



9. Коннова О.Н., Бурзгин Г.Л., Федоненко Ю.П. и др. Химический состав и иммунохимическая характеристика липополисахарида азотфиксирующих ризобактерий *Azospirillum brasilense* Cd // Микробиология. 2006. Т.75, №3. С.383–388.

10. Choma A., Russa R., Mayer H., Lorkiewicz Z. Chemical analysis of *Azospirillum* lipopolysaccharides // Arch. Microbiol. 1987. Vol.146. P.341–345.

11. Maitra S.K., Nachum R., Pearson F.C. Establishment of beta-hydroxy fatty acids as chemical marker molecules for bacterial endotoxin by gas chromatography-mass spectrometry // Appl. Environ. Microbiol. 1986. Vol.52. P.510–514.

12. Parker J.H., Smith G.A., Fredrickson H.L. et al. Sensitive assay, based on hydroxy fatty acids from lipopolysaccharide lipid A, for Gram-negative bacteria in sediments // Appl. Environ. Microbiol. 1982. Vol.44. P.1170–1177.

13. Stead D.E. Grouping of plant-pathogenic and some other *Pseudomonas* spp. by using cellular fatty acid profiles // Intern. J. Syst. Bacteriol. 1992. Vol.42, №2. P.281–295.

14. Heike R.U.S., Freudenberg M., Weckesser J., Mayer H. Lipopolysaccharide of *Rhodospirillum salinarum* 40: structural studies on the core and lipid A region // Arch. Microbiol. 1995. Vol.164. P.280–289.

15. Кренис Е.М. Липиды клеточных мембран. Л.: Наука, 1981. 339 с.

16. Бергельсон Л.Д. Мембраны, молекулы, клетки. М.: Наука, 1982. 183 с.

17. Choma A., Russa R., Lorkiewicz Z. Chemical composition of lipopolysaccharide from *Azospirillum lipoferum* // FEMS Microbiol. Lett. 1984. Vol.22. P.245–248.

18. Федоненко Ю.П., Здорovenko Э.Л., Коннова С.А. и др. Сравнительная характеристика липополисахаридов и О-специфических полисахаридов *A. brasilense* Sp245 и его омега-Км мутантов KM018 и KM252 // Микробиология. 2004. Т.73, №2. С.180–187.

19. Wilkinson S.G. Bacterial lipopolysaccharides – themes and variation // Prog. Lipid Res. 1996. Vol.35, №3. P.283–343.

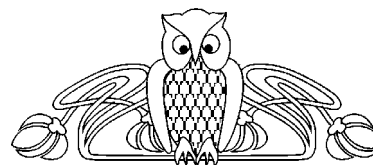
20. Кагава Я. Биомембраны. М.: Высш. шк., 1985. 303 с.

УДК 582.5 : 581.163 : 575.8

ЭВОЛЮЦИЯ АГАМНЫХ КОМПЛЕКСОВ У ЦВЕТКОВЫХ

А.С. Кашин

Саратовский государственный университет,
кафедра методики преподавания биологии и экологии
E-mail: kashinas@sgu.ru



Рассматриваются возможные пути эволюции агамных комплексов у цветковых растений. Приводятся аргументы в пользу того, что гаметофитный апомиксис как способ размножения встречался у цветковых во все времена их эволюции, а агамные комплексы эволюционировали, в конце концов, в сторону трансформации их в половые полиплоидные комплексы. Утверждается, что гибридогенез, полиплоидия и гаметофитный апомиксис как дестабилизированная система семенного размножения настолько взаимосвязаны и взаимообусловлены, что эволюцию агамных комплексов нельзя рассматривать в отрыве от характера кариотипической изменчивости в них. Предлагается ряд стадий эволюции агамного комплекса, выражающейся, прежде всего, в последовательной стабилизации хромосомно несбалансированных геномов, возврате к облигатно амфимиктичному размножению.

Ключевые слова: апомиксис, агамный комплекс, эволюция, цветковые растения.

Agamic Complex Evolution in Flowering Plants

A.S. Kashin

Possible pathways of the agamic complex evolution in flowering plants are under consideration. Arguments are adduced that gametophytic apomixis as the mode of reproduction in flowering plants existed in all the times of their evolution and that agamic complex transformed in sexual polyploid complexes. It is affirmed that hybridogenesis, polyploidy and gametophytic apomixes, which is a destabilized system of seed reproduction, are so interconnected and interconditioned that the evolution of agamic complexes can not be examined irrespective of the character of their caryotypical variety. It is sup-

posed that there are some stages in the agamic complex evolution which manifests, first of all, as the successive stabilization of chromosomally unbalanced genomes and the return to obligate sexual reproduction.

Key words: apomixes, agamic complex, evolution, Angiospermae.

По самым скромным подсчётам гаметофитный апомиксис встречается в 126 родах, относящихся к 33 из 460 семейств покрытосеменных [1, 2]. Восемьдесят четыре из этих родов (67%) принадлежат к семействам *Asteraceae*, *Poaceae* или *Rosaceae* [3]. Однако целенаправленные исследования по выявлению апомиктичных форм показывают, что в настоящее время нельзя говорить о какой-либо полноте наших представлений о степени распространения апомиктов не только в семействах *Asteraceae*, *Poaceae* или *Rosaceae*, но, видимо, и у покрытосеменных растений в целом. По прогнозным оценкам, на основании результатов подобных исследований в пределах только одного семейства *Asteraceae* потенциально можно ожидать наличие гаметофитного апомиксиса ещё у 1000–1500 видов порядка 150 родов [4]. Столь существен-



ная доля апомиктов среди цветковых растений вкуче с неравномерностью встречаемости апомиктичных форм среди них и специфическими последствиями реализации апомиксиса для структуры популяций и видов вынуждает с более пристальным вниманием относиться к вопросу о роли гаметофитного апомиксиса в эволюции цветковых.

