

**О.И.Юдакова**

**СИСТЕМЫ РЕПРОДУКЦИИ РАСТЕНИЙ.  
АПОМИКСИС**

САРАТОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ИМЕНИ Н.Г. ПЕРНЫШЕВСКОГО

Саратовский государственный университет  
имени Н.Г. Чернышевского

О.И.Юдакова

СИСТЕМЫ РЕПРОДУКЦИИ РАСТЕНИЙ.  
АПОМИКСИС

Саратов 2017

УДК [581.3+631.52](082)

Юдакова О.И.

Системы репродукции растений. Апомиксис: Учеб. пособие. – Саратов, 2017. – 48 с.

В пособии представлены данные, касающиеся различных аспектов апомиксиса – размножения растений семенами без оплодотворения. Рассматриваются вопросы терминологии, эволюции, генетики апомиксиса, распространения апомиктических видов во флоре и системе покрытосеменных растений.

Предназначено для студентов, обучающихся по направлению подготовки бакалавриата 06.03.01 Биология, аспирантов и преподавателей высших учебных заведений.

Печатается по решению Ученого совета  
биологического факультета Саратовского государственного университета

Рекомендуют к печати:

Кафедра генетики Саратовского государственного университета

УДК [581.3+631.52](082)

© Юдакова О.И., 2017

© Саратовский государственный университет, 2017

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Апомиксис – способ семенной репродукции покрытосеменных растений, при котором зародыш развивается из неоплодотворенной яйцеклетки. По своей сути он представляет собой ни что иное как природный механизм клонирования. Манипуляции с ним и использование в селекции открывают возможности для сохранения в ряду поколений ценных генотипов, создания нерасщепляющихся гибридных форм, закрепления гетерозиса, а, следовательно, обещают большие экономические выгоды. В то же время изучение апомиксиса может способствовать решению ряда теоретических проблем, в том числе эволюции растений и их систем репродукции.

История изучения апомиксиса берет свое начало с середины XIX века, когда было описано образование адвентивных зародышей из соматических клеток нуцеллуса у *Alchornea ilicifolia* (Алхорнея колючелистная) (Smith, 1839; Braun, 1860; Strasburger, 1909) и партеногенетических зародышей у зеленой водоросли *Chara crinita* (Braun, 1857). Эти открытия положили начало периоду интенсивных исследований апомиксиса у растений. Однако многие аспекты этого многообразного и сложного явления все еще требуют детального изучения.

В данном учебном пособии нашли отражение лишь некоторые ключевые аспекты апомиктичного способа репродукции, рассматриваемые в специальном курсе «Репродуктивная биология» основной образовательной программы профиля «Генетика, микробиология и биотехнология» направления подготовки бакалавриата 06.03.01 Биология.

## 1. ТЕРМИНОЛОГИЯ И КЛАССИФИКАЦИЯ АПОМИКСИСА

До настоящего времени среди исследователей нет единого мнения в понимании термина «апомиксис», отсутствует и общепринятая классификация форм апомиксиса.

В первой половине XX века превалировало широкое понимание термина «апомиксис». К этому способу репродукции относили не только партеногенетическое развитие зародыша из яйцеклеток, синергид или антипод, но и адвентивную эмбрионию, вегетативное размножение (Fagerlind, 1940; Gustafsson, 1946-1947; Модилевский, 1948; Петров, 1964), а иногда и вивапарию (Winkler, 1908). Позднее многие авторы ограничивали апомиксис только формами семенного репродукции, исключая из него либо вегетативное размножение (Хохлов, 1967; Nogler, 1984; Грант, 1984; Терехин, 1994, 1996), либо вегетативное размножение и адвентивную эмбрионию (Battaglia, 1963; Batygina, 1984; Shishkinskaya, 1991).

Адвентивная эмбриония кардинально отличается от других форм апомиксиса, которые иногда объединяют под общим названием генеративный (Gustafsson, 1946) или гаметофитный (Хохлов, 1967) апомиксис. Прежде всего, гаметофитный апомиксис имеет одинаковую, а зачастую и общую с амфимиксисом структурную базу (гаметофит, гаметы). В большинстве случаев изменяется только способ образования зародыша, а способ образования эндосперма остается таким же, как у половых видов. При гаметофитном апомиксисе, как и при амфимиксисе, наблюдается смена поколений (спорофит – гаметофит – спорофит), тогда как при адвентивной эмбрионии формирование нового спорофита происходит непосредственно из клеток материнского спорофита (спорофит – спорофит) (Терехин, 1996). Гаметофитный апомиксис – продукт эволюции системы полового размножения растений, вторично возникший на основе амфимиксиса (Ноглер, 1990). В отличие от этого, адвентивная эмбриония не имеет прямой связи с половым процессом. Своеобразие и особенности адвентивной эмбрионии, дают все основания для исключения ее из круга явлений, охватываемых понятием «апомиксис». Оригинальный взгляд на место адвентивной эмбрионии в системе размножения растений был высказан Т.Б.Батыгиной (1992, 1993, 1997, 2000). Она рассматривает адвентивную эмбрионию как один из способов эмбриоидогенного типа вегетативного размножения. Эта точка зрения основывается на аналогии процесса эмбриоидогенеза, наблюдающегося в культуре *in vitro*, с процессом образования адвентивных зародышей (Maheshwari, Rangaswamy, 1958; Batygina, 1990; Батыгина, 2000).

В основе апомиксичного способа репродукции лежат три составляющие:

- 1) способ развития нередуцированного мешка;
- 2) способ развития яйцеклетки;
- 3) способ развития эндосперма (рис. 1, 2).

При этом каждый из данных элементов может иметь несколько различных вариантов реализации, которые к тому же могут по-разному

комбинировать друг с другом. Особенно разнообразны пути формирования нередуцированных зародышевых мешков, связанные либо с различными модификациями мейоза, либо с полным его выпадением из цикла развития. Количество митотических делений при образовании зародышевых мешков также может быть различным и, как следствие, морфология зрелых мегаспорофитов также может быть различной.

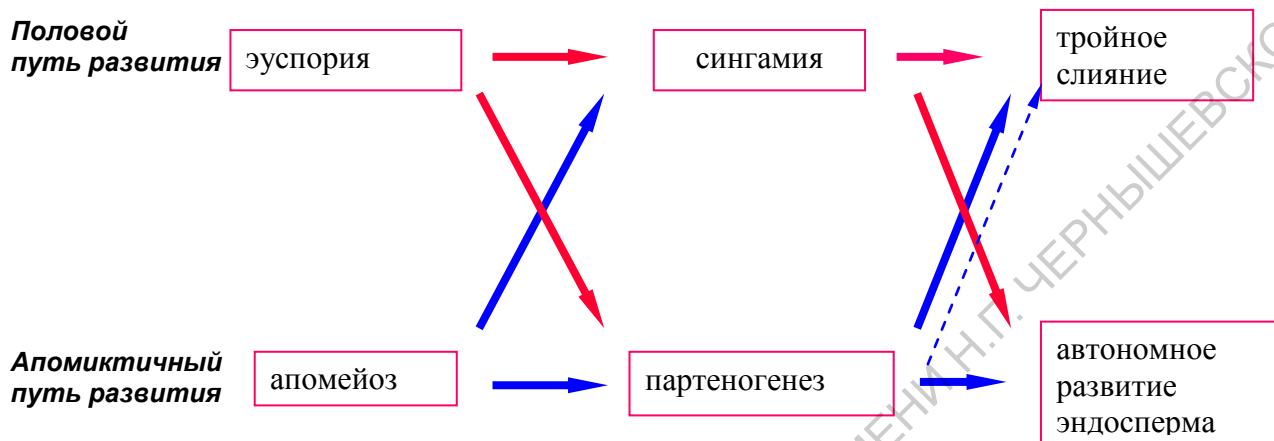


Рис. 1. Ключевые элементы полового и апомиктического способа репродукции покрытосеменных растений

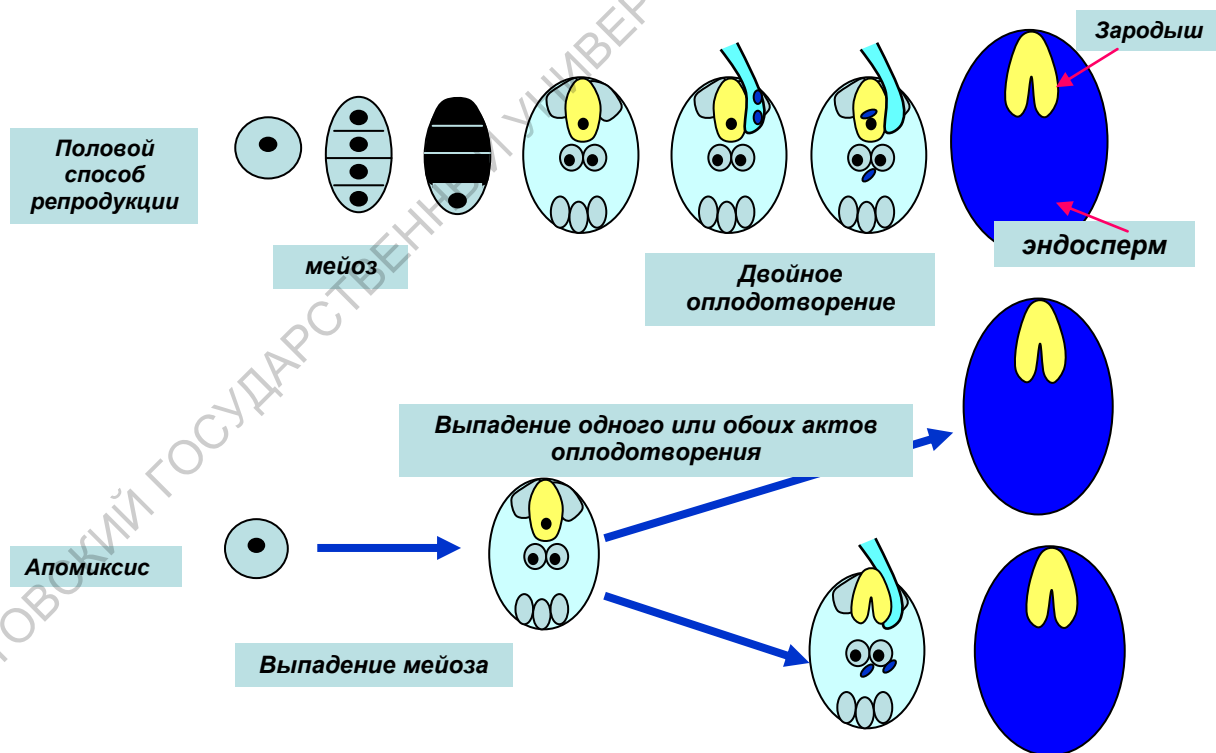


Рис. 2. Спорогенез и гаметофитогенез при апомиксисе и амфимиксисе

Многообразие путей осуществления ключевых эмбриологических процессов – гаметофитогенеза, эмбриогенеза и эндоспермогенеза, осложняют построение простой и лаконичной классификации апомиксиса.

Большинство авторов выделяют два типа развития нередуцированного мегagamетофита:

- 1) диплоспорию – развитие зародышевого мешка из материнской клетки мегаспор посредством митоза или из нередуцированной клетки диады мегаспор в результате различных модификаций мейоза;
- 2) апоспорию – развитие мегagamетофита из соматической клетки семязачатка посредством митоза (Ноглер, 1990).

Первый тип включает два принципиально различающихся способа формирования женского гаметофита и в отношении клеток, дающих начало зародышевому мешку, и в отношении механизма их деления. Н.А.Шишкинская (Shishkinskaya, 1991) предложила выделить три типа развития нередуцированного зародышевого мешка (рис.3), что полнее отражает сущность процессов, имеющих место при его формировании. Согласно классификации этого автора: диплоспория – развитие женского гаметофита из нередуцированной мегаспоры, апоспория – из материнской клетки мегаспор, апоархеспория – из соматической клетки семязачатка. В пределах каждого из выше указанного типа развития зародышевого мешка, в свою очередь, можно выделить еще несколько подтипов, различающихся по ряду критериев, например, по механизмам нередукции и по числу митотических делений, имеющих место в онтогенезе зародышевого мешка.

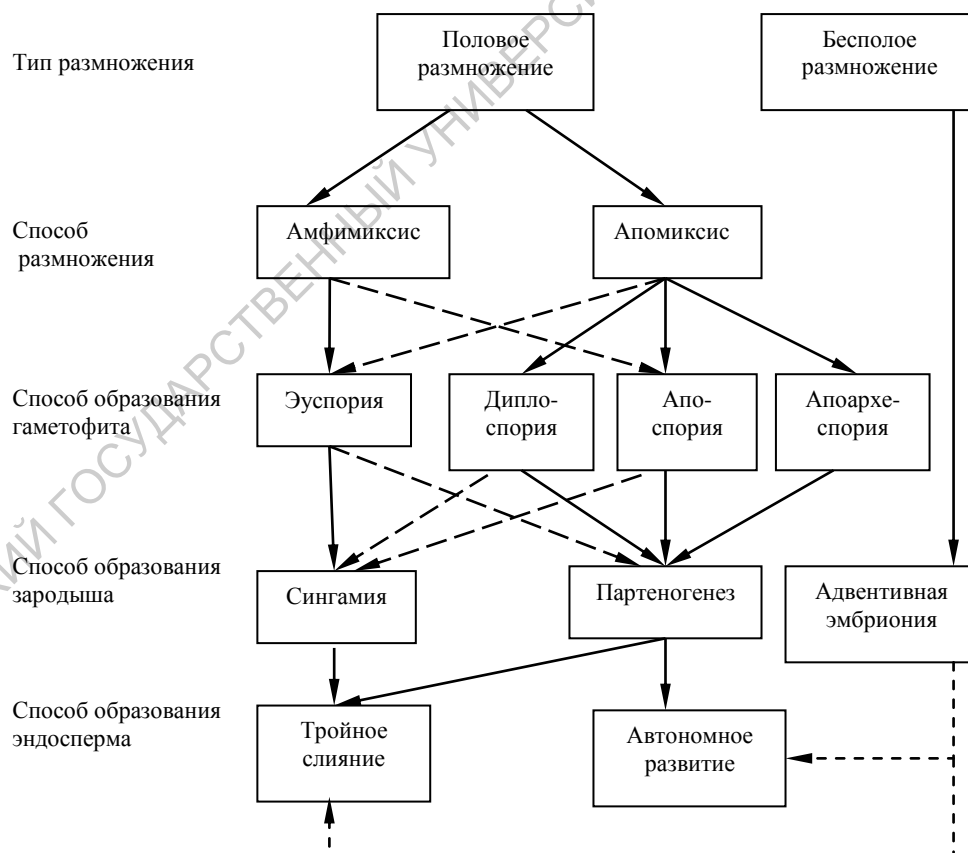


Рис.3. Система семенного размножения покрытосеменных растений (Shishkinskaya, 1991)

К сожалению, классификация Н.А.Шишкинской не получила широкого распространения. В связи с чем, далее в учебном пособии материал будет излагаться с использованием более популярной классификации, в которой выделяют два способа образования нередуцированного женского гаметофита: апоспорию и диплоспорию (рис. 4).

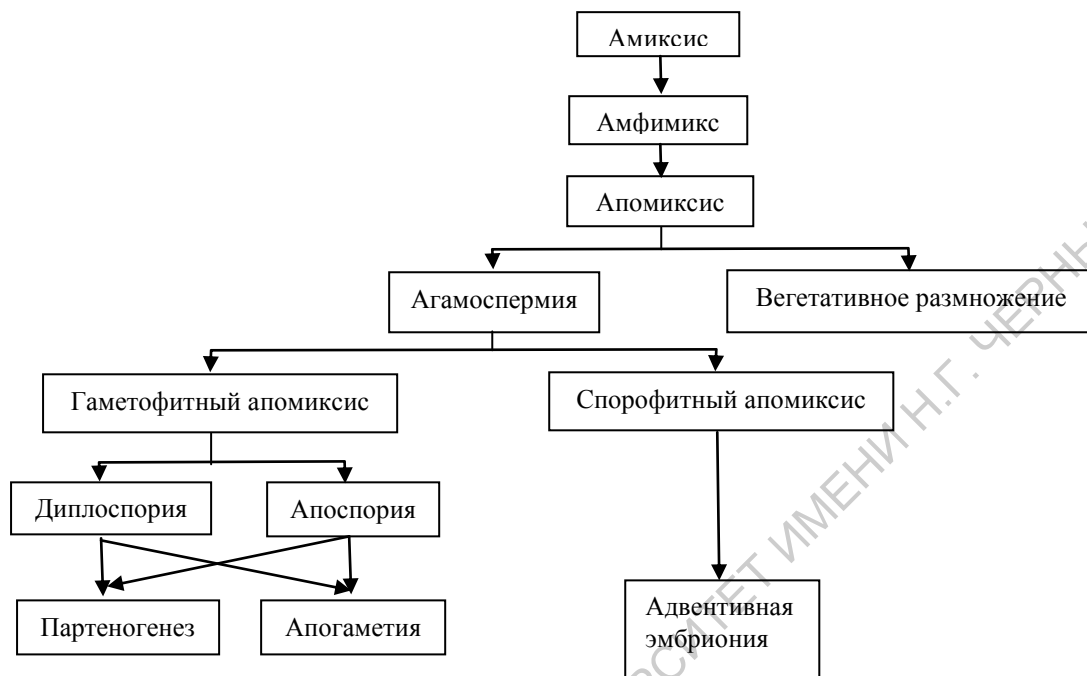


Рис. 4. Классификация апомиксиса (Gustafsson, 1946-1947)

### 1.1. Типы развития зародышевых мешков при апомиксисе

Подробные классификации типов мегагаметофитов апомиктичных форм предлагались многими авторами (Battaglia, 1963, 1983; Хохлов, 1967; Asker, Jerling, 1992; Koltunow, 1993; Crane, 1995; Солнцева, 1997; Терехин, 1996). В отличие от классификаций типов апомиксиса здесь наблюдается значительно меньше разногласий. За исключением интегративной классификации С.Ф.Сейна (1995), в которой отсутствует традиционное деление на диплоспорию и апоспорию, все остальные отличаются друг от друга лишь количеством выделенных типов и степенью их детализации. В обзорной статье «Классификация апомиксиса» Н.А.Шишкинская и О.И.Юдакова (2000) предложили свою классификацию типов зародышевых мешков, в которой попытались как можно полнее отразить все многообразие путей онтогенеза мегагаметофита при апомиксисе. В ее основу была положена классификация типов развития зародышевых мешков С.С.Хохлова (1970) и представление о том, что Polygonum-тип является исходным типом развития женского гаметофита, от которого в ходе эволюции могли произойти другие типы зародышевых мешков, как редуцированных, так и нередуцированных.

