

в момент образования автокаталитического цикла «-ген-проген-». После инициации в историческом прошлом акта автокатализа на любом отрезке жизни отдельного организма и жизни в целом существует положение, когда конкретный жизненный акт возможен только тогда, когда для его осуществления уже созданы биологические продукты в результате ранее состоявшихся актов всё той же живой материи. При всей важности и самой информации и ДНК, как её носителя, ни то, ни другое сами по себе жизни не определяют.

В модели квазицикла жизнь предстает в качестве формы материализации устойчивого потока энергии не высокой интенсивности. Можно заметить, что в модели воплощаются некоторые из существенных черт жизненного процесса, ранее отмеченные исследователями и вошедшие в определения жизни. Так к характерным чертам живого относят наличие управляющей генетической системы [7]. Предложенная модель целиком оперирует генетическими понятиями. Конвариантная редупликация как характерная черта живого [9] в модели квазицикла является одной из форм химического превращения. Идея «информации как основы жизни» [10] просматривается в квазиформе цикла, «развёртывающего» информацию, содержащуюся в прогеноме. Идея цикла воплощает широко распространенную среди биологов мысль об обмене веществ как характерной черте живого [4]. Модель энергозахватного квазицикла позволяет рассматривать жизненные процессы с позиций термодинамики, теории динамических систем и синергетики.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, грант 08-04-00094-а

#### **Литература**

1. *Sintonen M., S. Siren* (eds). Theory of evolution - in need of a new synthesis ? Fitty 50. Tampere. 1993.
2. *Эйген М.* Самоорганизация материи и эволюция биологических макромолекул. Москва: Мир, 1973. 216 с.
3. *Эйген М, Шустер П.* Гиперцикл, принципы самоорганизации макромолекул. Москва: Мир. 1982. 270 с.
4. *Kompanichenko V.* Systemic approach to the origin of life. Frontier Perspectives. 2004. vol. 13(1). P. 22-40.
5. *Чадов Б.Ф.* Новый этап в развитии генетики и термин “эпигенетика”. Генетика, 2006. Т.42. №9. С. 1261-1275.
6. *Morgan T.H., C.B.Bridges, A.H.Sturtevant.* The Genetics of Drosophila. Bibliographia Genetica II. ‘S-Gravenhage Martinus Nijhoff. 1925. 262 с.
7. *Ратнер В.А.* Генетика, молекулярная кибернетика: Личности и проблемы. Новосибирск: Наука, 2002. С.81-96.
8. *Гиббс У.* “Теневая” часть генома: сокровища на свалке // В мире науки. 2004. №2. С.21-27. №3. С.65 -71.
9. *Медников Б.М. Н.В. Тимофеев-Ресовский и аксиоматика теоретической биологии. Современные проблемы радиобиологии, радиоэкологии и эволюции. (под ред. В.И.Корогодина).* Дубна: ОИЯИ, 2001. С.297-312.
10. *Корогодин В.И., Корогодина В.Л.* Информация как основа жизни. Дубна: Феникс, 2000. 208 с.

#### **ЮДАКОВА О.И.**

*Саратовский государственный университет им. Н.Г.Чернышевского, Россия*

*Россия, 410012, Саратов, ул.Астраханская., 83, e-mail: [yudakovaai@info.sgu.ru](mailto:yudakovaai@info.sgu.ru)*

## АДАПТИВНЫЙ ПОТЕНЦИАЛ ПОЛИВАРИАНТНОСТИ ЭМБРИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ У ФАКУЛЬТАТИВНО АПОМИКТИЧНЫХ ЗЛАКОВ

Одним из компонентов системы семенного размножения покрытосеменных растений является апомиксис. На протяжении более чем 100 летнего периода изучения апомиксиса, его эволюционная роль оценивалась неоднозначно: от представления об апомиксисе как «эволюционном тупике» (Darlington, 1937; Stebbins, 1941) до предположения возможности вытеснения апомиктами половых форм и наступления на Земле «эры апомиксиса» (Хохлов, 1970). В настоящее время все больше исследователей склоняются к мнению, что наиболее эффективными являются системы размножения, основанные на тесном взаимодействии апомиксиса и амфимиксиса (Asker, Jerling, 1992; Savidan, 1992; Shishkinskaya, 1991; Jankun, 1993; Koltunow, 1993; Cai et al., 1995 и др.). Сочетание разных способов репродукции позволяет, с одной стороны, сохранять исходные генотипы материнских растений, а с другой, за счет рекомбинации и оплодотворения создавать новые генетические комбинации. Проведенное нами популяционно-эмбриологическое исследование дикорастущих злаков показывает, что апомиктичные формы обладают лабильной поливариантной системой семенного размножения, которая дает возможность одновременно осуществлять амфи- и апомиксис в пределах одного растения.

