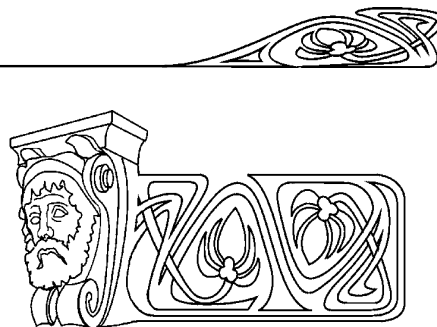


АПОМИКСИС И ЭВОЛЮЦИЯ РАСТЕНИЙ

Н.А. Шишкинская, О.И. Юдакова

Саратовский государственный университет,
кафедра генетики
E-mail: shishkinskayana@info.sgu.ru; yudakovaio@info.sgu.ru



С позиции оригинальной концепции С.С. Хохлова (1946) в свете современных данных по эмбриологии и генетике апомиксиса обсуждаются перспективы эволюции растений. На примере злаков показано, что в период глобальных негативных изменений биосферы апомиксис является единственным механизмом, который позволяет современным растениям достигать репродуктивного успеха.

Ключевые слова: эволюция растений, апомиксис, гетерохрония, импринтинг, репродуктивный потенциал.

Apomixis and Plant Evolution

N.A. Shishkinskaya, O.I. Yudakova

From a position of S.S. Khokhlov's conception (1946) in the light of the modern data on embryology and genetics of apomixis the perspectives of plant evolution is discussed. On the example of Poaceae it is demonstrated, that apomixis is the mechanism, which helps the modern plants to achieve the reproductive success.

Key words: plant evolution, apomixis, heterochrony, imprinting, reproduction potential.

В 1949 г. вышла из печати работа молодого саратовского учёного С.С. Хохлова «Перспективы эволюции высших растений» [1], в которой автор изложил оригинальную концепцию эволюционной роли апомиксиса. Он впервые высказал представление о том, что переход к апомиксису является закономерной ступенью эволюции покрытосеменных растений и обусловлен историческим процессом редукции у них цветка. По мнению автора, этот процесс должен завершиться окончательной утратой полового размножения. Современные апомиктичные формы он рассматривал как переходное состояние к новому типу растений – бесполосеменным. В подтверждение своей концепции С.С.Хохлов привёл многочисленные данные, свидетельствующие о биологическом прогрессе апомиктичных видов. Он утверждал, что апомиксис – это новая, более совершенная форма семенного размножения по сравнению с половым размножением и даже предсказывал наступление на Земле в будущем эры бесполосеменных растений.

Взгляды С.С. Хохлова не вписывались в поддерживаемую большинством биологов концепцию о доминирующей роли в эволюции растений полового размножения. Основное его преимущество биологи связывали с наличием генетической рекомбинации в процессах созревания половых клеток и оплодотворения, благодаря чему создаётся необходимый для эволюционных преобразований потенциал наследственной изменчивости. С этих позиций апомикты, утратившие мейоз и оплодотворение, объявлялись бесперспективными в эволюционном плане формами, не способными конкурировать с половыми сородичами. Их называли «рецессивными формами», «аномалиями развития» [2, 3], «закрытыми системами» [4], «тупиками эволюции» [5].

Несмотря на критику ряда отечественных эволюционистов, которым идеи С.С.Хохлова показались просто фантастикой, за свою работу он был удостоен премии им. В.Л. Комарова. К сожалению, за пределами СССР труды С.С. Хохлова не были известны и по большому счёту остаются таковыми до настоящего времени.

В более поздних работах американских генетиков [6–9] стала разрабатываться концепция, которая в какой-то мере примирила обе альтернативные точки зрения на эволюционную роль апомиксиса. Её основная идея состояла в том, что наиболее жизнеспособной системой размножения является та, которая основана на взаимодействии амфимиксиса и апомиксиса. Каждое из этих явлений обладает качествами, отсутствующими у другого и представляющими эволюционную ценность, а недостатки одного компенсируются преимуществами другого. Такой системой, по мнению авторов, является факультативный апомиксис, при котором на уровне популяции половой способ образования се-



мян сочетается с апомиктичным. Эта точка зрения постепенно стала доминировать. Косвенно она подтверждалась фактом преобладания в природе факультативного апомиксиса.

Так являлась ли концепция С.С. Хохлова действительно научной фантазией автора?