В основе классификации типов развития мегагаметофитов при апомиксисе лежит учет числа митозов в онтогенезе зародышевого мешка и количества ядер в нем (рис. 5)

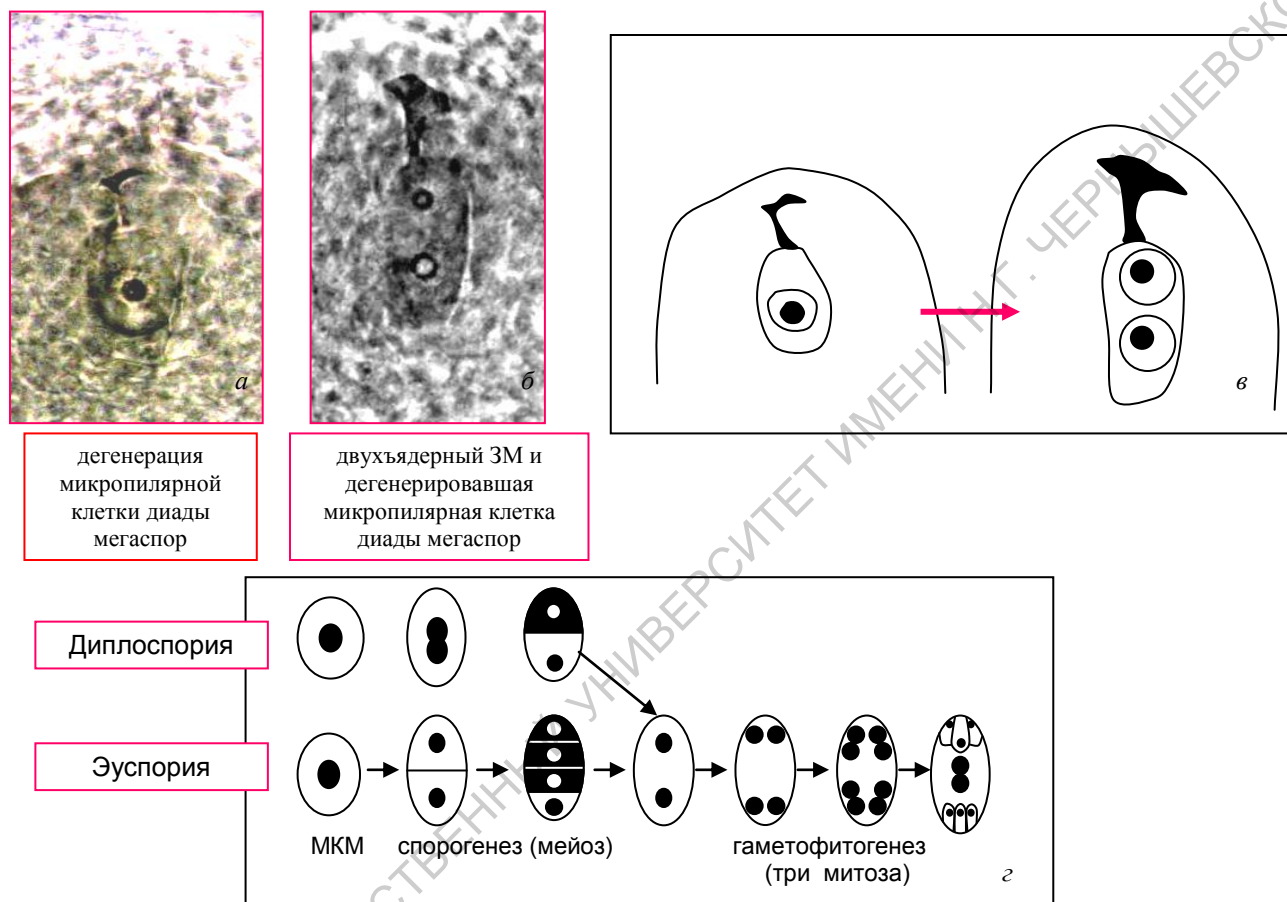


А м ф и м и к с и с	Эуспория	МКМ	I деление мейоза	II деление мейоза	1-ый митоз	2-ой митоз	3-ий митоз	Зрелый ЗМ	Тип развития ЗМ
+	+		→	+	+		Allium-тип		
+			→	+		Adoxa-тип			
А п о м и к с и с	Диплоспория		+		→	+	+		Allium-nutans-тип
		+			+	+	+		Taraxacum-тип
		+			→	+	+		Ixeris-тип
	+	→	+	+	+		Antennaria-тип		
	+	→	+	+	+		Erogrostis-тип		
	Апоспория		+	+	+	+	+		Poa (Hieracium)-тип
		+	+	+	+	+		Panicum-тип	

Рис.5. Классификация типов развития зародышевых мешков:

ЗМ – зародышевый мешок; МКМ – материнская клетка мегаспор; (+) – повторение соответствующей стадии развития зародышевого мешка нормального типа; (→) – пропуск стадии развития; □- эуспорические элементы; ▨ – апоспорические элементы; ■ – дегенерация элементов; ● – реституционное деление

**Диплоспория.** При диплоспории начало зародышевому мешку даёт нередуцирующая мегаспора (рис.6). Нередукция осуществляется за счёт замены мейоза другим типом деления, не снижающим уровень ploидности (Шишкинская, Юдакова, Тырнов, 2004). Развитие зародышевых мешков при диплоспории у разных видов характеризуется спецификой процесса деления и особенностями структуры зрелых зародышевых мешков, что отражается в их классификации (Ноглер, 1990).



дегенерация микропиллярной клетки диады мегаспор

двухъядерный ЗМ и дегенерировавшая микропиллярная клетка диады мегаспор

Диплоспория

Эуспория

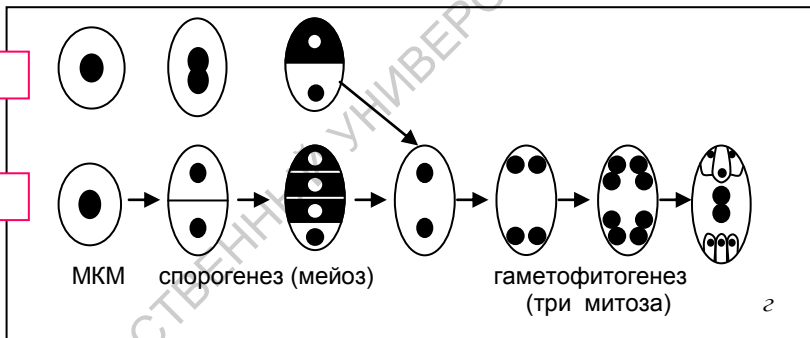


Рис. 6. Диплоспория:

*a-b* – развитие зародышевого мешка из халазальной мегаспоры у *Poa badensis*; *г* – схема развития зародышевого мешка при диплоспории

**Taraxacum**-тип в основном характерен для сложноцветных, но так же встречается и у злаков. При таком типе диплоспории мейоз в материнской клетке мегаспор (МКМ) заменён реституционным делением, за которым следует митоз, приводящий к образованию диады нередуцированных мегаспор. Одна из них (обычно халазальная) развивается в восьмиядерный зародышевый мешок.

При *Ixeris*-типе реституционное деление ядра материнской клетки не сопровождается заложением клеточной перегородки. В результате образуется двухъядерная мегаспора, из которой развивается зародышевый мешок. Такой тип развития зародышевых мешков описан у видов: *Ixeris dentate*, *Statice*

*oleaeifolia*. Данный тип можно считать переходным между диплоспорией и апоспорией.

*Allium nutans*-тип встречается в группах с биспорическим развитием зародышевого мешка. Хромосомное число удваивается путём предмейотического эндомитоза, поэтому обычный мейоз (с конъюгацией гомологичных хромосом) ведёт к образованию тетрады нередуцированных ядер. Формирование клеточной стенки в халазальной диаде не происходит; затем следуют два митоза и формируется восьмиядерный зародышевый мешок. Известны только два вида с этим типом диплоспории: *Allium nutans*, *Allium odorum* (Кашин, Шишкинская, 1999).

**Апоспория.** При апоспории полностью выпадает процесс мегаспорогенеза, и зародышевый мешок развивается непосредственно из материнской клетки мегаспор (рис.7).

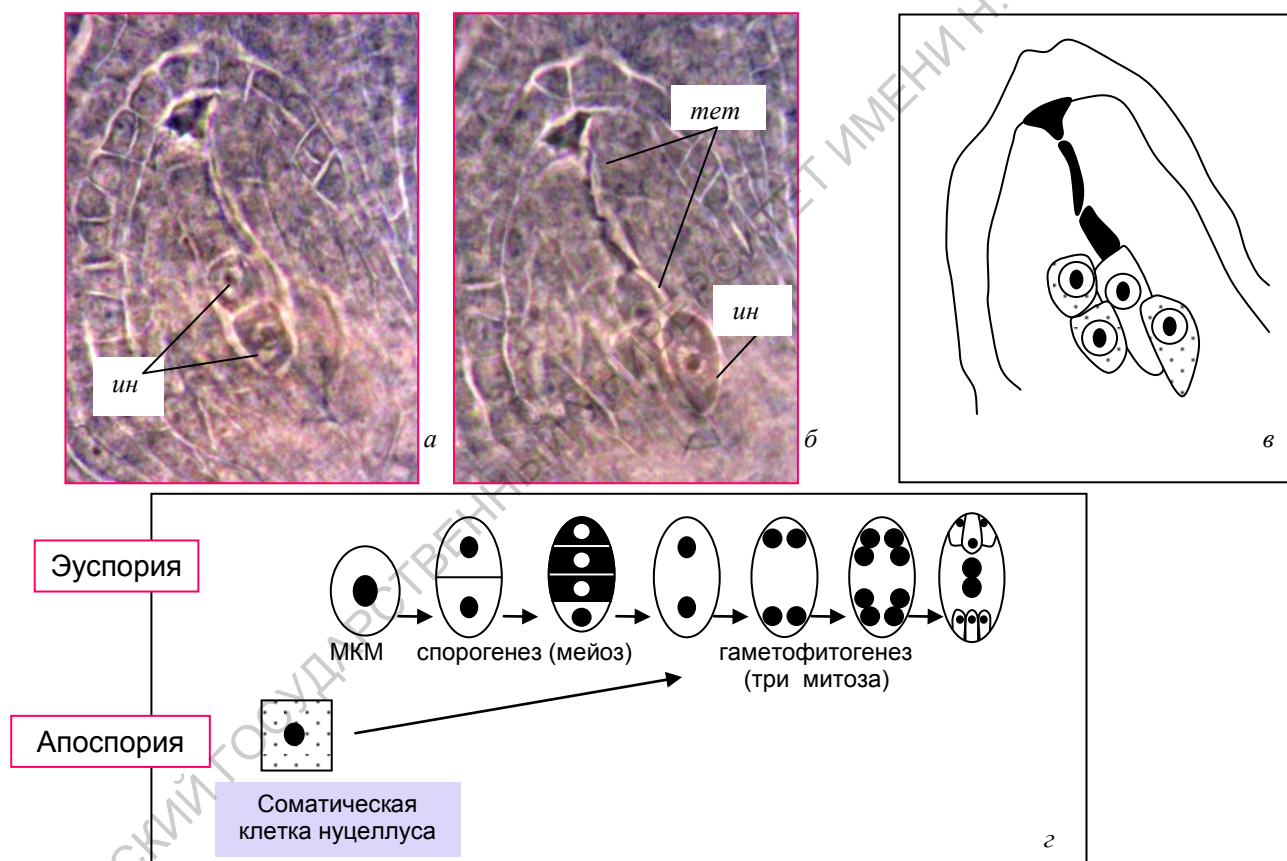


Рис. 7. Апоспория:

а-в – тетрада мегаспор (*тет*) и инициалы апоспорические зародышевых мешков (*ин*) в нуцеллусе семязачатка у *Poa pratensis*; г – схема развития зародышевого мешка при апоспории

Наиболее распространённым является *Antenaria*-тип, описанный впервые у *Antenaria alpia*. Зародышевый мешок развивается из МКМ, которая после длительной интерфазы, роста и вакуолизации, характерных для функционирующей мегаспоры делится митотически, образуя двухъядерную клетку. Два последующих митотических деления приводят к формированию

восьмиядерного зародышевого мешка типичной организации. Такой тип апоспории представлен у 6 видов мятлика *Poa alpigena*, *P. alpine*, *P. glauca*, *P. nemoralis*, *P. nervosa*, *P. palustris*.

Дифференциация инициальных клеток апоспорических зародышевых мешков из соматических клеток нуцеллуса происходит или до начала мейоза в материнской клетке мегаспоры или на разных стадиях мегаспорогенеза.

## 1.2 Развитие зародыша при апомиксисе

В большинстве классификаций апомиксиса выделяют два типа развития зародыша:

- 1) партеногенез – развитие зародыша из неоплодотворенной яйцеклетки;
- 2) апогаметия – развитие зародыша без оплодотворения не из яйцеклетки, а из других клеток мегаспорофита.

**Партеногенез.** При регулярном апомиксисе зародыш развивается без оплодотворения из яйцеклетки с нередуцированным числом хромосом (диплоидный партеногенез). Эмбриогенез может начинаться раньше эндоспермогенеза, одновременно или сначала развивается эндосперм, а затем зародыш (Кашин, Шишкинская, 1999). У некоторых псевдогамных апомиктов развитие зародыша в большинстве семязачатков начинается лишь после инициации развития эндосперма, как это имеет место и у половых растений. Например: *Rubus*, *Panicum maximum*, *Hypericum perforatum*, *Ranunculus auricomus*, *Pennisetum ciliare* (Ноглер, 1990). Нередко, как, например, у апомиктических форм мятликов, партеногенетическое развитие зародыша начинается ещё в бутоне на стадии предшествующей интенсивному росту зародышевого мешка. В начале цветения мешок содержит 4-10 клеточный зародыш, неслившиеся полярные ядра и интактные синергиды (рис.8). К моменту вхождения в зародышевый мешок пыльцевой трубки и к началу развития эндосперма, там уже присутствует многоклеточный зародыш. Количество клеток в зародыше на этой стадии в разных зародышевых мешках варьирует, но дальше стадии недифференцированного проэмбрио его развитие без эндосперма не идёт. Примеры такого типа отмечены среди *Poa*, *Parthenium*, *Tripsacum dactyloides* и других растений.

Известны и промежуточные типы развития зародышей. У представителей некоторых родов встречается, как нормальная, так и преждевременная эмбриония, например у *Potentilla* и *Paspallum*.

Неоплодотворённая яйцеклетка злаков, активизированная к партеногенетическому развитию, морфологически напоминает зиготу: большая вакуоль исчезает, цитоплазма становится пенистой, ядро сильно увеличивается в размере и занимает центральную часть клетки. Характер заложения перегородок при её первых делениях не всегда соответствует типу *Graminad* и, следовательно, форма 4-х клеточного проэмбрио может быть Т – образной, изобилатеральной, радиальной или линейной. Таким образом, в отличие от амфимиктических зародышей у апомиктов на первых этапах развития отсутствует строгая детерминация морфогенетических процессов. Однако, на более поздних стадиях с запуском процессов дифференциации, существенных

различий между этими двумя зародышами не существует. (Шишкинская, Юдакова, Тырнов, 2004).

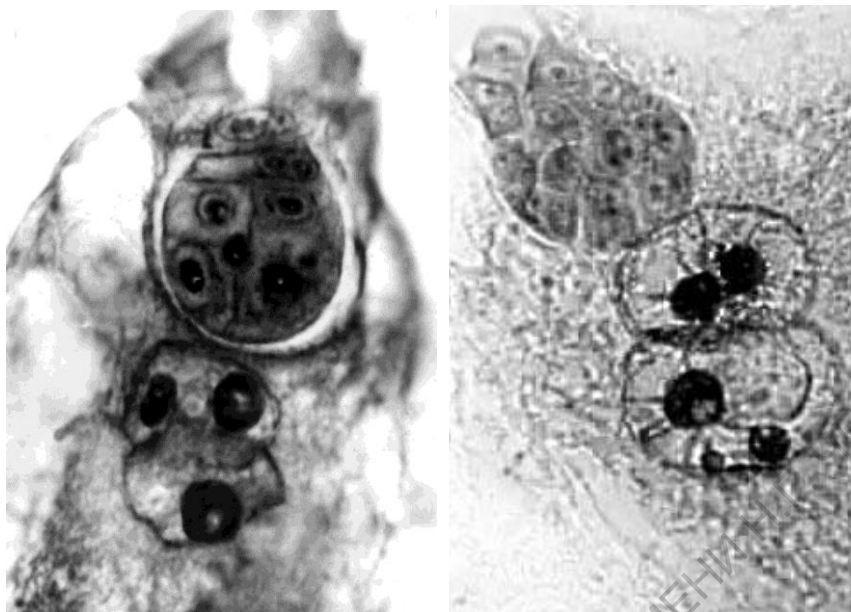


Рис. 8. Развитие партеногенетического зародыша до начала эндоспермогенеза в зародышевый мешок (*Poa pratensis*)

**Апогаметия.** В соответствии с типом клеток женского гаметофита, которые дают начало зародышу, различают синергидную, антиподальную и эндоспермальную апогаметию (Czapik, 1999; Камелина, 1997, 2000; Солнцева, 1997; Батыгина, Виноградова, 2007; Solntseva, 2007). В то же время в эмбриологической литературе неоднократно ставился вопрос не только о правомерности выделения апогаметии в отдельный тип развития зародыша, но и о принципиальной возможности развития зародыша из типичных синергид или антипод (Nogler, 1984; Czapik, 1999; Shishkinskaya, Yudakova, 1999).