### Материал и методы

Материалом исследования послужили видообразцы (не менее 10 растений одной популяции, отобранные случайным образом) дикорастущих злаков из 5 регионов России и ближнего зарубежья: Камчатки, Якутии, Приполярного Урала, Северного Кавказа (Абхазии) и Нижнего Поволжья (Саратовской обл.). Растения фиксировали смесью Чемберлена в период открытого цветения. Мегagamетофитогенез, структуру зрелых зародышевых мешков, процессы эмбрио- и эндоспермогенеза исследовали на препаратах, приготовленных с использованием классического микротомного метода, а также ускоренных методов цитоэмбриологического анализа: 1) просветления семязачатков (Negr, 1971) и 2) выделения зародышевых мешков с помощью ферментативной мацерации и последующей диссекции семязачатков (Куприянов, 1978). Всего было изучено 59 популяций 45 видов злаков.

### Результаты и обсуждение

В ходе проведенного анализа эмбриологические признаки апомиксиса были зарегистрированы у растений 31 популяции 20 видов, относящихся 4 родам: *Festuca djimilensis*, *F.drymeja*, *F.gigantea*, *F.rubra*, *F.ruprechtii*, *F.sulcata*, *F.valesiaca*, *Hierochloë glabra*, *Koeleria sabuletorum*, *Poa alpigena*, *P.angustifolia*, *P.badensis*, *P.chaixii*, *P.glauca*, *P.macrocalyx*, *P.malacantha*, *P.nemoralis*, *P.pratensis*, *P.radula*, *P.sublanata*.

Изученные популяции характеризовались общими особенностями проявления апомиксиса на эмбриологическом уровне. Апомиксис всегда носил факультативный характер. Однако факультативность проявлялась не в дифференциации особей популяции по способу репродукции, а в способности одного и того же растения успешно реализовывать половую и апомиктичную программу эмбриологического развития. Ключевыми элементами половой программы являются эуспория, сингамия и тройное слияние, апомиктичной программы – апомейоз, партеногенез и автономный эндоспермогенез.

У подавляющего большинства изученных популяций мегagamетофит с редуцированным числом хромосом формировался из соматической клетки семязачатка (апоархеспория), и только у *P.badensis* и *P.nemoralis* из клетки диады мегаспор (диплоспория). Детальные исследования процессов мегаспоро- и мегagamетофитогенеза, проведенные на видообразцах *P.badensis*, *P.chaixii*, *P.pratensis* и *F.rubra*, показали, что в каждом соцветии всегда присутствуют семязачатки, где образуется редуцированный

эуспорический зародышевый мешок. При апоархеспории параллельное развитие нередуцированного и редуцированного мегagamетофита возможно даже внутри одного семязачатка. Кроме того, у *P.pratensis* наряду с апоархеспорией и эуспорией зарегистрировано развитие нередуцированного зародышевого мешка из материнской клетки мегаспор (апоспория). Поливариантность путей мегаспорогенеза и мегagamетофитогенеза ранее была описана у ряда апомиктичных форм. Так, сочетание апоархеспории и диплоспории обнаружено у *Paspalum minus* (Bonilla, Quarin, 1997) и *Pennisetum ciliare* (Czapik, 2000), апоспории и диплоспории – у *Tripsacum dactyloides* (Шишкинская, Горунова, 1971), *Alchemilla vulgaris*, *A.sarmatica*, *A.filicaulis*, *A.glaucescens* и *A.incisa* (Глазунова, 2000).

Партеногенетическое развитие зародыша у всех изученных видов образцов, как правило, начиналось в нераскрывшемся цветке до проникновения в зародышевый мешок пыльцевой трубки (преждевременная эмбриония). Эндосперм формировался только после оплодотворения центральной клетки (псевдогамия). К началу цветения большинство мегagamетофитов содержали партеногенетический проэмбрио и неслившиеся полярные ядра. В то же время на момент опыления в популяциях всегда оставалась часть зародышевых мешков с интактными яйцеклетками, которые сохраняли способность к оплодотворению. Случаи сингамии зарегистрированы во всех изученных апомиктичных популяциях.

