

ЭВОЛЮЦИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 582.5 : 51.163 : 585.8

К ВОПРОСУ О ВИДЕ И ЕГО СТРУКТУРЕ ПРИ ГАМЕТОФИТНОМ АПОМИКСИСЕ

А.С.Кашин

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Вид - качественный этап эволюции, наименьшая неделимая генетически устойчивая система в живой природе с многоуровневой иерархией. Так как истинно генетически устойчивыми системами в синтетической теории эволюции считаются биологические виды, то и под видообразованием чаще всего понимается процесс образования именно таких видов. Биологический вид - совокупность популяций амфимиктичных особей, способных к скрещиванию с образованием плодового потомства, населяющих определённый ареал, обладающих рядом общих морфофизиологических признаков и репродуктивно изолированных от других таких же групп особей (Яблоков, Юсуфов, 1989).

У апомиктов возникают большие сложности с приложением категории вида. Удовлетворительно решить проблему вида у них до последнего времени не удаётся. Реальность вида у апомиктичных растений исследователи чаще всего не признают (Babcock, Stebbins, 1938; Комаров, 1940; Gustafsson, 1946-47; Stebbins, 1950; Тихомиров, 1967; Grant, 1981), либо признают с целым рядом оговорок (Baga et al., 1999). И хотя это касается, прежде всего, облигатных апомиктов, проблема реальности вида не менее остро стоит и в отношении факультативно апомиктичных форм агамных комплексов, у которых видовая проблема может быть решена только частично (Grant, 1981). Распад видовой организации и при факультативном апомиксисе налицо. Так что становящееся всё более очевидным отсутствие в природе облигатно апомиктичных форм не снимает остроты вопроса о реальности вида у апомиктов или об определении видов как таксономических единиц в естественных агамных комплексах.

Вместо категории биологического вида в отношении таких групп применяют категорию микровида. При этом микровиды определяются как популяции, принадлежащие преимущественно к унипарентальным группам растений, в общем довольно однородным и лишь незначительно отличающимся одна от другой морфологически (Grant, 1981). Но при таком определении понятия микровида приложение этой категории ко всем апомиктичным формам вряд ли можно считать удовлетворительным или универсальным. Ведь одна из характерных черт, свойственная таким формам, - их разноуровневость. Ранг апомиктичных форм варьирует от локальных микровидов, по размеру действительно не превышающих размеры локальной популяции и слабо морфологически раз-

личающихся, до широко распространённых апомиктических форм, отчётливо обособленных по комплексу морфологических признаков. Этот факт указывает на то, что термином «микровид» в приложении к апомиктам охватывается целый ряд таксономических форм. Поэтому видится необходимым вернуться к попытке Турессона (Turesson, 1926, 1929) разработать систему единиц классификации апомиктических форм, аналогичную системе внутривидовых таксонов различного ранга, разработанной в отношении структуры биологического вида.

Многочисленность и разноуровневость апомиктических форм в агамных комплексах является следствием постоянно идущего в них интенсивного сальтационного (прежде всего, синтезогенетического) формообразования. Интенсификации формо- и видообразовательного процесса у покрытосеменных способствует именно дестабилизация половой системы семенного размножения и установление динамического равновесия амфи- и апомиксиса (Кашин, Куприянов, 1993; Кашин, 1998). Виды с такой равновесной системой размножения обретают способность повышать морфофизиологический уровень и потенциал формообразования, а благодаря гибридогенезу - вовлекать в орбиту формообразовательного процесса виды того же или других родов. Гибридогенез, полиплоидия и иные сальтационные изменения генома и приводят при этом к созданию сложного комплекса форм, носящего название агамного комплекса. При этом формы в агамном комплексе в силу разновременности их возникновения, различной степени морфологической обособленности, а также различной степени приспособленности и жизнеспособности оказываются разноуровневыми. Наиболее морфологически отличные, приспособленные и конкурентоспособные постепенно расширяют свой ареал, превращаясь, таким образом, в хорошо отдифференцированные апомиктические формы с большим ареалом распространения. Переход таких форм на любом этапе становления от равновесного состояния апо-амфимиксиса к облигатному половому воспроизводству означал бы превращение их в настоящие биологические виды.

