

М. А. РОЗАНОВА

## АПОМИКСИС И ГЕТЕРОГАМИЯ В ПОДСЕМЕЙСТВЕ *ROSOIDEAE* СЕМЕЙСТВА *ROSACEAE*

(Представлено академиком Н. В. Цициным 6 XII 1947)

В последние десятилетия проблеме апомиксиса посвящено много работ. Явление апомиксиса изучается в различных направлениях: рассматриваются разнообразные формы апомиксиса, строится их классификация, анализируются эмбриологические данные, затрагивается вопрос о связи апомиксиса с полиплоидией, строятся гипотезы о непосредственных причинах, вызывающих апомиксис, и об исторических причинах апомиксиса, т. е. о роли апомиктических видов в процессе эволюции. В нашем сообщении мы касаемся двух последних вопросов.

В настоящее время выдвигаются три гипотезы, выясняющие возникновение апомиктических видов. Во-первых, гипотеза, указывающая на значение гибридизации<sup>(8)</sup>; во-вторых, гипотеза, выдвигающая роль некрогормонов, выделяемых дегенерирующими клетками<sup>(9)</sup>; в-третьих, гипотеза, объясняющая явление апомиксиса определенными наследственными факторами<sup>(10)</sup>.

Кроме того, ряд авторов указывает на связь полиплоидии с явлением апомиксиса, но вместе с тем полиплоидия не является непосредственной причиной возникновения апомиктических видов. Наиболее доказательна и достоверна факториальная гипотеза, которая подтверждается некоторыми экспериментальными исследованиями.

Говоря об исторической причине апомиксиса или о роли апомиктических видов в процессе эволюции, следует отметить диаметрально противоположные гипотезы. Согласно гипотезе Стеббинса и Бэбкока<sup>(12)</sup>, к которой примыкает и С. Юзепчук<sup>(7)</sup>, апомиктические виды — отмирающие, регрессивные, не образующие основной линии эволюции, „тупики эволюции“. Согласно С. Хохлову<sup>(5,6)</sup>, это — молодые прогрессивные виды и эволюция покрытосеменных идет в направлении выработки будущего типа бесполосеменных (апомиктических) растений.

Работая над представителями подсемейства *Rosoideae* семейства *Rosaceae*, мы подошли к изучению апомиксиса у некоторых представителей данного подсемейства. Для выяснения вопроса о непосредственных причинах апомиксиса мы наблюдали два близких явления, возможно, взаимно связанных: отсутствие редукции в числе хромосом и вследствие этого образование соматических гамет и апомиктическое развитие.

Отсутствие редукции в числе хромосом и образование соматических гамет отмечено многими исследователями и нами у видов родов *Fragaria*, *Rubus* и *Potentilla*. Особенно часто наблюдается это явление у гибридов. Интересен наблюдаемый нами факт образования сомати-

ческих гамет в природных гибридных популяциях, например в популяции крымских ежевик.

В Крыму, в заповеднике, в месте соприкосновения двух видов *Rubus candicans* Weihe ( $2n=28$ ) и *R. tomentosus* Borkh. ( $2n=14$ ) встречались стерильные 21-хромосомные гибриды, фертильные 28-хромосомные, обладающие более ясно выраженными признаками *R. tomentosus*, и слабофертильные 35-хромосомные, похожие больше на *R. candicans*. Эти данные говорят о том, что 28- и 35-хромосомные гибриды возникли благодаря отсутствию редукционного деления у 21-хромосомных гибридов и повторному скрещиванию или с *R. tomentosus* (при образовании 28-хромосомных гибридов) или с *R. candicans* (при образовании 35-хромосомных).

При экспериментальном изучении образования соматических гамет и наследования апомиксиса нами были произведены скрещивания триплоидной самостерильной малины с диплоидной, тетраплоидной малиной и тетраплоидной ежевикой.

Триплоидная малина, как установлено, возникает путем слияния соматической 14-хромосомной гаметы с нормальной редуцированной 7-хромосомной. По данным Д. Петрова<sup>(3)</sup>, триплоидная малина (сорт Immertragende) при скрещивании с диплоидными формами того же вида дает потомство путем апомиксиса, настоящие гибриды получают только при отдаленном скрещивании с ежевикой Техас.

Полученные нами данные представлены в табл. 1.

Таблица 1

Комбинации	Число растений потомства	Тип потомства
<i>Rubus idaeus</i> L. (21) × <i>R. idaeus</i> L. (14)	27	9 гибридов возникли, очевидно, путем слияния нередуцированной женской гаметы с нормальной отцовской, 3 растения материнского типа, 15 нормальных гибридов
<i>R. idaeus</i> L. (21) × <i>R. sachalinensis</i> Léveillé (28)	11	1 растение материнского типа, 10 нормальных гибридов
<i>R. idaeus</i> L. (21) × <i>R. caesius</i> L. (28)	22	2 гибрида возникли, очевидно, путем слияния нередуцированной женской гаметы с нормальной отцовской, 1 растение материнского типа, 19 нормальных гибридов

На основании приведенных в таблице данных видно, что из 60 полученных растений 44 были нормальными гибридами, 11 также гибридами, но с бóльшим числом хромосом, так как они произошли, очевидно, благодаря слиянию материнской нередуцированной гаметы с нормальной отцовской гаметой, и 5 растений повторяли всецело материнский тип, т. е. возникли апомиктически. Данные Петрова о том, что апомиктическое потомство возникает при внутривидовых скрещиваниях, не подтвердились.