Сохраняя преимущества семенного размножения, гаметофитный апомиксис, как известно, вносит специфичный вклад в формирование генотипической структуры популяций и видов. Прежде всего, гаметофитный апомиксис неизбежно приводит к разрушению единства структуры вида. Это происходит за счёт гибридогенеза, полиплоидии и чрезвычайного таксономического полиморфизма, которые всегда тесно скоррелированы с наличием у видов данной системы семенного размножения. Как следствие, в тех группах цветковых растений, в которых встречается гаметофитный апомиксис, значительно усложняется таксономическая структура. При этом большинство групп апомиктичных видов часто содержат очень большое число слабовыраженных микровидов. Различные микровиды столь многочисленны и столь взаимосвязаны морфологически, что удовлетворительная таксономическая трактовка этих групп становится фактически невозможной. Такая картина изменчивости уже давно известна у комплексов апомиктичных видов *Hieracium*, *Taraxacum*, *Antennaria*, *Crepis*, *Rubus*, *Potentilla*, *Crataegus*, *Alchemilla*, *Poa*, *Calamagrostis* и т.д. [5].

Однако очевидно, что агамные комплексы в пределах цветковых растений демонстрируют достаточное разнообразие структур. Поэтому в принципе невозможно определить или описать какой-то один универсальный тип структуры, приложимый ко всем агамным комплексам. При этом разнообразие их структур явно отражает различные этапы, а возможно, и пути эволюции агамных комплексов.

Обращает на себя внимание и неслучайный характер географического распространения агамных комплексов цветковых, также, вероятно, отражающий характер их эволюции.

В данной статье предпринята попытка анализа структуры и географических закономерностей распределения агамных комплексов с целью выявления возможных этапов и путей их эволюции.

Пути эволюции агамных комплексов

Принято считать, что переход на апомиктичное размножение необратим и, раз возникнув, оно уже не исчезает, так что степень апомиктизации группы возрастает с течением времени до полного вытеснения сексуальности [6–9]. Поэтому эволюцию агамных комплексов у цветковых чаще представляют в виде последовательной смены ряда стадий развития от юности через раннюю и позднюю зрелость к старости, за которой следует неизбежное вымирание всех форм. Относительную стадию, на которой находится агамный комплекс, определяют по степени таксономической сложности, широте географического распространения и наличию или отсутствию в нём диплоидных половых предковых видов [5]. Комплекс *Parthenium* приводится в качестве комплекса, находящегося на относительно юной стадии развития: морфологические вариации группируются всего в два таксономических вида, обитающих только в одной географической провинции. Половые предковые виды этого комплекса – тетраплоидные формы *P. argentatum* и *P. incanum* – имеют несколько ограниченное распространение. На стадии зрелости агамный комплекс содержит сотни или тысячи агамоспермных микровидов, распространенных по обширной географической области. В. Грант подразделяет их на комплексы ранней стадии зрелости, у которых сохранились многие или большая часть диплоидных предковых видов (*Crepis*, *Rubus*, *Taraxacum*, *Hieracium* и др.), и комплексы поздней стадии зрелости, у которых многие или большинство диплоидных и полиплоидных половых предковых видов вымерло, но агамоспермная суперструктура достигает полного развития (подроды *Aphanes* и *Alchemilla* рода *Alchemilla*, группы *Potentilla gracilis* и *P. pectinisetica* рода *Potentilla*, группы *Poa pratensis* и *P. polystris* рода *Poa*). Старый агамный комплекс обеднен, по представлениям В. Гранта, не только половыми диплоидами и половыми



полиплоидами, но также и числом агамоспермных микровидов. В таксономическом аспекте он представляется изолированным агамоспермным видом, не имеющим известных половых родичей.

Однако, во-первых, те родовые агамные комплексы, которые считаются находящимися на стадии ранней зрелости, имеют в своём составе преимущественно диплоидные половые виды. А родовые агамные комплексы, считающиеся находящимися на стадии поздней зрелости, в своём составе имеют как минимум по несколько видовых агамных комплексов и половых видов, преимущественно полиплоидных, в том числе и обособленно стоящие группы половых видов. Род *Poa*, например, наряду с агамными комплексами *P. pratensis*, *P. palustris* и *P. nemoralis* включает в свой состав ещё и такие полиплоидные половые группы, как *Triviales*, *Homalopoa* и *Oreinos* [10]. Род *Potentilla* содержит в своём составе более 30 видовых агамных комплексов. Но в нём имеются и диплоидные (*P. rupestris*, например), и полиплоидные (*P. pectinisetia*, например) половые виды [11].

Во-вторых, из ныне существующих лишь один комплекс *Honttuynia cordata* (*Saururaceae*) может быть отнесён к старым, так как он состоит из одного высокополиплоидного ($2n = 94 - 98$) вида, размножающегося при помощи агамоспермии, и не имеет известных половых родичей [5, 12]. За всё время достаточно интенсивных исследований иных примеров подобного рода агамных комплексов не обнаружено.

