

ЭВОЛЮЦИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 581.331.1+575.2

ОБ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОМ ПОДХОДЕ К РЕШЕНИЮ ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИИ МЕГАГАМЕТОФИТА ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ

Н.Х.Еналесва

Саратовский государственный университет им. Н.Г.Чернышевского

Согласно сложившемуся представлению семяпочка (= семязачаток) представляет собой мегаспорангий, в котором происходит заложение археспория, дающего начало спорогенным клеткам, из которых путем мейоза формируются гаплоидные споры, а затем одна из них развивается в зародышевый мешок (ЗМ). Это означает, что исторически ЗМ является гаплоидным поколением, то есть эволюционно преобразованным мегagamетофитом (МГ) (= женским гаметофитом) предков покрытосеменных (=цветковых) растений (Романов, 1960 а, б).

По мнению ряда авторов цветковые имеют монофилетическое происхождение (Тахтаджян, 1948; Гроссгейм, 1966; Doyle, 1994; Боброва и др., 1995 и др.). В соответствии с гипотезой А. Л. Тахтаджяна (1948, 1964, 1970) цветковые возникли однократно путем неотении, то есть в результате макромутации, вызывающей остановку онтогенеза на более ранней, чем у исходной формы стадии. В результате такого преждевременного завершения онтогенеза взрослая стадия предка выпала из их индивидуального развития, при этом одновременно неотеническому преобразованию подверглись все органы и части цветковых растений.

Мысль о том, что ЗМ также представляет собой неотенически преобразованный, то есть значительно сокращенный в развитии и упрощенный в структуре женский гаметофит предковых форм покрытосеменных, впервые высказанная И.Д. Романовым в 1944 (цит. по: Терехин, 1991), поддержана многими эмбриологами, хотя по вопросу об эволюционных предшественниках ЗМ и исторических соответствиях его структурных элементов существуют разные мнения (Модилевский, 1953; Магешвари, 1954; Фавр-Дюшартр, 1990; Терехин, 1991, 1994, 1996; Battaglia, 1989 и др.). Поскольку, как считает большинство авторов, наиболее вероятной предковой формой покрытосеменных является представитель *Gymnospermae*, исходной структурой для ЗМ цветковых растений также может быть гаметофит голосеменных. Тот факт, что МГ некоторых родов голосеменных (*Gnetum* и *Welwitschia*) характеризуются упрощением организации (редукция архегониев и сокращение числа циклов свободноядерных делений), служит дополнительным аргументом в пользу этой гипотезы. По мнению Э.С. Терехина (1991, 1994, 1996) в организации женского гаметофита гнетовых и покрытосеменных существует принципиальное сходство. Для гаметофитов этих растительных форм характерна так называемая «поляризован-

ная зональность» (Терехин, 1991), то есть расположение в микропиллярной, центральной и халазальной частях МГ аналогичных цитологических образований: половых структур, питательной запасующей ткани (трофофита) и гаусториального структурно-функционального комплекса. У покрытосеменных с "нормальным" типом ЗМ такими образованиями соответственно являются: яйцевой аппарат, центральная клетка и антиподы. Это совпадение не означает, что современные Gnetales являются прямыми предками цветковых, но оно указывает на существование между ними филогенетической связи (Модилевский, 1953; Терехин, 1991; Battaglia, 1989).

Однако, наряду с идеей выведения ЗМ покрытосеменных из МГ голосеменных, существуют взгляды, согласно которым историческими предшественниками ЗМ могут быть иные структуры. В частности, согласно гипотезе М.С. Яковлева (1974), у покрытосеменных нет гаметофита как некоего полового поколения. Ценоцитную фазу ЗМ следует рассматривать как гаметоцит, из которого путем цитокинеза и дифференциации формируются гаметы. Поскольку такая схема (мейоцит- гаметоцит - гаметы) характерна для бурых водорослей, автор предполагает, что Fucales являются основоположниками ветви, давшей начало Proangiospermae.

У. Tourte (1969) на основе сравнительного электронномикроскопического изучения ЗМ покрытосеменных и архегония лептоспорангиевых папортников пришел к заключению о принципиальном сходстве этих структур, позволяющем рассматривать папортниковые в качестве предковых форм цветковых.

