the pollen-stigma interaction // Ann. Rev. Plant Physiol. 1975a. Vol. 26. P. 403—425.

Heslop-Harrison J. The physiology of the pollen grain surface // Proc. Roy. Soc. Lond. B. 1975b. Vol. 190. P. 275—299.

Heslop-Harrison J. Aspects of the structure, cytochemistry and germination of the pollen of the rye // Ann. Bot. 1979. Suppl. 1. P. 1—47.

Heslop-Harrison J. Pollen-stigma interaction and cross-incompatibility in grasses // Science. 1982. Vol. 215. N 4538. P. 1358—1364.

Heslop-Harrison J. Self-incompatibility: phenomenology and physiology // Proc. Roy. Soc. Lond. B. 1983. Vol. 218. P. 371—395.

Heslop-Harrison J., Dickinson H. G. A cycle of sphaerosome aggregation and disaggregation correlated with the meiotic division in *Lilium* // Phytomorphology. 1967. Vol. 17. P. 195—199.

Heslop-Harrison J., Dickinson H. G. Time relationships of sporopollenin synthesis associated with tapetum and microspores in *Lilium* // Planta. 1969. Vol. 84. P. 199—214.

Heslop-Harrison J., Heslop-Harrison Y. Pollen-stigma interaction in the *Leguminosae*: constituents of the stylar fluid and stigma secretion of *Trifolium pratense* L. // Ann. Bot. 1982. Vol. 49. P. 729—735.

Heslop-Harrison J., Knox R. B., Heslop-Harrison Y., Mattsson O. Pollen-wall proteins: emission and role in the incompatibility response // Biol. J. Linn. Soc. 1975. Vol. 7. Suppl. 1. P. 189—202.

Heslop-Harrison Y. Enzyme release in insectivorous plants // Lysosomes in biology and pathology. Amsterdam, 1975. Vol. 4. P. 525—576.

Heslop-Harrison Y. The pollen-stigma interaction: pollen-tube penetration in *Crocus* // Ann. Bot. 1977. Vol. 41. P. 913—922.

Jacob V. J. Self-incompatibility mechanism in *Cola nitida* // Incompat. Newslett. 1973. N 3. P. 60—61.

Kamboj R., Jackson J. F. Self-incompatibility alleles control a low-molecular-weight, basic protein in pistils of *Petunia hybrida* // Theor. Appl. Genet. 1986. Vol. 71. P. 815—819.

Kandasamy M. K., Dwyer K. C., Paolillo D. J. et al. *Brassica* S-proteins accumulate in the intercellular matrix along the path of pollen tubes in transgenic tobacco pistils // Plant Cell. 1990. Vol. 2. P. 39—49.

Kandasamy M. K., Paolillo D. J., Faraday C. D. et al. The S-locus specific glycoproteins in *Brassica* accumulate in the cell wall of developing stigma papillae // Dev. Biol. 1989. Vol. 134. P. 462—472.

Kenrick J., Knox R. B. Structure and cytochemistry of the stigma and style of some Australian species of *Acacia* // Austral. J. Bot. 1981. Vol. 29. P. 733—745.

Knox R. B. Pollen-wall proteins: localisation, enzymic and antigenic activity during development in *Gladiolus* // J. Cell Sci. 1971. Vol. 9. P. 209—237.

Knox R. B., Heslop-Harrison J. Intine-held antigens on the stigma of *Phalaris* // J. Cell Sci. 1971. Vol. 9. P. 239—251.

Knox R. B., Heslop-Harrison J., Heslop-Harrison Y. Pollen wall proteins: localisation and characterisation of gametophytic and sporophytic fractions // Biol. J. Linn. Soc. 1975. Vol. 7. Suppl. 1. P. 177—187.

Labarca C., Kroh M., Loewus F. The composition of stigmatic exudate from *Lilium longiflorum*. Labelling studies with myo-inositol, d-glucose and L-proline // Plant Physiol. 1970. Vol. 46. P. 150—156.

Lewis D., Verma S. C., Zuberi M. I. Gametophytic-sporophytic incompatibility in the *Cruciferae*: *Raphanus sativus* // Heredity. 1988. Vol. 61. N 3. P. 355—366.

Lord E. M., Webster B. D. The stigmatic exudate of *Phaseolus vulgaris* L. // Bot. Gaz. 1979. Vol. 140. P. 266—271.

Lundqvist A. The nature of the two-loci incompatibility system in grasses. I. The hypothesis of a duplicative origin // Hereditas, 1962. Vol. 48. N 1—2. P. 153—168.