В-третьих, у целого ряда агамных комплексов цветковых, исходя из вышеизложенных принципов, определить стадию развития не представляется возможным. Например, агамный комплекс рода *Chondrilla* не подпадает ни под одну из четырех перечисленных стадий развития. Род имеет достаточно сложную таксономическую структуру, насчитывая в своём составе около тридцати видов, объединяемых, по крайней мере, в два подрода с четырьмя секциями. Географически род широко распространён, по крайней мере, во всех степных и пустынных районах Евразии и Северной Африки, и большая часть видов рода имеет обширные ареалы [13, 14]. Виды рода широко распространены в настоящее время также в Австралии, Се-

верной и Южной Америке, куда, как считается, занесены человеком [15]. По представлениям одних авторов, род *Chondrilla* представлен исключительно апомиктичными видами [16], по представлениям других, в роде все диплоидные виды размножаются половым путём, а все полиплоидные виды – апомиктично [17, 18]. Однако примерно из тридцати видов рода таких диплоидных видов выявлено два: *C. ambigua* Fisch. и *C. chondrilloides* Fisch. [17, 19–21], причём один из них (*C. ambigua* Fisch.) некоторые авторы считают не самостоятельным видом, а лишь разновидностью *C. juncea* var. *ambigua* Fisch. [22]. Сам же вид *C. juncea* является факультативно апомиктичным. Второй из перечисленных видов (*C. chondrilloides*) у ряда авторов указан как апомиктичный диплоспоровый вид [23, 24]. Следовательно, агамный комплекс *Chondrilla* нельзя считать находящимся на ранней стадии развития из-за отсутствия или малочисленности половых видов и обширности ареалов апомиктичных видов. Из-за отсутствия или малочисленности половых видов его нельзя считать и находящимся на стадии ранней зрелости. Для отнесения к стадии поздней зрелости агамный комплекс явно недостаточно сложен в таксономическом отношении. Отнесению к стадии стареющего, вымирающего агамного комплекса мешает обширное географическое распространение и достаточная таксономическая сложность. Проблему ещё более усложняет то, что ряд авторов вообще включают виды *Chondrilla* в состав сложного агамного комплекса *Taraxacum* [25, 26], а другие считают общим происхождение диплоспории в этих родах вследствие либо дивергенции этих родов от общего предка, либо гибридизации между видами двух родов [15]. Филогенетически эти два рода действительно находятся в тесном родстве [26], хотя имеют разное основное число хромосом (в роде *Taraxacum* $n = 8$, а в роде *Chondrilla* $n = 5$), а случаев гибридизации между растениями двух родов не отмечено [15]. Да и морфотипы растений того и другого рода сильно различны.

Таким образом, подавляющее большинство известных агамных комплексов пребывают на стадии зрелости, причём на стадии полной зрелости в их состав входят преиму-



ственно полиплоидные, а на ранней стадии – диплоидные половые виды, т.е. напрашивается вывод об эволюции агамных комплексов от половых диплоидных через факультативно апомиктичные полиплоидные к половым полиплоидным видам. А из того факта, что старые комплексы с тенденцией к вымиранию отсутствуют в природе, следует, что либо явление агамоспермии вообще эволюционно молодое, либо «старение» просто не свойственно агамным комплексам и эволюция их со стадии зрелости происходит по-другому.

Известно, что структура агамного комплекса во многом представляет собой результат тесного взаимодействия гаметофитного апомиксиса, полиплоидии и отдалённой гибридизации [5, 12, 27], и обязательными чертами агамных комплексов является наличие полиплоидных, а зачастую и анеуплоидных рядов и многочисленных гибридогенных производных.

В качестве иллюстрации достаточно красноречив пример со структурой родового агамного комплекса *Sorbus* (Rosaceae). Род состоит из пяти подродов, каждый из которых представлен одним диплоидным видом, а именно *S. aria*, *S. aucuparia*, *S. torminalis*, *S. chamaemespilus* и *S. domestica*. Подрод *Aria*, или *S. aria aggregate*, содержит кроме полового вида ещё и апомиктичные три- и тетраплоидные виды. Кроме того, в пределах рода имеется множество видов, по морфологии промежуточных между растениями четырёх главных подродов. С использованием метода анализа полиморфизма длин фрагментов рестрикции (RFLP) подтверждено, что эти виды действительно являются гибридными производными между видами из *S. aria aggregate* и видами других подродов (*S. aucuparia*, *S. torminalis* или *S. chamaemespilus*), а вид *S. intermedia* содержит геномы трёх видов – *S. aria*, *S. aucuparia* и *S. torminalis*. При этом при исследовании митохондриальной ДНК показано, что в большинстве случаев гибридная комбинация возникала в случаях, когда половой вид выступал в качестве материнского родителя, а апомиктичные были донорами пыльцы. Но для полиплоидных апомиктичных видов из *S. aria aggregate* установлено, что они не являются гибридными

производными, варибельность которых объясняется многократностью возникновения и/или факультативностью апомиктичного размножения у них [28].

