

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 видового 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.

В последнее время стало очевидным и подтверждается молекулярными данными, что и многие, если не большинство, полиплоидных таксонов имеет множественное происхождение (Soltis, Soltis, 1993).

Вопреки мнению о том, что гаметофитный апомиксис в принципе не может вести к образованию новых видов и таксонов надвидового ранга (Stebbins, 1950; Grant, 1981), есть основания считать, что он играет существенную роль в сальтационном видообразовании (Кашин, Куприянов, 1993; Кашин, 1998) или служит этапом для возникновения палеополиплоидных половых видов (Carman, 1997, 2000). Для признания этого достаточно показать возможность возврата апомиктических форм к облигатно половому воспроизводству как условию их трансформации в биологический вид.

Факт неперменной факультативности апомиктов (Clausen, 1954; Skalinska, 1971; Gadella, 1972; Asker, 1979; Nogler, 1984; Asker, Jerling, 1992), да ещё со значительными колебаниями половой и апомиктической компоненты по годам (Кашин и др., 2000) говорит о том, что гаметофитный апомиксис является нестабильной системой семенного размножения. Но как всякая система с неустойчивыми параметрами она должна стремиться к устойчивому состоянию, т.е. к облигатному амфимиксису. Действительно, даже при хромосомной несбалансированности генома у апомиктов зачастую, а при хромосомной сбалансированности – почти всегда, полноценный мейоз реализуется, т.е. он и для них является канализированным путём, в то время как апомейоз – вынужденным отклонением. То же самое справедливо и в отношении реализации у покрытосеменных оплодотворения и партеногенеза.

Основным препятствием на пути к устойчивому состоянию системы семенного размножения является хромосомная несбалансированность генома. В пользу этого говорит то, что: 1) апомиктические формы в природе имеют хромосомно несбалансированные геномы (гибридной природы, нечётного, высокого или нескратного основному числу уровня плоидности) (Рубцова, 1989; Nassar, 1994; Pazy, 1998); 2) вторично половые виды в агамных комплексах – чётные полиплоиды или дигаплоиды; 3) даже в пределах отдельных агамных видов или апомиктических популяций формы и расы чётных уровней плоидности склонны к облигатно половому воспроизводству, нечётных уровней плоидности – к факультативно апомиктическому (Richards, 1970; Nijssen, Sterk, 1984; Morita et al., 1990; Menken et al., 1995; Gadella, 1988, 1991; Nygren, 1981).

Отсутствие облигатно апомиктических форм в природе не может быть объяснено медленно реализующимся преимуществом полового размножения перед апомиксисом при отборе (как у: Maynard Smith, 1978) или сменой форм естественного отбора (как у: Жиров, 1972). Скорее, частота проявления гаметофитного апомиксиса связана с эпигенетическими регуляторными механизмами определения пути семенного воспроизводства в каждом поколении.

Зависимость проявления апомиксиса именно от физиологической регуляции факторами внешней среды (фотопериодом, температурой и т.п.) неоднократно показана (Nygren, 1946; Knox, 1967; Frost, Soost, 1968; Saran, de Wet, 1976; Brix, 1977; McWilliam et al., 1978; Dujardin, Hanna, 1983; Cox, Ford, 1987; Hussey et al., 1991; Gounaris et al., 1991; Peel et al., 1997). На прямую зависи-

мость проявления гаметофитного апомиксиса от фототермальных условий указывает и повышенная встречаемость апомиктов в родах растений с сильной фотопериодической реакцией (Carman, 2000).

Исторически возникновение апомиктов связывают с относительно недалёким прошлым (Stebbins, 1971) и приурочивают к последнему (8-20 тысячелетий назад) или нескольким более ранним ледниковым периодам (Nygren, 1946; Richards, 1973; Kellogg, 1990; Campbell, Dickinson, 1990; Bayer, 1996; Carman, 2000). Причиной относительно массового и множественного перехода отдельных групп покрытосеменных к гаметофитному апомиксису при этом не могли быть мутации. Существование каких-то специфичных генов апо- или диплоспории сомнительно (Ellestrum, Zagorcheva, 1977; Kashin, 1992; Кашин, Куприянов, 1993; Carman, 1997, 2000). Причиной апомейоза, скорее всего, являются физиологические нарушения, явившиеся следствием несогласованного взаимодействия двух родительских геномов в гибридной комбинации (Ellestrum, Zagorcheva, 1977; Carman, 1997, 2000) и выражающиеся в изменении пространственных и временных параметров градиентов физиологически активных веществ и компетентности отдельных клеток в семяпочках (Kashin, 1992; Willemse, Naumova, 1992; Кашин, Куприянов, 1993; Dickinson, 1994). В результате в районе археспориальных клеток складываются условия, при которых оказывается возможным развитие нового организма с той или иной степенью исключения мейотических делений и (или) процесса оплодотворения. Реализуются же эти условия преимущественно (или исключительно) в случае невозможности нормального течения мейоза, т.е. лишь при значительном нарушении хромосомной сбалансированности генома. Известно, что необходимым условием поддержания регулярности мейоза является правильный синапсис (Pazy, 1998).