В качестве аргумента в пользу концепции развития апогаметических зародышей из дифференцированных клеток мегагаметофита, как правило, приводят примеры деления клеток яйцевого аппарата, в которых отчетливо были выражены морфологические структуры, характерные для синергид. Так, у *Trillium camschatcense* (Наумова, Яковлев, 1975) в базальных клетках апогаметических проэмбрио присутствовал нитчатый аппарат, характерный для синергид, а у *Lilium martagon* (Cooper, 1943) зарегистрировано деление в клетке с типичной для синергиды вакуолизацией. Однако такие примеры единичны и, чаще всего, заключение о синергидном или антиподальном происхождении зародыша основывается лишь на его положении внутри зародышевого мешка. Именно в связи с этим некоторые исследователи считают возможность развития зародыша из типичных синергид и антипод мало обоснованной (Nogler, 1984; Shishkinskaya, Yudakova, 1999; Шишкинская, Юдакова, Тырнов, 2003, 2005). По их мнению, предпосылкой апогаметии является трансдетерминация, вследствие которой инициальные клетки синергид или антипод дифференцируются по типу яйцеклетки (рис.9). G.A.Nogler (1984)

подчеркивал, что дополнительные зародыши не могут формироваться в мегagamетофитах, где есть высокоспециализированные синергиды и антиподы. Для того чтобы дать начало зародышу эти клетки должны пройти процесс «дедифференциации», реальность которого у него вызывает большие сомнения. С другой стороны, как у половых, так и у апомиктических видов неоднократно были описаны случаи развития в зародышевом мешке вместо синергид и антипод «яйцеклеткоподобных» клеток (Fagerlind, 1944b; Hair, 1956; Хохлов, Зайцева, Куприянов, 1978; Shishkinskaya, Yudakova, 1999; Виноградова и др., 2004; Vinogradova et al., 2005; Батыгина, Виноградова, 2007 и др.). Более вероятно, что именно они дают начало дополнительным зародышам.

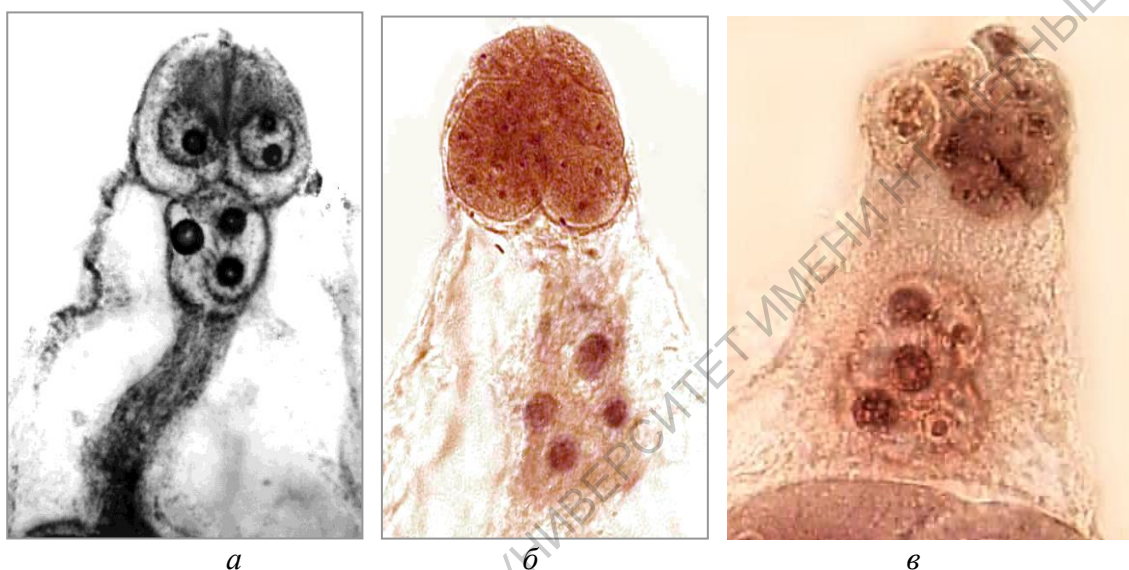


Рис. 9. Зародышевые мешки: а – с яйцеклеткоподобной клеткой вместо одной из синергид; б, в – с двумя партеногенетическими зародышами в микропилярной части

Подтверждением невозможности развития зародыша из типичных синергид могут служить результаты экспериментов по культивированию *in vitro* изолированных яйцеклеток, синергид и центральных клеток аллоплазматических партеногенетических линий пшеницы (Kumlehn et al., 2001). На искусственной питательной среде деление яйцеклеток наблюдали уже через несколько часов от начала культивирования, тогда как ни одного случая деления синергид и центральной клетки зарегистрировано не было.

Для обозначения клеток, которые функционально соответствуют яйцеклетке, но имеют некоторое сходство, в том числе и топографическое, с другими клетками зародышевого мешка, В.С.Тырнов (2000) предлагает термин «гаметоиды», используемый в эмбриологии животных (Ригер, Михаэлис, 1967). Если же развитие зародыша возможно только из гаметоидных клеток (гаметоидов), то в этом случае использование термина «апогаметия» не правомерно, поскольку этот термин имеет совершенно иной смысл (греч. *apo* – без, *gameta* – гамета). Сущность явления более полно отражает предложенный В.С.Тырновым (2000) термин «гаметоидный партеногенез».

Безусловно, разрешение спорных вопросов, касающихся проблем классификации апомиксиса, и места апогаметии в системе репродукции, в

частности, требует проведения дополнительных и более детальных исследований. Подавляющее большинство видов покрытосеменных растений характеризуется крайне низкой частотой апогамии, в связи с этим выстроить у них последовательную картину событий на основе темпоральной фиксации материала, как это принято в классических эмбриологических работах, очень сложно. Необходим поиск модельных объектов с высокой частотой образования апогамических зародышей и использование таких методов исследования, которые позволяли бы анализировать как можно большее количество материала или проводить прижизненные наблюдения процесса эмбриогенеза.

### 1.3 Особенности эндоспермогенеза при апомиксисе

Если развитие зародыша при апомиксисе происходит без оплодотворения, то развитие эндосперма может происходить двумя путями: либо автономно, либо в результате оплодотворения. Автономное развитие эндосперма наблюдается у большинства апомиктичных видов сложноцветных. В других семействах, автономные апомикты, встречаются достаточно редко. Как правило, всем апомиктичным видам рода свойственно либо автономное, либо псевдогамное развитие эндосперма. Роды, у которых обнаружены оба способа образования эндосперма, встречаются крайне редко (Шишкинская, Юдакова, Тырнов, 2004).

**Автономный эндоспермогенез.** Автономное развитие эндосперма наблюдается у большинства апомиктичных видов сложноцветных. В других семействах автономные апомикты встречаются реже (Кашин, Шишкинская, 1999).

Несмотря на отсутствие у автономных апомиктов оплодотворения, пыльца у них редко бывает полностью стерильной. Исключение составляют *Antennaria alpine* и *Nardus stricta*. У последнего наблюдается сильная степень мужской стерильности, вплоть до генерации пыльников.

Плоидность автономного эндосперма весьма изменчива, что связано, в основном, с различиями в числе полярных ядер и характере их слияния. У *Crepis*, например, наблюдали формирование  $2n$  и  $4n$  эндосперма из свободных и слившихся ядер соответственно. Таким образом, слияние полярных ядер не является непременным условием начала автономного развития эндосперма. Причиной изменения плоидности эндосперма может стать также эндодупликация (Кашин, Шишкинская, 1999).

**Псевдогамия.** При псевдогамных типах апомиксиса для инициации развития эндосперма необходимо оплодотворение полярных ядер. Псевдогамия характерна для большинства апомиктов семейства *Rosaceae* (исключение – *Alchemilla*, *Aphanes*) *Poaceae* (исключение – *Calamagrostis*, *Cartaderia jubata*, *Lamprothyrus*) и ряда других. Характерным примером псевдогамного апомикта является род *Poa*, у которых формирование эндосперма, а, следовательно и жизнеспособных семян происходит только после оплодотворения полярных ядер. В зародышевых мешках неопылённых цветков *Poa granitica* зародыши

достигали 42-х клеточной стадии, но затем в отсутствии эндосперма погибали (Хохлов, 1970).

В ходе развития ткани эндосперма начальная ploидность его клеток может изменяться за счёт эндодупликаций и эндомитозов, что наблюдается и у половых видов. Степень полиploидности псевдогамных апомиктов меняется даже в более широких пределах, чем у автономных апомиктов. Особенно значительное варьирование уровня ploидности эндосперма отмечается у гибридов апомиктов и половых растений. Некоторые апомикты обнаруживают только один уровень ploидности эндосперма (*Hypericum perforatum*). Соотношение в первичном ядре эндосперма материнских и отцовских геномов играет важную роль для нормального развития семени. У половых видов таким соотношением является два материнских генома к одному отцовскому (2м:1о). Псевдогамные растения обладают различными механизмами, регулирующими соотношение родительских геномов в эндосперме:

- 1) оплодотворение одного нередуцированного полярного ядра редуцированной мужской гаметой;
- 2) оплодотворение двух свободных нередуцированных полярных ядер, каждого – одной редуцированной мужской гаметой;
- 3) оплодотворение двух слившихся нередуцированных полярных ядер одной нередуцированной мужской гаметой;
- 4) оплодотворение двух слившихся полярных ядер двумя спермиями.

Характерной особенностью многих псевдогамных апомиктов является преждевременный эмбриогенез. Преждевременная эмбриония рассматривается многими эмбриологами, как механизм, страхующий растение от оплодотворения. Однако как считает A.Nogler (1984), отсутствие оплодотворения не связано напрямую с ранним временем начала эмбриогенеза, а обусловлено возникновением барьера, препятствующего проникновению спермия в яйцеклетку. По его мнению, таким барьером может быть структурно-изменённая оболочка яйцеклетки.

У автономных апомиктов встречаются нормальная и преждевременная эмбриония, однако последняя, как правило, превалирует. Важность преждевременной эмбрионии очевидна. Деление яйцеклетки до цветения делает оплодотворение невозможным и блокирует формирование гибридного потомства. Однако она не может находиться в причинной связи с партеногенезом. Это мнение подтверждается тем фактом, что псевдогамные апомикты, у которых деление яйцеклетки наблюдается только после оплодотворения полярных ядер, производят не больше гибридного потомства, чем псевдогамные апомикты с преждевременной эмбрионией.

Что касается возможности автономного развития эндосперма у псевдогамных видов, то здесь можно провести параллель с эндоспермогенезом у линий кукурузы с редуцированным партеногенезом. В части зародышевых мешков этих линий при отсутствии опыления одновременно с партеногенетическим развитием зародыша или независимо от него шел автономный эндоспермогенез. При этом обычно только первые (одно-два) деления протекали нормально, а затем проявлялись аномалии: ядра



располагались отдельными группами и значительно варьировали по размеру. Иногда наблюдается ранний цитокenez, в результате которого возникают разные по величине многоядерные клетки. Аналогичные явления были отмечены и у дикорастущих апомиктичных злаков, в том числе у мятликов и овсяниц (Шишкинская, Юдакова, Тырнов, 2004). На причину, которая может вызывать раннее клеткообразование в эндосперме, указывают D.Naig и M.Westoby (1999). Преждевременное заложение перегородок в эндосперме в разных вариантах скрещиваний диплоидов с их автотетраплоидами они считают результатом избытка материнских генов. С этой точки зрения полное отсутствие генетической информации отцовского организма при автономном развитии эндосперма у псевдогамных апомиктов может тем более приводить к аналогичному эффекту. Можно предположить, что необходимый для инициации развития уровень пloidности эндосперма достигается и без участия спермиев, но в дальнейшем отсутствие геномного импринтинга не позволяет этой ткани нормально завершить свое развитие. Скорее всего, как и у кукурузы при редуцированном партеногенезе, автономный эндосперм позднее дегенерирует. Таким образом, описанные аномалии развития эндосперма могут служить косвенным доказательством возможности автономного эндоспермогенеза у псевдогамных апомиктов (Шишкинская, Юдакова, Тырнов, 2004).

## **2. ДИАГНОСТИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ АПОМИКСИСА У ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ**

В 1968 году С.С.Хохлов впервые опубликовал в научной литературе список признаков, которым можно руководствоваться в работах по ускоренному выявлению апомиктичных видов. Все признаки разбиты на 4 группы по характеру методов, которыми они выявляются (Куприянов, 1989).

К первой группе – таксономических и ботанико-географических признаков, отнесены те признаки, которые могут быть получены из литературных источников, дающих общую характеристику тех или иных видов растений (описание флоры, определителей, общих и специальных работ по систематике, экологии и географии растений). Признаки этой группы основаны на принадлежности вида к семействам и родам, в которых зафиксированы случаи апомиктичного размножения, его широком географическом распространении или расселения вида в новых эколого-географических областях.

Полученные в результате такого анализа данные, могут помочь выявить в каких систематических группах можно предположить существование видов и форм с апомиктичным способом размножения.

Во вторую группу – биоморфологических признаков – входят признаки, основанные на особенностях морфологии растений (например: редукция венчика или числа тычинок, наличие у растения цветков одного пола). Такие признаки частично могут быть заимствованы из литературы, но главное,

должны быть получены при непосредственном исследовании биологии и морфологии объекта.

В третью группу – генетических признаков – включены признаки, для выявления которых, необходимы постановка специальных генетических экспериментов и проведение определённого типа скрещивания и генетического анализа потомства. При этом признаки определяют на основе анализа числа хромосом, характера расщепления гибридов во втором поколении, высокой степени изменчивости при воздействии мутагенами и физиологически активными веществами и так далее.

Четвёртую группу составляют – цитоэмбриологические признаки, которые могут быть обнаружены с применением специальных методик микроскопического исследования процессов, происходящих в репродуктивных органах растений (рис.9). В этой группе выделяют подгруппы в зависимости от того, исследование каких репродуктивных органов проводится. Так, при анализе зрелых зародышевых мешков возможными признаками апомиксиса могут быть:

- 1) нарушение полярности расположения и дифференциации элементов зародышевого мешка;
- 2) Зародышевые мешки в разных семязачатках имеют различное число ядер;
- 3) пяти- и четырёхъядерное строение зародышевого мешка;
- 4) двухъядерное строение зародышевого мешка;
- 5) развитие зародыша при отсутствии зародышевого мешка;
- 6) наличие нескольких яйцевых аппаратов в одном зародышевом мешке;
- 7) слабая дифференциация элементов зародышевого мешка.

При исследовании процесса оплодотворения к признакам апомиксиса относят:

- 1) отсутствие признаков проникновения пыльцевой трубки в зародышевом мешке, наличие неповреждённых и долгосохраняющихся синергид даже при многоклеточном зародыше;
- 2) отсутствие слияния ядра спермия, проникшего в яйцеклетку с ядром яйцеклетки;
- 3) застание микропиле до созревания зародышевого мешка.

При изучении мегagamетофитогенеза, обращают внимание на:

- 1) образование нескольких зародышевых мешков в одном семязачатке;
- 2) образование зародышевого мешка из соматической клетки нуцеллуса;
- 3) дегенерация зародышевого мешка, образовавшегося из клетки тетрады;
- 4) образование вместо зародышевого мешка восьми отдельных клеток.

При рассмотрении состояния полярных ядер и эндосперма признаками апомиксиса могут быть:

- 1) образование более чем двух полярных ядер за счёт уменьшения числа синергид и антипод;
- 2) отсутствие слияния полярных ядер при образовании эндосперма;
- 3) слияние более двух полярных ядер в одно центральное ядро;
- 4) соматическое число хромосом ( $2n$ ) в делящихся ядрах эндосперма;

5) деление центрального ядра и образование ядер эндосперма в неопыленных цветках;

При изучении микро- и макроспорогенеза, а так же состояния пыльцы учитывают такие признаки как:

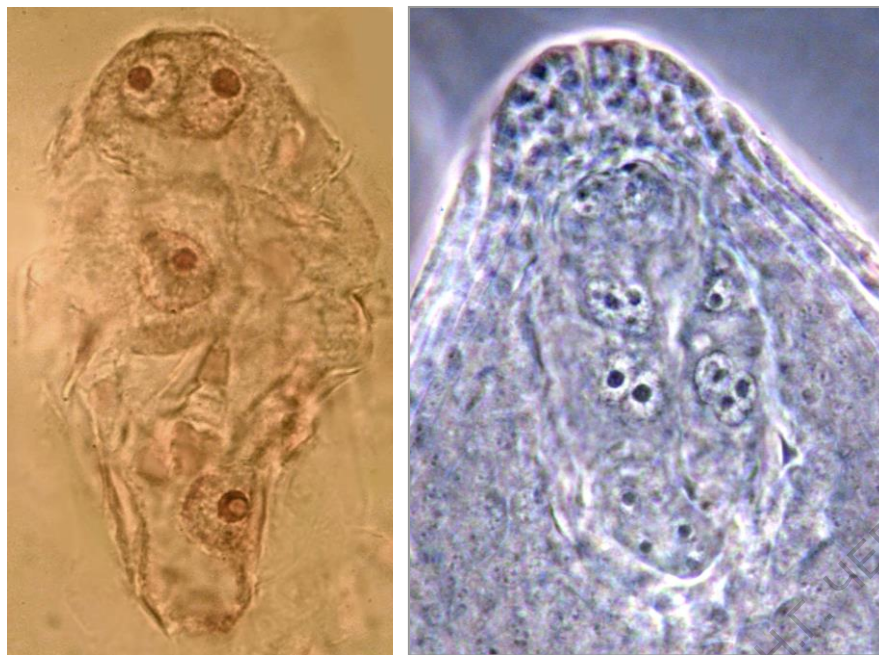
- 1) семигетеротипическое деление в первом делении мейоза, в результате чего образуются уни- и поливаленты, наряду с бивалентами, и добавочные ядра и клетки разных размеров с разным числом хромосом (ниже и выше диплоидного числа);
- 2) образование реституционных ядер в первом делении мейоза;
- 3) полное выпадение мейоза и замещение его митозом;
- 4) образование диад вместо тетрад;
- 5) дегенерация всех клеток тетрад, возникших из археспориальных клеток;
- 6) слияние ядер двух соседних клеток тетрады;
- 7) образование тетрад или диад мегаспор из неархеспориальных клеток;
- 8) морфологическая неоднородность пыльцы (наличие карликовых, гигантских, и нормальных пыльцевых зёрен с одним, двумя или большим числом ядер);
- 9) дегенерация пыльцы: пыльцевые зёрна, деформированные и пустые;
- 10) полное отсутствие пыльцы в пыльниках.