Система семенной репродукции апомиктичных злаков достаточно лабильна и допускает переходы с апомиктичной программы на половую и обратно на разных этапах эмбриологического развития. Например, после формирования нередуцированного зародышевого мешка апомиктичный путь развития может сменяться половым: яйцеклетка оплодотворяется и дает начало гибриднему зародышу. Встречаются и обратные ситуации, когда в редуцированном зародышевом мешке яйцеклетка развивается партеногенетически. Переходы с одной программы эмбриологического развития на другую являются причиной гетерогенности потомства апомиктов по плоидности. Наряду с диплоидными проростками, которые составляют обычно подавляющее большинство в апомиктичных популяциях, встречаются гаплоидные проростки – результат партеногенетического развития редуцированных яйцеклеток, и триплоидные – результат оплодотворения нередуцированных женских гамет.

Переход с одной программы развития на другую может осуществляться не только на стадии эмбриогенеза, но и на стадии формирования эндосперма. Как отмечалось выше, изученные апомиктичные популяции злаков характеризовались псевдогамией. Однако, в некоторых из них (*H.glabra*, *P.pratensis*) наблюдали спорадическое образование автономного эндосперма.

Таким образом, у факультативных апомиктов все ключевые этапы эмбриологического развития поливариантны. Споро- и гаметофитогенез может осуществляться по пути формирования зародышевого мешка либо с редуцированным числом хромосом (эуспория), либо с нередуцированным (диплоспория, апоспория, апоархеспория). Яйцеклетка может развиваться в результате оплодотворения или партеногенетически, эндосперм – либо автономно, либо в результате оплодотворения центральной клетки.

Если у половых видов сбои в реализации программы эмбриологического развития единичны, то у апомиктов они происходят регулярно. Следствием таких сбоев является формирование зародышевых мешков с отклонениями от типичного строения (Шишкинская, Юдакова, Тырнов, 2004). У большинства апомиктичных популяций около трети всех зародышевых мешков характеризовались гаметофитными аномалиями. Наиболее часто встречались мегagamетофиты с яйцеклеткоподобными синергидами, дополнительными яйцеклетками и полярными ядрами. Эмбрио-генетический эффект гаметофитных аномалий может быть достаточно ощутимым и разнообразным. Негативное влияние на репродуктивный процесс способно оказать отсутствие в зародышевом мешке таких жизненно важных элементов как яйцеклетка и полярные ядра. Однако

данные аномалии встречаются крайне редко: среди более чем 15000 проанализированных мегагаметофитов было зарегистрировано лишь несколько случаев образования зародышевого мешка без яйцеклетки или полярных ядер. Как правило, аномалии не только не снижают жизнеспособности женского гаметофита, но и могут способствовать увеличению семенной продуктивности популяции за счет полиэмбрионии, а также изменению генетической структуры популяций и возрастанию их эволюционного потенциала.

Предпосылками к полиэмбрионии являются формирование нескольких мегагаметофитов в одном семязачатке и нескольких яйцеклеток в одном зародышевом мешке (полигаметия). Учитывая высокую частоту их образования и возможность комбинации в одном семязачатке этих двух явлений, можно говорить о том, что апомиктичные популяции обладают достаточно большим потенциалом для увеличения семенной продуктивности. Например, у *P.pratensis* из 440 семязачатков было выделено 532 зародышевых мешка, из которых 502 содержали один зародыш, 29 – два и 1 – три. В случае реализации данных предпосылок к полиэмбрионии 440 семян способно дать 563 проростка ( $502 + 29 \times 2 + 1 \times 3$ ). Таким образом, количество потомков более чем на четверть (27,9%) может превысить количество семян.

Помимо создания предпосылок к полиэмбрионии образование множественных зародышевых мешков и полигаметия позволяют сочетать разные способы репродукции внутри одного семязачатка. В результате зрелое семя может содержать проростки разного уровня пloidности и разного происхождения. При этом создается ситуация, когда одно семя становится способным воспроизводить не единичное растение, а часть генетически гетерогенной популяции.

В то же время эти аномалии предоставляют дополнительный материал для отбора наиболее жизнеспособных гаметофитов и гамет, расширяя тем самым возможности клеточной селекции. Отмеченные у ряда апомиктичных популяций (*H. glabra*, *P.macrocalyx*, *P.pratensis*) случаи развития «синергидных» зародышей при интактных яйцеклетках могут указывать на то, что образование своего рода «запасных» структур (зародышевых мешков, яйцеклеток) является одним из механизмов страховки популяции от производства аберрантного потомства в случае, если «основная» структура несет какие-либо генетические дефекты. Все это может способствовать повышению жизнеспособности популяции.