На основании полученного результата можно предположить, что триплоидная малина гетерозиготна по факторам, обуславливающим явление отсутствия редукции хромосом и апомиксиса. Ввиду того что образование соматических гамет у материнского растения не всегда могло быть достаточно точно определено по потомству, не представлялось возможным построить предположение о характере факторов, обуславливающих это явление. Вместе с тем можно предпо-

ложить, что явление апомиксиса (диплоидной псевдогамии) у *Rubus* вызвано не менее, чем тремя рецессивными факторами.

У многих гибридов, полученных нами от отдаленных межвидовых скрещиваний (*Rubus idaeus* × *R. caesius*), отсутствие редукции числа хромосом материнского растения становится постоянным явлением. В этом случае отсутствие редукции объясняется, очевидно, инконгруэнтностью хромосом.

Следует отметить, что у одного 28-хромосомного гибрида *Rubus idaeus* × *R. caesius*, который имел полный набор хромосом *R. idaeus* (14 хромосом) и половину набора хромосом *R. caesius* (14 хромосом), функционировала только 21-хромосомная женская гамета. Последнее, возможно, объясняет и образование 28-хромосомных видов секции *Caninae* рода *Rosa*, у которых образуется только 21-хромосомная ♀ гамета.

Переходя к вопросу об эволюционной роли апомиктических видов, следует указать на различные типы сексуального и асексуального размножения, встречающиеся в различных родах подсемейства *Rosoideae*.

В роде *Fragaria*, кроме обычного сексуального размножения, встречается первичная форма апомиксиса — диплоидная псевдогамия (терминология по В. Поддубной-Арнольди<sup>(1)</sup> и Г. Стеббинсу<sup>(12)</sup>). При диплоидной псевдогамии развитие зародыша происходит из яйцеклетки с нередуцированным числом хромосом. Род *Rubus* включает виды, сексуально размножающиеся, а также виды, имеющие как первичные формы апомиксиса (диплоидную и гаплоидную псевдогамию), так и явление более далеко заходящего апомиктического процесса — соматической апоспории<sup>(13)</sup>. При соматической апоспории зародышевый мешок образуется из соматической клетки.

В роде *Potentilla* имеются сексуальные виды, виды с первичной формой апомиктического размножения, виды, у которых возникает соматическая апоспория, и, кроме того, встречается явление самой высокой ступени апомиктического развития — адвентивной эмбрионии. При адвентивной эмбрионии зародыш развивается из спорофита, развитие гаметофита совершенно подавлено.

В роде *Alchimilla* нет сексуальных видов, встречаются только высшие типы апомиктического размножения: соматическая апоспория и адвентивная эмбриония<sup>(14)</sup>.

В роде *Rosa*, согласно последним данным, апомиксис, очевидно, не встречается, но у видов секции *Caninae* имеется особый сексуальный процесс, связанный с явлением гетерогамии, т. е. с образованием определенных гамет: женских с  $2n-7$  хромосомами и мужских 7-хромосомных<sup>(2,4)</sup>.

Эволюция процессов размножения в родах *Fragaria*, *Rubus*, *Potentilla* и *Alchimilla* до некоторой степени совпадает с эволюцией по морфологическим признакам. Не следует, конечно, предполагать, что эти роды представляют прямую эволюционную ветвь; это отдельные ветви сложно разветвленного эволюционного дерева.

Гетерогамия и апомиксис появились, очевидно, в неблагоприятный период жизни растений и способствовали, с одной стороны, сохранению константности вида, а с другой — некоторому усилению его многообразия, которое могло привести к его большей приспособленности.

Апомиксис в высших формах своего проявления (апоспория, адвентивная эмбриония) представляет, очевидно, процесс необратимый, поэтому виды рода *Alchimilla* — явление регрессивное.

На первых стадиях развития апомиксис, возможно, является обратимым, а такие апомиктические виды могут быть эволюционно прогрессивны. На этом основании мы не разделяем ни точку зрения Стеббинса, ни Хохлова, так как апомиксис — неоднородное явление и поэтому

апомиктические виды могут иметь совершенно различные пути эволюционного развития: развиваться и эволюционировать или гаснуть и отмирать.

Поступило  
6 XII 1947

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> В. Поддубная-Арнольди, Бот. журн., 25, 1, 75 (1940). <sup>2</sup> С. Миндлин, ДАН, биол., 23, 3, 459 (1947). <sup>3</sup> Д. Петров, ДАН, 22, № 6 (1939). <sup>4</sup> М. Розанова, Усп. совр. зап. СГУ, 16, 1, 3 (1946). <sup>5</sup> С. Хохлов, ДАН, 52, № 9 (1946). <sup>6</sup> С. Хохлов, Уч. зап. СГУ, 16, 1, 3 (1946). <sup>7</sup> С. Юзепчук, Тезисы докл. секц. биол. наук ЛГУ, 8 (1946). <sup>8</sup> A. Ernst, Bastardierung als Ursache d. Apogamie im Pflanzenreich, 1918. <sup>9</sup> G. Haberlandt, Sitz. preuss. Ak. Wiss., 861 (1921). <sup>10</sup> I. Holmgren, K. Sv. Vet. Ak. Handl., 59, 7, 1 (1919). <sup>11</sup> G. Stebbins, Bot. Rev., 7, 10, 507 (1941). <sup>12</sup> G. Stebbins and F. Babcock, J. Hered., 30, 519 (1939). <sup>13</sup> P. Thomas, J. Gen., 40, 1—2, 119 (1940).