При анализе зародыша признаками апомиксиса являются:

- 1) образование многоклеточного зародыша, а в некоторых случаях и эндосперма до цветения;
- 2) образование многоклеточного зародыша в неопылённых цветках;
- 3) наличие многоклеточного зародыша при неразделившемся центральном ядре зародышевого мешка;
- 4) развитие двух или более зародышей из клеток нуцеллуса и интегументов;
- 5) развитие двух зародышей в одном зародышевом мешке;
- 6) развитие зародышей в двух или нескольких зародышевых мешках одного семязачатка;
- 7) развитие зародыша при отсутствии в семязачатке зародышевого мешка.

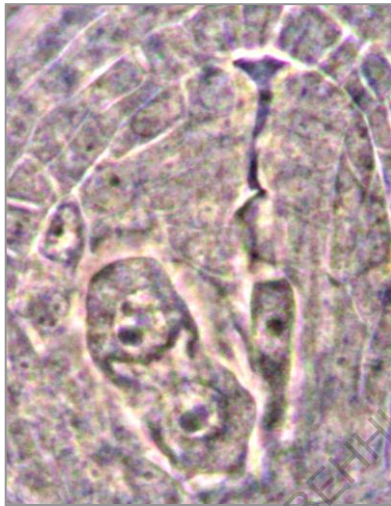
Несмотря на то, что выявление цитозембриологических признаков является наиболее длительным и трудоёмким данные, полученные в результате таких исследований, являются наиболее достоверными. Так, из 61 признака, представленного в рассмотренной концепции, 35 признаков являются цитозембриологическими.

Однако, как отмечал сам С.С.Хохлов (1978), наличие одного или даже нескольких из перечисленных признаков не всегда может служить подтверждением апомиксичности изучаемого вида (Хохлов, Зайцева, Куприянов, 1978).



*a*

*б*



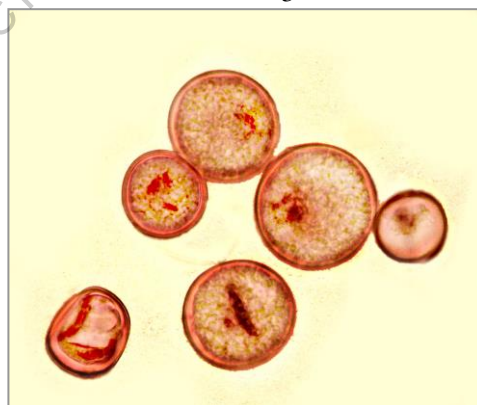
*в*



*г*



*д*



*e*

*Рис. 9.* Цитоэмбриологические признаки апомиксиса:

*a* – нарушение полярности расположения ядер в четырехъядерном зародышевом мешке; *б* – образование нескольких зародышевых мешков в одной семязачатке; *в* – развитие апоспорического зародышевого мешка рядом с халазальной мегаспорой; *г* – зародышевый мешок с тремя полярными ядрами; *д* – деление ядра центральной клетки в зародышевом мешке без следов проникновения в него пыльцевой трубки; *e* – морфологическая неоднородность пыльцы

### **3. СТЕПЕНЬ РАСПРОСТРАНЕНИЯ И ФОРМЫ АПОМИКСИСА У ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ**

Период наиболее интенсивных исследований по выявлению апомиктических форм у покрытосеменных растений наблюдался в 40-60 годы XX века. В это время апомиксис был установлен у достаточно большого количества видов, определены ареалы распространения многих из них. В 1957 году Р.А.Frixell в своей обзорной работе представил первый список апомиктических видов, в который вошли 282 вида из 105 родов, принадлежащих 39 семействам. Однако уже через 10 лет в 1967 г. С.С.Хохлов привел сведения о наличии апомиксиса у 757 видов 290 родов 89 семейств, а в 1978 г. дополнил перечень апомиктов до 1079 видов 372 родов 94 семейств (Хохлов и др., 1978). В список С.С.Хохлова с соавт. (1978) были включены виды не только с регулярными диплоидными формами апомиксиса, но и с нерегулярными гаплоидными, а также виды, у которых апомиксис установлен экспериментально, но форма его неизвестна. В последующие годы значительно снизилась интенсивность исследований по выявлению апомиктических видов: внимание ученых, занимающихся проблемами апомиксиса, в основном фокусировалось на генетических аспектах этого явления. Последняя сводная работа о видах с диплоидными формами апомиксиса была представлена J.Carman в 1995 г. Список апомиктов включал 406 видов из 126 родов 35 семейств. К сожалению, этот перечень, как признавал и сам автор, был далеко не полным. В частности, в нем отсутствовали некоторые виды с регулярными формами апомиксиса из списка С.С.Хохлова с соавт. (1978), а также апомиктические виды, которые к этому времени были описаны рядом российских авторов. Таким образом, на сегодня не только не установлен способ репродукции у огромного количества видов покрытосеменных, но и до сих пор не составлен полный перечень видов, у которых апомиксис уже обнаружен. Все это не позволяет сделать окончательные выводы о реальной степени распространения апомиксиса у растений.

#### **3.1. Закономерности распределения апомиктических видов в системе покрытосеменных растений**

Апомиктические формы обнаружены в самых различных частях системы покрытосеменных. По мнению С.С.Хохлова (1978), это свидетельствует о том, что переход на апомиксис отражает одну общую тенденцию в эволюции цветковых. Эта тенденция «реализуется в разных семействах с разной степенью вероятности и разными путями» (Хохлов, 1978). Особенно много апомиктов в эволюционно молодых и прогрессивных систематических группах (Хохлов, 1967, 1970; Хохлов, Малышева, 1970). Наибольшее количество апомиктических видов зарегистрировано в восьми семействах: Asteraceae, Fabaceae, Liliaceae, Orchidaceae, Poaceae, Rosaceae, Ranunculaceae, Rutaceae (Хохлов, 1978; Carman, 1995; Czapik, 1996, 2000). Лидерами по числу апомиктических родов и видов являются семейства злаков (146 видов 37 родов) и сложноцветных (121 вид 18

родов) (Carman, 1995, 1997). В соответствии с данными J.Carman (1995), из 406 апомиктичных видов более половины (65,7%) являются представителями этих двух семейств. Оба семейства согласно современным представлениям стоят на вершине филогенетического древа покрытосеменных растений.

Наблюдается приуроченность разных форм апомиксиса к определенным систематическим группам. Виды одного рода или даже близких родов имеют, как правило, одну и ту же форму апомиксиса. В пределах одного семейства разные роды могут иметь разные формы апомиксиса, но в то же время каждое семейство характеризуется своим спектром, особым набором и количественным соотношением форм апомиксиса (Хохлов, 1978). Апоархеспория обычно сочетается с псевдогамией, апоспория и диплоспория – с автономным развитием эндосперма.

У однодольных преобладает апоархеспория и псевдогамия. Автономный апомиксис в этом классе покрытосеменных растений встречается редко. Он отмечен у *Calamagrostis*, *Cenchrus*, *Eremopogon*, *Hierochloë*, *Lamprothyrus*, *Nardus*, *Poa*, *Potamogeton* и *Themeda* (Grün, 1955; Brown, Emery, 1957; Rychlewski, 1961; Weimark, 1967a,b; Bhanwra, Choda, 1981; Connor, Dawson, 1993; Czapik, 2000).

У двудольных растений наблюдается большее разнообразие типов апомиксиса. Например, для розоцветных характерны апоархеспория и псевдогамия, для сложноцветных – автономные формы апомиксиса на базе апоархеспории и диплоспории (Nogler, 1984; Шишкинская, Юдакова, Тырнов, 2004; Кашин, 2006).

Апомиксис свойственен, прежде всего, видам, которым присущи сложные сближенные соцветия (Asteraceae, Orchidaceae, Poaceae) или многосемязчатковые завязи (Fabaceae, Ranunculaceae, Rosaceae). С большей частотой он встречается в таксонах с нестабильными, отклоняющимися от Polygonum-типа, зародышевыми мешками (Ермаков, 1992). Если в семействах, у которых гаметофитогенез осуществляется исключительно по типу Polygonum, частота апомиксиса составляет лишь 19,6%, то в семействах, характеризующихся различными вариантами развития тетраспорического зародышевого мешка, она достигает 67-100%. Основываясь на этой закономерности, И.П.Ермаков (1992) высказал предположение о том, что практически все типы развития зародышевого мешка за исключением Polygonum-, Allium- и Adoxa-типа являются в высокой степени неустойчивыми и, скорее всего, представляют собой промежуточные стадии образования апомиктичных типов зародышевых мешков.

Апомикты обычно относятся к перекрестно опыляющимся многолетникам. Кроме того, они часто встречается у раздельнополых видов. Все апомиктичные растения, изученные генетически, оказались высокогетерозиготными. Большинство апомиктов являются межвидовыми гибридами или потомками гибридов. Высокий уровень гибридизации наблюдается в семействах Asteraceae, Poaceae и Rosaceae, и именно эти семейства содержат 75% всех известных апомиктичных родов. В семействах, у которых низок уровень гибридизации, таких как Apiaceae, Brassicaceae,

Solanaceae (Ellstrand et al., 1996; Carman, 1997), апомиксис встречается крайне редко.

Практически все апомикты – полиплоиды, тогда как их половые сородичи, как правило, диплоидны (Nogler, 1984). Примеры апомиктических диплоидных растений весьма немногочисленны. Это – *Boechera (Arabis) holboellii* (Böcher, 1951; Naumova et al., 2001; Sharbel, Mitchell-Olds, 2001), *Hierochloë australis* (Weimarck, 1967a), *Tribolium echinatum*, *T. utriculosum*, *T. uniolae* (Visser, Spiess, 1994). Кроме того, есть основания полагать, что эти виды, скорее всего, являются палеополиплоидами (Bicknell, Koltunow, 2004).

В большинстве случаев апомикты имеют четный уровень плоидности, но описаны и нечетные полиплоиды. Триплоидные апомиктические формы зарегистрированы у *Crepis*, *Erigeron*, *Malus* (Holmgren, 1919), *Chondrilla* (Bergman, 1950) и *Taraxacum* (Richards, 1970). Иногда уровень плоидности может быть очень высоким, например, 10х у *Antennaria alpina* ( $2n=84$ ) и 38х у некоторых видов *Poa* ( $2n=266$ ) (Nogler, 1984). В то же время следует отметить, что четкой связи апомиксиса с определенным уровнем плоидности не наблюдается. Например, у *Poa pratensis*, формы с  $2n=36$  являются факультативно апомиктическими, а формы с более высоким числом хромосом ( $2n=90$ ) – половыми (Кордюм, 1970). Кроме того, апомиктическим видам свойственна внутривидовая и межвидовая кариотипическая изменчивость.

Варьирование уровня плоидности внутри апомиктических популяций описано у *Pilosella aurantiacum* (Skalinska, 1967) и некоторых представителей рода *Poa* (Akerberg, 1941; Löve, 1952; Жиров, 1966; Мирошниченко, Аврасина, 1975). У растений *Poa pratensis*, собранных с участка 400-500 м<sup>2</sup>, числа хромосом варьировали от  $2n=42$  до  $2n=116$ . У *Poa irrigata* на участке размером 10 м<sup>2</sup> были обнаружены растения с  $2n=82, 84, 87, 91, 95, 98, 105, 108, 111, 112, 113, 119$ , а внутри ареала этого вида выявлен почти непрерывный анеуплоидный ряд от  $2n=22$  до  $2n=147$  (Löve, 1952).

Межвидовая кариотипическая изменчивость зарегистрирована у *Bouteloua curtipendula* (Gould, Kapadia, 1964), *Dichanthium intermedium* (Wet de, 1968; Wet de, Harlan, 1970), *Pilosella officinarum* (Turesson, Turesson, 1960; Gadella, 1984, 1992), *P. aaurantiacum*, *P. pratense* (Skalinska, 1967), *Poa alpina* (Nygren, 1954a; Muntzing, 1965), *P. granitica* (Skalinska, 1959), *P. pratensis* (Лебедева, Холмс, 1987), *Potentilla gracilis* (Clausen et al., 1940), *P. argentea* (Asker, 1970), *Taraxacum palustre* (Malecka, 1973). У различных биотипов *Poa alpina* числа хромосом варьировали от 14 до 57 (Nygren, 1954; Muntzing, 1965), у *P. granitica* – от 64 до 94 (Skalinska, 1959), а у сортовых популяций *P. pratensis* – от 7 до 70 (Лебедева, Холмс, 1987).

Наличие тесных взаимоотношений апомиктического способа репродукции с полиплоидией и гибридизацией стало очевидным, начиная с самых первых работ по проблеме апомиксиса. В то же время до сих пор вопрос о том, является апомиксис причиной или следствием этих процессов, не имеет однозначного ответа (Rosenberg, 1917, 1927; Holmgren, 1919; Stebbins, 1941,

1949; Gustafsson, 1946-1947; Хохлов, 1965, 1966; Wet de, 1971a,b; Nogler, 1984; Asker, Jerling, 1992 и др.).

Одним из способов восстановления фертильности полиплоидов и гибридов с несбалансированным числом хромосом является их переход на апомиктический способ репродукции. В этом случае апомиксис представляет собой следствие полиплоидии и гибридизации. С другой стороны, факультативный апомиксис сам может стать причиной повышения плоидности потомства за счет формирования нередуцированных мужских и женских гамет и их последующего участия в оплодотворении. Тесная связь апомиктического способа репродукции с полиплоидией и гибридизацией послужили основой для разработки различных гипотез о причинах происхождения апомиксиса: «гибридной» теории (Ernst, 1918), «полиплоидной» гипотезы (Thomas, 1940), модели регулирования плоидности (Quarin et al., 2001), гипотезы дубликатно-генной асинхронности (Carman, 1997). Все «за» и «против» этих гипотез более подробно будут рассмотрены в следующей главе. Здесь же хотелось бы отметить, что вне зависимости от причинности связи апомиксиса с авто- и аллополиплоидией, эта связь дает растениям несомненные преимущества, (Шишкинская, Юдакова, Тырнов, 2004). Во-первых, аллополиплоиды, возникающие на основе гибридизации между хорошо дифференцированными родственными формами, изолированными на диплоидном уровне, размножаясь апомиктично, обычно осваивают новые экологические ниши. Таким образом, расширение ареала вида происходит без вытеснения диплоидов из привычных мест обитания. Во-вторых, образование сложных агамных комплексов, включающих расы или экотипы одного или нескольких близких видов с разными уровнями плоидности и разными способами репродукции, создает исключительно благоприятную среду для видообразования благодаря усилению и разнообразию информационных потоков, участвующих в процессах воспроизводства. И, наконец, полиплоидия облегчает включение в геном чужеродной генетической информации (интрогрессию), а апомиксис за счет партеногенетического развития нередуцированных яйцеклеток позволяет сохранить и воспроизвести обогащенные новой информацией полиплоиды.

### **3.2. Степень распространения и формы апомиксиса у злаков**

В семействе злаков, являющимся объектом нашего исследования, гибридизация и полиплоидия играли ведущую роль в эволюционном преобразовании видов (Цвелев, 1987; 2005). Неслучайно, что именно, это семейство является лидером по числу апомиктических форм. Согласно последним уточненным данным (список апомиктов, представленный в работе Н.А.Шишкинской, О.И.Юдаковой и В.С.Тырнова (2004), с дополнениями: Wan-Ting Fang, 2002; Yuohua Ma et al., 2002; Yudakova, Shakina, 2007) апомиксис зарегистрирован у 212 видов 49 родов злаков. Причем, в распределении апомиктических видов наблюдается следующая закономерность: в древних таксонах апомикты отсутствуют, а в более молодых группах их количество возрастает от нижестоящих к вышестоящим ветвям системы (Хохлов, Малышева, 1970).



До недавнего времени ни у одного представителя подсемейства Бамбукообразные злаки (*Bambusoideae*)\* апомиксиса обнаружено не было. Лишь в 2003 г. появилось первое сообщение о возможности апомиктического завязывания семян у *Melocanna baccifera* – представителя трибы *Bacciferae* (Ramanayake, Weerawardena, 2003). Все остальные апомиктические виды сосредоточены в подсемействе Настоящие злаки (*Pooideae*). Наиболее богаты апомиктами трибы *Andropogoneae* (39 видов 13 родов), *Poeae* (51 вид 6 родов) и *Panicaceae* (97 видов 14 родов).