В пределах агамных комплексов формообразование зачастую носит очень сложный сетчатый характер. Во-первых, апомиктичные популяции одной и той же гибридной комбинации в пределах ареала одного гибридогенного вида и даже в локальных ценозах возникают независимо и многократно [29, 30]. Во-вторых, существует много примеров того, как большое число апомиктичных видов одного рода в прошлом возникали при гибридизации различных видов этого же рода. Например, все агамоспермные виды рода *Crepis* сконцентрированы в одной из секций (*Psilochaenia*). Они имеют основное число хромосом, равное 11, и возникали при гибридизации различных 8-хромосомных и 14-хромосомных половых видов других секций этого же рода [12]. Широко распространённый *Poa annua* возник в результате гибридизации средиземноморского *P. infirma* с сибирским горным *P. supine* [31]. В-третьих, различные виды одного рода с участием апомиксиса могут возникать и при гибридизации различных видов двух самостоятельных родов. Так, происхождение различных видов *Calamagrostis* (около 150) с числом хромосом $2n=28$ и выше предполагается в результате гибридогенеза между различными видами: рода *Agrostis* ($2n=14$), с одной стороны, и *Trisetum* ($2n=14$) – с другой [31–33].

Таким образом, по крайней мере, на трёх указанных уровнях формообразования (внутривидовом, межвидовом и межродовом) при участии агамоспермии возникновение множества гибридогенных форм происходит не в результате одного акта гибридизации и последующего расщепления форм, а как следствие независимых актов гибридогенеза. Ранг образующихся форм при этом, вероятно, во многом определяется степенью родства гибридизирующих форм, т.е. межвидовая гибридизация приводит к образованию форм видового ранга, межродовая – к образованию форм родового ранга. Вероятно, это делает возможным сальтационное возникновение с участием гаметофитного апомиксиса и форм ещё более высокого ранга (семейства, поряд-



ка, подкласса или класса). Только вероятность возникновения таких форм прогрессивно снижается, в порядке возрастания ранга форм становясь ничтожно малой. Однако на подобную возможность гибридогенного происхождения семейств [5] и таксонов более высокого ранга – даже самого отдела цветковых [34–37] – указывалось неоднократно.

Кроме того, очевидна и многократность возникновения полиплоидных растений одного уровня пloidности в отдельных популяциях, равно как и возникновения полиплоидных популяций одного уровня пloidности в пределах ареала одного вида [30, 38–40]. В логике вышеизложенного нет оснований сомневаться и в том, что и отдельные как алло-, так и автополиплоидные виды растений также могли возникать многократно.

При этом возникновение полиплоидных геномов у покрытосеменных, вероятно, является следствием именно гаметофитного апомиксиса или его элемента (апомейоза), а не соматической полиплоидии [41–43]. А полиплоидия является благоприятным фоном [30] или даже обязательным условием [44] для гибридогенного формообразовательного процесса сальтационного характера.

Примечательно, что проявление гаметофитного апомиксиса само является зависимым от полиплоидного состояния. Несколько гипотез объяснения этой связи были предложены. Наиболее убедительной из них представляется гипотеза J.G. Carman [2, 3]. В соответствии с ней, апомиксис вызывается «интергеномной» (или гомеологической) гетерозиготностью по нескольким или многим локусам, которые являются критическими для хронологии мегаспоро- и мегагаметофитогенеза. У гибридов, гетерозиготных по этим критическим локусам, и возникает репродуктивная асинхронность, ведущая к апомиксису. Это может происходить и у автополиплоидов, но аллополиплоиды обеспечивают лучший геномный фон для апомиктов [3]. Изменение пloidности может количественно и качественно изменить выражение генов [45, 46], причём быстрые изменения происходят не только в выражении гена, но также и в геномной структуре [47]. Неко-

торые формы подобной геномной реорганизации могут нарушать мейоз и стимулировать формирование апомейотического зародышевого мешка [43].

Полиплоидия же (прежде всего, аллополиплоидия) – важный и единственно доказанный механизм видообразования [5, 38, 48]. И коль скоро гибридогенез, полиплоидия и гаметофитный апомиксис так тесно взаимосвязаны и взаимообусловлены, при условии, что до 50–60% [5, 49, 50] и даже до 70–80% [48, 51–53] видов покрытосеменных – аллополиплоиды и могли образоваться только с участием гаметофитного апомиксиса или его элемента (апомейоза), то не может не напрашиваться вывод о существеннейшей роли гаметофитного апомиксиса в видообразовании.

Такая тесная взаимообусловленность авто- и аллополиплоидии, с одной стороны, и гаметофитного апомиксиса – с другой, неизбежно находит выражение у апомиктов в хромосомной нестабильности геномов [54]. Поэтому агамные комплексы на различных этапах эволюции должны различаться характером кариотипической изменчивости и степенью хромосомной сбалансированности геномов. Типы структур агамных комплексов с этой точки зрения могут быть выстроены в следующий ряд:

- имеющие слаборазвитую таксономическую структуру типа *Parthenium argentatum* (с половыми диплоидами и 2–3-мя низкими уровнями пloidности апомиктов);
- имеющие большое число апомиктических форм, преимущественно близких к облигатным, длинные, непрерывные анеуплоидные ряды, и содержащие низкие половые полиплоиды, как у *Poa pratensis*, *P. palustris*, *Potentilla gracilis* или *Bouteloua curtipendula*;
- имеющие большое число факультативно апомиктических форм широкого спектра уровней пloidности, кратных основному числу, но с большим числом нечётных полиплоидов и миксоплоидов, и содержащие относительно высокие половые полиплоиды, как у *Pilosella*, *Hieracium*, *Taraxacum*, *Rubus*;
- имеющие большое число факультативно апомиктических форм преимущественно чётных уровней пloidности и большое число



высоких половых полиплоидов, как у *Dichanthium–Bothriochloa–Capillipedium*;

– половые полиплоидные комплексы со вторично половыми видами высоких уровней плоидности.