При этом очевидно, что облигатно половые виды агамных комплексов – несомненно, настоящие биологические виды, но апомиктические – это промежуточные формы, находящиеся в состоянии интенсивного становления и в силу этого генетически неустойчивы. Поэтому, по нашему мнению, они в принципе до конца неопределимы в отношении их числа, границ их ареалов и совокупности диагностирующих признаков. Стабилизация же форм на уровне биологических видов как генетически устойчивых систем возможна только при возврате к облигатно половому воспроизводству, так как высокий уровень панмиксии имеет первостепенное значение для поддержания морфологического единства, а, значит, и единства вида. В противном случае неизбежно происходит увеличение разнообразия форм и распад видовой структуры. Это вынуждает признать, что и морфологическая концепция вида, призванная снять трудности в приложении категории вида ко всем формам живого (Гриценко и др., 1983), не может решить до конца вопрос о реальности вида у апомиктов или об определении видов как таксономических единиц в естественных агамных комплексах. На наш взгляд он в принципе у них не разрешим по причине интенсивно иду-

шего формообразовательного процесса сальтационного характера и, как следствия, неизбежного распада единства структуры вида.

Но увеличение изменчивости сальтационного характера вовсе не означает мгновенности образования форм и видов в окончательном варианте. Как и в отношении аллопатрического видообразования, теория которого на сегодняшний день наиболее полно разработана, в отношении любых иных типов видообразования (в том числе и сальтационного) справедливо представление о многостадийности этого процесса. Различия состоят лишь в длительности протяжения той или иной стадии образования вида и, прежде всего, в скорости прохождения начальных стадий дивергенции. При этом стадийность становления вида выражается в последовательном возрастании ранга таксономической формы. Формообразовательный процесс, суть которого состоит в образовании внутривидовых таксонов различного ранга (Тимофеев-Ресовский и др., 1977), и приводит к образованию новых видов, а внутривидовые таксоны различного ранга есть последовательные стадии видообразования (Майр, 1947; Грант, 1991).

В качестве внутривидовых таксонов у бипарентально размножающихся растений обычно выделяют (в порядке возрастания категории) биотипы, популяции, экотипы и подвиды (рис. 1а). (Яблоков, Юсуфов, 1989).

Под биотипом понимают недолговечные группы особей внутри популяции, объединённые более тесным генетическим родством, то есть, элементарную структуру популяции, внутри которой реально в течение одного поколения происходит обмен генами (Воронцов, 1999).

Под популяцией обычно понимают совокупность особей определённого вида, в течение достаточно длительного времени (большого числа поколений) населяющих определённую территорию, внутри которой практически осуществляется та или иная степень панмиксии, нет замкнутых изоляционных барьеров и которая отделена от соседних таких же совокупностей особей данного вида той или иной степенью давления тех или иных форм изоляции (Тимофеев-Ресовский и др., 1977). При этом, как следует из приведённых выше определений, ни биотипы, ни популяции не характеризуются морфологическими отличиями друг от друга, если они принадлежат к одному экотипу или подвиду.

Под экотипом понимают таксономическую категорию, применяемую для обозначения хорошо обособленных в экологическом, а иногда и морфологическом отношении групп организмов внутри вида или подвида (Словарь..., 1984). Таким образом, основным критерием выделения экотипа является не морфологическая, а экологическая обособленность.

Под подвидом понимают таксономическую категорию, объединяющую совокупность особей, являющихся частью видовой группы, и представленную географически обособленными популяциями, в которых все или большинство особей отличаются одним или несколькими морфологическими признаками от особей других популяций того же вида (Словарь..., 1984). Обязательным критерием выделения подвида является не только его географическое обособление, но и обособление по одному или нескольким морфологическим признакам.

Но в отношении апомиктических форм в силу свособразия у них формообра-

звательного процесса¹ эта градация на внутривидовые таксоны оказывается неприменимой. Однако и свести всё к понятию «микровида» в силу очевидной разноразмерности апомиктических форм неоправданно. Поэтому видится целесообразным использование для этих форм иной градации на внутривидовые таксономические единицы как стадии образования новых видов. Наряду с категорией микровида мы предлагаем использовать в отношении их дополнительно категории «раса», «форма видовой ранга», «локальный микровид» и «полу-вид» (агамный вид) (рис. 1б). Часть из этих понятий, такие как форма видовой ранга или полувид, довольно широко используются в зоологической литературе. В приложении к апомиктическим формам, на наш взгляд, они являются промежуточными по рангу между соответствующими таксономическими категориями половых видов. Так, раса занимает промежуточное положение между биотипом и популяцией, локальный микровид – между популяцией и экотипом, микровид – между экотипом и подвидом, полувид – между подвидом и видом.