Апоархеспория является самой распространенной формой апомиксиса у злаков. Из 212 апомиктических видов злаков она зарегистрирована у 171 (Шишкинская, Юдакова, Тырнов, 2004; Wan-Ting Fang, 2002; Yuohua Ma et al., 2002; Yudakova, Shakina, 2007). Дифференциация инициальных клеток зародышевых мешков из соматических клеток нуцеллуса может происходить как до начала мейоза в материнских клетках мегаспор, так и на разных стадиях мегаспорогенеза. Количество апоархеспорических мегагаметофитов в разных семязачатках варьирует от 1 до 10. При формировании множественных мегагаметофитов зрелости чаще всего достигает один, реже два или три. Нередко при апоархеспории в одном семязачатке одновременно формируются и нередуцированные, и редуцированные зародышевые мешки. Такая ситуация описана у *Alleteropsis cimicina* (Venkateswarlu, Devi, 1965), *Buchloë dactyloides* (Brown, Emery, 1958), *Capillipedium huegelii* (Shoda, Bhanwra Ravinder, 1980), *Cenchrus ciliaris* (Bharathi et al., 1991), *Dichantium annulatum* (Gupta, 1968), *Digitaria valida* (Purcell, 1965), *D. biformis* (Venkateswarlu, Devi, 1965), *Panicum deustum*, *P. laevifolium* (Hutchinson, Bashaw, 1964), *Pennisetum massaicum* (D'Cruz, Reddy, 1968), *Paspalum coryphacum* (Quarin, Urbani, 1990), *Setaria macrostachia* (Emery, 1957a,b).

В некоторых случаях тенденция к апоархеспории у вида остается не реализованной. Так, у *Hierochloë odorata* (Norstog, 1957), *Panicum coloratum* и *P. stapfianum* (Hutchinson, Bashaw, 1964) наблюдали образование в нуцеллусе рядом с генеративными элементами крупных вакуолизированных клеток, которые в дальнейшем не развивались, и в семязачатке функционировал только редуцированный зародышевый мешок. У *Dichantium aristatum* апоархеспорические мегагаметофиты достигали лишь двух-четырёхъядерной стадии (Knox, Heslop-Harrison, 1963).

Онтогенез нередуцированного апоархеспорического зародышевого мешка у апомиктических злаков может включать два (*Panicum*-тип) или три (*Poa*(*Hieracium*)-тип) митотических деления. В результате трех делений формируется восьмиядерный семиклеточный мегагаметофит, морфология которого не отличается от типичного для половых видов злаков зародышевого мешка *Polygonum*-типа. Образование таких мегагаметофитов характерно для большинства апомиктических видов злаков, в том числе представителей родов *Poa*, *Heteropogon*, *Paspalum*, *Bouteloua*, *Hierochloë* и др. (Шишкинская, Юдакова, Тырнов, 2004).

\* Здесь и далее классификация приводится в соответствии с системой злаков Н.Н.Цвелева (1987).

Мегагаметофитогенез, включающий только два последовательных митоза, приводит к формированию униполярного четырехъядерного зародышевого мешка без антипод. Этот тип развития апоархеспорического женского гаметофита характерен для представителей триб *Andropogoneae*, *Cynodonteae* и *Paniceae*, а именно для *Brachiaria brizantha* (do-Valle, Glienke, Leguizamon, 1994), *B. decumbens* (Naumova, de Bock, Wagenvoort, 1995), *Bothriochloa ischaemum* (Brawn, Emery, 1957), *B. pertusa* (Gupta, 1968), *Buchloë dactyloides* (Brown, Emery, 1958), *Capillipedium huegelii* (Shoda, Bhanwra Ravinder, 1980), *Chloris gayana* (Brown, Emery, 1958), *Cenchrus ciliaris* (Bharathi et al., 1991), *Dichanthium aristatum* (Knox, Heslop-Harrison, 1963), *Echinochloa stagnina* (Muniyamma, 1978), *Eremopogon folevatus* (Bhanwra Ravinder, Choda, 1981), *Eriochloa proura* (Venkateswarlu, Devi, 1965), *Heteropogon contortus* (Emery, Brawn, 1958), *Panicum dustum*, *P. laevifolium*, *P. maximum* (Warmke, 1954; Hutchinson, Bashaw, 1964), *Pennisetum polystachion* (Wang-Ting Fang, 2002), *Perotis hordeiformes* (Venkateswarlu, Devi, 1965), *Rhynchelytrum repens* (Wang-Ting Fang, 2002), *Setaria leucopila* и *S. villosissime* (Muniyamma, 1978), *Themeda triandra* (Brawn, Emery, 1957). Образование четырехъядерного зародышевого мешка считают более прогрессивным признаком по сравнению с формированием нередуцированного восьмиядерного мегагаметофита, который типичен для недавно произошедших апомиктов (Reddy, 1977).

Наряду с апоархеспорией у злаков зарегистрированы диплоспория *Taraxacum*-типа (*Elymus rectisetus* – Carman, Wang, 1991; *Paspalum conjugatum* – Chao, 1980; *P. coryphaeum* – Quarin, Urbani, 1990; *P. minus* – Bonilla, Quarin, 1997) и *Ixeris*-типа (*Calamagrostis purpurea*, *C. lapponica*, *C. chalybaea* – Nygren, 1954b), а также апоспория *Antennaria*-типа (*Eragrostis curvula* – Voig, Bashaw, 1976; *Fingerhuthia africana* – Brawn, Emery, 1958; *Nardus stricta* – Rychlewski, 1961; *Poa alpigena*, *P. alpina*, *P. glauca*, *P. nemoralis*, *P. nervosa*, *P. palustris* – Кордюм, 1970; *Tripsacum dactyloides* – Farquharson, 1953, 1955, 1957; Шишкинская, Горюнова, 1971; *T. bravum*, *T. intermedium*, *T. lanceolatum*, *T. maizar*, *T. pilosum*, *T. zopilotense* – Leblanc, 1995).

Описаны случаи, когда у одного и того же вида нередуцированные зародышевые мешки формировались разными способами. У *Dichanthium annulatum* (Gupta, 1968; Reddy, D'Crus, 1969), *Pennisetum ciliare* и *P. massaicum* (D'Crus, Reddy, 1968) наблюдали одновременное образование восьмиядерных и четырехъядерных апоархеспорических мегагаметофитов. У 72-хромосомного *Tripsacum dactyloides* нередуцированный зародышевый мешок мог развиваться как из микропилярной клетки диады мегаспор, так и непосредственно из материнской клетки мегаспор, т.е. имели место и диплоспория *Taraxacum*-типа, и апоспория *Antennaria*-типа (Шишкинская, Горюнова, 1971). У *Saccharum spontaneum* и *S. officinarum* var. *vellai* наряду с диплоспорией *Taraxacum*-типа отмечена апоспория *Ixeris*-типа (Narayananaswamy, 1940).

Апомиктические виды злаков, в основном, характеризуются псевдогамией, при которой зародыш развивается партеногенетически, а для формирования эндосперма необходимо оплодотворение полярных ядер. Как правило, псевдогамия сопровождается преждевременной эмбрионией, т.е. инициацией

партеногенеза до оплодотворения полярных ядер в нераскрытых цветках. Преждевременный эмбриогенез типичен для большинства апомиктических видов *Poa* (Tinney, 1940; Scalinska, 1959; Мирошниченко, 1970; Кордюм, 1970; Шишкинская, Юдакова, 2000), *Panicum* (Hutchinson, Bashaw, 1964), *Paspalum* (Bennett, Bashaw, 1966; Singh, 1965; Yuohua Ma et al., 2002), а также зарегистрирован у *Brachiaria decumbens* (Naumova, de Bock, Wagenvoort, 1995), *Themeda triandra* (Brawn, Emery, 1957), *Tripsacum dactyloides* (Farquharson, 1955). Помимо преждевременной эмбрионии у некоторых псевдогамных апомиктов развитие зародыша может начинаться после инициации развития эндосперма (*Bothriochloa ischaetum* – Brawn, Emery, 1857; *Hierochloë odorata* – Weimarck, 1967b; *Panicum maximum* – Warmke, 1954; *Pennisetum ciliare* – Snyder et al., 1955; *P. dubium* – Gildenhuis, Brix, 1958).

Автономный апомиксис, при котором и зародыш, и эндосперм развивается без оплодотворения, встречается в семействе Poaceae довольно редко. Он зарегистрирован лишь у *Calamagrostis hakonensis*, *C. inexpansa*, *C. lapponica*, *C. nutkaensis*, *C. purpurea* (Nygren, 1949, 1954b), *Cenchrus echinatus* (Wan-Ting Fang, 2002), *Eremopogon folevatus* (Bhanwra Ravinder, Choda, 1981), *Hierochloë monticola* (Weimarck, 1967a), *Lamprothyrus peruvianum*, *L. hieronymi* (Connor, Dawson, 1993), *Nardus stricta* (Rychlewski, 1961), *Poa nervosa* (Grün, 1955), *Themeda triandra* (Brown, Emery, 1957). Несмотря на то, что при этой форме апомиксиса из цикла развития выпадают оба акта оплодотворения – и яйцеклетки, и центрального ядра, растения редко бывают андростерильными. Лишь в исключительных случаях автономный апомиксис сопровождается полной дегенерацией пыльцы и пыльников. Например, у некоторых европейских видов вейника материнские клетки микроспор сливаются и образуют плазмодий, заполняющий гнездо пыльников, пыльца не образуется, пыльники не выбрасываются (Nygren, 1949, 1954). У *Nardus stricta* мужской археспорий дегенерирует, несмотря на присутствие нормального тапетума, и к началу цветения пыльник превращается в пустой мешок (Rychlewski, 1961). Практически отсутствует фертильная пыльца в зрелых пыльниках и у *Poa nervosa* (Grün, 1955).

Многие из апомиктических злаков являются ценными кормовыми травами (*Andropogon*, *Brachiaria*, *Paspalum*, *Pennisetum*, *Poa*), но, к сожалению, у важных продовольственных культур регулярный апомиксис не встречается. По экспериментальным данным некоторые из культурных злаков обладают лишь потенциальной склонностью к апомиксису. Редуцированный партеногенез установлен у *Zea*, *Triticum*, *Secale*, *Hordeum*, *Oryza*, *Avena*, *Sorghum* (Хохлов, 1946; Модилевский и др., 1958; Рябинина, 1973; Тырнов, Завалишина, 1984; Zhou et al., 1993; Еналеева, Тырнов, 1994).

Как видим, к настоящему времени накоплена обширная информация об апомиксисе у злаков. Тем не менее, ее еще не достаточно для окончательной оценки степени распространения апомиксиса в этом семействе. Внимание ученых, как правило, привлекали роды злаков, которые содержат ценные сельскохозяйственные культуры. Многие виды дикорастущих злаков не исследованы эмбриологически вообще, и на предмет апомиксиса, в частности.

Практически не изучался вопрос о том, насколько широко апомиктичные виды представлены в растительных сообществах. Его решение важно не только для понимания закономерностей эволюции и филогенеза, но и для практического использования апомиксиса в селекции.

### 2.3. Закономерности распространения апомиктичных видов во флоре

Многочисленные, хотя и далеко не полные, сведения об апомиктах указывают на то, что половые и апомиктичные популяции характеризуются разными закономерностями распространения во флоре (Grant, 1981; Asker, Jerling, 1992; Hörandl, 2006). Ареалы апомиктичных видов покрытосеменных растений нередко во много раз превосходят ареалы своих предполагаемых половых предков. Зачастую половые сородичи распространены внутри крупных ареалов апомиктичных комплексов (*Antennaria* – Bayer, 1990; *Stevia* – Soejima et al., 2001; *Paspalum* – Urbani, 2002; *Taraxacum*, *Chondrilla* – Van Dijk, 2003; *Crepis*, *Dichanthium*, *Eupatorium*, *Parthenium*, *Ranunculus*, *Rubus* – Asker, Jerling, 1992). Однако есть основания полагать, что такое распределение амфимиктичных и апомиктичных форм характерно только для более «древних» апомиктов (Asker, Jerling, 1992), в то время как имеющие более позднее происхождение «юные» апомиктичные виды (*Bouteloua*, *Hieracium* и др.), напротив, распространены внутри более широких ареалов половых предковых видов (Grant, 1981).

Установлено, что апомиктичные популяции, как растений, так и животных, преобладают среди колонизаторов, которые успешно осваивают «новые» территории с нетипичными для них условиями обитания (Cuellar, Kluge, 1972; Brown, Marshall, 1981; Price, Jain, 1981; Selander, 1983; Husband, Barrett, 1991; Doums et al., 1997; Viard, Justy, Jarne, 1997; Ostrowski et al., 2000). Апомиктичные гибридогенные полиплоиды чаще обнаруживаются на территориях, которые в недавнем прошлом претерпели изменения климата или антропогенное воздействие (Stebbins, 1971; Кашин, 1998). Имеются сведения и о том, что половые формы при экспансии новых территорий, условия среды которых значительно отличаются от оптимальных для данного вида, могут переключаться на апомиктичный способ репродукции (Amsellem et al., 2001).

Большинство исследователей отмечают, что апомикты обитают преимущественно в северных широтах и высоко в горах (Stebbins, 1950; Richards, 1997; Bierzychudek, 1985; van Dijk, 2003 и др.). Приуроченность апомиктичных видов к северным широтам и большим высотам получила название «географический партеногенез» (Vandel, 1928). Интересно, что аналогичные закономерности отмечены и для партеногенетических видов животных (Bell, 1982; Haag, Ebert, 2004; Kearney, 2005). В частности, с моделью географического партеногенеза, согласуется распределение разных способов репродукции у цикадок (некоторые виды рода *Empoasca*) и стрекоз (*Ischnura hastate*) (Викторов, 2006).

Причины «географического партеногенеза» ученые объясняют по-разному, при этом нередко исходя из диаметрально противоположных представлений об адаптивных возможностях апомиктов. Так, L. van Valen

(1973) считает, что апомиктические формы занимают северные регионы и высокогорье в силу своей слабой конкурентной способности по сравнению с половыми видами. Согласно, разработанной им гипотезе «Черной королевы» (Van Valen, 1973), любое эволюционное приобретение одного вида ухудшает условия существования других видов. В связи с этим, для того чтобы выжить вид должен как можно быстрее эволюционировать. Апомикты проигрывают эту «гонку» из-за утраты процесса генетической рекомбинации. В северных широтах, высоко в горах, на островах и частично нарушаемых территориях обитает небольшое число видов, поэтому экосистемы имеют «рыхлую структуру» и для них не характерны сильные биотические взаимодействия. В таких условиях отпадает необходимость в быстрой эволюционной гонке. Именно это, по мнению L. van Valen (1973), и позволяет существовать апомиктам в данных районах.

M.Lynch (1984), напротив, объясняет феномен географического партеногенеза высокой толерантностью апомиктов к условиям среды. Он полагает, что апомиктические формы имеют более «обще-приспособленный генотип» (general-purpose genotype), который позволяет им заселять маргинальные и изменчивые местообитания. По мнению автора, скрещивание половых и апомиктических форм разрушает уникальный генотип, и гибридное потомство оказывается менее приспособленным. Многочисленные механизмы дестабилизирующей гибридизации не позволяют апомиктам продвигаться в более стабильные, занятые половыми видами территории. Однако последнее утверждение совершенно не согласуется с тем, что некоторые апомиктические виды (*Poa pratensis*, *Taraxacum officinale* и др.) имеют огромные ареалы, которые включают регионы с разными географическими и климатическими условиями. Зачастую в биоценозах они играют роль доминантных видов или даже являются эдификаторами растительных сообществ, причем не только в северных регионах.

Способность апомиктов занимать обширные ареалы, включающие территории с неблагоприятными и даже экстремальными условиями окружающей среды, можно объяснить только наличием у них адаптивных преимуществ по сравнению с половыми сородичами. Преимущества апомиктического способа репродукции над половым в северных широтах и на больших высотах могут быть обусловлены не только наличием у них особого генотипа, но и целым рядом других факторов (Hörandl, 2006). Во-первых, при апомиксисе происходит сокращение репродуктивного пути. Это обеспечивает более быстрое развитие семени, что особенно важно в северных регионах с коротким летом. Во-вторых, апомиксис позволяет осуществлять процесс размножения в отсутствие насекомых-опылителей или в случае, если опылители встречаются редко из-за низкого температурного режима окружающей среды. В-третьих, апомикты испытывают потенциально меньшее давление со стороны хищников в связи с сокращением биотических взаимодействий с холодным климатом. И, наконец, полиплоидная и гибридная природа апомиктов также способствуют увеличению их адаптивного потенциала. Присутствие нескольких копий генома у полиплоидов расширяет

возможности для появления новых полезных функций генов без потери уже имеющихся необходимых функций, а сочетание генетической информации разных предков у гибридов может обеспечить большую физиологическую и экологическую гибкость апомиктов по сравнению с их диплоидными родителями (Bierzuchudek, 1985).

Наряду с особенностью занимать ареалы в северных широтах и на больших высотах, апомикты имеют также тенденцию преимущественно произрастать на территориях, которые в ледниковый период были покрыты льдами (Bierzuchudek, 1985). Эту особенность распространения апомиктов связывают с их гибридным происхождением. Циклические ухудшения и улучшения климатических условий в Плейстоцене (наступление и отступления ледника), как полагают, могли приводить к частым крупномасштабным перемещениям растений, что в свою очередь способствовало межвидовой гибридизации (Lynch, 1984; Carman, 1997). Считают, что именно во время этих циклов вероятнее всего произошло немало видов покрытосеменных растений – вторичных контактных гибридов (Stebbins, 1971, 1985; Bartlein, 1988; Soltis, Soltis, 1993; Цвелев, 2005). Территории, на которых происходили активные процессы гибридизации, явились центрами происхождения не только половых, но и апомиктичных гибридогенных форм (Carman, 1997). Полученные в последние годы данные молекулярных исследований подтверждают происхождение апомиктичных видов в Плейстоцене или постледниковом периоде (Bayer, 1990, 1991; Dobes et al., 2004; Paun et al., 2006).