Такая последовательность стадий развития агамного комплекса у цветковых с постепенной стабилизацией хромосомно разбалансированного генома и возвратом в перспективе к облигатно половому воспроизводству по ряду причин видится более вероятной, чем изложенная выше. Это следует из того, что в механизмах реализации и детерминации амфи-апомиксис – настолько единая система семенного размножения [55], что не только апомиксис в облигатном выражении оказывается принципиально невозможным [25, 56–61], но и нет никаких оснований считать, что невозможен возврат от факультативно апомиктичного к облигатному половому размножению. Детерминация гаметофитного апомиксиса, скорее всего, связана с эпигенетическими (физиологическими) механизмами регуляции [2, 3, 62–68]. Эпигенетические же механизмы перехода на тот или иной способ размножения предполагают наличие факторов, дестабилизирующих систему семенного размножения у отдельных групп покрытосеменных и приводящих её в стабилизированное состояние в эволюционно значимых отрезках времени. А значит, гаметофитный апомиксис должен был встречаться в той или иной мере у растений во все периоды их существования.

Отсутствие в природе старых агамных комплексов, в свою очередь, тоже говорит о том, что они вовсе не вымирают, а лишь трансформируются в половые полиплоидные комплексы с рядом новых хорошо отдифференцированных видов с реверсией к половому размножению на более высоких уровнях плоидности.

Географические закономерности эволюции агамных комплексов

Обращает на себя внимание, что центры разнообразия почти всех современных апомиктов находятся в средних и высоких широтах [59], причём доля апомиктов резко возрастает по градиенту от средних к высоким широтам [69]. При этом большинство

апомиктов, как показывают ископаемые остатки, а также исследования по молекулярной дивергенции и таксономической сложности, возникли относительно недавно в эволюционно значимых отрезках времени. Их возникновение в подавляющем большинстве случаев датируется плейстоценом [70], т.е. не более 1.8 млн лет назад. Возникновение молодых апомиктичных групп, таких как *Beuteloua*, *Hieracium*, *Pilosella*, приурочивают к последнему (8–20 тысячелетий назад) ледниковому периоду [5, 59], а более древних, таких как *Crepis*, *Dichanthium*, *Eupatorium*, *Parthenium*, *Rubus*, *Tounsensdia*, *Antennaria*, – к нескольким более ранним ледниковым периодам [59, 71]. В плейстоцене же 0.1–1 млн лет назад, как предполагают, возникли и гибридогенные агамные комплексы *Amelanchier*, *Cotoneaster*, *Malus*, *Crataegus*, *Sorbus*, *Taraxacum*, *Erigeron*, *Antennaria*, *Calamagrostis*, *Poa* [3, 72–75]. Подавляющая часть всех вышеперечисленных комплексов занимает ареалы преимущественно в бореальной зоне, причём ареалы апомиктичных полиплоидных и гибридогенных видов преимущественно ограничиваются районами, освободившимися от ледника в постледниковый период, в то время как их половые диплоидные сородичи чаще всего занимают локальные ареалы вне зоны, охватываемой ледником [76, 77]. Интересно, что только для тропических апомиктов *Panicoidae* (*Panicum*, *Pennisetum*, *Setaria* и др.) предполагается более древнее (до плейстоцена) происхождение [59], более 3 млн лет назад [3].

Покрытосеменные, по палеонтологическим данным, возникли не позднее мелового периода. Самое раннее подтверждение существования покрытосеменных в виде окаменелостей найдено в слоях, датированных возрастом в 140 млн лет, т.е. в раннем меловом периоде [78]. Их появление связывают с неустойчивой средой обитания либо в рифтовых долинах между тропической и умеренной зонами [79], либо на островах [80] или на холмах и возвышенностях [81] тропиков. Но в любом случае это тропическая или близкая к тропической зона. Затем они распространялись и эволюционировали от тропиков к бореальной зоне. Имели место две ветви их



эволюции – криофильная и ксерофильная. При этом в меловой период (мезозой), как полагают, существовала только тропическая флора, в палеогене (кайнозой) появилась и развилась субтропическая флора, и лишь в неогене – плейстоцене (кайнозой) (не более 1.8 млн лет назад) развилась бореальная флора [37], причём речь идёт не столько о широтном положении флор, сколько о современном представительстве таксономических групп. Ибо, если даже флора на широтах современной бореальной зоны существовала и много ранее плейстоцена, как это показывают палеонтологические исследования, то она, во-первых, существовала в условиях тёплого влажного климата, аналогичного тропическому или жаркому пустынному климату, т.е. была представлена исключительно тропическими и субтропическими видами, которые отличались лишь фотопериодической реакцией [82], а во-вторых, была сметена полностью в ледниковые периоды, и широты современной бореальной зоны многократно как бы осваивались заново.

Существование покрытосеменных в представительстве большинства современных семейств насчитывает, как полагают, около 65 млн лет [78]. Существенное похолодание климата произошло в эоцене, т.е. 45–55 млн лет назад, и в последующем наблюдались значительные колебания природно-климатических условий, причём преимущественно вне современной тропической зоны. Вплоть до этого времени флора покрытосеменных была представлена только тропическими и субтропическими видами, так как даже на полюсах Земли температура в течение суток и в течение года колебалась незначительно [82]. Именно к периоду между 60 и 20 млн лет назад относят возникновение многих представителей родов и видов покрытосеменных современных умеренных и бореальных флор [83]. Наиболее экстремальные условия существования на Земле сложились между 1.6 млн и 10 тыс. лет назад и связаны с циклическими изменениями климата. Было, по крайней мере, восемь больших циклов оледенения с межледниковыми периодами примерно в 100 тыс. лет каждый [82].