Под расой у апомиктов мы предлагаем понимать совокупность морфологически неразличимых особей, отличающихся от других либо уровнем пloidности, либо независимостью актов гибридизации. По положению эта таксономическая категория выше биотипа, так как в пределах её в течение одного поколения может не происходить реальный обмен генами в силу более слабой, чем у половых форм, выраженности панмиксии, либо обмен генами вообще может не иметь места. Но она не дотягивает и до категории популяции, ибо в отличие от популяций различные расы могут занимать одну и ту же территорию, сливаясь или не сливаясь между собой в ряду большого числа поколений.

В соответствии с вышеприведенным определением, апомиктический микровид занимает положение между экотипом и подвидом. Под апомиктическим микровидом, на наш взгляд, следует понимать хорошо обособленные в экологическом отношении апомиктические формы, представляющие собой популяцию (локальный микровид) или совокупность популяций², отличающуюся от других таких совокупностей одним или несколькими морфологическими признаками. Под полувидом понимают популяции, которые приобрели некоторые, но ещё не все свойства вида; фактически это – пограничные случаи между видами и подвидами (Майр, 1974). У апомиктов полувиды – это, на наш взгляд, географически обособленные апомиктические формы, занимающие большой ареал распространения и хорошо отличающиеся от других полувидов комплексом мор-

¹ Это своеобразие заключается, прежде всего в двух прямо противоположных тенденциях, имеющих место при геметофитном апомиксисе: размывании границ между таксономическими единицами за счёт интенсивного гибридизации, - с одной стороны, - и сальтационном возникновении большого числа морфологически в разной степени обособленных друг от друга форм, - с другой

² в силу обязательной факультативности апомиксиса и сохранения за счёт этого, по крайней мере, частичной панмиксии апомикты хоть и слабо, но обязательно интегрированы в популяции. Но так как у апомиктов при этом даже соседние популяции зачастую незначительно, но отличаются морфологически друг от друга, может быть, их оправданнее называть не популяциями, а локальными микровидами

фологических признаков. Синонимичным понятию полувид логично использовать термин «агамный вид» (*agamospecies*), предложенный в своё время Турресоном и широко используемый в современной ботанической литературе, правда, чаще всего только в качестве синонима понятия микровид.

В соответствии с вышеприведёнными определениями мы предлагаем для апомиктичных форм принять следующую градацию (в порядке возрастания) внутривидовых таксонов, находящихся в стадии становления: раса - локальный микровид, - микровид - полувид, или агамный вид.

Характерной особенностью апомиктов является то, что у них, с одной стороны, каждый клон, и уж тем более популяция или микровид в силу низкого потока генов и возможности сохранять в ряду поколений сальтационную изменчивость (морфологическую обособленность разной степени) тяготеют стать формой видového ранга. А, с другой, - за счёт возможности преодоления барьера репродуктивной изоляции любого уровня при гибридизации между формами различной степени родства, апомикты в состоянии дать начало форме видového ранга гибридогенного происхождения. Под формой видového ранга понимаются формы, которые по одним показателям уже являются видами, а по другим - ещё не могут быть названы таковыми (Завадский, 1968).

Зачастую в агамном комплексе полувиды связаны между собой промежуточными формами гибридогенного происхождения, так что границы между ними оказываются сильно размытыми вторичной гибридизацией. Для разрешения этой ситуации в своё время было предложено понятие «сингамеон», под которым понимают комплекс полувидов, связанных между собой гибридизацией (Grant, 1981). Синонимами сингамеона являются понятие «надвид» (Майр, 1974), а также используемые именно в отношении апомиктичных групп растений понятия «компиловид» (Wet de, Harlan, 1970), «видовой комплекс», «сборный вид», или «видовой агрегат» (*species aggregata*) (Шляков, 1989).

В агамном комплексе в рамках одного компиловида или секции, как правило, в большом количестве одновременно встречаются все вышеуказанные внутривидовые таксоны. Кроме того, зачастую имеется более или менее широкий набор промежуточных форм, представляющих собой межнадвидовые или межсекционные гибридогенные производные с неустойчивым морфотипом. Однако дифференциация на апомиктичные формы различного ранга внутри компиловида охватывает не только морфологический, но и экологический, а зачастую и географический уровни. В противоположность этому, как показывают наши наблюдения на примере *Pilosella*, *Hieracium*, *Chondrilla*, активно гибридизирующие между собой апомиктичные и половые формы относятся к разным компиловидам и секциям, но экологически не обособлены. Зачастую на больших пространствах они вообще не встречаются автономно друг от друга. Так что в агамном комплексе размытыми оказываются границы не только между микровидами, но и между компиловидами или секциями.

