

НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ ГЕНОМА ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ

© С. Н. Шереметьев, Ю. В. Гамалей, Н. Н. Слемнев

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН,
Санкт-Петербург; электронный адрес: sns@nm.ru

Проанализированы направления эволюционной изменчивости параметров величины генома и структурно-функциональной активности растений по группам биоморф и таксонов покрытосеменных. Показано, что в мелу-кайнозое их ядерный геном имел тенденцию увеличиваться. Его функциональная эффективность (интенсивность функций на 1 пг ДНК) снижалась от максимальной высокой у деревьев и лиан дождевых и муссонных лесов палеогена к минимальной у кустарников, многолетних и однолетних трав лугово-степной растительности, появившейся в неогене. В качестве причины эволюционного роста генома и снижения его функциональной эффективности обсуждается изменение климатических условий, важных для вегетации (температура, влажность, концентрация CO_2), в неблагоприятную сторону. Цена филогенетического адаптогенеза покрытосеменных к ступенчатому похолоданию климата в кайнозое — 4-кратный рост генома и более.

Ключевые слова: геном, содержание ядерной ДНК, число хромосом, пloidность, водный обмен, содержание хлорофилла, интенсивность фотосинтеза, эволюция, покрытосеменные.

Содержание ядерной ДНК у растений и животных методом проточной цитометрии исследуется более 50 лет (Bennett, Leitch, 2005a). За этот сравнительно небольшой срок количество ядерной ДНК определено для 6.5 тыс. видов покрытосеменных. Эта информация собрана в таблицах нескольких обобщающих публикаций (Bennett, 1972; Bennett, Smith, 1976, 1991; Bennett et al., 1982, 1998, 2000; Bennett, Leitch, 1995, 1997, 2005a; Hanson et al., 2001a, 2001b, 2003, 2005; Suda et al., 2003; Zonneveld et al., 2005). Она также организована в виде базы данных, которая размещена в Интернете для свободного доступа (Bennett, Leitch, 2005b). Опубликованные материалы широко используются и цитируются молекулярными и клеточными биологами, ботаниками, систематиками (см.: Bennett et al., 2000). База дополнена нами информацией о геологическом возрасте родов (по: The Paleobiology Database (PBDB); <http://flatpebble.nceas.ucsb.edu/cgi-bin/bridge.pl>) и их жизненных формах (по флорам Чили, Северной Америки, Китая, Тайваня и Пакистана, размещенным на сайте <http://efloras.org/>). Таксономическое положение родов было переопределено по системе Тахтаджяна (Takhtajan, 2009).

Данное исследование предпринято с целью выявления изменений содержания ядерной ДНК, числа хромосом, степени пloidности у покрытосеменных и их групп, составленных различными формами роста, в процессе эволюции с позднего мела до настоящего времени. Изучен вопрос о влиянии на их динамику климатических факторов, а также синхронность с изменениями структурно-функциональных характеристик растений. На возможность такой согласованности указывают известные факты влияния количества ядерной ДНК на широкий спектр свойств растений (Grime, 1998; Reeves et al., 1998; Prokopenko et al., 2003; Jovtcheva et al., 2006; Beaulieu et al., 2007a, 2007b, 2008; Knight, Beaulieu, 2008, и др.).

Терминология, методы

Для обозначения количества ядерной ДНК используется термин «C-value» с различными префиксами — 1C, 2C, 3C и т. д. Его впервые использовал Свифт (Swift, 1950). Позже Беннет и Смит (Bennett, Smith, 1976) указали, что в частной беседе Свифт сообщил им, что символ «C» является сокращением слова «constant», что подразумевало постоянство количества ядерной ДНК в разных тканях организма. Они определили «C-value» (или 1C value) как содержание ядерной ДНК в нереплицированном гаплоидном (редуцированном) наборе хромосом (Bennett, Smith, 1976). Отсюда следует, что мерой количества ДНК в нереплицированном нередуцированном наборе хромосом (в диплофазе) будет 2C (безотносительно к степени пloidности) (Greilhuber et al., 2005).

В отличие от термина «C-value» термин «размер генома» (genome size) часто используют для обозначения количества ДНК в мейотически редуцированном или моноплоидном наборе хромосом (имея в виду, что в полиплоидном наборе содержится не один геном) (Bennett et al., 1998). Последовательное использование термина «размер генома» в таком узком смысле часто бывает невозможным из-за неопределенности степени пloidности. Поэтому многие авторы предпочитают использовать этот термин, так же как и термин «C-value», в широком смысле, независимо от степени пloidности. При таком подходе термины «C-value» (с префиксом 1) и «размер генома» являются синонимами (Greilhuber et al., 2005).

Для обозначения полного набора хромосом с числом n (редуцированного) независимо от степени генеративной пloidности был предложен термин «голоплоидный геном» (holoploid genome, от греческого *holos* — полный: Greilhuber et al., 2005; Greilhuber, Doležel, 2009). Для опре-

Таблица 1

Относительные молекулярные массы нуклеотидов и атомные массы элементов

Нуклеотид	Химическая формула	Относительная молекулярная масса	
		в чистом виде	в составе ДНК
Аденин	C ₁₀ H ₁₄ N ₅ O ₆ P	331.2213	312.1982
Тимин	C ₁₀ H ₁₅ N ₂ O ₈ P	322.2079	303.1848
Гуанин	C ₁₀ H ₁₄ N ₅ O ₇ P	347.2207	328.1976
Цитозин	C ₉ H ₁₄ N ₃ O ₇ P	307.1966	288.1735

Атомные массы элементов				
C	H	N	O	P
12.0107	1.0079	14.0067	15.9994	30.9738

Примечание. По данным: Doležel et al., 2003 (с изменениями); Wieser, 2006.

деления размера такого генома предложено использовать термины «голоплоидный размер генома» и «C-value» (или 1C) (Greilhuber et al., 2005). Тогда 2C будет относиться к нередуцированному нереплицированному набору хромосом (2n) безотносительно к степени полидности и характеризовать полное количество ядерной ДНК (в диплофазе), а размер генома будет соответствовать термину «голоплоидный размер генома» (или 1C). Мы будем придерживаться именно такого определения этих терминов.

Размер генома может быть точно определен только в случае исследования и обсуждения абсолютных значений количества ДНК. Ряды данных, содержащих значения C-value с разными префиксами, полностью коррелированы по определению. Результаты исследования относительных изменений (например, во времени) одного из таких рядов идентичны результатам исследования любого другого ряда. Пока терминология не устоялась и существует двусмысленность в понимании термина «размер генома» (Greilhuber et al., 2005; Greilhuber, Doležel, 2009), нужно точно знать, какой смысл вкладывают авторы в этот термин или придерживаться термина «содержание ядерной ДНК» с уточнением префикса «C-value».

Количество ДНК обычно выражают в единицах массы — пикограммах (пг, 10^{-12} г). У разных авторов встречаются разные переводные коэффициенты количества пар нуклеотидов в абсолютные значения массы, поэтому мы приведем алгоритм получения такого коэффициента (Doležel et al., 2003). Из данных табл. 1 видно, что в составе ДНК нуклеотиды имеют несколько меньшую относительную молекулярную массу, чем в чистом виде. Это обусловлено потерей молекулы воды при формировании фосфодиэфирной связи в цепочке ДНК и диссоциацией ионов водорода при образовании водородных связей между комплементарными нуклеотидами.

Для получения средней молекулярной массы пары нуклеотидов складывают массы комплементарных нуклеотидов и вычисляют среднее из массы этих двух пар: $((A+T)+(G+C))/2$. В делимом этого выражения можно как угодно расставлять скобки — результат один: в среднем относительная молекулярная масса любой пары нуклеотидов равна 615.8771. При этом совершенно неважно, со-

блюдается ли отношение A+T=G+C или остается верным правило Чаргаффа (Chargaff et al., 1951), согласно которому в молекуле ДНК количество тиринов равно количеству пиридинов. Умножая это число на значение атомной единицы массы ($1.660539 \cdot 10^{-27}$ кг) (Mohr, Taylor, 2000), получаем, что одна пара нуклеотидов имеет массу $1.0227 \cdot 10^{-9}$ пг, а один пикограмм содержит 977.8 млн пар нуклеотидов.

Для сравнения с динамикой во времени количества ядерной ДНК использованы структурно-функциональные характеристики растений: сложность организации водообмена, плотность сложения мезофилла, максимальная потенциальная интенсивность фотосинтеза, содержание хлорофилла в листьях.

Сложность организации водного режима для видов трав рассчитана нами как средний коэффициент детерминации для всех обнаруженных связей между элементами водного режима этого вида, а также между этими элементами и факторами среды. Основным свойством этого показателя являются его увеличение (приближение к единице) при усилении водного стресса и уменьшение (приближение к нулю) при оптимальных условиях почвенного водоснабжения (Шереметьев, 2005).

Плотность сложения мезофилла (определенная количеством межклетников в листе) является признаком степени развития ксероморфной организации травянистых растений, она увеличивается в направлении от гумидных к аридным местообитаниям (Shields, 1950; Василевская, 1979; Гамалей, 1988), что легко подтверждается количественными данными (Шереметьев, 2005). Парциальный объем межклеточных пространств в листе оценивается как основной (если не единственный) структурный показатель, позволяющий судить о степени водообеспеченности растений. Межклетники формируются в ходе развития листа вследствие водозапасания, возможного только в условиях достаточного или даже избыточного водообеспечения, в противном случае вакуолеобразование и растяжение листа остаются не реализованными в полной мере. Возникающая таким образом структура известна как ксероморфная, не сочетающаяся с высокими интенсивностями транспирации. На шкале возраста этот признак изменяется точно так же, как и показатели водного режима: содержание воды в листьях, интенсивность транспирации, дефицит водного насыщения (но в последнем случае с обратным знаком).