- Mackenzie A., Heslop-Harrison J., Dickinson H. G. Elimination of ribosomes during meiotic prophase // *Nature*. 1967, N 215. P. 997—999.
- Mascarenhas J. P. Gene activity during pollen development // *Ann. Rev. Plant Physiol.* 1990. Vol. 41. P. 317—338.
- Mattsson O., Knox R. B., Heslop-Harrison J., Heslop-Harrison Y. Protein pellicle of stigmatic papillae as a probable recognition site in incompatibility reaction // *Nature*. 1974. Vol. 247. P. 298—300.
- Maü S.-L., Raff J., Clarke A. E. Isolation and partial characterization of components of *Prunus avium* L. styles, including an antigenic glycoprotein associated with a self-incompatibility genotype // *Planta*. 1982. Vol. 156. P. 505—516.
- Maü S.-L., Williams E. C., Atkinson A. et al. Style protein of a wild tomato (*Lycopersicon peruvianum*) associated with expression of self-incompatibility // *Planta*. 1986. Vol. 169. P. 184—191.
- Miki-Hirosige H., Hoek I. H. S., Nakamura S. Secretion from the pistil of *Lilium longiflorum* // *Amer. J. Bot.* 1987. Vol. 74. N 11. P. 1709—1715.
- Moore H., Nasrallah J. B. A *Brassica* self-incompatibility gene is expressed in the stylar transmitting tissue of transgenic tobacco // *Plant Cell*. 1990. Vol. 2. P. 29—38.
- Nasrallah J. B., Kao T. H., Chen C.-H. et al. Amino acid sequence of glycoproteins encoded by three alleles of the S-locus *Brassica oleracea* // *Nature*. 1987. Vol. 326. P. 617—619.
- Nasrallah J. B., Kao T. H., Goldberg M. L., Nasrallah M. E. A cDNA clone encoding an S-locus specific glycoprotein from *Brassica oleracea* // *Nature*. 1985. Vol. 318. N 6043. P. 363—367.
- Nasrallah J. B., Nasrallah M. E. Electrophoretic heterogeneity exhibited by the S-allele specific glycoproteins of *Brassica* // *Experiment*. 1984. Vol. 40. P. 279—281.
- Nasrallah J. B., Nishio T., Nasrallah M. E. The self-incompatibility genes of *Brassica*: expression and use in genetic ablation of floral tissues // *Ann. Rev. Plant Physiol.* 1991. Vol. 42. P. 393—422.
- Nasrallah M. E., Wallace D. H. Immunogenetics of self-incompatibility in *Brassica oleracea* // *Heredity*. 1967. Vol. 22. P. 519—527.
- Nasrallah M. E., Wallace D. H., Savo R. M. Genotype, protein phenotype, relationships in self-incompatibility in *Brassica* // *Genet. Res.* 1972. Vol. 17. P. 151—160.
- Nettancourt D., Devreux M., Bozzini A. et al. Ultrastructural aspects of the self-incompatibility mechanism in *Lycopersicon peruvianum* // *J. Cell Sci.* 1973. Vol. 12. P. 403—419.
- Owens S. J. Self-incompatibility in *Commelinaceae* // *Ann. Bot.* 1981. Vol. 47. P. 567—581.
- Pandey K. K. Time of S-allele action // *Nature*. 1958. Vol. 181. P. 1220—1221.
- Pandey K. K. Evolution of gametophytic and sporophytic systems of self-incompatibility in Angiosperms // *Evolution*. 1960. Vol. 14. P. 98—110.
- Pandey K. K. Time and site of S-gene action, breeding systems and relationships in incompatibility // *Euphytica*. 1970. Vol. 19. P. 364—372.
- Pandey K. K. Overcoming incompatibility and promoting genetic recombination in flowering plants // *New Zeal. J. Bot.* 1979. Vol. 17. N 4. P. 645—663.
- Pandey K. K. Evolution of incompatibility systems in plants: origin of «independent» and «complementary» control of incompatibility in angiosperms // *New Phytol.* 1980. Vol. 84. N 2. P. 381—400.
- Richards A. J. Plant breeding systems. London, 1986. 529 p.
- Roberts I. N., Stead A. E., Ockendon D. J., Dickinson H. G. A glycoprotein associated with the acquisition of the self-incompatibility system by maturing stigmas of *Brassica oleracea* // *Planta*. 1979. Vol. 146. P. 179—183.
- Roberts I. N., Stead A. D., Ockendon D. J., Dickinson H. G. Pollen-stigma interactions in *Brassica oleracea* // *Theor. Appl. Genet.* 1980. Vol. 58. P. 241—246.
- Roberts I. N., Harrod G., Dickinson H. G. Pollen-stigma interactions in *Brassica oleracea*. II. The fate of stigma surface proteins following pollination and their role in the self-incompatibility response // *J. Cell Sci.* 1984. Vol. 66. P. 255—264.