(а)

(б)

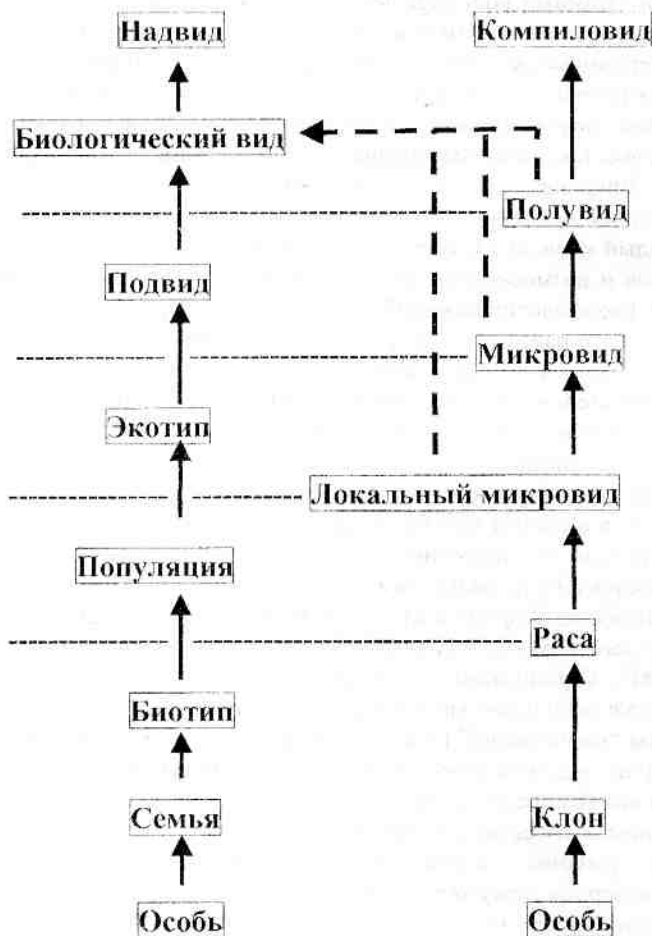


Рис. 1. Схема строения биологического (из А.С. Барапова, 1986; с изменениями цитир по: Яблоков, Юсуфов, 1989) (а) и агамного (б) видов как многоуровневой системы у покрытосеменных. Жирными сплошными стрелками показано направление возрастания ранга внутривидовой категории. Жирной пунктирной стрелкой показано превращение апомиктической формы в биологический вид в случае перехода к облигатно половому воспроизводству. Тонкой пунктирной линией показаны промежуточные уровни между таксономическими категориями биологического вида. Большая часть таксономических категорий агамного вида занимает промежуточное положение по рангу между соответствующими таксономическими категориями биологического вида

Из вышеизложенного следует, что даже при факультативном апомиксисе из-за интенсивного формообразования, разрушающего видовую структуру, настоящие биологические виды не имеют места. Высшей формой видового ранга у них является полувид или агамный вид. Условием трансформации апомиктического полувида в биологический вид является возврат его к облигатно половому воспроизводству.

Настоящая работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 00-04-49376), ГНТИ «Фундаментальные исследования высшей школы... Университеты России» (проект № 015.07.01.14) и гранта № Е 00-6.0-42 МО РФ по фундаментальным исследованиям в области естественных наук.