Несмотря на то что, модель «географического партеногенеза» поддерживается многими исследователями, у нее есть и весьма авторитетные оппоненты. Так, S.E.Asker и L.Jerling (1992) утверждают, что количество апомиктичных видов увеличивается в северных регионах только по отношению к видам конкретной флоры, тогда как в целом обилие апомиктов напротив уменьшается в направлении с юга на север. Эти противоречия, несомненно, обусловлены фрагментарностью сведений о распространении апомиктов, так как анализ проводился лишь по сравнительно небольшой группе известных апомиктичных видов. Не зная способа репродукции подавляющего большинства видов покрытосеменных растений, крайне сложно делать окончательные выводы о закономерностях их распространения во флоре. В связи с этим проведение исследований по диагностике апомиксиса в природных популяциях становятся особенно актуальным. В свою очередь, выявление закономерностей географического распределения половых и апомиктичных форм поможет решить вопросы, касающиеся происхождения апомиксиса и его эволюционной ценности.

#### **4. ПРОИСХОЖДЕНИЕ АПОМИКСИСА**

За более чем 100-летний период исследования явления апомиксиса было высказано немало предположений относительно причин и механизмов его происхождения (см. обзор Koltunow, Grossniklaus, 2003). К числу наиболее популярных на сегодня гипотез можно отнести следующие:

1) апомиксис является результатом мутации одного или нескольких генов, контролирующих половой способ репродукции;

2) апомиксис есть следствие стабильных и наследственных эпигенетических изменений, которые могли возникнуть после гибридизации или полиплоидизации;

3) причиной апомиксиса служит нарушение экспрессии генов, контролирующих эмбриологическое развитие, в результате гибридизации между родственными видами или экотипами, различающимися по регулируемому средой характеру развития цветка (гипотеза дубликатно-генной асинхронности).

До сих пор ни одну из вышеуказанных гипотез нельзя считать наиболее обоснованной. Прежде всего, это обусловлено противоречивостью сведений о механизме наследования апомиксиса (Ostenfeld, 1910; Christoff, 1942; Christoff, Parasova, 1943; Akerberg, Bingefors, 1953; Sax, 1959; Rutishauser, 1969; Savidan, 1982; Nogler, 1984, 1995; Leblanc et al., 1995; Czapik, 2000; Albertini, 2001; Spillane, Steimer, Grossniklaus, 2001; Gerashchenkov, Rozhnova, 2004; Perotti et al., 2004 и др.). Дело в том, что проведение традиционного генетического анализа у апомиктов осложнено целым рядом особенностей (Тиходеев, 2000). Для генанализа, предполагающего вовлечение в скрещивание форм с четко различающимися признаками, необходимы половые растения и растения со 100%-ной частотой апомиксиса. Однако факультативный характер апомиктического способа репродукции практически у всех видов делает невозможным выделение абсолютно апомиктических форм. Полиплоидная природа апомиктов также осложняет генетический анализ. Кроме того, у одного и того же вида могут встречаться разные типы развития нередуцированного зародышевого мешка или разные способы образования эндосперма. Например, для *Paspalum minus* характерны и диплоспория, и апоархеспория (Bonilla, Quarin, 1997), а у *Boechera (Arabis) holboellii* описаны как псевдогамия, так и автономный эндоспермогенез (Naumova et al., 2001).

Полученные к настоящему времени данные не позволяют однозначно определить ни количество генов, контролирующих апомиксис, ни характер их наследования (доминантность или рецессивность) (см. обзоры Grossniklaus et al., 1998; Savidan, 2000; Grimanelli et al., 2001). Предложенные модели генетического контроля обосновывают самые разнообразные варианты наследования признаков:

- 1) моногенное доминантное;
- 2) полигенное рецессивное;
- 3) полигенное доминантное.

В середине 60-х годов на основе результатов скрещиваний между половыми и апомиктическими формами *Hieracium* (Ostenfeld, 1910; Christoff, 1942), *Potentilla* (Christoff, Parasova, 1943) и *Malus* (Sax, 1959) была сформулирована гипотеза о моногенном доминантном контроле апомиксиса. Она постулировала, что апомейоз определяется одним доминантным геном, а отсутствие оплодотворения и партеногенез являются следствием его плейотропного влияния. Позднее строгая корреляция между способностью к

апоспории и партеногенезу была выявлена в ходе генетического анализа у *Panicum maximum* (Savidan, 1980) и *Pennisetum squamulatum* (Ozias-Akins et al., 1990, 1994). В качестве доказательств гипотезы о моногенной детерминации апомиксиса также приводились результаты экспериментов по получению межвидовых гибридов между половым тетраплоидом *Brachiaria ruziziensis* и апомиктичными тетраплоидами *B. brizantha*, *B. decumbens* и их апомиктичными гибридами F<sub>1</sub> (Lutts, Ndikumana, Louant, 1994).

Исходя из результатов генетического анализа апомиктичной тетраплоидной формы *Ranunculus auricomis*, G.A.Nogler (1984, 1995) предположил, что апомейоз (в данном случае апоархеспория) контролируется единственным доминантным геном, причем тетраплоидные апомиктичные растения всегда гетерозиготны по гену апомейоза ( $Aa^+a^+a^+$ ,  $AAa^+a^+$  или  $AAAa^+$ ), а половые диплоиды – гомозиготны по его рецессивной аллели ( $a^+a^+$ ). Отсутствие гомозиготных апоархеспорических растений автор объяснял плейотропным действием доминантной аллели *A*, приводящим к рецессивному летальному эффекту. Поскольку подавляющее большинство апоархеспорических растений *Ranunculus auricomis* одновременно проявляли способность к партеногенезу, наследование этого элемента апомиксиса также объяснялось плейотропным влиянием гена *A*. Однако, в ходе многочисленных возвратных скрещиваний была получена трисомная особь ( $2n+1=17$ ) с высокой степенью апоархеспории и практически полным отсутствием способности к партеногенезу. Как показал дальнейший анализ этой особи, ее партеногенетический потенциал был не утрачен, а лишь существенно подавлен. В конечном итоге G.A.Nogler (1989) был вынужден признать, что в генетическом контроле способности к партеногенезу, скорее всего, принимает участие не только ген *A*, но и некоторые модификаторы, природа которых неизвестна.

Представление о моногенном наследовании апомиксиса стимулировало работы по скрещиванию важных сельскохозяйственных культур (кукурузы, просо, пшеницы) с их апомиктичными сородичами с целью передачи генов апомиксиса. Однако ни одна из предпринятых попыток передать апомиксис путем бэккроссирования культурным растениям до настоящего времени не увенчалась успехом (см. обзор Savidan, Carman, Dresselhaus, 2001). Неудачи этих экспериментов некоторые авторы склонны объяснять полигенным характером наследования апомиксиса (Perotti et al., 2004).

Было сделано предположение о том, что апомиксис может контролироваться не одним геном, а тесно сцепленным комплексом генов, которые имитируют один генетический фактор. Основанием для этой гипотезы послужили данные о подавленности рекомбинации в локусе, где располагаются гены апомиксиса. Результаты экспериментов по скрещиванию тетраплоидных половых и апомиктичных форм *Paspalum simplex* показали, что экспрессия апомиксиса ассоциируется с большим хромосомным сегментом, который наследуется как единая генетическая единица (Pupilli et al., 2001). Подавленность рекомбинации в локусе апомиксиса была обнаружена и при изучении гибридов тетраплоидной апомиктичной формы *Trypsaicum dactyloides*



с его ближайшим родственником – кукурузой (Leblanc et al., 1995). Точный размер и число генов, локализованных в этом районе, установить до сих пор не удалось.

Сложный характер локуса апомиксиса подтверждает и недавно полученная *loa* мутация (*los of apomeiosis* – отсутствие апомейоза) у апомиктического *Hieracium pilloseloides* (Okada, Johnson, Koltunow, 2007). У этого вида все три элемента апомиксиса (апомейоз, партеногенез и автономный эндоспермогенез) наследуются как один менделевский фактор (Bicknell et al., 2000). Растения, гомозиготные по *loa* аллели, сохраняют способность к партеногенезу и автономному эндоспермогенезу, но вместо апоархеспорических зародышевых мешков образуют редуцированные зуспорические мегагаметофиты (Okada, Johnson, Koltunow, 2007).

В то же время у некоторых видов потомство, полученное от скрещивания между половыми и апомиктическими формами, может сочетать элементы и амфимиксиса, и апомиксиса. Эти данные свидетельствуют в пользу представления об апомиксисе, как сложном многоступенчатом процессе, каждый этап которого контролируется отдельным геном. Независимое наследование элементов апомиксиса, и, прежде всего, апомейоза и партеногенеза, наблюдали при скрещивании апомиктических и половых растений *Erigeron annuus* (Noyes, Rieseberg, 2000), *Parthenium argentatum* (Powers, 1945), *Poa pratensis* (Akerberg, Bingefors, 1953; Albertini, 2001; Matzk et al., 2000), *Taraxacum officinale* (van Dijk et al., 1999, 2001), половых и апомиктических представителей рода *Rubus* (Gustafsson, 1946-1947) и *Potentilla* (Asker, 1970), а также в экспериментах с кукурузно-трипсакумными гибридами (Соколов, 2000; Соколов, Хатыпова, 2002).

Одним из первых на полигенный характер наследования апомиксиса указывал А.Мунцинг (1940). Основываясь на фактах появления частично или полностью половых гибридов при скрещивании двух апомиктических форм, он предположил, что апомиксис является следствием тонкого генетического баланса немногих рецессивных генов с выраженным эффектом дозы генов. Такой баланс легко разрушается при скрещивании и с большим трудом восстанавливается. Число и функции апомиктических генов автор не конкретизировал.

На основании исследований апомиктических представителей рода *Rubus* А.Густавссон (1946-1947) высказал предположение о том, что апомиксис контролируется двумя рецессивными генами ( $a_1a_1a_2a_2$ ). Сочетание доминантных гомозиготных аллелей обоих генов ( $A_1A_1A_2A_2$ ) определяет проявление амфимиксиса. Если хотя бы один из этих генов оказывается в рецессиве, форма ведет себя как апомиктическая ( $A_1-a_2a_2$ ;  $a_1a_1A_2-$ ;  $a_1a_1a_2a_2$ ), причем степень проявления апомиксиса зависит от количества рецессивных генов в генотипе. У полиплоидов имеет место эффект дозы генов: при возрастании числа геномов, несущих рецессивные аллели, начинает доминировать апомиксис. Как и А.Мунцинг (1940), А.Густавссон (1946-1947) отмечал, что такая система генетического контроля апомиксиса достаточно

хрупкая и легко разрушается при гибридизации или изменении числа хромосом.

Если A.Gustafsson предполагал наличие двух рецессивных генов апомиксиса, то L.Powers (1945) в своей модели генетического контроля, основанной на результатах анализа *Parthenium argentatum*, обосновывал существование трех рецессивных генов: *a* – ген нередукции числа хромосом; *b* – ген отсутствия оплодотворения; *c* – ген, контролирующий способность яйцеклетки к партеногенезу. Растения с генотипом *aabbcc* образуют нередуцированные яйцеклетки, неспособные оплодотворяться, но способные развиваться партеногенетически. Однако позже результаты анализа потомства у той же гваюлы заставили исследователей постулировать наличие не менее четырех генов, отвечающих за апомиксис (Gerstell et al., 1953).

Генетический анализ апомиктических представителей родов *Poa* (Akerberg, Bingefors, 1953; Albertini, 2001; Matzk et al., 2005) и *Taraxacum* (Van Dijk, Van Baarlen, de Jong, 2001) также подтверждал полигенный контроль апомиксиса, но при этом, свидетельствовал в пользу доминантного типа наследования апомейоза и партеногенеза. У *Taraxacum officinale* диплоидные растения ( $2x=16$ ) половые, а триплоидные ( $3x=24$ ) апомиктические. При изучении редких анеуплоидных растений ( $3x-1=23$ ) было установлено, что при отсутствии одной из хромосом наблюдается потеря способности к диплоспории, а при утрате другой – теряется способность к партеногенезу (Sorensen, 1958). Анализ потомства от скрещивания диплоидных и триплоидных растений также подтверждал, что апомиксис у *Taraxacum officinale* контролируется двумя доминантными генами, локализованными в разных хромосомах (Richards, 1973). Однако в ходе последующих исследований с использованием методов фотометрии, кодоминантных ДНК маркеров и цитоэмбриологического анализа было установлено, что автономное развитие эндосперма также находится под независимым генетическим контролем. Таким образом, за реализацию апомиктического способа репродукции у *Taraxacum officinale* отвечает, по меньшей мере, три независимых друг от друга доминантных гена (гены диплоспории, партеногенеза и автономного эндоспермогенеза) (Van Dijk, Van Baarlen, de Jong, 2001).

По результатам исследования *Poa pratensis* была предложена сложная модель генетической детерминации апомиксиса, согласно которой за его реализацию отвечают пять доминантных генов: *Ait* – ген инициации апоархеспории, *Apv* – ген исключения апоархеспории, *Mdv* – ген мегаспорогенеза, *Pit* – ген инициации партеногенеза, *Ppv* – ген исключения партеногенеза (Matzk et al., 2005). Гены наследуются независимо. При этом широкое изменение способа репродукции объясняется различиями в экспрессии и взаимодействии этих генов. Доминантная аллель *Ait*, по мнению авторов гипотезы, демонстрирует еще и неполную пенетрантность. Растения гомозиготные по рецессивным аллелям генов *apv* и *ppv* (*Ait/apvapv/Mdv-/Pit-/ppvppv*) характеризуются наиболее высокой экспрессией апоархеспории и партеногенеза, промежуточная экспрессия апомиксиса

наблюдается при генотипе *Ait-/Apv-/mdvmdv/Pit-/Ppv-*, а самая низкая – при генотипе *aitait/apvapv/Mdv-/pitpit/ppvppv*.

Результаты скрещиваний кукурузы с апомиктичным диким сородичем *Tripsacum dactyloides* также подтверждали независимость генетического контроля признаков нередукции и партеногенеза. Однако в этом случае генетический анализ гибридов с различным соотношением геномов кукурузы и трипсакума свидетельствовал в пользу того, что апомейоз наследуется как моногенный доминантный признак, а за генетическую детерминацию партеногенеза отвечает несколько генов, локализованных в девяти хромосомах трипсакума (Соколов, 2000; Соколов, Хатыпова, 2002; Тараканова и др., 2008).

Исходя из моделей полигенного контроля апомиксиса, следует предположить, что в процессе эволюции апомиксис возник в результате мутаций одновременно в нескольких (трех, четырех, пяти и более) генах. Маловероятно, что такие сложные изменения могли бы часто происходить у разных видов, которые к тому же принадлежат семействам, далеко отстоящим друг от друга в систематическом отношении. Между тем, все больше данных указывают на широкое распространение апомиксиса у покрытосеменных растений. Кроме того, есть сведения о том, что апомиктичные виды возникали в процессе эволюции неоднократно и в разное время (Van Dijk, Vivjerberg, 2005). В последние годы было высказано предположение, что апомиксис может быть вызван мутацией ключевого гена (*master gene*), который включает каскад генов, отвечающих за эмбриологическое развитие (Koltunow, Grossniklaus, 2003). По сути, эта гипотеза является своего рода компромиссом между моногенной и полигенной моделью генетического контроля апомиксиса.

Пониманию механизмов генетической детерминации апомиксиса может способствовать изучение генов, контролирующих основные этапы эмбриологического развития у половых форм. В последние годы в этом направлении проведено немало исследований (Werner, Pelloquin, 1991; Ohard et al., 1996, 1999; Chaudhury et al., 1997; Hong Ma, 1999; Spillane et al., 2001; Vinkenoog, Scott, 2001; Carputo et al., 2003; Spielman, Vinkenoog, Scott, 2003; Hu et al., 2007; Koszegi et al., 2007; Vijverberg et al., 2007). Мутанты с элементами апомиксиса описаны у ячменя, пшеницы, кукурузы и арабидопсиса. У ячменя обнаружена мутация *tri* (*triploid inducer*) (Ahokas, 1977; Praekelt, Scott, 2001; Grimanelli et al., 2004), результатом которой является образование функциональных нередуцированных яйцеклеток. У кукурузы выявлены мутации, приводящие к формированию нередуцированных мегагаметофитов: *am1* (*ameiotic 1*), *am2* (*ameiotic 2*), *dsy* (*desynaptic*), *pam1* (*plural anomalies of meiosis – 1*) (Praekelt, Scott, 2001), *el* (*elongate*) (Grimanelli et al., 2004) и *nrm2* (*non reduction mutant 2*) (Grossniklaus, Barrell, Brunner, 2007). Особый интерес представляет мутация *nrm2*, поскольку она не просто нарушает мейоз, а приводит к образованию реституционного ядра, что характерно для диплоспории. Кроме того, созданы аллоплазматические линии пшеницы (Salmon-система), у которых в более чем 90% зародышевых мешков редуцированные яйцеклетки развиваются без оплодотворения (Matzk, 1996; Kumlehn et al., 2001), а также линии кукурузы (AT-1 и ее аналоги) с высокой

частотой гаплоидного партеногенеза (до 100%) и автономного эндоспермогенеза (не менее 50%) (Тырнов, Еналеева, 1983). У ячменя описана мутация *hap*, результатом которой является повышение частоты партеногенетического развития редуцированных яйцеклеток. Мутантная аллель *hap* неполно доминирует над аллелью дикого типа. Гетерозиготы по этому гену (*hap*+) дают от 3 до 6% гаплоидных потомков, тогда как в потомстве гомозиготных растений количество гаплоидов возрастает до 40% (Praekelt, Scott, 2001).