На протяжении многих лет мы занимались поиском и исследованием апомиктичных видов злаков. Материал для цитоэмбриологического анализа собирался в ходе научных экспедиций в разные регионы бывшего СССР. Изучено несколько десятков видов и большое количество популяций. Итоги работы изложены в двух монографиях [10, 11]. Апомиксис или его отдельные элементы были обнаружены у большинства изученных нами злаков. Установлено, что распространение апомиксиса не ограничивается какой-либо локальной популяцией. Он встречается по всему ареалу вида в популяциях, растущих на очень больших расстояниях друг от друга. Так, апомиктичными оказались популяции *Poa angustifolia*, произрастающие в совершенно разных климатических зонах: на Камчатке, в Якутии, Приполярном Урале и Нижнем Поволжье. У *P. pratensis* и *P. nemoralis* эмбриологические признаки апомиксиса зарегистрированы в популяциях Камчатского полуострова и Саратовской области, у *Festuca gigantea* – в популяциях Северного Кавказа и Нижнего Поволжья, у *F. rubra* – в популяциях Нижнего Поволжья, Якутии и Камчатки. Апомиктичные популяции одного вида из разных мест обитания характеризовались одной и той же формой апомиксиса. Следовательно, не правы были авторы, которые считали, что роль апомиксиса ограничивается тем, что он обеспечивает частную приспособленность популяций к определенным условиям среды [12–15]. Несомненно, апомиксис выполняет более существенную функцию: он способствует сохранению вида и расширению его ареала.

Результаты нашего исследования позволяют оценить соотношение половых и апомиктичных видов злаков в фитоценозах. Известно, что злаки, наряду со сложноцветными, принадлежат к числу семейств, преобладающих в составе флор различных территорий [16], и нередко занимают лидирующие

позиции в списках «ведущих» семейств. Количество апомиктичных видов злаков в изученных нами выборках из разных регионов России и бывших республик СССР составляет от 33 до 55%.

Широкое распространение апомиксиса у злаков обусловлено тем, что важнейшими факторами их эволюции являются гибридизация и полиплоидия. Оба явления в той или иной мере дестабилизируют генетическую систему растений, и апомиксис является на этом фоне механизмом, с помощью которого растения достигают репродуктивного успеха.

При переходе на апомиктичное размножение действует классический механизм эволюционных изменений, известный ещё с начала XX века – гетерохрония. Уже в ранних генетических исследованиях [17, 18] было сформулировано представление о генах-регуляторах, способных изменять скорость биологических процессов. Эти гены действуют на разных стадиях жизненного цикла, в том числе при развитии репродуктивной сферы, а их мутации приводят к изменению порядка наступления тех или иных событий. В основу одной из современных концепций [19] также положена идея о том, что проявление апомиксиса является результатом гетерохронной экспрессии генов, осуществляющих контроль процесса семенной репродукции. Отражением гетерохронной регуляции развития репродуктивной сферы апомиктичных растений является асинхронность эмбриологических процессов как на уровне популяции, так и в пределах одной особи [10, 20]. В то же время одновременная реализация в разных семязачатках одной особи и даже в одном семязачатке факультативных апомиктов двух альтернативных способов образования семян (амфимиксиса и апомиксиса) говорит о том, что апомиксис как вторичное явление реализуется в рамках половой системы семенного размножения за счёт пропуска или модификации определенных стадий полового цикла. Это наводит на мысль об эпигенетической регуляции некоторых звеньев генетической системы семенного размножения, что может выражаться в различных уровнях экспрессии генов (вплоть до её отсутствия) в зависимости от типа клетки (МКМ, мегаспора, апоспорическая



инициаль). Такая ситуация вполне реальна, поскольку многие эукариотические гены содержат обширные регуляторные области, включающие несколько десятков сайтов. Это открывает возможность для изменения программы развития без изменения размера генома. Как результат гетерохронной экспрессии половой репродуктивной программы рассматривается, в частности, апомиксис у *Tripsacum dactyloides* [21, 22].

Многообразие форм апомиксиса у злаков, высокая степень структурной изменчивости женских гаметофитов апомиктичных видов создают разнообразие способов формирования зародышей. Апомиксис сопровождают такие явления, как полигаметия (формирование в зародышевом мешке дополнительных яйцеклеток) и полиэмбриония (рис. 1, а, б).