Всё это, т.е. приуроченность именно к плейстоцену возникновения известных апо-

миктов, склонность полиплоидов, гибридов, апомиктов и сложных агамных комплексов к бореальной зоне, с одной стороны, и сомнительность, с другой, того, что в более ранние периоды эволюции покрытосеменных апомиксиса как способа размножения не существовало, на наш взгляд, указывает на следующее. Вероятно, в период существования одной тропической флоры с интенсивным гибридогенезом и гораздо меньшей стабильностью условий существования в тропической зоне гаметофитный апомиксис в факультативной форме был широко представлен, может быть, даже господствовал в формах, близких к облигатным. Затем по мере продвижения флоры покрытосеменных в направлении бореальной зоны и стабилизации природно-климатических условий в тропиках «пик» активности апомиктических форм размножения смещался в том же направлении, а в тропиках постепенно затухал в силу всё большей стабилизации там природно-климатических условий и истощения гибридогенного потенциала форм: всё более редкого возникновения гибридов и сложности их выживания в условиях жёсткой конкуренции за ресурсы, которая имела и имеет место в тропиках.

Эволюция цветковых в тропиках в условиях относительного природно-климатического гомеостаза в настоящее время, вероятно, преимущественно идёт по пути адаптации к биотическому фактору: биотический компонент биогеоценозов и его коэволюция определяют эволюцию растений в большей мере, чем относительно стабильные условия внешней среды. В субтропиках роли биотической и абиотической компонентов уравниваются, а в бореальной зоне преимущественную роль начинают играть абиотические условия существования видов и форм. Поэтому в тропиках на современном этапе в эволюции покрытосеменных доминирующую роль играют, вероятно, мутационный фактор и рекомбинация на базе облигатно полового размножения, в то время как в бореальной – гибридизация и полиплоидия на базе дестабилизированных систем семенного размножения, при которых апо- и амфимиксис находятся в динамическом равновесии.



При исследовании популяций *T. officinale* и ряда видов *Pilosella* нами показано, что стрессовые нестабильные условия обитания могут выступать в качестве фактора, дестабилизирующего систему семенного размножения, приводящего к многочисленным переходам по различным путям семенного воспроизводства (эуспория, апомейоз, зиготия, апозиготия) [84]. Может быть, именно поэтому гибридогенные полиплоиды, в том числе и апомиктичные, чаще обнаруживаются в средах обитания, недавно изменённых антропогенным воздействием или подвергшихся изменениям климата [42, 70, 85]. Их доля резко возрастает в высоких широтах [69], т.е. тоже в стрессовых нестабильных условиях существования.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (проект № 05-04-49001).