Потенциальная интенсивность фотосинтеза (ПИФ) представляет собой скорость ассимиляционной деятельности растений при насыщающей концентрации CO₂ (Заленский, 1956, 1959). Максимальная величина потенциальной интенсивности фотосинтеза (ПИФ_M) реализуется каждым видом растения при оптимальном (гармоничном) сочетании остальных ведущих факторов внешней среды — света, температуры, влажности, уровней минерального питания, азота и др. (Заленский, 1963). Согласно классическим представлениям, эта величина генетически детерминирована для каждого вида растения (Любименко, 1909, 1928; Заленский, 1963). Косвенным подтверждением таким представлениям служат тесные линейные связи между максимальными величинами ПИФ, содержания хлорофилла и удельной плотности поверхности листа. Они получены в расчете на сухую массу листьев для более 100 видов растений, исследованных в экстремальных условиях разных экосистем Монголии и в арктической тундре о-ва Врангеля (Слемнев, 1988, 1989; Герасименко и др., 1989; Цоож, 2008).

Таблица 2

Размер генома (1С, пг), содержание ядерной ДНК (2с, пг), число хромосом (2п) и уровень полидности (PL) у разных жизненных форм покрытосеменных растений

Статистики	Однодольные и двудольные				Однодольные			Двудольные			
	все жизненные формы	деревья и кустарники	травы	лианы	травы	пальмы	лианы	деревья	кустарники	травы	лианы
2 С											
<i>n</i>	6949	1133	5001	68	2564	107	23	359	253	2437	45
<i>X</i>	13.6	4.4	15.9	7.9	23.1	8.4	10.6	3.1	5.6	8.3	6.5
<i>Sx</i>	21.0	11.1	23.1	8.5	29.2	10.7	6.7	4.3	21.0	8.9	9.0
<i>CL_X</i>	0.5	0.6	0.6	2.0	1.1	2.0	2.7	0.4	2.6	0.4	2.6
<i>Me</i>	6.2	2.1	8.5	4.0	12.8	5.8	10.0	1.9	2.2	5.3	1.1
<i>Cl_{Me}</i>	1.4	1.9	1.8	5.7	3.2	5.8	7.8	1.3	7.4	1.0	7.5
<i>V</i>	154.2	255.9	144.9	106.9	126.3	127.1	62.7	137.1	378.2	106.9	137.8
<i>CL_V</i>	5.9	24.0	6.5	41.0	7.9	38.9	41.4	22.9	75.2	6.8	65.0
<i>Min</i>	0.1	0.9	0.1	0.6	0.3	0.5	0.8	0.3	0.2	0.1	0.6
<i>Max</i>	280.0	105.8	280.0	31.6	280.0	78.2	22.3	32.0	181.5	63.4	31.6
2 п											
<i>n</i>	5908	979	4286	44	2084	80	17	310	219	2202	27
<i>X</i>	27.7	33.0	25.8	35.5	27.9	38.9	36.7	29.0	33.2	23.7	34.7
<i>Sx</i>	19.6	22.3	16.6	6.9	17.0	63.2	6.4	17.6	20.5	15.9	7.2
<i>CL_X</i>	0.5	1.4	0.5	2.0	0.7	13.8	3.1	2.0	2.7	0.7	2.7
<i>Me</i>	22.0	26.0	20.0	38.0	24.0	32.0	36.0	24.0	30.0	18.0	38.0
<i>Cl_{Me}</i>	1.4	4.0	1.4	5.8	2.1	39.6	8.8	5.6	7.8	1.9	7.7
<i>V</i>	70.8	67.4	64.3	19.4	61.0	162.3	17.5	60.7	61.6	66.9	20.6
<i>CL_V</i>	2.9	6.8	3.1	9.2	4.2	57.4	13.5	10.9	13.2	4.5	12.5
<i>Min</i>	4.0	8.0	4.0	16.0	6.0	22.0	30.0	14.0	8.0	4.0	16.0
<i>Max</i>	596.0	196.0	144.0	50.0	132.0	596.0	50.0	196.0	174.0	144.0	38.0
PL											
<i>n</i>	5708	912	4165	39	1957	80	11	272	209	2200	28
<i>X</i>	2.8	2.6	2.8	2.0	3.0	2.0	2.0	2.4	2.9	2.6	2.0
<i>Sx</i>	1.6	1.6	1.7		1.7			2.0	1.5	1.6	
<i>CL_X</i>	0.0	0.1	0.1		0.1			0.2	0.2	0.1	
<i>Me</i>	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0
<i>Cl_{Me}</i>	0.1	0.3	0.1		0.2			0.7	0.6	0.2	
<i>V</i>	58.8	62.3	58.9	0.0	57.2	0.0	0.0	84.0	52.1	59.6	0.0
<i>CL_V</i>	2.5	6.5	2.9		4.1			16.1	11.4	4.0	
<i>Min</i>	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0
<i>Max</i>	24.0	24.0	20.0	2.0	19.0	2.0	2.0	24.0	8.0	20.0	2.0

Примечание. Здесь и в табл. 3 и 4 представлены результаты нашей обработки базы данных «C-value» (Bennett, Leitch, 2005b); здесь и в табл. 4: *n* — число измерений, *X* — средние, *Sx* — стандартные отклонения, *Me* — медианы, *V* — коэффициенты вариации, *Min*, *Max* — минимальные и максимальные величины признаков, *CL_X*, *CL_{Me}* и *CL_V* — доверительные интервалы для средних, медиан и коэффициентов вариации.

База данных о содержании хлорофилла в расчете на массу свежих листьев растений извлечена из классической работы Любименко (1916). Она содержит в себе сведения о величинах показателя для 623 видов растений из гумидных регионов разных географических широт: 6° ю. ш. (Бейтенцорг, о-в Ява), 45° с. ш. (Южный берег Крыма), 60° с. ш. (Петропавловск). Методы экстрагирования пигментов (с помощью чистого спирта, смеси спирта с ацетоном, чистого ацетона) и определения их количества (спектрофотометрия) с начала прошлого века не изменились, возросла лишь разрешающая способность ультрасовременных спектрофотометров.

Варьирование признаков

Признаки, характеризующие ядерную ДНК покрытосеменных (2С, число хромосом и уровень полидности), варьируют в широких пределах. Особенно это касается содержания ДНК (так же, как и размера геномов), коэффициент вариации которого составляет больше 150 % (табл. 2). Более умеренное варьирование обнаруживают числа хромосом (71 %) и уровень полидности (59 %). Широкое варьирование размера геномов у цветковых растений (от 0.05 до 140 пг) является частью более широкого разнообразия 1С у эукариот — от 0.009 до 700 пг (см., на-

Таблица 3

Квантильный анализ рядов распределения размера геномов (1C, пг), содержания ядерной ДНК (2C, пг), чисел хромосом (2n) и уровней полидности (PL)

Квантили	1C	2C	2n	PL
0.10	0.6	1.2	14	2
0.25	1.2	2.4	16	2
0.50	3.1	6.2	22	2
0.75	8.2	16.4	34	3
0.90	16.7	33.5	48	4

пример: Leitch et al., 1998; Gregory, 2005; Патрушев, Минкевич, 2006, 2007). Это варьирование, не связанное с таксономическим положением видов или их фенотипической сложностью, получило название «C-value paradox» (Thomas, 1971).

Однако квантильный анализ показывает, что разброс данных не так значителен (табл. 3). Разница содержания ДНК между верхней и нижней децилями (квантилями порядка 0.9 и 0.1 соответственно) составляет всего 32.3 пг. Это означает, что подавляющее большинство значений ряда (80 %) находится в пределах 1.2—33.5 пг. Размеры геномов при таком рассмотрении укладываются в диапазон 0.6—16.7 пг, числа хромосом изменяются от 14 до 48, полидность не превышает 4 (табл. 3). Сравнение этих данных с варьированием признаков, которое показано в табл. 2, наводит на мысль, что общее мнение о чрезмерной изменчивости содержания ядерной ДНК несколько преувеличено.

Эта изменчивость безусловно значительна, но при отсечении крайних 10 % значений с обеих сторон ряда, представляется вполне обычной. Эти 20 % наблюдений могут быть обусловлены не только свойствами растений, но и ошибками, различными техническими артефактами.

В связи с этим представляет интерес вопрос о внутриродовой изменчивости признаков (мы исследовали данные только для тех родов, для которых число определений признака было не меньше 3). Средние внутриродовые коэффициенты вариации размера геномов и содержания ядерной ДНК оказались равными 36 %. Разброс коэффи-

циентов вариации оказался широким (0—165 %). Однако верхняя дециль была равна 62 %, т. е. 90 % наблюдений средних для родов коэффициентов вариации были ниже 62 %. Средний для родов коэффициент вариации чисел хромосом был равен 24 % (верхняя дециль равна 58 %), а уровней полидности — 21 % (верхняя дециль равна 51%). Отсюда видно, что внутриродовая изменчивость признаков хотя и высока, однако не является экстремальной.

В чем причина таких неоднозначных оценок варьирования признаков? Возможно, дело в особенностях их распределения. Ряды распределения количества ядерной ДНК, чисел хромосом и полидности с высокой точностью (критерии Колмогорова и хи-квадрат, $P < 0.05$) описываются логнормальным распределением (рис. 1) (Вадзинский, 2001).