Однако из этого следует, что при устранении причины данных физиологических нарушений, то есть, при достижении хромосомно сбалансированного состояния, апомикты в виде отдельных растений или значительного их числа должны спонтанно переходить к облигатно половому воспроизводству. А так как это может происходить множественно и в разных частях ареала родительской апомиктической формы, то нельзя исключить и полного возврата к облигатному амфимиксису как устойчивому состоянию системы семенного воспроизводства с трансформацией агамовида в биологический вид. Зависимость же частоты реализации того или иного пути семенной репродукции от внешних условий указывает на то, что эти условия могут измениться настолько, чтобы быть в состоянии абсолютно исключить возможность реализации апомиксиса. Существенное изменение условий обитания внутри или при расширении ареала апомиктической формы может благоприятствовать такому переходу.

Таким образом, проявление гаметофитного апомиксиса, вероятно, носит системный характер и есть следствие стечения четырёх обстоятельств: 1) условия внешней среды; 2) физиологическое состояние в области мегагаметофита и его окружении; 3) сочетание генетических детерминант, обуславливающее это состояние; 4) хромосомная или геновая несбалансированность генома. Иными словами, даже при эпигенетической обусловленности гаметофитный апомиксис не проявляется фенотипически до тех пор пока геновая или хромосомная

сбалансированность генома не нарушится настолько, что окажется не в состоянии быть восстановленной за счёт репарации и рекомбинации. Чаще всего это нарушение происходит по причине отдалённой гибридизации, крупного трансгенеза, потери части генома, увеличения его за счёт поли- или анеуплоидии.

Всё вышеизложенное позволяет предполагать, что апомиксис - путь преодоления «трудностей» реализации мейоза, возникающих в связи с крупными преобразованиями генома, значительно нарушающими его хромосомную или генную сбалансированность. Эпигенетическая природа апомиксиса неоднозначна. В подтверждение этого достаточно вспомнить, что кроме митотической диплоспории, диплоспории с частично нарушенным мейозом и различных форм апоспории известны ещё и формы апомиксиса с нормальным течением мейоза, но восстановлением нередуцированного числа хромосом за счёт предмейотического или постмейотического эндомитоза (Nogler, 1984).

Но переход на гаметофитный апомиксис как нестабильную систему размножения приводит к тому, что начинают реализовываться с различной частотой все возможные пути семенного воспроизводства во всех возможных комбинациях. Причиной тому служит чрезвычайная зависимость пути реализации семенного воспроизводства от физиологических факторов регуляции. Хромосомно несбалансированные апомикты в ходе многократных прохождений по различным путям семенного воспроизводства в состоянии постепенно хромосомно сбалансировать геном за счёт некротной редукции числа хромосом, генной конверсии, обмена негомологичными участками ДНК, слияния гамет разных уровней плоидности и разной степени родства. При достижении формы такой сбалансированности оказывается возможным возврат к облигатному амфимиксису как устойчивой системе семенного воспроизводства.

Таким образом, факультативный гаметофитный апомиксис, по нашему мнению, является не только механизмом выхода за границы «разрешённой» мейотическим рекомбиногенезом изменчивости, но и механизмом воссоздания хромосомной и генной сбалансированности генома. При этом, восстановление хромосомной и генной сбалансированности генома происходит за счёт половой компоненты, а апомиктическая компонента позволяет воспроизводиться в ряду поколений особям и формам с хромосомно несбалансированными геномами.

Из вышеизложенного следует, что гаметофитный апомиксис реализуется до тех пор, пока не восстановится хромосомная и генная сбалансированность генома. При этом процессы, идущие в системе размножения апомиктических форм, предельно сложны. Если даже часть особей апомиктической формы восстанавливает хромосомную сбалансированность генома, то остальные остаются в состоянии хромосомной несбалансированности генома. Поэтому при изучении таких популяций и форм вычленение апомиктической или амфимиктической составляющей оказывается чрезвычайно сложным или невозможным. Процесс усложняется ещё и вторичным нарушением хромосомной сбалансированности генома за счёт продолжающейся гибридизации или новых раундов полиплоидии, анеуплоидии и т.п.. Форма попадает как бы в порочный круг, из которого по сугубо эндогенным причинам выйти не в состоянии. Вероятно, окончательное «слово» оказывается за устойчивым изменением внешних факторов, де-

лающим невозможным реализацию условий, позволяющих обойти мейоз. Если это происходит, остаётся только та составляющая популяций, которая на тот момент оказывается с хромосомно сбалансированным геномом. Так, по видимому, и возникают биологические виды на базе апомиктических форм.