- Ruiter R. K., Gerben J., Eldik M. M. A. van et al. Pollen coat proteins of *Brassica oleracea* and their involvement in anther development and pollination // *Frontiers in sexual plant reproduction research*. Vienna, 1994. P. 83.
- Sarker R. H., Elleman C. J., Dickinson H. G. Control of pollen hydration in *Brassica* requires continued protein synthesis and glycosylation is necessary for interspecific incompatibility // *Proc. Natl. Acad. Sci.* 1988. Vol. 85. P. 4340—4344.
- Sassen M. M. A. The stylar transmitting tissue // *Acta Bot. Neerl.* 1974. Vol. 23. N 2. P. 99—108.
- Satina S. Periclinal chemerae in *Datura* in relation to development and structure (A) of the style and stigma (B) of calyx and corolla // *Amer. J. Bot.* 1944. Vol. 31. P. 493—502.
- Shivanna K. J., Heslop-Harrison Y., Heslop-Harrison J. Inhibition of the pollen tube in the self-incompatibility response of grasses // *Incomp. Newslet.* 1978. N 10. P. 5—7.
- Shivanna K. J., Sastri D. C. Stigma-surface esterase activity and stigma receptivity in some taxa characterized by wet stigmas // *Ann. Bot.* 1981. Vol. 47. N 1. P. 53—64.
- Stead A. D., Roberts I. N., Dickinson H. G. Pollen-stigma interaction in *Brassica oleracea*. The role of stigmatic proteins in pollen grain adhesion // *J. Cell Sci.* 1980. Vol. 42. P. 417—423.
- Taroda N., Gibbs P. E. Floral biology and breeding system of *Sterculia chicha* St. Hil. (*Sterculiaceae*) // *New Phytologist*. 1982. Vol. 90. N 4. P. 735—743.
- Vishnyakova M. A., Gavrilova V. A. Morphological manifestation of self-incompatibility in *Helianthus* L. species // *Abstracts of Intern. Compositae Conf. Kew; UK*, 1994. P. 131.
- Vitanage H. I. M. V. Pollen-stigma interactions: development and cytochemistry of stigma papillae and their secretions in *Annona squamosa* L. (*Annonaceae*) // *Ann. Bot.* 1984. Vol. 54. N 2. P. 153—167.
- Whitehouse H. L. Incompatibility of pollen and style in the evolution of the angiosperms // *Ann. Bot.* 1950. Vol. 14. N 54. P. 199—216.
- Whitehouse H. L. Origin of angiosperms // *Nature*. 1960. Vol. 188. N 4754. P. 957.
- Zavada M. S. The relation between pollen exine sculpturing and self-incompatibility mechanisms // *Plant Syst. Evol.* 1984. Vol. 147. N 1—2. P. 63—78.
- Zavada M. S., Taylor T. N. The role of self-incompatibility and sexual selection in the gymnosperm—angiosperm transition // *Amer. Natur.* 1986. Vol. 128. P. 538—550.
- Zuberi M. I., Lewis D. Gametophytic—sporophytic incompatibility in the *Cruciferae*—*Brassica campestris* // *Heredity*. 1988. Vol. 61. P. 367—377.

## SUMMARY

The principle differences in morphological characters of self-incompatibility reaction of sporophytic and gametophytic types are discussed. Despite the difference in the types of pollen grains, stigmas, styles and sites of the response in the species with these two types of self-incompatibility a number of examples where mixed characters exist within the same species are recorded. Based on these data and on the analysis of morphological manifestation of the response in different species, the ways of the evolution in the structural mechanisms of this response at the cellular, tissular and organ levels are hypothesized. These ideas allow us (1) to reconcile two points of view on the question about the site and time of S-gene expression in sporophytic type of control; (2) to explain the structural basis of variation in the morphological manifestation of the response in different species and (3) to disclose the evolutionary succession of structural mechanisms in the two types of response which explains the examples of the deviation in the morphological manifestation of the corresponding type of genetic control. The hypothetical evolution of self-incompatible pollen-pistil interaction is suggested.