Это распределение характеризуется ярко выраженной левосторонней асимметрией. При логарифмировании величин ряда, имеющего логнормальное распределение, преобразованный ряд будет иметь нормальное распределение (из этого, в частности, следует, что для правильно-го исследования зависимостей необходимо логарифмировать такие ряды данных). Левосторонняя асимметрия логнормального распределения возникает из-за того, что вероятность появления малых значений признака, значительно выше, чем вероятность появления его больших значений. Отсюда следует, что применение квантильного анализа к таким рядам распределения является вполне обоснованным и необходимым.

Таким образом, типичные изменения (в пределах квантилей порядка 0.1—0.9) рассмотренных признаков укладываются в не очень широкие рамки, характерные для большинства биологических исследований. Кроме того, нельзя сказать, что размеры геномов и содержание ядерной ДНК совсем не зависят от таксономического положения растения и их фенотипической сложности.

Средние этих показателей (1C и 2C) у двудольных примерно в 3 раза ниже, чем у однодольных (табл. 4). Эти различия статистически достоверны на высоком уровне значимости (t -критерий для логарифмически преобразованных выборок, $P < 0.001$). Ранее уже отмечалась большая величина количества ядерной ДНК у однодольных (Bharathan, 1994; Hanson et al., 2003). Считается, что у их предковых групп (так же, как и у предковых групп дву-

Таблица 4

Размер генома (1C, пг), содержание ядерной ДНК (2C, пг), число хромосом (2n) и уровень полидности (PL) у однодольных и двудольных растений

Статистики	Однодольные				Двудольные			
	1C (пг)	2C (пг)	2n	PL	1C (пг)	2C (пг)	2n	PL
<i>n</i>	2927	2927	2373	2236	4022	4022	3535	3472
<i>X</i>	11.3	22.7	28.6	2.9	3.5	7.0	27.1	2.6
<i>Sx</i>	13.9	27.9	21.3	1.7	4.8	9.6	18.3	1.6
<i>CL_X</i>	0.5	1.0	0.9	0.1	0.1	0.3	0.6	0.1
<i>Me</i>	6.6	13.3	24.0	2.0	1.8	3.5	22.0	2.0
<i>Cl_{Me}</i>	1.4	2.9	2.5	0.2	0.4	0.8	1.7	0.1
<i>V</i>	122.8	122.9	74.5	56.9	136.6	136.7	67.8	59.7
<i>CL_V</i>	7.2	7.2	4.8	3.8	6.8	6.8	3.6	3.2
<i>Min</i>	0.2	0.3	4.0	2.0	0.1	0.1	4.0	2.0
<i>Max</i>	140.0	280.0	596.0	19.0	90.8	181.5	196.0	24.0

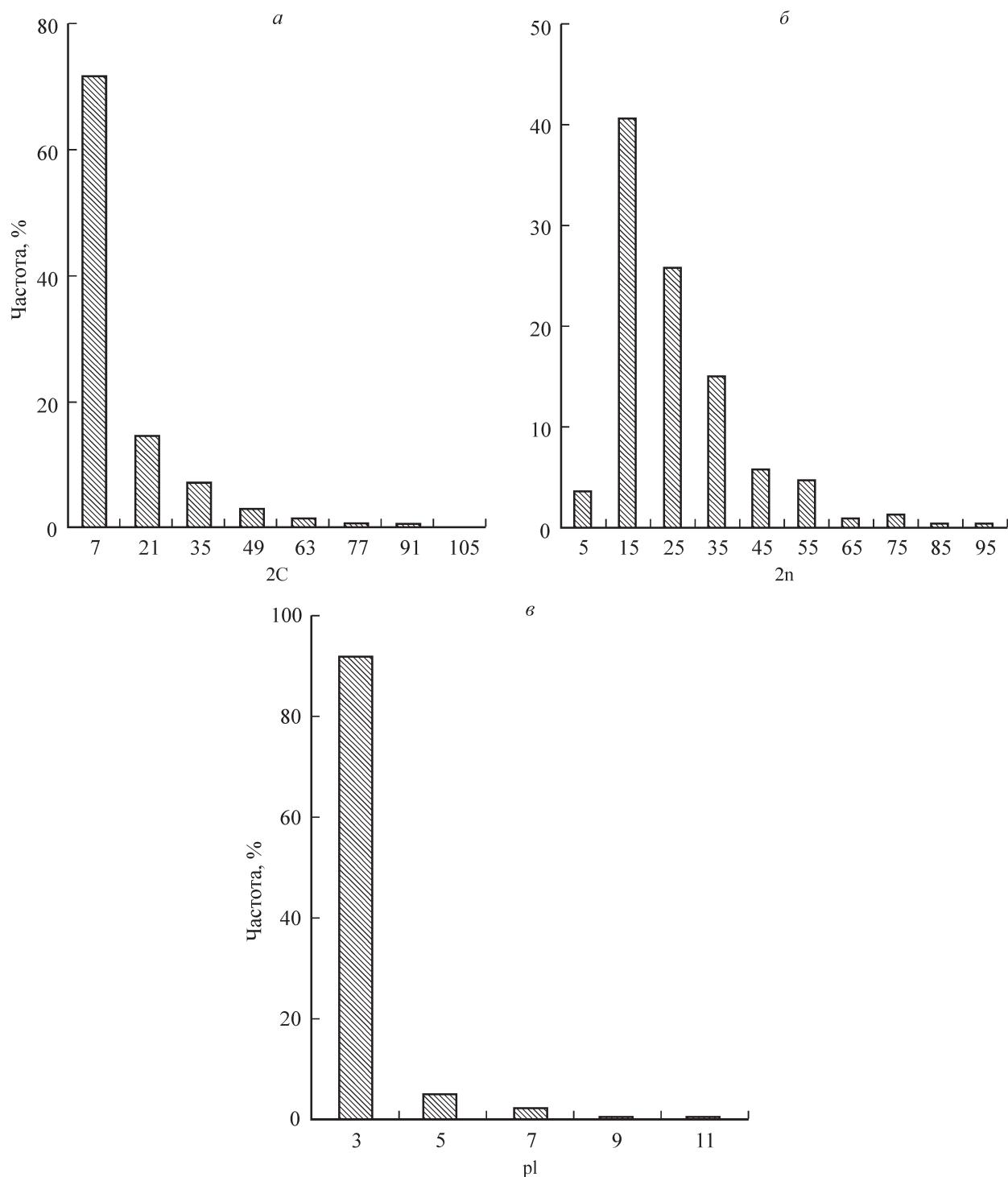


Рис. 1. Логнормальное распределение содержания ядерной ДНК (2C) (a), чисел хромосом (2n) (б) и уровней пloidности (pl) (в) покрытосеменных растений.

дольных) величина генома невелика в отличие от производных таксонов с очень большим содержанием ядерной ДНК (Leitch et al., 1998; Soltis et al., 2003; Leitch et al., 2005) (филогенетические деревья построены по системе APG II, 2003, а также APG, 1998 (APG II, 2003)). Эта точка зрения находит свое подтверждение в количественном анализе данных.

У подклассов двудольных растений прослеживается тенденция увеличения количества ядерной ДНК по мере уменьшения возраста таксонов. Эта тенденция выражена

слабо (рис. 2, a), что может быть следствием недостатка данных для ряда подклассов, например для Nymphaeidae. В обновленной системе Тахтаджяна (Takhtajan, 2009) по сравнению с системой 1997 г. (Takhtajan, 1997) этот подкласс понижен до уровня надпорядка (Nymphaeanae) и помещен в основание системы покрытосеменных. Безусловно, возраст этого таксона значительно больше, чем найдено нами из имеющихся данных, что снижает достоверность обнаруженной тенденции. У порядков, семейств и родов отмеченный для подклассов тренд проявляется

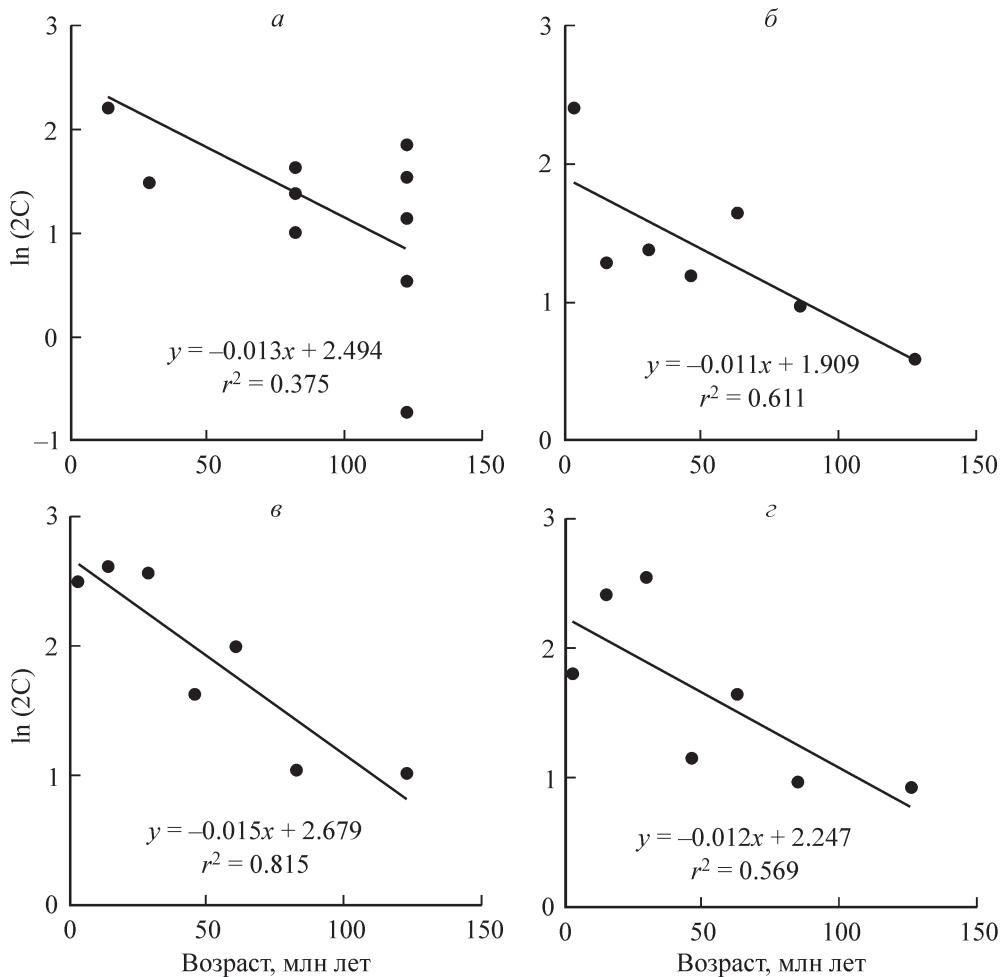


Рис. 2. Зависимость количества ядерной ДНК (логарифмы 2С) от возраста подклассов (а), порядков (б), семейств (в) и родов (г). Таксоны сгруппированы по эпохам стратиграфической шкалы (Gradstein et al., 2004), а логарифмы 2С отнесены к серединам этих эпох.