К нашей точке зрения о причинах перехода половых видов к гаметофитному апомиксису и о возможности возникновения половых видов на основе агамных довольно близка высказанная в последние годы гипотеза об асинхронной экспрессии дублированных генов как причине апомиксиса (Carman, 1987, 2000). В рамках её обосновано, что апомиксис может возникать только в диплоидных гибридах, межрасовых аутополиплоидах и аллополиплоидах (Carman, 2000), т.е. при хромосомно несбалансированных геномах. По мнению автора вторично диплоидизированное состояние, к которому со временем приходит хромосомно несбалансированный геном апомиктов, может приводить к образованию новых палеополлиплоидных половых видов. И хотя в деталях гипотеза J.G. Carman значительно отличается от нашей, конечные выводы в целом сходны. В ней, также как и в наших представлениях, акцент перенесён на эпигенетический механизм детерминации гаметофитного апомиксиса.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (№ 00-04-49376), ГНП «Фундаментальные исследования высшей школы... Университеты России» (№ 015.07.01.14) и гранта № Е 00-6.0-42 МО РФ по фундамент. исследованиям...

ЛИТЕРАТУРА

- Жиров Е.Г. О причинах апомиксиса у Роа. Эволюционные аспекты // Цитология и генетика культурных растений. - Новосибирск, 1972. - С. 343-250.
- Камелин Р.В. Биологическое разнообразие и интродукция растений // Растительные ресурсы, 1997. - Т. 33. - Вып. 3. - С. 1-10.
- 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 Саратов. ун-та, 1993. - 196 с.
- Рубцова З.М. Эволюционное значение апомиксиса. - Л: Наука, 1989. - 154 с.
- Asker S. Progress in apomixis research // Hereditas. 1979. Bd.66, H.2. - S.231-240.
- Asker S.E., Jerling L. Apomixis in Plants. Boca Raton: CRC Press, 1992. - 298 p.
- 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.
- Bayer R.J. Evolution of polyploid agamic complexes with examples from *Antennaria* (Asteraceae) // Opera Bot. 1996. Vol. 132. - P. 53-65.
- Brix K. The influence of the daylength on the relationship of sexual and asexual embryo sacs in *Eragrostis curvula* (Schrad.) Nees. // Proc. 6th Congr. South African Genet. Soc. Pretoria, 1977.

Cambel C.S., Dickinson T.A. Apomixis, patterns of morphological variation, and species concepts in subfam. Maloideae (Rosaceae) // *Syst. Bot.* 1990. Vol. 15, N 1. P. 124-135.

Carman J.G. Asynchronous expression of duplicate genes in angiosperms may cause apomixis, bispority, tetraspority, and polyembryony // *Biol. J. Linn. Soc.* 1997. Vol. 61. P. 51-94.

Carman J.G. The evolution of gametophytic apomixis // *Эмбриология цветковых растений: терминология и концепции. В 3х томах. Т. 3. Системы репродукции.* Санкт-Петербург, 2000. С. 218-245.

Clausen J. Partial apomixis as an equilibrium system in evolution // *Caryologia.* 1954. V. 6, № 1-3. P. 469-479.

Cox T., Ford H. The plastic growth responses of three agamospecies of dandelion to two levels of nutrient // *Ann. Bot.* 1987. Vol. 59. P. 81-91.

Dickinson H.G. The regulation of alternation of generation in flowering plants // *Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc.* 1994. Vol. 69, № 3. P. 419-442.

Dujardin M., Hanna W.W. Apomictic and sexual pearl millet X *Pennisetum squamulatum* hybrids // *J. Heredity.* 1983. Vol. 74. P. 277-279.

Ellestrum S., Zagorcheva L. Sterility and apomictic embryo sac formation in *Raphanobrassica* // *Hereditas.* 1977. Vol. 87. P. 107.

Frost H.B., Soost R.K. Seed reproduction development of gametes and embryos // *The Citrus Industry, Vol. II.* Berkeley: University of California Press, 1968. P. 290-324.

Gadella T.W.J. Biosystematic studies in *Hieracium pilosella* L. and some related species of the subgenus *Pilosella* // *Bot. notis.* 1972. Bd. 25, № 4. S. 361-369.