По мнению В. Swami (1974) ЗМ покрытосеменных вовсе не имеет аналогов в других (нижестоящих) таксонах, поскольку он является первичной структурой (*sui generis*), впервые возникшей лишь у растений этого типа. Предположение о том, что ЗМ покрытосеменных филогенетически не связан с гаметофитом голосеменных, а возник независимо, также высказала М.А. Гусаковская (1998).

Исходя из концепции полифилетического происхождения покрытосеменных, предполагающей параллельное или конвергентное историческое развитие разных таксонов в направлении к покрытосемянности (Берг, 1977; Цвелев, 1975, 1977; Мееусе, 1986; Красилов, 1989, Красилов и др., 1997; Курбатский, 1993; Syvanen, 1997), цветковые не являются потомками единственного исторического предка. Из этого должно следовать, что ЗМ представителей разных таксонов крупных рангов, например, порядков или семейств, могут иметь разное происхождение. На возможность неоднократного возникновения ЗМ покрытосеменных в процессе эволюции указывали А.С. Joshi (1938), Е.Н. Герасимова-Навашина (1954), Дж.М. Герр (1990). Крайнюю позицию в этом вопросе занимает Е.Н. Герасимова-Навашина (1954), по мнению которой формирование структуры типа ЗМ происходит на основе универсальных клеточных закономерностей, и при определенных условиях структура подобная ЗМ возникает с неизбежностью. «В ЗМ нет ничего специфического, что можно было бы истолковать как унаследованную конструкцию, возникшую однажды в истории у единственного предка» (Герасимова-Навашина, 1954).

Хотя до настоящего времени при рассмотрении проблемы происхождения ЗМ преимущественно использовались данные, полученные на основе сравнительного анализа женских генеративных структур у представителей разных таксонов, перспективным может оказаться применение экспериментального подхода, основанного на индукции изменчивости структурно-функциональной организации ЗМ.

Как известно, количество ДНК, содержащейся в ядерных геномах эукариот, намного превосходит то, которое необходимо для кодирования белков этих организмов» (Доувер, Флейвелл, 1986). Присутствие большого количества избыточной ДНК не исключает возможности того, что в ней содержится информация об историческом прошлом, которая при некоторых мутациях или стрессовых ситуациях может проявиться. То есть, выражаясь словами Б.М. Житкова (1922), «организм... ничего не забывает. Он хранит в себе факторы всех признаков всей линии своих предков, и при условиях благоприятствующих древние признаки могут вновь вступать в жизнь». Иногда признаки предков проявляются в виде отклонений от нормы, то есть, как аномалии.

ЗМ аномального строения (с нарушениями структуры) ранее регистрировались многими «классическими» эмбриологами при исследовании растений разных систематических групп, но в большинстве случаев вследствие тератологической природы таких ЗМ интерес к ним был незначительным, и авторы нередко ограничивались лишь констатацией факта их встречаемости. Однако, поскольку по выражению Палласа (1772), «природа соблюдает известные закономерности даже в самих своих ошибках» (цит по: Федоров, 1958), анализ аномалий может иметь не меньшую научную значимость, чем анализ нормы. Тератогенез - это постоянно проявляющийся творческий процесс, «своего рода "попытки" природы, а не случайность, и они (аномальные формы, *Н.Е.*) подчиняются тем же законам, что и нормально образованные организмы» (Wolf, 1759; цит по: Федоров, 1958). Изучению тератологических преобразований животных и растительных форм придавалось большое значение при рассмотрении разных проблем биологии на протяжении всей истории ее развития. Так, Е. Гийено (1921) считал, что одни и те же уродства у некоторых групп беспозвоночных представляются то как случайные индивидуальные особенности, то как постоянные признаки видов, родов и семейств, и любое животное можно описать в терминах тератологического языка (цит. по: Корочкин, 1999). Согласно А.А. Федорову (1958) «...аномальные отклонения в строении растительных организмов, рассматриваемые в сравнительном морфолого-эволюционном плане, помогают не только понять пути возникновения тех или иных структурных особенностей растений в процессе эволюции, но также представляют значительный интерес для различных обобщений, например, для целей филогении. Об этом имеются вполне обоснованные заключения в работах Н.П.Кренке, Б.М.Козо-Полянского, В.Л. Рыжкова, А.Л.Тахтаджяна и др.».