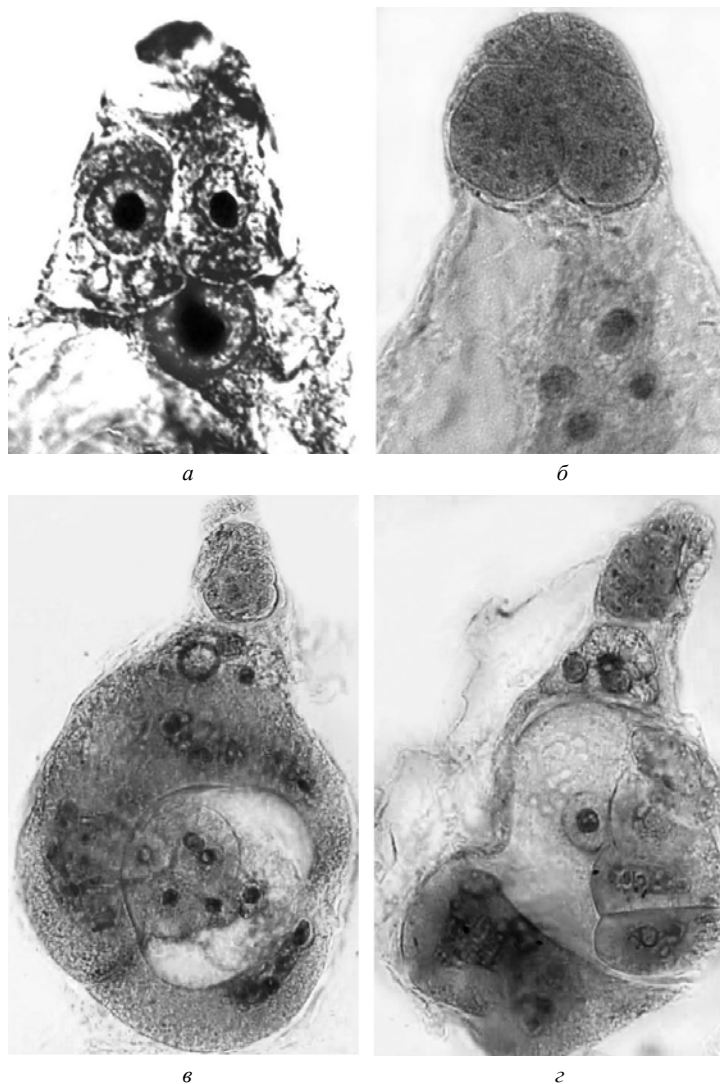


Рис. 1. Зародышевые мешки злаков: а – с двумя яйцеклетками (*Festuca rubra*); б – с двумя зародышами (*Poa compressa*); в, г – с дополнительным мегагаметофитом внутри антиподального комплекса основного зародышевого мешка (*P. pratensis*)

Материнская природа автономных зародышей влияет на взаимоотношение их с эндоспермом. При амфимиксисе гибридная генетическая конституция эндосперма с преобладанием в ней материнских генов обеспечи-

вает ему роль посредника между гибридным зародышем и материнским организмом. При псевдогамных формах апомиксиса, при которых эндосперм формируется так же, как у половых форм, в результате оплодотворения



центральной клетки, для выполнения роли посредника он должен привести свой геном в соответствие с генетической конституцией зародыша, у которого отсутствует отцовская информация. Путей для решения этой задачи у растений, по крайней мере, два:

1) производство различных типов пыльцы (редуцированной, нередуцированной и с разным количеством спермиев);

2) различные варианты слияния ядер при образовании первичного ядра эндосперма (рис. 2).