Библиографический список

1. Carman J.G. Gametophytic angiosperm apomicts and the occurrence of polyspory and polyembryony among their relatives // *Apomixis Newsletter*. 1995. №8. P.39–53.
2. Carman J.G. Asynchronous expression of duplicate genes in angiosperms may cause apomixes, bispory, tetraspory and polyembryony // *Biol. J. Linn. Soc.* 1997. Vol.61. P.51–94.
3. Carman J.G. The evolution of gametophytic apomixis // *Эмбриология цветковых растений: терминология и концепции*: В 3 т. Т.3: Системы репродукции. СПб., 2000. С.218–245.
4. Кашин А.С., Юдакова О.И., Кочанова И.С. и др. Распространение гаметофитного апомиксиса в семействах Asteraceae и Poaceae (на примере видов флоры Саратовской области) // *Ботан. журн.* 2008 (в печати).
5. Grant V. Plant speciation. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1981. 563 p.
6. Darlington C.D. Apomixis: the escape // *The evolution of genetic systems*. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1939. P.108–113.
7. Gustafsson A. Apomixis in higher plants. Pt. I–III // *Lunds. univ. Arsskrift*. 1946. Bd.42. S.1–68; 1947. Bd.43. S.69–370.
8. Завадский К.М. Вид и видообразование. Л.: Наука, 1968. 404 с.
9. Рубцова З.М. Эволюционное значение апомиксиса. Л.: Наука, 1989. 154 с.
10. Петров Д.Ф. Апомиксис в природе и опыте. Новосибирск: Наука, 1988. 214 с.
11. Clausen J., Keck D.D., Hiesey W.M. Experimental studies on the nature of species. I. Effect of varied environments on western American plants // *Carnegie Inst. Wash. Publ.* 1940. Vol.520. P.1–452.
12. 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. №504. 199 p.
13. Леонова Т.Г. Род Хондрила – *Chondrilla* L. // *Флора СССР*. М.; Л.: Наука, 1964. С.560–586.
14. Леонова Т.Г. Хондрила – *Chondrilla* L. // *Флора Европейской части СССР*. Л.: Наука, 1989. Т.8. С.57–61.
15. Dijk P.J. van. Ecological and evolutionary opportunities of apomixes: insights from *Taraxacum* and *Chondrilla* // *Phil. R. Soc. Lond. B*. 2003. Vol.358. P.1113–1121.
16. Ильин М.М. *Chondrilla* L. // *Бюл. отделения каучуконосов*. 1930. №3. С.1–61.
17. Bergman B. *Chondrilla chondrilloides*, a new sexual *Chondrilla* species // *Hereditas*. 1952. Vol.38, №3. P.367–369.
18. Поддубная-Арнольди В.А. Цитозембриология покрытосеменных растений. М.: Наука, 1976. 507 с.
19. Poddubnaja-Arnoldy W.A. Geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung bei einigen *Chondrilla*-Arten // *Planta*. 1933. Bd.19, h.1. S.46–86.
20. Хромосомные числа цветковых растений. Л.: Наука, 1969. 926 с.
21. Числа хромосом цветковых растений флоры СССР. Семейства Aceraceae – Menyanthaceae. Л.: Наука, 1990. 509 с.
22. Талиев В.И. Определитель высших растений Европейской части СССР. М.; Л.: Госиздат, 1928. 630 с.
23. Поддубная-Арнольди В.А. Общая эмбриология покрытосеменных растений. М.: Наука, 1964. 482 с.
24. Хохлов С.С., Зайцева М.И., Куприянов П.Г. Выявление апомиктичных растений во флоре цветковых растений СССР. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1978. 224 с.
25. Nogler G.A. Gametophytic apomixis // *Embryology of Angiosperms*. Berlin, 1984. P.475–518.
26. Bremer K. Asteraceae cladistics and classification. Portland: Timber Press, 1994. 112 с.
27. Кашин А.С. Геномная изменчивость, гибридогенез и возможности хромосомного видообразования при гаметофитном апомиксисе // *Успехи соврем. биол.* 2000. Т.120, №5. С.501–511.
28. Nelson-Jones B., Briggs D., Smith G. The origin of intermediate species of the genus *Sorbus* // *Theor. Appl. Genet.* 2002. Vol.105. P.953–963.
29. Gadella T.W.J. Variation, hybridization and reproductive biology of *Hieracium pilosella* L. // *Proc. Kon. Ned. Akad. v. Wetensch.* 1991. Vol.94, №4. P.455–488.
30. Кашин А.С. Гаметофитный апомиксис как неустойчивая система семенного размножения у цветковых. Саратов: Научная книга, 2006. 310 с.
31. Цвелёв Н.Н. Гибридизация как один из факторов увеличения биологического разнообразия и геномный критерий родов у высших растений // *Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению*. СПб.: Наука, 1992. С.193–201.
32. Цвелёв Н.Н. О значении гибридизации в эволюции высших растений // *Эмбриология цветковых растений (терминология и концепции)*. СПб.: Мир и семья, 2000. Т.3. С.137–141.