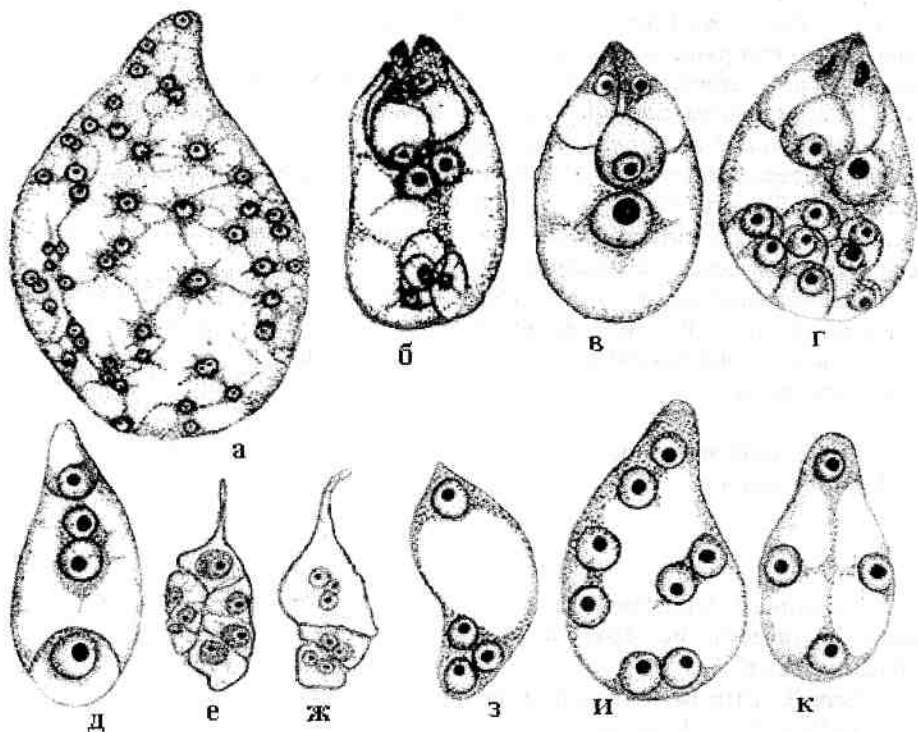
Подтверждением перспективности использования мутагенеза в качестве эвристического приема при решении проблем эволюционного плана может служить работа Дж. Герра (Herr, 1995), посвященная происхождению семянпочки, в которой в качестве аргумента в пользу существования генетической свя-

зи между древними и современными формами приводится факт возникновения индуцированной мутации *bell-3 Arabidopsis thaliana*, вызывающей отсутствие внутреннего интегумента семяпочки. По мнению автора, возникновение подобного атавистического признака может означать тот факт, что гены примитивных форм «не теряются» в ходе эволюционного процесса. Аналогичным примером являются мутации кукурузы *lar-487* и *mas1*, фенотипический эффект которых состоит в развитии множественного археспория; проявление этого признака также рассматривается как реверсия к примитивному признаку (Батыгина и др., 1994; Воронова, 1998).

Исходя из этого, индукция мутационной и модификационной изменчивости ЗМ может быть использована в качестве эвристического приема при решении проблем происхождения и эволюции женского гаметофита. Можно предположить, что массовое получение и анализ гаметофитных мутаций и модификаций позволит выявить те из них, при которых экспрессируются анцестральные признаки мегагаметофита.