более ярко (рис. 2, б—г) и подтверждает точку зрения, согласно которой древние, наиболее архаичные таксоны имеют меньшее количество ДНК. Процесс эволюции цветковых, судя по этим данным, сопровождался (или предопределялся?) увеличением размеров ядерных геномов.

Это может быть связано, в частности, и с тем, что биоразнообразие внутри таксонов разного уровня находится в определенной зависимости от количества ядерной ДНК у этих таксонов (рис. 3). Мы исследовали корреляцию между числом родов в семействах (рис. 3, а), порядках (рис. 3, б) и надпорядках (рис. 3, в) системы Тахтаджяна (Takhtajan, 2009) и количеством ядерной ДНК соответствующих таксонов. Во всех случаях существует не очень сильная, но статистически достоверная на высоком уровне значимости ($P = 95\%$) связь между количеством ядерной ДНК и числом родов на уровне семейств, порядков и надпорядков. Эти связи формируют представители всех подклассов системы. При исключении некоторых из них (Alismatidae и Rosidae) указанные корреляции усиливаются почти вдвое. Отсюда может следовать, что в какой-то степени таксономическое разнообразие определяется количеством ядерной ДНК.

Филогенетический прогресс определялся морфологической эволюцией и, в частности, изменением существовавших и появлением новых форм роста (пальм, лиан, трав). Точка зрения на эволюцию жизненных форм от

древесных и кустарниковых к травам разделяется и обосновывается многими авторами (см.: Takhtajan, 2009). В ряду жизненных форм от деревьев к травам также прослеживается тенденция увеличения количества ядерной ДНК (рис. 4, а), подтверждая правило увеличения этого количества в процессе эволюции, которая, безусловно, не односторонняя, как это может показаться из рисунка на плоскости (рис. 4, а), но, скорее всего, имеет ряд разветвлений (рис. 4, б) и параллельных путей.

Изменение признаков во времени

В последние годы в Интернете появились и интенсивно развиваются базы данных, содержащие информацию о возрасте таксонов — времени их наиболее ранней фиксации в палеонтологической летописи. Есть данные для многих семейств, а во многих случаях и родов покрыты семенными растениями (для видов получение такой информации практически невозможно). Наиболее полной и информативной является, на наш взгляд, PBDB (<http://paleodb.org/cgi-bin/bridge.pl>). Возможность установить возраст родов позволила проследить изменения количества ядерной ДНК, числа хромосом и уровней пloidности во времени и сопоставить полученные временные ходы с некоторыми важнейшими параметрами палеоклиматов.

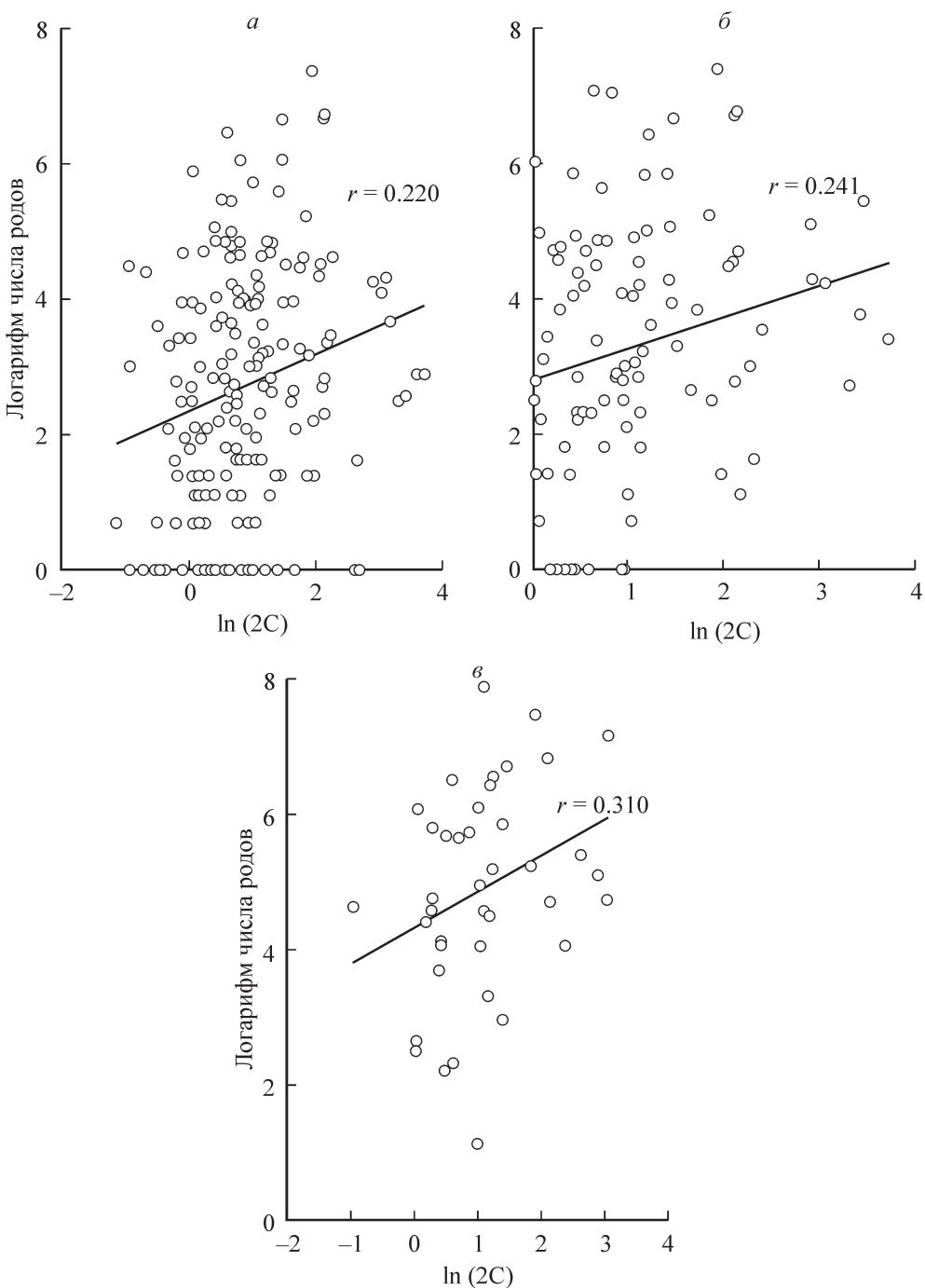


Рис. 3. Соотношение содержания ядерной ДНК и числа родов у таксонов разного уровня — семейств (а), порядков (б) и надпорядков (в) системы Тахтаджяна (Takhtajan, 2009).

Содержание ядерной ДНК, как уже было отмечено, имеет тенденцию к увеличению в ходе биологической эволюции. Более подробное исследование этой тенденции показывает, что минимальные величины ядерной ДНК наблюдаются в начальные эпохи эволюции покрытосеменных — в раннем и позднем мелу (рис. 5, а). В палеоцене происходит некоторое увеличение количества ядерной ДНК с последующим его снижением в эоцене. Параллельно этому (от раннего мела до эоцена) изменялась скорость эволюции покрытосеменных (определенная нами по базе данных «The Fossil Record 2» (Benton, 1993) как отношение числа семейств, появившихся в каждую

геологическую эпоху, к ее продолжительности) (см.: Шереметьев, Гамалей, 2009).