33. Камелин П.В. Биологическое разнообразие и интродукция растений // Растительные ресурсы. 1997. Т.33, вып.3. С.1–10.
34. Anderson E. Origin of the Angiosperms // Nature. 1934. Vol.139. P.462.
35. Stebbins G.L. Variation and evolution in plants. N.Y., 1950. 643 p.
36. Stebbins G.L. The role of hybridization in evolution. Proc. Amer. Phil. Soc. 1959. Vol.103. P.231–251.
37. Попов М.Г. Филогения, флорогенетика, флорография, систематика: Избр. тр.: В 2 ч. Киев: Наук. думка, 1983. Ч. 1, 2. 478 с.
38. Ramsey Ju., Schemske D.W. Pathways, mechanisms, and rates of polyploid formation in flowering plants // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1998. Vol.29, №1. P.467–501.
39. Soltis D.E., Soltis P.S. Polyploidy: recurrent formation and genome evolution // Trends Ecol. Evol. 1999. Vol.14, №9. P.348–352.
40. Soltis P.S., Soltis D.E. The role of genetic and genomic attributes in the success of polyploids // PNAS. 2000. Vol.97, №13. P.7051–7057.
41. Harlan J.R., de Wet J.M.J. On O. Winge and a prayer: the origins of polyploidy // Bot. Rev. 1975. Vol.41. P.361–390.
42. Кашин А.С. Половое размножение, агамоспермия и видообразование у цветковых // Журн. общ. биол. 1998. Т.59, №2. С.171–191.
43. Roche D., Hanna W.W., Ozias-Akins P. Is supernumerary chromatin involved in gametophytic apomixes of polyploid plants? // Sex Plant Reprod. 2001. Vol.13. P.343–349.
44. Боркин Л.Я., Даревский И.С. Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных // Журн. общ. биол. 1980. Т.41, №4. С.485–506.
45. Comai L. Genetic and epigenetic interactions in allopolyploid plants // Plant Mol. Biol. 2000. Vol.43. P.387–399.
46. Wendel J.F. Genome evolution in polyploids // Plant Mol. Biol. 2000. Vol.42. P.225–249.
47. Leitch I.J., Bennet M.D. Polyploidy in angiosperms // Trends Plant Sci. 1997. Vol.2. P.270–476.
48. Otto S. P., Whitton J. Polyploid incidence and evolution // Annu. Rev. Genet. 2000. Vol.34. P.401–437.
49. Стеббинс Дж.Л., Айала Ф.Х. Эволюция дарвинизма // В мире науки. 1985. №9. С.13–39.
50. Голубовский М.Д. Век генетики: эволюция идей и понятий. СПб.: Борей арт, 2000. 156 с.
51. Averett J.E. Polyploidy in Plant taxa: Summary // Polyploidy in Plant, biological relevance. N.Y., 1980. P.269–273.
52. Готилак В. Полиплоидия в эволюции высших растений // Современные достижения молекулярной биологии хромосом и клеток. Алма-Ата: Наука КазССР, 1989. С.7–45.
53. Masterson J. Stomatal size in fossil plants: evidence for polyploidy in majority of angiosperms // Science. 1994. Vol.264. P.421–423.
54. Кашин А.С. Проблема вида и видообразования при гамотифитном апомиксисе как неустойчивой системе семенного размножения // Ботан. журн. 2004. Т.89, №4. С.521–542.
55. Grossnicklaus U., Nogler A.G., van Dijk P.J. How to avoid sex. The Genetic Control of Gametophytic Apomixis // The Plant Cell. 2001. Vol.13. P.1491–1498.
56. Clausen J. Partial apomixis as an equilibrium system in evolution // Caryologia. 1954. Vol.6, №1–3. P.469–479.
57. Skalinska M. Experimental and embryological studies in *Hieracium aurantiacum* L. // Acta biol. crac. Ser. bot. 1971. Vol.14, №2. P.139–152.
58. Asker S. Progress in apomixis research // Hereditas. 1979. Bd.66, h.2. S.231–240.
59. Asker S.E., Jerling L. Apomixis in Plants. Boca Raton: CRC Press, 1992. 298 p.
60. Mazzucato A., Falcinelli M., Veronesi F. Evolution and adaptedness in a facultatively apomictic grass, *Poa pratensis* L. // Euphytica. 1996. Vol.92. P.13–19.
61. Кашин А.С. Генетический контроль гамотифитного апомиксиса и проблема хромосомной нестабильности геномов у покрытосеменных // Генетика. 1999. Т.35, №8. P.1041–1053.
62. Ellestrum S., Zagorcheva L. Sterility and apomictic embryo sac formation in *Raphanobrassica* // Hereditas. 1977. Vol.87. P.107.
63. Kashin A.S. Discussing the role of determination of apomixis monogenic heredity // Apomixis Newsletter. 1992. №6. P.27–29.
64. Willemse M.T.M., Naumova T. Apomictic genes and seed plant reproduction // Apomixis Newsletter. 1992. №5. P.19–32.
65. Кашин А.С., Куприянов П.Г. Апомиксис в эволюции цветковых растений. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1993. 196 с.
66. Dickinson H.G. The regulation of alternation of generation in flowering plants // Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc. 1994. Vol.69, №3. P.419–442.
67. Grimanelli D., Leblanc O., Perotti E., Grossnicklaus U. Developmental genetics of gametophytic apomixes // Trends in genetics. 2001. Vol.17, №10. P.597–604.
68. Koltunow A.M., Grossnicklaus U. Apomixis: A Developmental Perspective // Annual Review of Plant Biology. 2003. Vol.54. P.547–574.
69. Rosenzweig M.L. Species Diversity in Space and Time. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1995. COMM
70. Stebbins G.L. Chromosomal Evolution in Higher Plants. L.: Arnold Press, 1971. 216 p.
71. Bayer R.J. Evolution of polyploid agamic complexes with examples from *Antennaria* (Asteraceae) // Opera Bot. 1996. Vol.132. P.53–65.
72. Nygren A. The genesis of some Scandinavian species of *Calamagrostis* // Hereditas. 1946. Vol.32. P.131–262.
73. Richards A. The origin of *Taraxacum* agamospecies // Bot. J. Linn. Soc. 1973. Vol.66. P.189–211.
74. Kellogg E.A. Variation and species limits in agamospermous grasses // Syst. Bot. 1990. Vol.15, №1. P.112–123.
75. Cambel C.S., Dickinson T.A. Apomixis, patterns of morphological variation, and species concepts in subfam. Maloideae (Rosaceae) // Syst. Bot. 1990. Vol.15, №1. P.124–135.
76. Bierzychudek P. Patterns in plant parthenogenesis // Experimentia. 1985. Vol.41. P.1255–1264.



77. *Dynesius M., Jansson R.* Evolutionary consequences of changes in species geographical distributions driven by Milankovitch climate oscillations // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2000. Vol.97, №16. P.9115–9120.
78. *Taylor D.W., Hickey L.J.* Flowering plant origin, evolution and phylogeny. N.Y.: Chapman, Hall, 1996. 403 p.
79. *Красилов В.А.* Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. М.: Наука, 1989. 263 с.
80. *Тахтаджян А.Л.* Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с.
81. *Raven P.H., Axelrod D.I.* Angiosperm biogeography and past continental movements // *Ann. Missouri Bot. Gard.* 1974. Vol.61. P.539–673.
82. *Frakes L.A., Francis J.E., Syktus J.I.* Climate Modes of the phanerozoic. Cambridge: Cambridge Univ. press, 1992. 274 p.
83. *Webb T.* Eastern North America // *Vegetation history*. Т. III. Kluwer Acad. Publ., 1988. P.385–414.
84. *Кашин А.С., Демочко Ю.А., Мартынова В.С.* Кариотипическая изменчивость в популяциях апомиктичных и половых видов агамных комплексов Asteraceae // *Ботан. журн.* 2003. Т.88, №9. С.35–54.
85. *Кашин А.С., Березуцкий М.А., Кочанова И.С. и др.* Основные параметры системы семенного размножения в популяциях некоторых видов Asteraceae в связи с действием антропогенных факторов // *Ботан. журн.* 2007. Т.92, №9. С.1408–1427.