Нами при цитозембриологическом исследовании радиомутантов, гаплоидов *Nicotiana tabacum* L., и межвидовых гибридов *N. tabacum* L. x *N. sylvestris* Spreng et Comes. среди более 3000 аномальных ЗМ зарегистрированы некоторые типы структурной организации, которые, возможно, относятся к разряду подобных феноменов. В одном из таких случаев структура имела вид значительно увеличенной, по сравнению с обычными ЗМ, полости с разбросанными многочисленными ядрами; иногда число ядер составляло около 50 (Рис. а). Внешне эти образования очень напоминали нуклеарный эндосперм, как известно, не свойственный *Solanaceae*. Поскольку аналогичное строение характерно для мегагаметофита гнетовых на начальных этапах развития, не исключено, что в данном случае имело место проявление атавистического признака. Структуры подобного типа были обнаружены не только у форм с генотипическими нарушениями но и у нормальных растений в культуре изолированных завязей при воздействии стрессовыми повышенными температурами на гаметофитогенез. Другие примеры аномального развития имеют отношение к проблеме эволюционного преобразования ЗМ в пределах покрытосеменных. В частности, обнаружены ЗМ, которые по фенотипическим признакам (числу ядер, характеру их распределения и клеточной дифференциации) отличались от ЗМ *Polygonum*-типа, характерного для *Nicotiana*, и были сходными с ЗМ типов *Plumbagella*, *Oenothera*, *Drusa*, *Plumbago* (Рис. в-д, з-к). При анализе спорогенеза и формирования инициальной клетки зародышевого мешка у некоторых мутантов и нормальных растений в экстремальных температурных условиях были зарегистрированы случаи би- и тетраспорического развития ЗМ. Однако, вопрос о том, являются ли эти факты свидетельством исторического прошлого типа *Polygonum*, или же они демонстрируют его «цитологические потенции», в случае реализации которых при определенных обстоятельствах могут возникать иные типы ЗМ, пока остается открытым.

Также определенный интерес представляет явление формирования клеточных комплексов, достаточно часто отмечавшееся в семяпочках некоторых гаплоидов. Они имели вид клеток генеративного типа, и их число варьировало



Зародышевые мешки и клеточные комплексы, выделенные из завязей мутантных и гибридных форм табака: а – крупная ценоцитная структура с многочисленными ядрами; б- ЗМ типичного для табака строения; в-д, з-к – ЗМ, морфологически сходные с мегагаметофитами других типов развития (в- *Oenothera*, г- *Drusa*, д- *Plumbagella*, з-к – на стадии ценоцитного ЗМ типов *Fritillaria*, *Plumbagella*, *Drusa*, *Plumbago*); е, ж – комплексы из семи и трех клеток.

от 2 до 7 (Рис. е, ж). Клетки были одноядерными или с разным числом ядер, одинакового или разного размера. Вероятно, их возникновение связано с заложением многоклеточного археспория либо с явлением апоспорического развития клеток нуцеллуса, заблокированного на ранних стадиях. Поскольку ни одно из этих явлений не свойственно *Nicotiana*, этот факт означает возможность изменения генеративных признаков, выходящего за пределы внутривидовой изменчивости. То есть, и в этом случае, по-видимому, имела место экспрессия генетических систем, которые в обычных условиях при нормальном состоянии генотипа оказываются "молчащими".

Приведенные примеры, безусловно, являются лишь частными случаями аномалий развития ЗМ, которые могут быть интерпретированы в эволюционном аспекте, но они доказывают перспективность дальнейших исследований в этом направлении.

Работа выполнена при поддержке грантом НП «Университеты России» (№ УР.07.01.0601).

Литература

Батыгина Т. Б., Шамров И. И., Голубовская И. Н., Шеридан В. Ф. Значение генетических исследований для эмбриологии // Генетика. 1994. Т. 30 (Приложение). С. 13.

Берг Л.С. Труды по теории эволюции. Л., 1977. 387 с.

Боброва В.К., Горемыкин В.В., Троицкий К.М., Вальехо-Роман К.М., Антонов А.С. Молекулярно-биологические исследования происхождения покрытосеменных растений // Журн. общ. биол. 1995. Т.56. № 6. С. 665-662.

Воронова О.Н. Особенности развития женской репродуктивной сферы у мутанта кукурузы *ram* // Проблемы ботаники на рубеже XX-XXI веков. Тез.докл. II(X) съезда Русского ботан. об-ва (26-29 мая 1998г., СПб). Т.1. 1998. С.10.

Герасимова-Навашина Е.Н. Развитие зародышевого мешка, двойное оплодотворение и вопрос о происхождении покрытосеменных // Бот. журн. 1954. Т.39. N 5. С. 655-680.

Герр Дж.М. Эмбриология и систематика // Эмбриология растений / Под ред. Джори В.М. Ч. 2. М., 1990.- С. 243-299.

Гроссгейм М.А. Обзор новейших систем цветковых растений. Тбилиси, 1966. 198 с.