У *Arabidopsis thaliana* выделены 3 мутанта, исследование которых может способствовать пониманию генетического контроля автономного эндоспермогенеза. Мутантные рецессивные аллели генов *FIS1/MEDEA* (*Fertilization Independent Seed 1*), *FIS2* и *FIS3/FIE* (*Fertilization Independent Endosperm*) обеспечивают разную степень автономного развития эндосперма (Castle et al., 1993; Ohad et al., 1996, 1999; Chaudhury et al., 1997; Grossniklaus et al., 1998; Luo et al., 1999; Perotti et al., 2004). В мутантном эндосперме нарушены процессы клеточной дифференцировки и значительно понижен по сравнению с семенами дикого типа митотический индекс. В семязачатках *fis1* и *fis2* мутантов развивается многоклеточный эндосперм, а у *fie* мутантов его развитие останавливается на стадии свободных ядер (Chaudhury et al., 1997). В то же время эндоспермогенез успешно завершается при комбинации *fie* мутации с гипометилированием (Vinkenoog, Scott, 2001). Как известно, метилирование ДНК играет важную роль в геномном импринтинге у цветковых растений (Adams et al., 2000; Spielman, Vinkenoog, Scott, 2003). Исходя из полученных результатов, было сделано предположение о том, что *MEA*, *FIE* и *FIS2* аллели негативно регулируют экспрессию генов, которые иницируют развитие эндосперма и подвергаются геномному импринтингу в мегаспороците. В то же время эти гены не оказывают какого-либо влияния на развитие яйцеклетки, и оплодотворение остается обязательным условием нормального эмбриогенеза у мутантных линий арабидопсиса (Hong Ma, 1999). Данный факт может рассматриваться как подтверждение независимого генетического контроля инициации эндоспермогенеза и эмбриогенеза.

Реконструкция апомиксиса *de novo* за счет объединения в геноме разных мутантных аллелей не только имела бы большое практическое значение, но и послужила бы убедительным доказательством гипотезы о происхождении апомиксиса в результате мутаций генов, контролирующих половой способ репродукции. К сожалению, до сих пор таких доказательств предъявлено не было. Предлагаемые сегодня модели наследования апомиксиса кардинально отличаются друг от друга, и все еще сложно говорить о том, какая из них ближе к истине. Существует мнение, что разнообразие гипотез может быть обусловлено отсутствием универсального механизма генетического контроля апомиксиса, и разные виды покрытосеменных растений характеризуются разным типом его наследования (Gerashchenkov, Rozhnova, 2004). Следует отметить, что, разрабатывая модели генетической детерминации апомиксиса, многие авторы игнорируют очень важную особенность факультативных апомиктов. Одно и то же растение может одновременно производить и

апомиктичное, и амфимиктичное потомство, т. е. на базе одного и того же генотипа реализуются разные способы репродукции: апомиксис и амфимиксис (Батулин, 1997; Шишкинская, Юдакова, Тырнов, 2004; Юдакова, Шишкинская, 2008). Это возможно в том случае если: 1) гены апомиксиса присутствуют в геноме дополнительно к полному набору генов, контролирующих амфимиксис; 2) амфимиксис и апомиксис контролируется одними и теми же генами, но их разная экспрессия приводит к реализации того или иного способа репродукции (Shishkinskaya, Yudakova, 2008).

Основанием для предположения, что апомиксис, может быть следствием эпигенетических изменений в генной регуляции, прежде всего, послужили неудачные попытки вписать особенности наследования апомиксиса в рамки классической генетики (Шишкинская, 1994; Малецкий, Малецкая, 1997; Spillane et al., 2001; Малецкий, 2007). Стабильные и наследуемые эпиаλληли могут возникать при изменении метилирования ДНК (Kakutani et al., 1996; Jacobsen et al., 2000) или структуры хроматина (Stam et al., 2002). В отличие от мутаций эпигенетические модификации могут происходить быстро и быть результатом гибридизации или полиплоидизации (Grimanelli et al., 2001; Koltunow, Grossniklaus, 2003; Батулин, 2007).

Тесная связь между полиплоидией и апомиксисом впервые была отмечена E. Strasburger еще в 1905 г. Позднее P.T. Thomas (1940) обосновал гипотезу, согласно которой именно полиплоидия служит основной причиной перехода растений на апомиксис. A. Ernst (1918), напротив, такой причиной считал не полиплоидию, а гибридизацию. Однако вскоре убедительно было показано, что некоторые апомиктичные формы являются амфиполиплоидами. Кроме того, апомиксис не наблюдался у искусственно полученных межвидовых гибридов. В конце 40-х годов в работе «Апомиксис у высших растений» A. Gustafsson (1946-1947) подверг резкой критике «гибридную» и «полиплоидную» теории апомиксиса и решительно отверг их. Вслед за ним многие исследователи рассматривали теории P.T. Thomas и A. Ernst как гипотезы, представляющие лишь исторический интерес. Однако накопленные к настоящему времени сведения и открытие эпигенетических механизмов регуляции экспрессии генов заставили вновь вернуться к анализу возможной роли полиплоидии и гибридизации в изменении способа семенной репродукции. С учетом современных данных было предложено две модели, определяющие значение этих явлений в реализации апомиксиса:

- 1) модель регулирования плоидности (Quarin et al., 2001);
- 2) геномная асинхронная модель (гипотеза дубликатно-геномной асинхронности) (Carman, 1997).

Модель регулирования плоидности допускает, что экспрессия генов, контролирующей половой способ репродукции, сильно зависит от дозы. Увеличение плоидности изменяет характер их экспрессии, следствием чего является переход растений с амфимиксиса на апомиксис. В качестве одного из аргументов этой гипотезы приводятся результаты экспериментов с половой диплоидной формой *Paspalum notatum* var. *saurae* ( $2n=2x=20$ ) (Quarin et al., 2001). При обработке колхицином у нее были получены автотетраплоидные

растения, среди которых два оказались факультативными апомиктами. Данный факт авторы расценили как доказательство существования гена/генов апомиксиса на диплоидном уровне и зависимость их экспрессии от ploидности организма. К сожалению, эта гипотеза не объясняет существование достаточно большого количества полиплоидных форм с половым способом репродукции и апомиктических диплоидных растений, таких как *Boechea (Aradis) holboellii* (Bocher, 1951; Naumova et al., 2001), *Hierochloë australis* (Weimarck, 1967a), *Tribolium echinatum*, *T. utriculosum*, *T. uniolae* (Visser, Spiess, 1994). Хотя последний аргумент, приводимый противниками рассматриваемой гипотезы, не вполне убедительный, так как все перечисленные диплоидные апомикты, судя по всему, являются палеополиплоидами (Bicknell, Koltunow, 2004).

Согласно геномной асинхронной модели (гипотезы дубликатно-генной асинхронности), апомиксис есть проявление асинхронной экспрессии экотипически специфических аллелей, которые регулируют начальные моменты и длительность различных фаз развития эмбриологических структур (Carman, 1997). Предполагается, что при скрещивании двух родственных видов или экотипов одного вида, различающихся по регулируемому средой характеру развития цветка, возникают гибриды, которые содержат два набора генов, контролирующих репродуктивные процессы. Асинхронная экспрессия этих генов может приводить к преждевременной инициации мегаспорогенеза, эмбриогенеза и эндоспермогенеза.

Гипотеза дубликатно-генной асинхронности исходит из того, что апомиксис – полигенный признак и, как многие другие полигенные диморфные признаки, он регулируется чувствительным к среде «ключевым геном». В роли ключевого фактора окружающей среды, который осуществляет данную регуляцию, по мнению J.Carman (1997), может выступать фотопериод. Это предположение основано на том факте, что апомикты, как правило, встречаются среди видов сильно зависящих от фотопериода. Кроме того, влияние режимов освещения во время цветения на апомиктический способ репродукции было показано и в ряде экспериментальных работ. Так, у *Dichanthium annulatum* (Knox, Heslop-Harrison, 1963) выращивание растений в условиях непрерывного короткого фотопериода увеличивало частоту формирования нередуцированных мегаспорофитов. У *Dichanthium intermedium* определенный фотопериодический режим подавлял проявление апоархеспории (Saran, Wet de, 1976). Исследования, проведенные на *Themeda triandra* выявили, что короткий фотопериод благоприятствует проявлению апоархеспории у сортов, как с коротким, так и с длинным днем (Evans, Knox, 1969).

Гипотеза дубликатно-генной асинхронности объясняет, как апомиксис мог возникнуть у диплоидов, межрасовых автополиплоидов, аллополиплоидов и палеополиплоидов. Время происхождения апомиктов датируется 45-55 мл лет назад. Покрытосеменные к этому времени освоили только территории с жарким тропическим и жарким пустынным климатом. С наступлением холодного периода в Эоцене, высокоширотные виды, адаптированные к тропическому климату и длинному дню, мигрировали в более низкие широты, где они могли гибридизировать с родственными видами или экотипами, адаптированными к

тропическому климату, но короткому дню. Гибридизация между видами и экотипами, адаптированными к различным широтам, приводила к переходу растений на апомиктический способ репродукции.

В последние годы геномная асинхронная модель стала весьма популярной, и все же далеко не все исследователи готовы принять ее безоговорочно. Отчасти это может быть связано с неготовностью ученых отказаться от традиционного взгляда на менделевский характер наследования апомиксиса, отчасти и с неоднозначностью данных о влиянии величины фотопериода на способ репродукции. Например, в работах S.J.Han (1971) было показано, что интенсивность света и длина фотопериода не оказывают влияния на степень проявления апомиксиса у *Poa pratensis* – одного из модельных объектов исследования генетических аспектов апомиксиса. В то же время, по данным Н.В.Новин с соавт. (1976) у растений этого вида, выращенных в регионах с коротким фотопериодом, наблюдался небольшой сдвиг в сторону половой репродукции.

Следует признать, что, несмотря на многочисленные исследования, проводимые в течение нескольких десятков лет, вопрос о происхождении апомиксиса и его генетическом контроле до сих пор остается открытым. Исключительная теоретическая и практическая значимость этого вопроса заставляет искать новые подходы к его решению. Заманчивые перспективы открывает использование самых современных методов молекулярно-генетического анализа: ПЦР, *in situ* ДНК-гибридизации, анализа обратных транскриптантов с помощью ДНК-чипов и др. (Hu et al, 2007; Vijverberg et al., 2007; Schmidt et al., 2007 и др.). В то же время нельзя недооценивать и значение цитозембриологических исследований. Поскольку реализация апомиксиса осуществляется на эмбриологическом уровне, знание особенностей эмбриологии апомиктов также может способствовать пониманию генетического контроля апомиктического способа репродукции (Shishkinskaya, Yudakova, 2008).

## **5. РОЛЬ АПОМИКСИСА В ЭВОЛЮЦИИ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ**

Наличие совершенной системы размножения является одним из необходимых условий эволюции вида по пути биологического прогресса. Такая система должна эффективно решать следующие задачи:

1) обеспечивать преемственность развития, т.е. точную передачу наследственной информации из поколения в поколение для сохранения индивидуальности вида;

2) способствовать увеличению генетического разнообразия потомства, расширяя тем самым поле деятельности для естественного отбора и повышая адаптивный потенциал вида;

3) не только поддерживать эффективную численность популяции, но и способствовать увеличению количества особей в ней и их расселению;

4) проявлять минимальную зависимость от условий окружающей среды, что особенно важно в отношении процесса оплодотворения.

Возникшее на определенном этапе эволюции высших растений семенное размножение на основе полового процесса вполне удовлетворяло этим требованиям и имело неоспоримые преимущества перед более ранними формами размножения. Тем не менее, позднее у эволюционно наиболее прогрессивных видов покрытосеменных растений появился новый тип репродукции – апомиксис, при котором из цикла развития выпадают процессы мейоза и оплодотворения. Неизбежным следствием утраты столь важных процессов служит отсутствие генетической рекомбинации.

В первой половине XX века именно генетической рекомбинации приписывали определяющую роль в создании генетического разнообразия потомства, необходимого для осуществления эволюции на основе естественного отбора. Доминирование в науке этой эволюционной концепции и определило взгляд на апомиксис как на бесперспективную в эволюционном плане аномалию (Darlington, 1937; Комаров, 1940; Stebbins, 1941; Gustafsson, 1946-1947; Козо-Полянский, 1948; Баранов, 1960). Считалось, что из-за отсутствия процесса оплодотворения апомиктичные формы представляют собой «закрытые системы», не обладающие необходимым для прогрессивной эволюции потенциалом наследственной изменчивости. Лишенные эволюционной пластичности апомикты при смене условий неизбежно будут уступать место половым видам. Кроме того, в «закрытых системах» непрерывно происходит накопление вредных мутаций. Этот процесс, получивший в современной научной литературе название «храповик Мёллера», постепенно, но неуклонно должен приводить к деградации генофонда апомиктичных видов и, в конечном итоге, к их регрессу и вымиранию.

Представление об апомиксисе как «эволюционном тупике» господствовало вплоть до 70-х годов, несмотря на то, что еще в 1946 году С.С.Хохлов обосновал концепцию о прогрессивной роли апомиксиса в эволюции цветковых. В качестве доказательств своей концепции автор привел целый перечень признаков биологического прогресса апомиктичных видов (Хохлов, 1946, 1967, 1970). Он убедительно и аргументировано показал, что апомиктичные виды обладают большой численностью и проявляют тенденцию к ее увеличению, занимают обширные ареалы и стремятся к их расширению, являются чрезвычайно полиморфными и принадлежат к крупным, наиболее молодым и прогрессивным семействам и родам (Хохлов, 1970). Апомиксис не известен у вымирающих реликтов, а экспериментальные данные указывают на высокую жизнеспособность и конкурентоспособность апомиктичных видов. По некоторым признакам биологического прогресса апомикты значительно превосходят соответствующие половые формы. С.С.Хохлов (1970) считал, что роль рекомбинаций генов за счет полового процесса в эволюции излишне переоценивается, поскольку «этот способ рекомбинации пространственно ограничен и может иметь значение лишь для отдельных популяций, а не для вида в целом (Хохлов С.С. Эволюционно-генетические проблемы апомиксиса у покрытосеменных растений // Апомиксис и селекция. М., 1970. С.15). Опираясь



на данные молекулярной генетики, он указал ряд известных к тому времени потенциальных генетических механизмов, способных компенсировать отсутствие у апомиктов мейотической рекомбинации (Хохлов, 1967, 1970). Это – генная конверсия, неравный кроссинговер, рекомбинация генов в результате последовательного возникновения мутаций. «Из закона гомологических рядов наследственной изменчивости, – писал он, – со всей очевидностью следует, что гомологические мутации генов возникают с высокой степенью вероятности даже в группах организмов, давно разошедшихся в процессе эволюции и давно утративших возможность обмена генетической информацией за счет скрещиваний» (Хохлов С.С. Эволюционно-генетические проблемы апомиксиса у покрытосеменных растений // Апомиксис и селекция. М., 1970. С.16). Если сегодня представление о ведущей роли макромутаций и системных мутаций в эволюционном процессе разделяют практически все эволюционисты (см. обзор Назаров, 2007), то в те годы в эволюционном учении господствовали иные взгляды, поэтому подавляющее большинство ученых оказались не готовыми принять концепцию С.С.Хохлова. Его идея о том, что на определенном этапе эволюции апомиктические виды вытеснят половые, и на Земле наступит «эра апомиксиса», многими расценивалась как научная фантазия.

Вместе с тем, накопленные к середине XX века данные уже не позволяли отрицать наличия прогрессивных черт у апомиктических видов и очевидные преимущества, которые дает апомиктический способ репродукции. Излишняя изменчивость так же невыгодна виду, как и ее отсутствие. В стабильной среде рекомбинация генов при половом воспроизводстве может разрушить удачные и наиболее адаптированные генотипы – комбинации генов, которые были отобраны естественным отбором. Апомиксис за счет развития нового организма из нередуцированной и неоплодотворенной яйцеклетки, напротив, способствует их сохранению. Поскольку апомиктические формы покрытосеменных растений имеют гибридное происхождение, апомиксис фиксирует гетерозиготность, закрепляет гибридную силу – гетерозис. Кроме того, апомиксис обеспечивает хорошую семенную продуктивность у гибридов и несбалансированных по числу хромосом форм, несмотря на значительные нарушения в мейозе. Модификация или полное выпадение из цикла развития процесса мегаспорогенеза, уменьшение числа митозов при формировании зародышевого мешка, отсутствие процесса оплодотворения – все это сокращает сроки развития семени, что может давать важные адаптивные преимущества видам, произрастающим в неблагоприятных условиях. Автономный апомиксис делает процесс воспроизводства более независимым от условий среды, так как при этом способе репродукции отсутствует особенно уязвимый в данном отношении процесс опыления. Вполне очевидно, что и амфимиксис, и апомиксис обладают определенным набором качеств, которые представляют несомненную эволюционную ценность.

Начиная с 50-х годов, стала разрабатываться концепция, согласно которой эволюционно наиболее прогрессивными являются системы размножения, основанные на тесной взаимосвязи апомиксиса и амфимиксиса (Clausen, 1954; Wet de, 1965, 1968, 1971a,b; Wet de et al., 1964, 1974 и др.). В

таких системах суммируются положительные качества обоих способов репродукции, и недостатки одного компенсируются за счет преимуществ другого. Основой для разработки этой концепции послужили результаты исследования агамных комплексов – естественных растительных сообществ, включающих половые и апомиктичные биотипы одного или нескольких близких видов (Babcock, Stebbins, 1938). Основу агамных комплексов составляют факультативные апомикты. За счет сохранения способности к скрещиванию, как считают авторы концепции, они осуществляют связь с половыми видами, которая необходима для поддержания гетерозиготности и полиморфизма популяций. Апомиксису в таких системах отводится роль механизма, воспроизводящего формы с нестабильной генетической конституцией (гаплоиды, полиплоиды, анеуплоиды, гибриды). В то время как амфимиксису приписывается основная роль в обеспечении необходимого для прогрессивной эволюции потенциала наследственной изменчивости. Считается, что хорошо адаптированные агамные комплексы процветают потому, что они являются факультативно половыми, а не потому, что они размножаются апомиктично. Мало кто из сторонников этой гипотезы допускает возможность образования новых полноценных видов в ходе эволюции факультативных апомиктов, полагая, что апомиксис может приводить лишь к частным приспособлениям типа идиоадаптаций (Петров, 1964; Левина, 1972) или специализаций (Дубинин, 1966). По их мнению, апомиксис более выгоден лишь в стабильных условиях среды, когда действует стабилизирующий отбор, так как он препятствует видообразованию. В изменяющихся условиях среды при дисруптивном отборе более выгодным для популяции оказывается амфимиксис, поскольку только он способствует видообразованию.