Длительный и пологий тренд понижения глобальной температуры, начавшийся после завершения раннеэоценового климатического оптимума, был прерван на границе эоцена и олигоцена быстрым и широкомасштабным оледенением Антарктиды (Kennett, 1977; Lear et al., 2000; Zachos et al., 2001; DeConto, Pollard, 2003a, 2003b; Pollard, DeConto, 2003, 2005), которое означало переход Земли в состояние холодной биосфера (Ахметьев, 2004), продолжающееся до нашего времени. В конце эоцена и начале олигоцена появились свидетельства оледенения Гренлан-

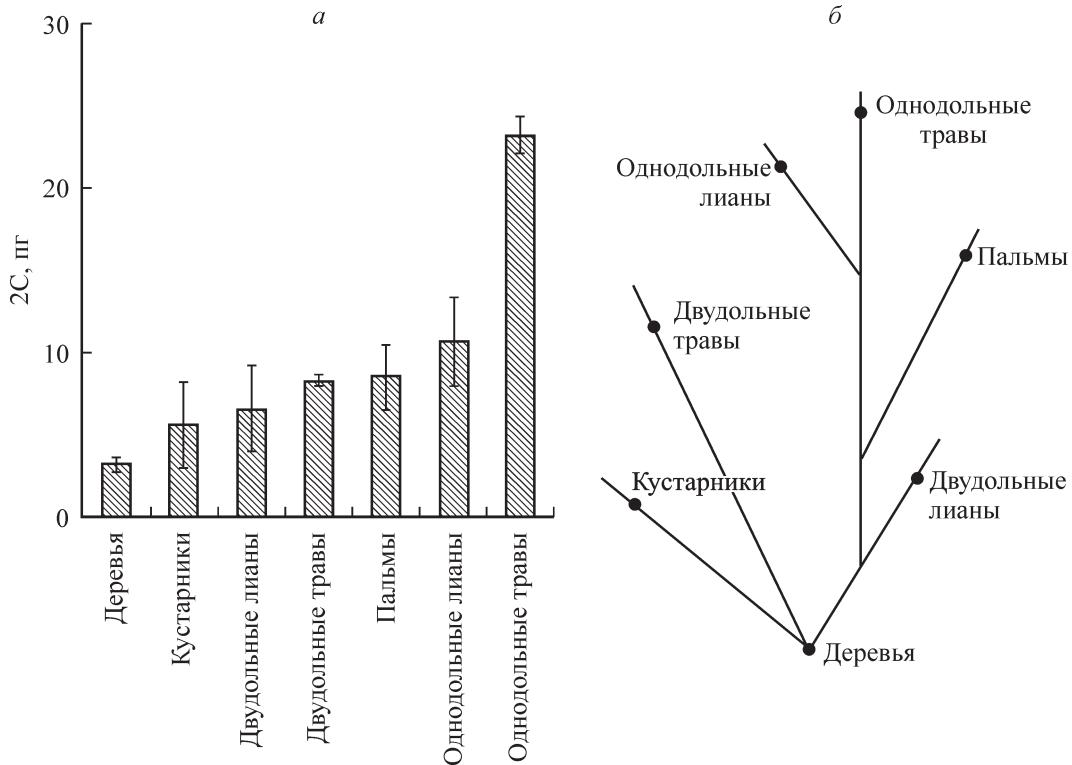


Рис. 4. Изменения содержания ядерной ДНК в ряду жизненных форм (*a*) и возможные пути преобразования жизненных форм покрытосеменных (*b*).

дии (Eldrett et al., 2007), а также симметричного охлаждения Арктики и Антарктики (Tripathi et al., 2005; Moran et al., 2006), которое привело к постепенному росту температурного градиента между полюсами и экватором в неогене (Nikolaev et al., 1998). Однако первые следы формирования мерзлых толщ на континентах северного полушария датируются не ранее конца плиоцена (2.5 млн лет назад: Романовский, 1993).

В этих условиях олигоценового оледенения происходят резкое увеличение количества ядерной ДНК и столь же резкое снижение скорости эволюции покрытосеменных (рис. 5, *a*). Затем начиная с миоцена содержание ядерной ДНК постепенно снижалось, а скорость эволюции покрытосеменных росла.

У однодольных и двудольных растений изменения количества ядерной ДНК в мелу-эоцене происходили более или менее параллельно (рис. 5, *b*). Однако начиная с олигоцена реакция растений на происходившие климатические изменения была противоположной. В ответ на похолодание и снижение концентрации углекислого газа в атмосфере в олигоцене у двудольных резко увеличилось содержание ДНК, а у однодольных, напротив, произошло его резкое снижение. Реакция на относительное потепление в миоцене у этих классов покрытосеменных осталась прямо противоположной. Объяснение этому факту на данном этапе исследований найти не представляется возможным.

Крайние жизненные формы — с одной стороны, травы, а с другой — деревья и кустарники (в дальнейшем просто деревья) — в экологическом отношении более однородны, чем классы покрытосеменных. Реакция растений внутри каждой формы роста на климатические изменения должна отражать реальные конституционные свойства каждой из групп. Тем не менее видно, что изменения

во времени количества ядерной ДНК у двудольных (рис. 5, *b*) идентичны таким изменениям у деревьев и кустарников (рис. 5, *a*), с той разницей что размах колебаний признака примерно вдвое выше у последней группы растений. Травы в мелу-олигоцене (рис. 5, *b*) достаточно хорошо повторяют ход изменений количества ДНК у однодольных (рис. 5, *b*). Однако уже в миоцене содержание ДНК трав стабилизируется и остается примерно на одном, более высоком, чем у деревьев, уровне.

Числа хромосом в подавляющем большинстве случаев (85 %) находятся в не очень широком интервале значений, ограниченном сверху 40 хромосомами (рис. 1). Это находит отражение на кривой изменений чисел хромосом у покрытосеменных растений во времени (рис. 5, *c*). В начальный период своей эволюции (ранний мел) покрытосеменные имели в среднем не очень большое число хромосом, которое, однако, уже в позднем мелу достигло максимального значения за всю историю этой группы растений, сопровождаясь очень высокой скоростью эволюции (рис. 5, *a*). Но вся кайнозойская история магнолиофитов демонстрирует процесс постепенного снижения количества хромосом в клеточных ядрах. Абсолютный минимум был пройден в миоцене, в плиоцен-плейстоценовое время восстановилось примерно то же значение, с которого началась история покрытосеменных. Процесс изменения чисел хромосом в геологическом прошлом был обусловлен не столько внутренними причинами эволюции растений, сколько изменениями климата.

При сравнении массивов исходных данных ($n = 1702$ в каждом ряду наблюдений) связь между количеством ядерной ДНК и числами хромосом неочевидна. При изменении содержания ядерной ДНК во всем диапазоне значений числа хромосом в среднем остаются неизменными или имеют очень слабую тенденцию к понижению

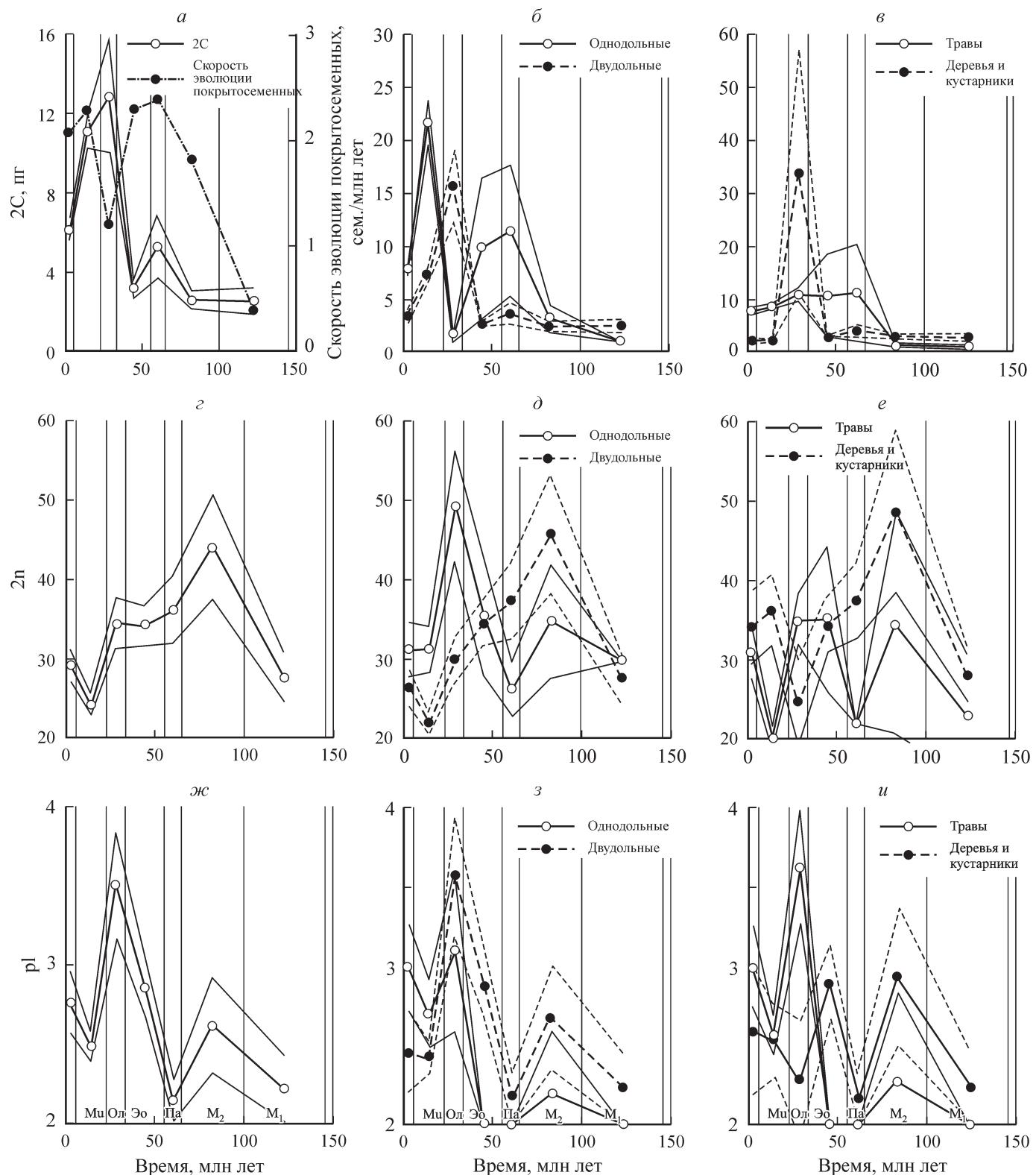


Рис. 5. Изменения в геологическом прошлом скорости эволюции покрытосеменных (а), содержания ядерной ДНК (а—в), чисел хромосом (г—е) и уровней пloidности (ж—и) у покрытосеменных (а, г, ж), однодольных и двудольных (б, д, з), трав, деревьев и кустарников (в, е, и).