ЛИТЕРАТУРА

- Воронцов Н.Н. Развитие эволюционных идей в биологии. - М.: Издат отдел УНЦ ДО МГУ, Прогресс-Традиция, АБФ, 1999. - 640 с.
- Грант В. Эволюционный процесс. - М.: Мир, 1991. - 486 с.
- Грищенко В.В., Креславский А.Г., Михеев А.В., Северцов А.С., Соломатин В.М. Концепция вида и симпатрическое видообразование. - М.: Изд-во Моск. ун-та, 1983. - 192 с.
- Завадский К.М. Вид и видообразование. - Л.: Наука, 1968. - 404 с.
- Кашин А.С. Половое размножение, агамоспермия и видообразование у цветковых // Журн. общ. биол., 1998. - Т. 59. - № 2. - С. 171-191.
- Кашин А.С., Куприянов П.Г. Апомиксис в эволюции цветковых растений. - Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1993. - 196 с.
- Комаров В.Л. Учение о виде у растений. - Л., 1940. - 212 с.
- Майр Э. Систематика и происхождение видов. - М.: Иностр. лит-ра, 1947. - 504 с.
- Майр Э. Популяции, виды и эволюция. - М.: Мир, 1974. - 460 с.
- Словарь ботанических терминов. - Киев: Наук. думка, 1984. - 308 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. - М., 1977. - 297 с.
- Тихомиров В.Н. Некоторые особенности систематики облигатных апомиктов на примере рода *Alchemilla* L. // Совещание по объёму вида и внутривидовой систематики. - Л., 1967. - С. 60-61.
- Шляков Р.Н. Ястребиночка - *Pilosella* Hill. // Флора Европейской части СССР. - Л., 1989. - Т.8. - С. 300-377.
- Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. Эволюционное учение. - М.: Высш. шк., 1989. - 335 с.
- Babcock E.B., Stebbins G.L. The American species of *Crepis*. Their interrelationships and distribution as affected by polyploidy and apomixis. Washington. 1938. - Carnegie Inst. Publ. N 504. - 199 p.
- Bara I.I., Pavel A., Surugiu C.I. Apomixis, Species and Evolution // Apomixis Newsletter. 1999. N 11. P. 4-5.
- Grant V. Plant speciation. 2nd ed. New York, 1981. 563 p.
- Gustafsson A. Apomixis in higher plants. Pt.I-III // Lunds. univ. Arsskrift. 1946. Bd. 42, S. 1-68; 1947. Bd. 43. S. 69-370.

Stebbins G.L. Variation and evolution in plants. New York, 1950. 643 p.

Turesson G. Studien über *Festuca ovina* L. I. Normalgeschlechtliche, halb- und ganzvivipare Typen nordischer Herkunft // *Hereditas*. 1926. Bd. 8, H. 1-2. S. 161-206.

Turesson G. Zur Natur und Regrenzung der Arteinheiten // *Hereditas*. 1929. Bd. 12, H. 3. S. 323-334.

Wet De J.M.J., Harlan J.R. Apomixis, polyploidy and speciation in *Dichanthium* // *Evolution*. 1970. Vol. 24, № 2. P. 270-277.

УДК 582.5 : 51.163 : 585.8

О МЕХАНИЗМЕ ОБРАЗОВАНИЯ ВИДОВ ПРИ ГАМЕТОФИТНОМ АПОМИКСИСЕ У ЦВЕТКОВЫХ

А.С. Кашин

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

В пределах агамных комплексов формообразование зачастую носит очень сложный сетчатый характер. Апомиктичные популяции одной и той же гибридной комбинации в пределах ареала гибридогенного вида и даже в локальных ценозах возникают многократно и независимо (Bayer, 1987, 1996; Cambbel, Dickinson, 1990; Kellogg, 1990). Много примеров того, что большое число апомиктичных видов одного рода в прошлом возникали при гибридизации различных видов этого же рода. Так, виды одной из секций рода *Strepis* с основным числом хромосом, равным 11, в которой сконцентрированы все агамоспермные виды рода, возникли при гибридизации различных 8-хромосомных и 14-хромосомных половых видов этого же рода (Babcock, Stebbins, 1938). Более того, различные виды одного гибридогенного рода с участием апомиксиса могут возникать и при гибридизации различных видов двух самостоятельных родов. Так, например, происхождение различных видов исключительно высоко апомиктичного рода *Calamagrostis*, как полагают, связано с гибридогенезом между различными видами рода *Agrostis*, - с одной стороны, и *Trisetum*, - с другой (Камелин, 1997). То есть, по крайней мере, на трёх уровнях (внутривидовом, межвидовом и межродовом) при участии агамоспермии возникновение множества гибридогенных форм происходит не в результате единственного акта гибридизации и последующего расщепления форм, а как следствие независимых актов гибридогенеза. Ранг образующихся форм при этом, вероятно, определяется степенью родства гибридизирующих форм, то есть, межвидовая гибридизация приводит к образованию форм видového ранга, межродовая - к образованию форм родового ранга. Вполне вероятно сальтационное возникновение с участием гаметофитного апомиксиса и форм ещё более высокого ранга (семейства, порядка, подкласса или класса), причём единственный шанс воспроизводства их в ряду поколений даёт унипарентальное размножение. Половое же размножение таких гибридных форм представляется в принципе невозможным из-за крайней хромосомной несбалансированности их генома, единичности гибридных особей и их несовместимости с особями родительских форм.