Концепция о прогрессивной эволюционной роли динамического равновесия амфимиксиса и апомиксиса в системе семенного размножения цветковых постепенно завоевала большую популярность. Многие современные исследователи в той или иной мере признают необходимость взаимодействия апомиксиса и амфимиксиса в процессе эволюции покрытосеменных растений (Savidan, 1978, 1992; Петров, 1979, 1988; Asker, 1981, 1994; Грант, 1984; Nogler, 1984; Shishkinskaya, 1991; Asker, Jerling, 1992; Jankun, 1993; Koltunow, 1993; Cai et al., 1995 и др.). Более того, показано, что три взаимосвязанных явления – гибридизация, партеногенез и полиплоидия – могут также служить основой для сетчатого гибридогенного видообразования у позвоночных животных (рыб, амфибий, рептилий) (Боркин, Даревский, 1980; Васильев, Васильева, Осинов, 1983; 1991; Даревский, 1995). У рыб и амфибий описано более 20 комплексов однополых и бисексуальных видов, которые по механизмам возникновения и своей структуре, аналогичны агамным комплексам цветковых растений. Результаты математического моделирования свидетельствуют о том, что такие комплексы животных самодостаточны и могут бесконечно долго существовать в пределах одной экологической ниши (Vasil'ev, 1999).

Сравнительно недавно, в 2000-2003 гг. (Welch, Meselson, 2000; Normark, Judson, Moran, 2003; Shoen, Martens, 2003) были получены убедительные доказательства существования видов животных, которые на протяжении

многих миллионов лет размножаются только партеногенетически, т. е., по сути, являются облигатными апомиктами. При этом они не проявляют каких-либо признаков дегенерации. К их числу относятся коловратки класса *Bdelloidea* и пресноводные ракушечные рачки семейства *Darwinulida* (Normark, Judson, Moran, 2003). Молекулярно-генетические исследования *Darwinula stevensoni* показали, что его предок утратил половое размножение 25 млн. лет назад. Тем не менее, этот вид демонстрирует широкую норму реакции, огромную толерантность к температуре и солености воды, позволяющую ему обитать практически на всех континентах, кроме Антарктиды (Попадьин, 2003). Переход на партеногенез у коловраток *Bdelloidea* также произошел несколько десятков миллионов лет назад. Между тем, результатом последующей эволюции этого класса стало появление 360 видов, занимающих различные экологические ниши. Изучение этих представителей животного мира открывает перспективы для решения вопроса о том, какие механизмы способствуют выживанию и адаптации апомиктических форм. Сам факт существования столь древних партеногенетических организмов говорит о том, что наличие полового процесса не является обязательным условием успешной эволюции вида.

К настоящему времени накоплено немало сведений о полиморфизме апомиктических популяций растений, что указывает на наличие у апомиктов эволюционного потенциала (Ellstrand, Roose, 1987; Asker, Jerling, 1992). В то же время, в последние годы данные молекулярной генетики позволили по-иному взглянуть на эволюционную роль мейоза – одного из основных элементов полового процесса. Установлено, что именно в профазе мейоза при конъюгации гомологичных хромосом устраняются двунитевые повреждения ДНК и большинство одностранных повреждений (см. обзоры Жимулев, 2002; Бородин, 2007). Важность этих процессов оттесняет на второй план роль мейоза как механизма, обеспечивающего рекомбинативную изменчивость при перераспределении хромосом и кроссинговере. Исходя из этого, высказана идея (см. обзор Гершензон, 1991), что причиной происхождения пола и полового процесса явилась именно защитная роль мейоза, обеспечивающая постоянство генома. Из этого следует, что роль амфимиксиса заключается, прежде всего, в сохранении индивидуальности вида, а не в его изменении. С этой точки зрения осуществление полового процесса у факультативных апомиктов может быть обусловлено необходимостью избавления генома от накопившихся мутаций.

Благодаря успехам молекулярной генетики также стали известны разнообразные пути быстрого преобразования геномов эукариот: дупликация генов, молекулярный дрейф, горизонтальный перенос генов, мобильные генетические системы. В отличие от рекомбинации генов они не связаны с основными элементами полового процесса – мейозом и оплодотворением, и поэтому могут иметь место как у амфимиктических, так и апомиктических форм. Более того, современными исследователями эволюционный потенциал рекомбинаций оценивается гораздо ниже, таких молекулярных механизмов преобразования генома, как дупликация генов или мутации регуляторных генов, контролирующих морфогенез. Так как формирование мужского и женского гаметофита с нередуцированным числом хромосом является одним из

элементов апомиксиса, то именно этот способ репродукции, а не амфимиксис будет способствовать эволюции вида на основе дупликаций. Выпадение мейоза при апомиксисе делает невозможным осуществление рекомбинативной репарации, что потенциально может способствовать повышению мутационной изменчивости апомиктических форм. Еще в работах середины прошлого века было показано, что при воздействии на семена апомиктических видов *Poa*, *Paspalum*, *Potentilla*, *Eupatorium* ионизирующей радиацией или химическими мутагенами уже в первом поколении наблюдается широкий размах мутационной изменчивости (Julen, 1958; Burton, Jackson, 1962; Bashaw, Hoff, 1962; Hanson, Juska, 1962; Gustafsson, Gadd, 1965; Хохлов, 1967). В свое время авторы были склонны объяснять высокую частоту индуцированного мутагенеза своеобразной цитогенетической организацией ядра у апомиктов, вследствие которой они оказываются униплоидами. Исходя из современных представлений о механизмах репарации ДНК, можно предположить, что причиной повышенной мутабельности апомиктических видов является невозможность осуществления рекомбинативной репарации в отсутствие мейоза.

Таким образом, и амфимиксис, и апомиксис работают на реализацию двух важных и в тоже время противоположных эволюционных задач: 1) сохранение генотипической структуры вида и 2) повышение его генетического полиморфизма. Амфимиксис, с одной стороны, оберегает вид от излишних изменений генома, корректируя нежелательные мутации в ходе мейотической рекомбинации генов. С другой стороны, способствует увеличению генетического полиморфизма за счет кроссинговера, случайного расхождения хромосом к полюсам в мейозе и слияния разных типов гамет при оплодотворении. Апомиксис, выступая в качестве природного механизма клонирования, сохраняет ценные генотипы, и в то же время может способствовать увеличению генетического разнообразия популяций и прогрессивной эволюции за счет полиплоидизации и повышения мутабельности вследствие выпадения мейоза.

Вклад апомиксиса в эволюционный процесс может оказаться гораздо более высоким, чем мы можем предполагать. Уже сегодня отчетливо видно, что его эволюционная роль многообразна и не ограничивается только сохранением и воспроизведением ценных генотипов. Факультативный апомиксис ведет к возрастанию генетического полиморфизма популяции, к усилению роли синтезогенетических и сальтационных факторов в эволюции растений (Vielle, 1992; Martinez et al., 1994; Noiro, 1993; Berthaud et al., 1995; Berthaud, 2001; Campbell, 1995; Кашин, 1993, 2006 и др.).

## РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

### *Основная литература*

1. Юдакова О.И., Шишкинская Н.А. Особенности эмбриологии апомиктических злаков. – Саратов: изд-во Саратов. ун-та, 2008. – 105 с.
2. Shishikinskaya N.A., Yudakova O.I. Classification of Apomixis // Embryology of Flowering Plants: Terminology and Concepts. Reproductive systems /ed. T.B.Batygina. – USA: Science publishers, 2009. – P. 160–172.
3. Mohan Dev S.S., Venkateswara Rao Y., Venkateswara Rao B., Subba Rao M.V. Apomixis in crop improvement // Plant biology and biotechnology: V. I: Plant diversity, organization, function and improvement / eds. B. Bahadur et al. – Springer India, 2015. – P. 657–669.
4. Ozias-Akins P. Apomixis: Developmental Characteristics and Genetics // Critical Reviews in Plant Sciences. – 2006. - №25. P. 199–214.

### *Дополнительная литература*

1. Батыгина Т.Б., Васильева В.Е. Размножение растений. – СПб.: изд-во СПб ун-та, 2002. – 230 с.
2. Камелина О.П. Апогаметия // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции: в 3 т. – СПб.: изд-во «Мир и семья», 2000. – Т.3. – С. 165–169.
3. Наумова Т.Н. Ультраструктурные аспекты апомиксиса // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции: в 3 т. – СПб.: изд-во «Мир и семья», 2000. – Т.3. – С. 186–192.
4. Ноглер Г.А. Гаметофитный апомиксис // Эмбриология растений: использование в генетике, селекции и биотехнологии: в 2 т.– М.: «Агропромиздат», 1990. – Т.2. – С. 39–82.
5. Петров Д.Ф. Апомиксис в природе и в опыте. – Новосибирск: Наука, 1988. – 211 с.
6. Соколов В.А., Хатыпова И.С. Будет ли следующая «зеленая революция»? // Вест. ВОГиС. – 2002. – №19. – С. 4–15.
7. Солнцева М.П. Проблемы апогаметии // Бот. журн. – 1999. – Т.84, №8. – С.
8. Тиходеев О.Н. Генетический контроль апомиксиса // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции: в 3 т. – СПб.: изд-во «Мир и семья», 2000. – Т.3. – С. 392–397.
9. Тырнов В.С. Взаимоотношение зародыша и эндосперма при апомиксисе // Эмбриология растений: терминология и концепции: в 3 т. – СПб.: изд-во «Мир и семья», 2000а. – Т.3. – С. 180–186.
10. Тырнов В.С. Партеногенез // Эмбриология растений: Терминология и концепции: в 3 т. – СПб.: изд-во «Мир и семья», 2000б. – Т.3. – С. 158–165.
11. Хохлов С.С. Бесполое семенное растение. Исторические предпосылки и эволюционные перспективы // Учен. зап. Саратов. ун-та. – 1946. – Вып.1. – С. 3–75.
12. Хохлов С.С. Полиплоидия и апомиксис у покрытосеменных растений // Апомиксис и селекция. – М.: Наука, 1965. – С. 62–69.
13. Хохлов С.С. Эволюционно-генетические проблемы апомиксиса у покрытосеменных растений // Тез. докл. совещ. по проблемам апомиксиса у растений. – Саратов: изд-во Саратов. ун-та, 1966. – С. 67–69.
14. Хохлов С.С. Апомиксис: классификация и распространение у покрытосеменных растений // Успехи современной генетики. – М.: Наука, 1967. – С. 43–105.
15. Хохлов С.С. Эволюционно-генетические проблемы апомиксиса у покрытосеменных растений // Апомиксис и селекция. – М.: Наука, 1970. – С. 7–21.
16. Хохлов С.С., Зайцева М.И., Куприянов П.Г. Выявление апомиктических форм во флоре цветковых растений СССР. – Саратов: изд-во Саратов. ун-та, 1978. – 224 с.
17. Хохлов С.С., Малышева Н.А. Распространение и формы апомиксиса у злаков // Апомиксис и селекция. – М.: Наука, 1970. – С. 21–55.

18. Шишкинская Н.А., Юдакова О.И. Классификация апомиксиса // Эмбриология растений: Терминология и концепции: в 3 т. – СПб.: изд-во «Мир и семья», 2000. – Т.3. – С. 168–180.
19. Шишкинская Н.А., Юдакова О.И. Репродуктивная эмбриология дикорастущих злаков // Изв. Саратов. ун-та. Сер. биол. – 2001. – С. 166–176.
20. Шишкинская Н.А., Юдакова О.И. Новый подход к использованию антморфологического метода для диагностики апомиксиса у злаков // Бюлл. Бот. сада Саратов. ун-та. – 2003. – Вып.2. – С. 180–187.
21. Шишкинская Н.А., Юдакова О.И., Тырнов В.С. Полигаметия // Ботанические исследования в азиатской России: Матер. XI съезда РБО. – Новосибирск-Барнаул, 2003. – С.176–177.
22. Шишкинская Н.А., Юдакова О.И., Тырнов В.С. Популяционная эмбриология и апомиксис у злаков. – Саратов: изд-во Саратов. ун-та, 2004. – 145 с.
23. Шишкинская Н.А., Юдакова О.И., Тырнов В.С. Явление полигаметии у растений и его возможные эволюционно-генетические эффекты // Известия Саратов. ун-та. – 2005. – Вып.2, Т.5. – С. 25–32.
24. Asker S.E. Viewpoints on apomictic and sexual reproduction in *Angiosperms* // Acta soc. bot. pol. – 1981. – V.50, №1-2. – P. 195–200.
25. Asker S.E. Genetics of apomixis mechanisms // Apomixis: Exploiting hybrid vigor in rice. – Manila, 1994. – P. 39–42.
26. Asker S.E., Jerling L. Apomixis in plants. – Boca Raton, USA: CRC Perss, 1992. – 298 p.
27. Berthaud J. Apomixis and the management of genetic diversity // The flowering of apomixis: from mechanisms to genetic engineering / eds. Y.Savidan, J.G.Carman, T.Dresselhaus. – Mexico, 2001. – P. 8–21.
28. Bicknell R.A., Koltunow A.M. Understanding apomixis; resent advances and remaining conundrums // Plant cells. – 2004. – №16. – P. 228–245.
29. Cai D., Wang R. R.C., Carman S.G. The promotive role of gametophytic apomixis in evolution // Harnessing Apomixis. A new Frontier in Plant Science. – USA, 1995. – P. 40.
30. Carman J.G. Gametophytic angiosperm apomicts and the occurrence of polyspory and polyembryony among their relatives // Apomixis Newsletter. – 1995. – № 8. – P. 39–53.
31. Carman J.G. Asynchronous expression of duplicate genes in angiosperms may cause apomixis, bispory, tetraspory and polyembryony // Biol. J. Linn. Soc. – 1997. – V.61, №1. – P. 51–94.
32. Crane C.F. Classification of apomictic mechanisms // The flowering of apomixis: from mechanisms to genetic engineering / eds. Y.Savidan, J.Carman, T.Dresselhaus. – Mexico, 2001. – P. 24–35.
33. Czapik R. Enigma of apogamety // Protoplasma. – 1999. – №208. – P. 206–210.
34. Czapik R. Apomixis in monocotyledons // Grasses: systematic and evolution /eds. S.W.Jacobs, J.Everett. – Melbourne: CSIRO, 2000. – P. 316–320.
35. Gerashchenkov G., Rozhnova N. Genetic control of gametophytic apomixis: current status of knowledge // Proceeding of the Latvian academy of sciences. Section B. – 2004. – V.58., №5-6. – P. 167–635.
36. Horandl E. The complex causality of geographical parthenogenesis // New phytologist. – 2006. – №171. – P. 525–538.
37. Kearney M. Hybridization, glaciations and geographical parthenogenesis // Trends in Ecology and Evolution. – 2005. – №20. – P. 495–502.
38. Koltunow A. Apomixis: embryo sacs and embryos formed without meiosis or fertilization in ovules // The plant cell. – 1993. – V.5. – P. 1425–1437.
39. Koltunow A., Grossniklaus U. Apomixis: a developmental perspective // Annu. Rev. Plant. Boil. – 2003. – V.54. – P. 547–574.
40. Koltunow A., Grossniklaus U., van Lookeren C.M. A bright future for apomixis // Trends in plant science. – 1998. – V.3, №11. – P. 415–416.

41. Paun O., Stuessy T.F., Hörandl E. The role of hybridization, polyploidization and glaciation for the origin and evolution of the apomictic *Ranunculus cassubicus* complex // *New phytologist*. – 2006. – №171. – P. 223–236.
42. Perotti E., Grimanelli D., Johh P. et al. Why transferring apomixis to crops still a dream? // *New directions for a diverse planet: Proc. of the 4th Inter. Crop Sci. Congr.* – Brisbane, Australia, 2004. – P. 1–5.
43. Shishkinskaya N.A., Yudakova O.I. The problem of apogamety in plants // *Apomixis Newsletter*. – 1999. – №11. – P. 12–13.
44. Tyrnov V.S. Apomixis and endosperm development // *Maize Genet. Coop. Newsletter*. – 1998. – №72. – P. 73–74.

САРАТОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ИМЕНИ Н.Г. ЧЕРНЫШЕВСКОГО

## СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ .....	3
<b>1. ТЕРМИНОЛОГИЯ И КЛАССИФИКАЦИЯ АПОМИКСИСА.....</b>	<b>4</b>
1.1. Типы развития зародышевых мешков при апомиксисе.....	7
1.2 Развитие зародыша при апомиксисе.....	11
1.3 Особенности эндоспермогенеза при апомиксисе.....	14
<b>2. ДИАГНОСТИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ АПОМИКСИСА У ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ.....</b>	<b>16</b>
<b>3. СТЕПЕНЬ РАСПРОСТРАНЕНИЯ И ФОРМЫ АПОМИКСИСА У ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ.....</b>	<b>20</b>
3.1. Закономерности распределения апомиктичных видов в системе покрытосеменных растений.....	20
3.2. Степень распространения и формы апомиксиса у злаков.....	23
3.3. Закономерности распространения апомиктичных видов во флоре..	27
<b>4. ПРОИСХОЖДЕНИЕ АПОМИКСИСА.....</b>	<b>29</b>
<b>5. РОЛЬ АПОМИКСИСА В ЭВОЛЮЦИИ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ.....</b>	<b>35</b>
РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА .....	44



*Учебное издание*

**Юдакова Ольга Ивановна**

**СИСТЕМЫ РЕПРОДУКЦИИ РАСТЕНИЙ. АПОМИКСИС**

*Учебное пособие*

---

Формат. Объем 2,6 п.л.

---