Анализ популяций одного и того же вида из разных мест обитания показывает, что апомиксис характерен для вида в целом и не имеет строгой экологической приуроченности. Так, апомиктичными оказались популяции *P.angustifolia*, произрастающие в совершенно разных климатических зонах: на Камчатке, в Якутии, Приполярном Урале и Нижнем Поволжье. У *P.pratensis* и *P.nemoralis* эмбриологические признаки апомиксиса зарегистрированы в популяциях Камчатского полуострова и Саратовской области, у *F.gigantea* – Северного Кавказа и Нижнего Поволжья, у *F. rubra* – Якутии, Камчатки и Нижнего Поволжья. Апомиктичные популяции одного вида из разных мест обитания характеризовались одной формой апомиксиса. Все это свидетельствует против мнения некоторых авторов о том, что апомиксис обеспечивает лишь частную приспособленность видов к определенным условиям среды. Несомненно, что он играет более важную роль и служит механизмом оптимизации системы размножения вида по всему ареалу.

Широкое распространение факультативно апомиктичных видов злаков на территориях с различными эколого-географическими условиями может быть обусловлено как лабильностью их системы семенного размножения, позволяющей сочетать преимущества апомиксиса и амфимиксиса, так и успешной реализацией адаптивного потенциала гаметофитной изменчивости.

Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ (Проект 08-04-00319).

**Литература**

1. Глазунова К.П. Род *Alchemilla* L. (*Rosaceae*) – классический объект для изучения факультативного апомиксиса // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции: В 3 т. – Санкт-Петербург. – 2000. – Т. 3. – С.206–214.
2. Куприянов П.Г. Ускоренные методы исследования зародышевого мешка // Выявление апомиктических форм во флоре цветковых растений СССР. – Саратов –1978. – С.155–163.
3. Хохлов С.С. Эволюционно-генетические проблемы апомиксиса у покрытосеменных растений // Апомиксис и селекция. – Москва. –1970. – С.7–21.
4. Шишкинская Н.А., Горюнова Н.В. Цитоэмбриологическое изучение *Tripsacum dactyloides* L. // Апомиксис и цитоэмбриология растений. – Саратов – 1971. – Вып. 2. – С. 109–113.
5. Шишкинская Н.А., Юдакова О.И., Тырнов В.С. Популяционная эмбриология и апомиксис у злаков. – Саратов. – 2004. – 145 с.
6. Asker S.E., Jerling L. Apomixis in plants. – Boca Raton. – 1992. – 298 p.
7. Bonilla J.R., Quarin C.L. Diplosporous and aposporous apomixis in a pentaploid race of *Paspalum* // Plant Sci. – 1997. – vol. 127, № 1. – P. 97–104.
8. 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.
9. Czapik R. Apomixis in monocotyledons // Grasses: systematic and evolution /eds. S.W.Jacobs and J.Everett. – Melbourne. – 2000. – P.316–320.
10. Darlington C.D. Recent advances in cytology. – London. – 1937. – 671 p.
11. Jankun I. Evolutionary significance of apomixis in *Sorbus intermedia* (*Rosaceae*) // Fragm. Flor. Geobot. – 1993. – № 36. – P.627.
12. Koltunow A. Apomixis: embryo sacs and embryos formed without meiosis or fertilization in ovules // The plant cell. – 1993. – vol. 5. – P.1425–1437.
13. Herr Jm. J. M. A new clearing-squash technique for study of ovule, development in angiosperms // Amer. J. Bot. – 1971. – vol. 20, № 8. – P.785–790.
14. Savidan Y. Apomixis and agamic complexes: from theory to practice // Species Complexes, Gene Flows and Plant Genetic Resources. – Paris. – 1992. – P.291–300.
15. Shishkinskaya N.A. Non-traditional view on apomixis // Apomixis Newsletter. – 1991. – № 3. – P.34–36.
16. Stebbins G.Z. Apomixis in the *Angiosperms* // Bot. Rev. – 1941. – vol. 7. – P.507–552.

### Резюме

В ходе цитоэмбриологического анализа факультативно-апомиктических популяций дикорастущих злаков установлена высокая частота гаметофитных аномалий и поливариантность ключевых этапов эмбриологического развития (формирования мегагаметофита, зародыша и эндосперма). Обсуждается адаптивный потенциал гаметофитной изменчивости и лабильности системы семенной репродукции апомиктических злаков.

У ходе цитоембриологічного аналізу факультативно-апоміктичних популяцій дикоростучих злаків встановлена висока частота гаметофитных аномалій і поливариантность основні етапів ембріологічного розвитку (формування жіночого гаметофіту, зародка и эндосперма). Розглянуто адаптивний потенціал гаметофітної мінливості і лабільності системи насінневого розмноження апоміктичних злаків.

High frequency of gametophytic anomalies and variability of the embryological development main stages (formation of megagametophyte, embryo and endosperm) in the facultative apomictic cereals have been observed. Adaptive potential of the gametophytic variability and lability of the seed reproduction system by facultative apomixis were discussed.