Данные сгруппированы по эпохам стратиграфической шкалы (Gradstein et al., 2004). Тонкими линиями без маркеров соединены доверительные интервалы.

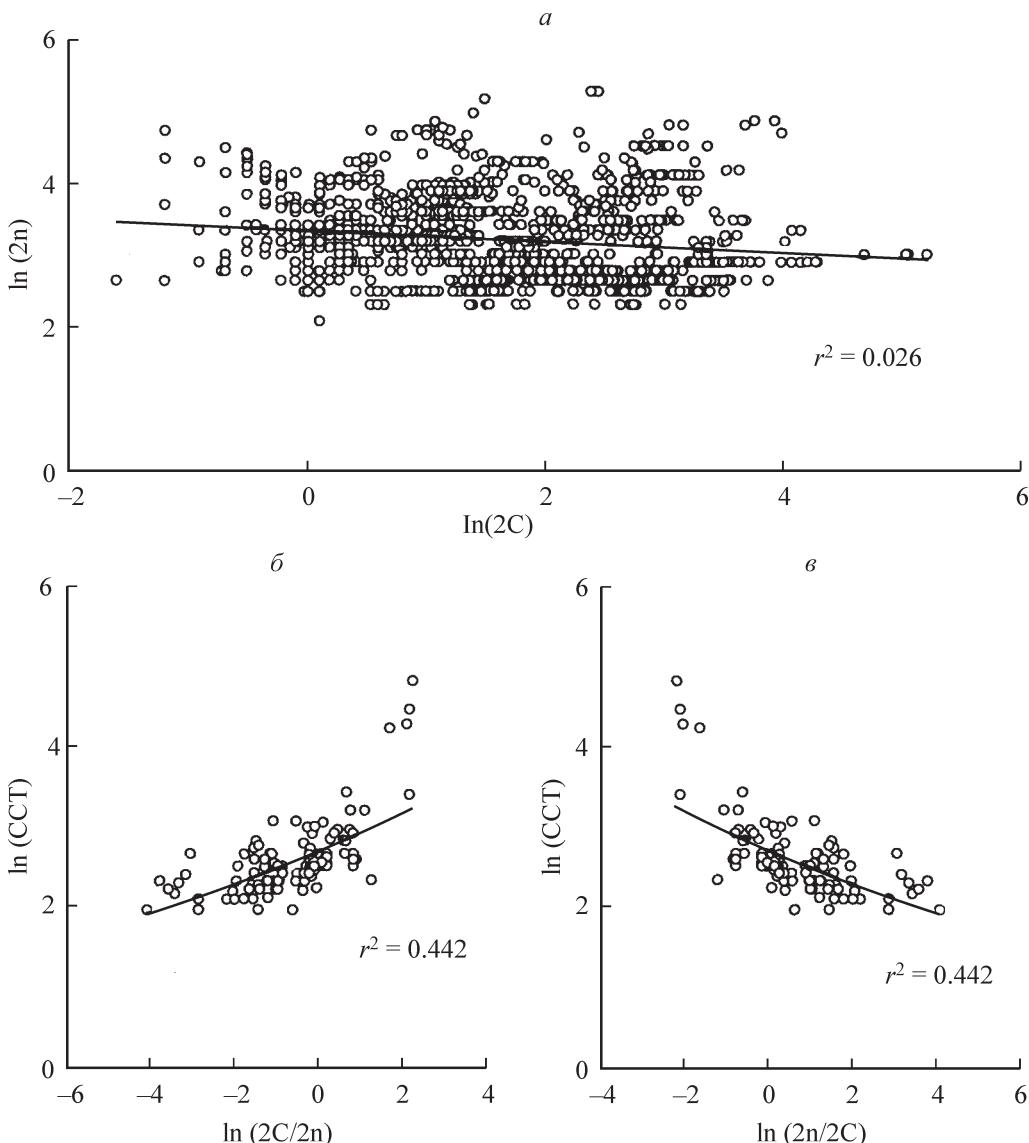


Рис. 6. Связь между содержанием ядерной ДНК и числом хромосом (*a*), зависимость продолжительности клеточного цикла (ССТ) от удельного количества ядерной ДНК (*б*) и удельного числа хромосом (*в*).

Объяснения в тексте.

(рис. 6, *a*). Это означает, что при изменении содержания ядерной ДНК происходит не просто параллельное увеличение или уменьшение количества хромосом, а изменяется характер их упаковки. В более массивных геномах хромосомы должны быть более массивными, и наоборот. С другой стороны, поскольку отсутствует зависимость $2C$ от $2n$, справедливым будет и противоположное утверждение — при изменении числа хромосом во всем диапазоне значений количество ядерной ДНК остается в среднем неизменным. Т. е., становясь больше в числе, хромосомы теряют в массе, и наоборот, более массивные хромосомы будут находиться в ядре в относительно меньшем количестве. В общем, можно предположить, что статистически в более массивных геномах должно содержаться относительно небольшое число массивных хромосом, а в менее массивных геномах масса хромосом должна уменьшаться, но их число — увеличиваться.

Из этого, в частности, следует, что статистически некорректно искать зависимость продолжительности клеточного цикла (Cell Cycle Time) от содержания ядерной

ДНК (Francis et al., 2008). Правильнее использовать нормированные числами хромосом величины количества ядерной ДНК (удельное количество ядерной ДНК). Тогда указанная зависимость приобретает новый содержательный смысл: продолжительность клеточного цикла возрастает по мере увеличения массы хромосом (рис. 6, *б*).

Важно знать, как изменяется ССТ в зависимости от числа хромосом, нормированного величинами содержания ядерной ДНК (удельное число хромосом). По мере увеличения удельного числа хромосом продолжительность клеточного цикла сокращается (рис. 6, *в*). Но чем больше хромосом в ядре, тем они меньше, т. е. в ходе клеточного цикла молекулярная машина быстрее оперирует с большим числом мелких хромосом, чем с малым числом крупных.

В ходе эволюционного развития покрытосеменных наблюдается тенденция увеличения количества ядерной ДНК (рис. 5, *а*), но сокращения числа хромосом в ядре, что в общем означает развитие тенденции увеличения массы хромосом в ущерб их количеству. Поэтому эволю-

ция цветковых растений сопровождалась тенденцией увеличения CCT. Для детализации кривой изменений CCT в геологическом прошлом можно использовать зависимости, показанные на рис. 6, б или в (с использованием лучшей аппроксимации полиномом 2-й степени). В этом случае форма кривой CCT повторяет форму кривой 2С (рис. 5, а). Продолжительность клеточного цикла в мелу-кайнозое изменялась, согласно нашим расчетам, в среднем от 9.4 до 12.3 ч, причем максимальные значения CCT имели место в олигоцене и миоцене.

Изменения чисел хромосом в ходе исторического развития двудольных в целом (рис. 5, д) сходны с таковыми у деревьев и кустарников (рис. 5, е). У однодольных (рис. 5, д) и двудольных трав (рис. 5, е) тоже наблюдается сходная динамика чисел хромосом в мелу-кайнозое, если не считать ярко выраженного максимума этого признака у однодольных в олигоцене.

Плоидность. Полиплоидия широко распространена среди покрытосеменных (см. обзоры: Wendel, Doyle, 2005; Cui et al., 2006; Chen, 2007; Doyle et al., 2008; Першина, 2009; Soltis, Soltis, 2009; Doyle, Egan, 2010; Jackson, Chen, 2010). Межвидовая (или — в более общем случае — отдаленная) гибридизация на основе дупликации генома является важной и неотъемлемой частью видообразования и эволюции цветковых растений (De Bodt et al., 2005; Hegarty, Hiscock, 2005; Baack, Rieseberg, 2007; Mallet, 2007, 2008; Rieseberg, Willis, 2007; Soltis, Soltis, 2009; Wood et al., 2009; Whitney et al., 2010). По мнению ряда авторов, становится все более очевидным, что события дупликации генома связаны с важнейшими этапами эволюции покрытосеменных растений, такими как происхождение и ранняя дивергенция, эволюция цветка или преодоление границы мел-кайнозой (Van de Peer et al., 2009a, 2009b).

Исследование базы данных «C-value» (Bennett, Leitch, 2005b) показало, что у подавляющего числа видов уровень пloidности не превышает 4 (рис. 1, в). Видимо, поэтому в ходе эволюции колебания показателя в среднем не превышали этого предела (рис. 5, ж—и). В ходе исторического развития покрытосеменных наблюдается отчетливая тенденция увеличения уровней пloidности, хотя и в достаточно узких границах. Исключением являются древесные растения, колебания пloidности которых происходили возле одного и того же уровня (рис. 5, и). Принимая во внимание это исключение, все же можно отметить, что в целом для покрытосеменных, а также для однодольных, двудольных и травянистых растений наблюдаются увеличение уровней пloidности от позднего к раннему мелу (ранний период дивергенции), резкое увеличение уровня показателя в олигоцене и достаточно умеренное в плиоцен-плейстоцен-голоценовое время (рис. 5, ж—и). В геологические эпохи с выраженным потеплением климата (палеоцен и миоцен) уровни пloidности заметно снижались.