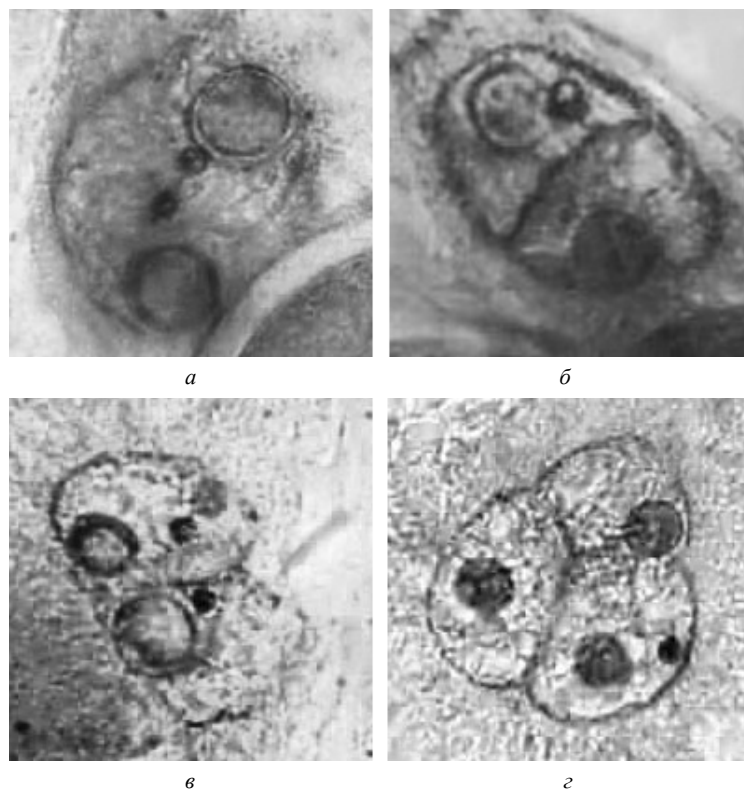


Рис. 2. Разные варианты оплодотворения центральной клетки у *Poa pratensis*: а – два спермия в центральном ядре зародышевого мешка; б – спермий в одном из полярных ядер; в – спермии в каждом из неслившихся полярных ядер; г – спермий в одном из трех полярных ядер

Пока не ясно, какое именно геномное соотношение зародыша и эндосперма необходимо при апомиксисе. Скорее всего, единого требования не существует в связи с различными уровнями пloidности апомиктичных форм. Принимая во внимание чисто материнскую природу апомиктичных зародышей, можно предположить, что отцовских генов в эндосперме не должно быть слишком много. Доза отцовской информации в эндосперме может регулироваться растением посредством импринтинга. Анализ этого явления, наблюдавшегося при развитии эндосперма у кукурузы и арабидопсиса [23], показал, что отцовское происхождение некоторых генов оказывает положительный эффект

на формирование этой ткани. Это открывает возможность для практического использования геномного импринтинга в качестве механизма регуляции экспрессии генов-регуляторов процессов роста и развития [24].

Одной из причин перехода растений на апомиктичный способ репродукции принято считать низкое качество пыльцы, которое объясняют утратой ею своей функции. Однако более вероятно, что именно снижение качества пыльцы под влиянием перманентно действующих вредных факторов провоцирует переход к апомиксису и закрепление его как защитного механизма, позволяющего растениям преодолевать стерильность и оставлять полноценное семенное потомство.



Таким перманентно действующим фактором является глобальное загрязнение окружающей среды. Неудержимый технический прогресс и участвовавшие природные катаклизмы, сопровождающиеся выбросами в атмосферу, почву и воду большого количества разнообразных опасных для биологических систем и организмов веществ, приводят к изменениям климата, состава атмосферы, к появлению новых источников мутагенного воздействия на живые организмы, в том числе на растения. В таких условиях растениям всё труднее осуществлять половой процесс из-за ухудшения качества пыльцы, которая является наименее защищенным компонентом репродуктивной сферы. Возникает вопрос: не приведут ли глобальные экологические изменения, происходящие в биосфере и оказывающие столь негативные воздействия на все живые организмы к тотальной апомиктизации растений?

В этом плане интересные результаты дал эмбриологический анализ популяций, растущих в городских условиях, на участках, сильно загазованных выхлопами транспортных средств. У растений мятлика лугового, растущих в непосредственной близости к оживленной городской трассе, на фоне апомиксиса был отмечен особенно высокий уровень гаметофитных аномалий (полигаметия, множественные мегагаметофиты), которые потенциально способны повысить репродуктивный потенциал. Среди них были ранее не встречавшиеся у этого вида. Так, наряду с развитием добавочных зародышевых мешков из соматических клеток семязачатка наблюдались вполне дифференцированные гаметофиты, сформированные из клеток антиподального комплекса (рис. 1, в, г) [11]. Создается впечатление, что в критических условиях растения мобилизуют все возможные резервы для производства семенного потомства.