Gadella T.W.J. Some notes on the origin of polyploidy in *Hieracium pilosella* aggr. // *Acta. Bot. Neerl.* 1988. Vol. 37, № 4. P. 515-522.

Gadella W.J. Reproduction, variation and interspecific hybridization in three species of *Hieracium* section *Pilozellina* (Compositae) // *Polish Bot. Stud.* 1991. Vol. 2. P. 85-103.

Gounaris E.K., Sherwood R.T., Gounaris I., Hamilton R.N., Gustine D.L. Inorganic salts modify embryo sac development in sexual and aposporous *Cenchrus ciliaris* // *Sex. Plant Reprod.* 1991. Vol. 4. P. 188-192.

Grant V. *Plant speciation.* 2nd ed. New York, 1981. 563 p.

Hussey M.A., Bashaw E.C., Hignight K.W., Dahmer M.L. Influence of photoperiod on the frequency of sexual embryos sacs in facultative apomictic buffelgrass // *Euphytica.* 1991. Vol. 54. P. 141-145.

Kashin A.S. Discussing the role of determination of apomixis monogenic heredity // *Apomixis Newsletter.* 1992a. № 6. P. 27-29.

Kellogg E.A. Variation and species limits in agamospermous grasses // *Syst. Bot.* 1990. Vol. 15, N 1. P. 112-123.

Knox R.B. Apomixis: seasonal and population differences in a grass // *Science.* 1967. Vol. 157. P. 325-326.

Maynard Smith J. *The Evolution of Sex.* Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1978.

McWilliam J.R., Shanker K., Knox R.B. Effect of temperature and photoperiod on growth and reproductive development in *Hyparrhenia hirta* // *Aust. J. Agric. Res.* 1978. Vol. 21. P. 557-569.

Menken S.B.J. Smit E. Den Nijs H.C.M. Genetical-population structure in plants - gene flow sexual and triploid asexual dandelions (*Taraxacum* section *ruderalia*) // *Evolution*. 1995. Vol. 49. P. 1108-1118.

Morita T., Sterk A.A., Nijs J.C.M. den. The significance of agamosperous triploid pollen donors in the sexual relationships between diploids and triploids in *Taraxacum* (Compositae) // *Plant Species Biol.* 1990. Vol. 5. P. 167-176.

Nassar N.M.A. Development and selection for apomixis in cassava, *Manihot esculenta* Crantz // *Can. J. Plant Sci.* 1994. Vol. 74, № 4. P. 857-858.

Nijs J.C.M. Den, Sterk A.A. Cytogeographical studies of *Taraxacum* section *Taraxacum* in France and adjacent parts of Italy and Switzzeland, including some Taxonomic remarks // *Acta Bot. Neerl.* 1984. Vol. 33. P. 1-24.

Nogler G.A. Gametophytic apomixis // *Embryology of Angiosperms*. Berlin e.a., 1984. P. 475-518.

Nygren A. The genesis of some Scandinavian species of *Calamagrostis* // *Hereditas*. 1946. Vol. 32. P. 131-262.

Nygren A. Investigation on North American *Calamagrostis*. I. // *Nord. J. Bot.* 1981. Vol. 1, № 1. P. 25-101.

Pazy B. Diploidization failure and apomixis in *Orobanchaceae* // *Bot. J. Linn. Soc. N I*, 1998, Vol.128, P.99-103.

Peel M.D., Carman J.G., Zhi Wu Liu, Wang R.-C. Meiotic anomalies in hybrids between wheat and apomictic *Elymus rectisetus* (nees in Lehm.) A. Love & Connor // *Crop. Sci.* 1997. Vol. 37. P. 717-723.

Richards A.J. Eutriploid facultativ agamospermy in *Taraxacum* // *New Phytol.* 1970. Vol. 69. P. 761-774.

Richards A. The origin of *Taraxacum* agamospecies // *Bot. J. Linn. Soc.* 1973. Vol. 66. P. 189-211.

Saran S, de Wet J.M.J. Environmental control of reproduction in *Dichanthium intermedium* // *J. Cytol. Genet.* 1976. Vol. 11. P. 22-28.

Skalinska M. Experimental and embryological studies in *Hieracium aurantiacum* L. // *Acta biol. crac. Ser. bot.* 1971. V. 14, № 2. P. 139-152.

Soltis D.E., Soltis P.S. Molecular data and the dynamic nature of polyploidy // *Crit. Rev. Pl. Sci.* 1993. Vol. 12. P. 242-273.

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

Stebbins G.L. Chromosomal Evolution in Higher Plants. London: Arnold Press, 1971. 216 p.

Willemse M.T.M., Naumova T. Apomictic genes and seed plant reproduction // *Apomixis Newsletter*. 1992. № 5. P. 19-32.