Климатический контроль за динамикой признаков

Содержание ядерной ДНК. Такие важнейшие климатические факторы, как содержание углекислого газа в атмосфере и глобальная температура, судя по всему, оказывают значительное влияние на содержание ядерной ДНК покрытосеменных (рис. 7, а, б). В эпохи с относительно низким содержанием углекислого газа и соответ-

ствственно с низкой глобальной температурой количество ДНК в клеточных ядрах увеличивается. В более теплые геологические эпохи, напротив, содержание генетического материала снижается. Это относится как в целом для покрытосеменных (рис. 7, а), так и для древесных и травянистых форм роста (рис. 7, б). Однако для однодольных и двудольных найти сходную зависимость не удалось. Динамика содержания ядерной ДНК в ходе исторического развития этих групп растений тесно связана со скоростью их эволюции, причем если для однодольных эта связь положительна (рис. 7, в), то для двудольных — отрицательна (рис. 7, г).

Если перевести динамику 2С в термины CCT, то можно сказать, что эволюция двудольных проходила тем быстрее, чем короче была продолжительность клеточного цикла. При этом характерные величины скорости эволюции составляли 0.5—2.5 семейств/млн лет, а скорость клеточного цикла зависела от климатических условий на планете: в холодные эпохи (с низким содержанием углекислого газа в атмосфере) CCT увеличивалась, а в относительно более теплые — уменьшалась. Для однодольных с их более эфемерной морфологической организацией (большинство однодольных — травы) при наступлении холодного климата было важным успеть закончить сокращающийся вегетационный период, что невозможно без укорачивания клеточного цикла. Быть может, с этим связано то, что в более суровые геологические эпохи CCT однодольных сокращалась (в это время скорость эволюции однодольных составляла не более 0.05—0.1 семейств/млн лет), а в более теплые, напротив, увеличивалась.

Числа хромосом у совокупности всех растений, представленных в базе данных «C-value» (Bennett, Leitch, 2005b), как было отмечено выше, уменьшались в количестве начиная с позднего мела. Эта динамика почти полностью совпадает с динамикой снижения глобальной температуры (рис. 8, а). Сходным образом снижалось и удельное число хромосом (т. е. число хромосом на 1 пг). Однако удельная масса хромосом (количество ДНК на одну хромосому) имела тенденцию к увеличению (соответствующим образом увеличивалась и продолжительность клеточного цикла).

Более детальное исследование показало, что динамика изменений чисел хромосом у трав (как однодольных, так и двудольных) кроме температурного фактора связана с активностью гидрологического цикла планеты. Аридизация (увеличение сухости) климата сопровождалась увеличением числа хромосом у этих групп растений, а гумидизация, напротив, снижением (рис. 8, б).

Древесные растения, а также двудольные демонстрируют такую же картину динамики чисел хромосом в мелу-кайнозое, как и покрытосеменные в целом, в связи с изменениями глобальной температуры (рис. 8, б, см. рис. 8, а).

Уровни пloidности у совокупности всех растений (рис. 9, а) и отдельно у трав (рис. 9, б) изменялись в геологическом прошлом в соответствии с изменениями аридности климата. В эпохи с относительно более аридным климатом уровни пloidности повышались. В гумидные эпохи уровни пloidности становились ниже. У деревьев и кустарников изменения пloidности происходили, скорее, в связи с колебаниями глобальной температуры (рис. 9, в). В относительно более холодные эпохи (которые сопровождаются, как правило, усилением аридизации климата) уровни пloidности древесных растений снижались, а трав — увеличивались.

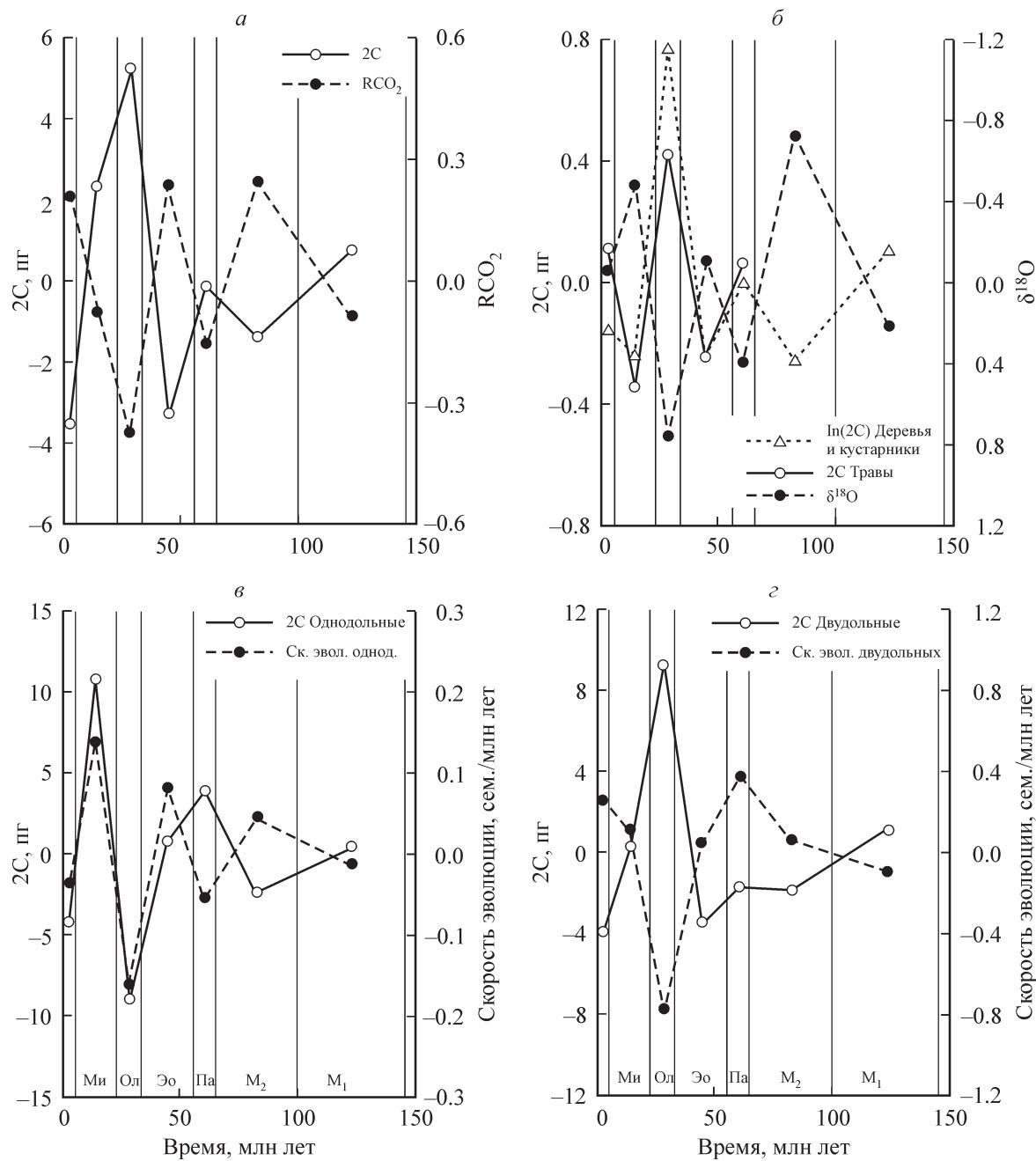


Рис. 7. Соотношение содержания ядерной ДНК у покрытосеменных с относительным содержанием CO_2 в атмосфере (а), соотношение количества ядерной ДНК у древесных и травянистых растений и содержания изотопов кислорода в раковинах бентосных и планктонных фораминифер (б), соотношение содержания ядерной ДНК у однодольных (в) и двудольных (г) со скоростью эволюции этих групп растений.

Содержание CO_2 в атмосфере дано по модели GEOCARBSULF (Berner, 2006); здесь и на рис. 9 *кривые* по соотношению изотопов кислорода представлены по результатам нашей обработки базы данных изотопов (Veizer et al., 1999). Все *кривые* показаны в отклонениях от трендов.

Динамика содержания ядерной ДНК и функционирование растений

Сравнение динамики содержания ядерной ДНК и некоторых элементов структурно-функциональной организации растений свидетельствует о том, что эти показатели изменялись в геологическом прошлом согласованно (рис. 10). Индекс организованности водного обмена растений, увеличение которого свидетельствует об усилении напряженности условий произрастания (в первую очередь меньшей доступности почвенной влаги), изменялся в ме-

лу-кайнозое не только в связи с изменениями климата (Шереметьев, Гамалей, 2009), но и согласованно с изменениями содержания ядерной ДНК (рис. 10, а).