Факультативная природа апомиксиса и преобладание псевдогамии у современных злаков говорят о том, что на данном этапе их репродуктивная система ещё не может стать абсолютно независимой от пыльцы. Однако вполне вероятно, что поиск наиболее эффективной системы, который идет на уровне формирования гаметофита и гамет, имеет

место также на уровне образования эндосперма. Косвенно об этом свидетельствуют отмеченные выше разные варианты слияния ядер при формировании первичного ядра эндосперма, приводящие в соответствие плоидность зародыша и эндосперма для нормального развития семени. Если поиск приведет, в конце концов, к независимости развития эндосперма от опыления, то гипотеза С.С. Хохлова станет вполне реалистичной. Во всяком случае широкое распространение апомиктических видов в современных флорах говорит о том, что они успешно конкурируют с половыми видами, и, учитывая их высокий репродуктивный потенциал, можно вполне прогнозировать их победу в отдаленном будущем.

Библиографический список

1. Хохлов С.С. Перспективы эволюции высших растений // Учен. записки Сарат. пед. ин-та. 1949. №9. С.40–43.
2. Winkler H. Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis // Pflanzen und Tierreiche. Vena, 1920. P.1–232.
3. Gustafsson A. Apomixis in higher plants: Lunds Univ. Arsskr. N.F. 1946. Vol.42, №3. P.1–67; Vol.43, №2. P.69–179; Vol.43. №2. P.181–370.
4. Stebbins G.L. Apomixis in the angiosperms // Bot. Rev. 1946. Vol.7. №10. P.507–542.
5. Юзепчук С.В. Апомиксис и эволюция // Тез. науч. сессии ЛГУ. Л.: Изд-во ЛГУ, 1941. С.40–42.
6. Wet J.M.J. de. Diploid races of tetraploid *Dichanthium* species // Amer. Nat. 1965. Vol.99. P.167–172.
7. Wet J.M.J. de. Diploid-tetraploid-haploid cycles and the origin of variability in *Dichanthium* agamospecies // Evolution. 1968. №22. P.304–307.
8. Wet J.M.J. de. Polyploidy and evolution in plants // Taxon. 1971. №20. P.29–35.
9. Wet J.M.J. de, Stalker H.T. Gametophytic apomixis and evolution in plants // Taxon. 1971. Vol.23, №5–6. P.689–697.
10. Шишкинская Н.А., Юдакова О.И., Тырнов В.С. Популяционная эмбриология и апомиксис у злаков. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 2004. 120 с.
11. Юдакова О.И., Шишкинская Н.А. Особенности эмбриологии апомиктических злаков. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 2008. 108 с.
12. Розанова М.А. Апомиксис и гетерогамия в подсемействе *Rosoideae* сем. *Rosaceae* // Докл. АН СССР. 1948. Т.59, №5. С.977–980.
13. Петров Д.Ф. Генетически регулируемый апомиксис. Новосибирск: Наука, 1964. 187 с.
14. Дубинин Н.П. Эволюция популяций и радиация. М.: Наука, 1966. 743 с.
15. Левина Р.Е. Об эволюционных предпосылках апомиксиса у покрытосеменных // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. 1972. Т.77, вып.2. С.70–75.



16. Толмачёв А.И. Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза. Новосибирск: Наука, 1986. 197 с.
17. Ford E. B., Huxley J.S. Genetic rate-factors in *Gammarus* // Roux Arch. 1929. №117. P.67–79.
18. Goldschmidt R. Physiological Genetics. N.Y.: McGraw-Hill Book Company, 1938. 200 p.
19. Carman J.G. Asynchronous expression of duplicate genes in angiosperms may cause apomixis, bispory, tetraspory, and polyembryony // Biol. J. Linn. Soc. 1997. Vol.42. P.51–94.
20. Shishkinskaya N.A. Some results of apomixis investigation in cereals // Apomixis Newsletter. 1995. №15. P.21–22.
21. Grossniclaus U., Nogler G.A., Dijk P.J. van. The genetic control of gametophytic apomixis // The plant cell. 2001. Vol.13. P.1491–1498.
22. Grimanelli D., Garcia M., Kaszas E. et al. Heterochronic expression of sexual reproductive programs during apomictic development in *Tripsacum* // Genetics. 2003. Vol.165. P.1521–1531.
23. Alleman M., Doctor J. Genomic imprinting in plants: observations and evolutionary implications // Plant Molecular Biology. 2000. Vol.43. P.147–161.
24. Соколов В.А. Импринтинг у растений // Генетика. 2006. Т.42, №9. С.1250–1260.