Гусаковская М.А. О происхождении зародышевого мешка Polygonum-типа // Проблемы ботаники на рубеже XX-XXI веков. Тез.докл. II (X) съезда Русского ботан. об-ва (26-29 мая 1998 г., СПб). Т.1. 1998. С.113

Доувер Г., Флейвелл Р. Эволюция генома. М., 1986. С. 9-10.

Житков Б.М. Возрастная изменчивость и эволюция. М. 1922. С. 1-70

Корочкин Л.И. Введение в генетику развития. М., 1999. 254 с.

Красилов В.А. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. М., 1989. 263 с.

Красилов В.А., Бугдасва Е.В., Маркевич В.С., Маслова Н.П. Проангиоспермы и происхождение цветковых растений Рос. наука: Выстоять и возродиться. 1997. С.294-302

Курбатский В.И. Происхождение покрытосеменных (новые взгляды на решение проблемы). Томск, 1993. 183 с.

Магешвари П. Эмбриология покрытосеменных. М., 1954. 440 с.

Модилевский Я.С. Эмбриология покрытосеменных растений. Киев, 1953. 224 с.

Романов И.Д. Эволюция онтогенеза зародышевого мешка покрытосеменных растений // Тез.докл. III Всесоюз.Сов. эмбриолог. 1960 а. С.145-146.

Романов И.Д. Параллелизм в эволюции зародышевого мешка покрытосеменных// Вопросы эволюции, биогеографии, генетики и селекции.- М.-Л. 1960 б. С. 217-223.

Тахтаджян А.Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных. МОИП. 1948. 301 с.

Тахтаджян А.Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.- Л. 1964.289 с.

Тахтаджян А.Л. Происхождение и расселение цветковых растений. Л., 1970.146 с.

Терехин Э.С. Проблемы эволюции онтогенеза семенных растений// Тр. Бин им. В.Л.Комарова АН СССР. 1991. Вып. 2. 68 с.

Терехин Э.С. Иерархическая классификация зародышевых мешков //Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т.1. Генеративные органы цветка. С-Пб, 1994 а. С. 239-248.

Терехин Э.С. Эволюция женского гаметофита //Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции.Т.1. Генеративные органы цветка. С-Пб, 1994 б. С. 248-255.

Терехин Э. С. Семя и семенное размножение. СПб, 1996. 386 с.

Фавр-Дюпартр М. Гомологии и филогения//Эмбриология растений: использование в генетике, селекции, биотехнологии: в 2 томах. Т. 2 М., 1990. С. 300-342.

Федоров А.А. Тератология и формообразование у растений. М.-Л. 1958. 28 с.

Цвелев Н.Н. О происхождении и основных направлениях эволюции злаков// Проблемы эволюции. Новосибирск, 1975. Т. 4. С. 107-117.

Цвелев Н.Н. О первичной жизненной форме покрытосеменных растений // Бюл. МОИП. Отд. биол.- 1977. Т. 82. Вып. 1. С. 79-87.

Battaglia E. The evolution of the female gametophyte of angiosperms: an interpretative key. (Embryological Questions: 14) // Annali di Botanica. 1989. Vol. 47. P. 7-144.

Doyle J.A. Origin of the angiosperm flower: A phylogenetic perspective // Plant Systematics and Evolution. 1994. 8. P. 7-29

Heit J.M. The origin of the ovule// Source American Journal of Botany.- 1995. V. 82, N 4. P. 547-564.

Joshi A.C. Systematic distribution of the Fritillaria-type of embryo sac and the mono or polyphyletic origin of Angiosperms// *Chronica Bot.*1938.V. 4, N 6. P. 507-508.

Meeuse A.D. Again: double fertilization and the monversus the pleiophyletic evolution of angiosperms// *Phytomorphology.*- 1986.- V. 36, N 1-2.- P. 17-21.

Swamy B.G.L. On the presumed ancestry of angiosperm embryo sac// *Phytomorphology.*1974, 24, N 1-2. P 102-106.

Tourte Y Interpretation des cellules du sac embryonnaire des angiospermes a la lumiere des etudes de de l'oogenese chez les Pteridophytes// *Rev. Cytol. Biol. Veg.*- 1969. V. 32. P. 241-251.