Парциальный объем межклетников в листьях (меньшие величины которого свидетельствуют об усилении ксероморфной организации растений) был минимальным в наиболее засушливые эпохи мела-кайнозоя и максимальным — в относительно более гумидные (рис. 10, б). Сходным образом изменялись содержание хлорофилла в листьях растений (рис. 10, в) и потенциальная интенсивность фотосинтеза (рис. 10, г). Их тренды для обсле-

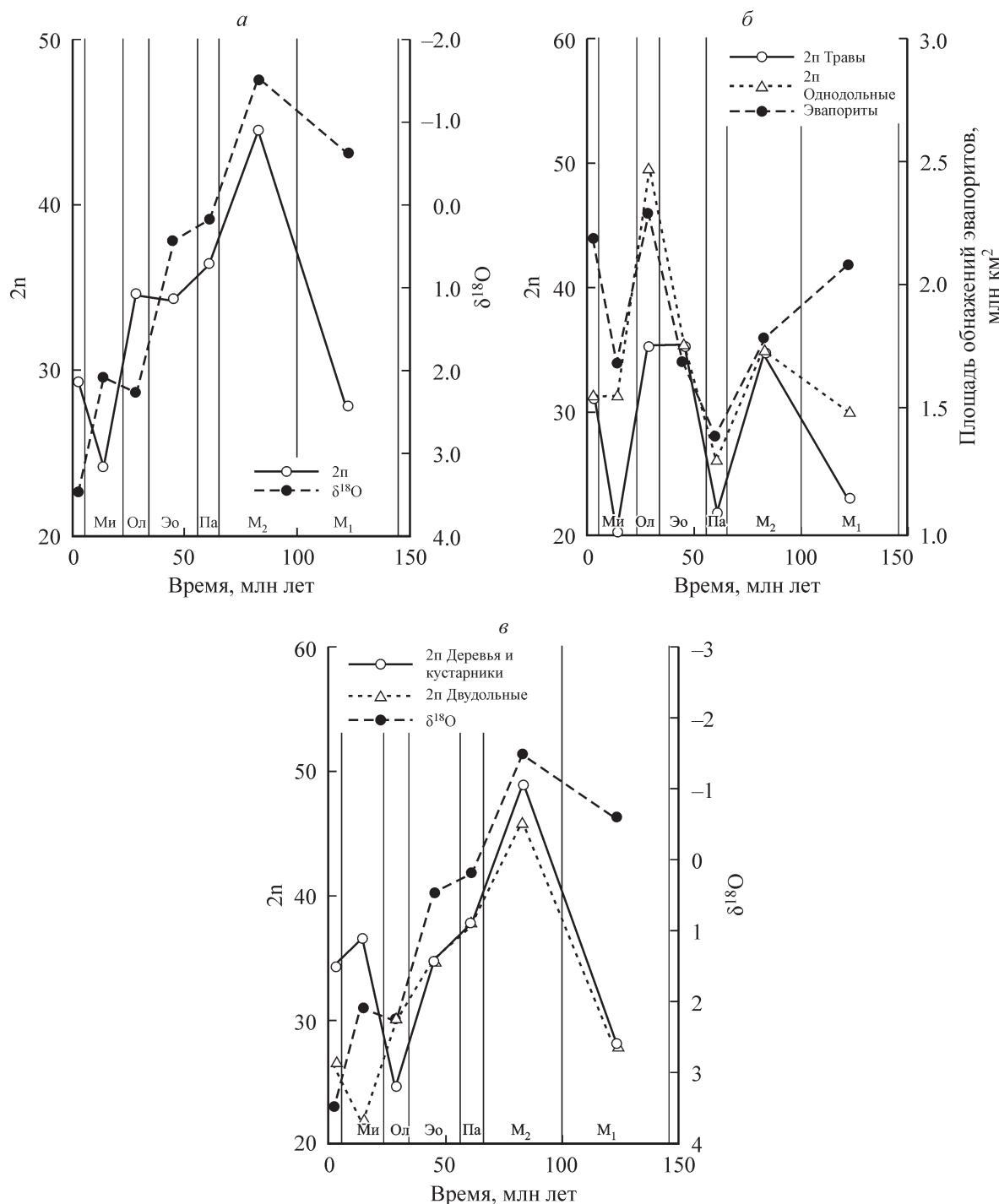


Рис. 8. Динамика числа хромосом у покрытосеменных и соотношения изотопов кислорода в раковинах бентосных и планктонных фораминифер (а), числа хромосом у трав и однодольных и площади обнажений эвапоритов (б) и динамика числа хромосом у древесных растений и двудольных и соотношение изотопов кислорода в раковинах фораминифер (в) в мелу-кайнозое.

Увеличение площадей обнажений эвапоритов в прошлом (Bluth, Kump, 1991) является свидетельством усиления аридизации климата.

данных групп биоморф двудольных различаются (Гамалей, Шереметьев, 2010). Для деревьев по мере коллапса лесных экосистем в неогене оба показателя синхронно с величинами генома снижаются. Для появляющихся в это время травяных таксонов, наоборот, свойствен подъем обоих показателей, особенно в период экспансии травяных биомов, лугов и степей в высоких широтах и саванн в низких. В таком же направлении меняется величина генома трав в этот период, у многих про-

двинутых таксонов трав она достигает десятков пикограммов.

В литературе обсуждаются два варианта возможных последствий увеличения генома — рост функционального потенциала и расширение адаптивных возможностей вида (Grime et al., 1985; Gregory, 2001, 2002; Vinogradov, 2001, 2003). Измерить функциональные характеристики у растений прошлых эпох невозможно, но многие их представители составляют основу современных зональных

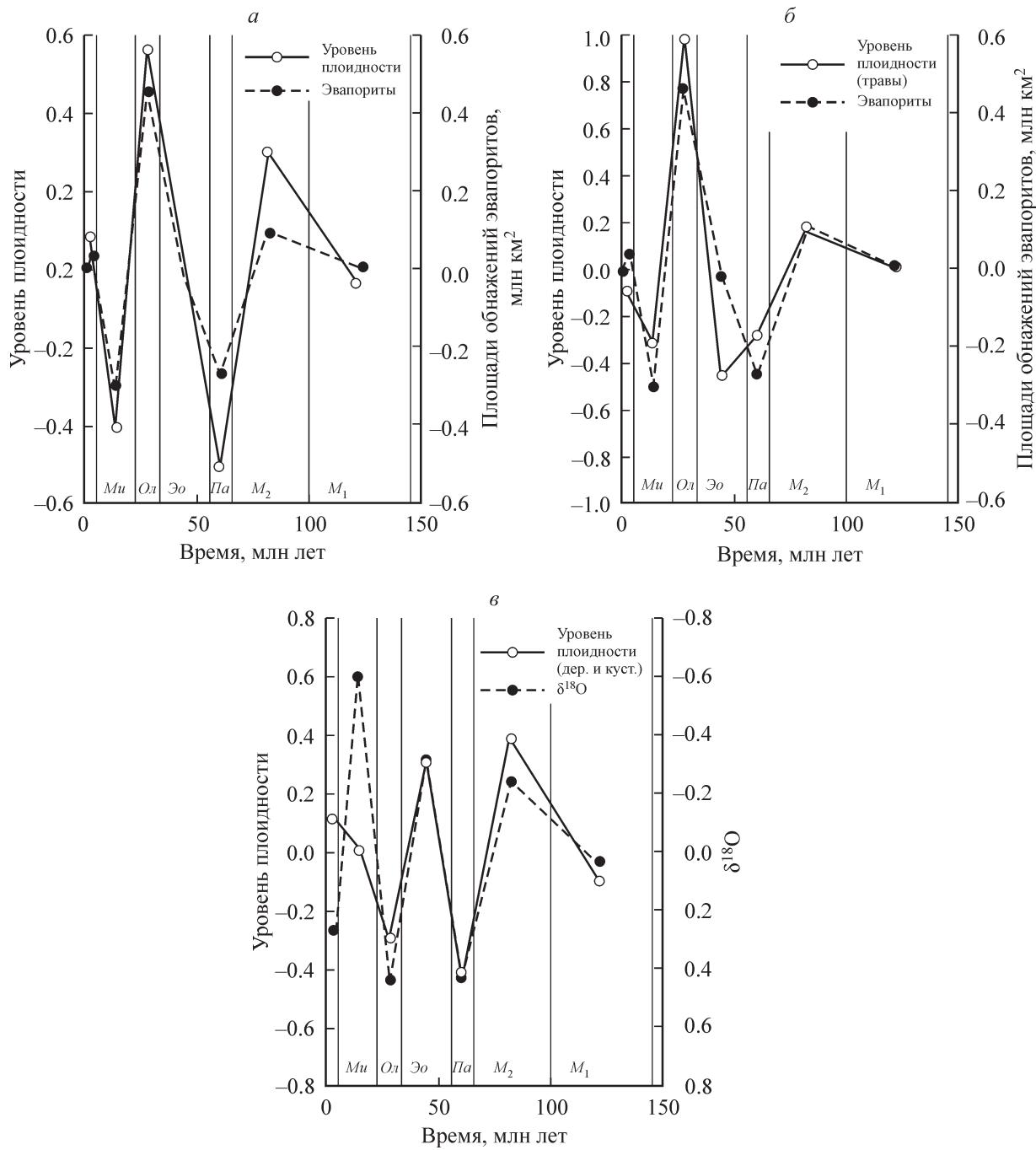


Рис. 9. Изменение уровней пloidности у всех покрытосемянных (а) и только травянистых (б) растений в связи с изменениями площадей обнажений эвапоритов на поверхности планеты и соотношения изотопов кислорода в раковинах фораминифер (в).

Все кривые на этом рисунке показаны в отклонениях от трендов.

флор. Градиенты интенсивностей функционирования для рядов зональных флор детально исследованы (Woodward, Smith, 1994; Mu et al., 2007) и могут быть спроектированы на соответствующий филогенетический ряд флор.

Интенсивность фотосинтеза и роста, продуктивность растений коррелируют с зональным градиентом температуры и солнечной радиации (Woodward, Smith, 1994). Максимальные показатели фотосинтеза (A_{max}) свойственны представителям тропической флоры (20—30 мкмоль/ $m^2 \cdot s$), минимальные — арктической (3—7 мкмоль/ $m^2 \cdot s$). Интенсивность транспирации и обогащения воды находится в прямой зависимости от количества

осадков и соответствует градиенту влажности экотопов (Шереметьев, 2005; Mu et al., 2007). Зональные характеристики интенсивности фотосинтеза и транспирации для тропической флоры в 4—5 раз выше, чем для арктической. По сходству списков семейств можно заключить, что древесная флора эоцена и травяная флора миоцена имели различия функциональных показателей примерно такого же порядка, как представители современных тропической и арктической флор. Иными словами, величины фотосинтеза, транспорта, роста, продолжительность онтогенеза имеют отчетливую положительную связь с благоприятностью климата. Чем он благоприятнее, тем выше

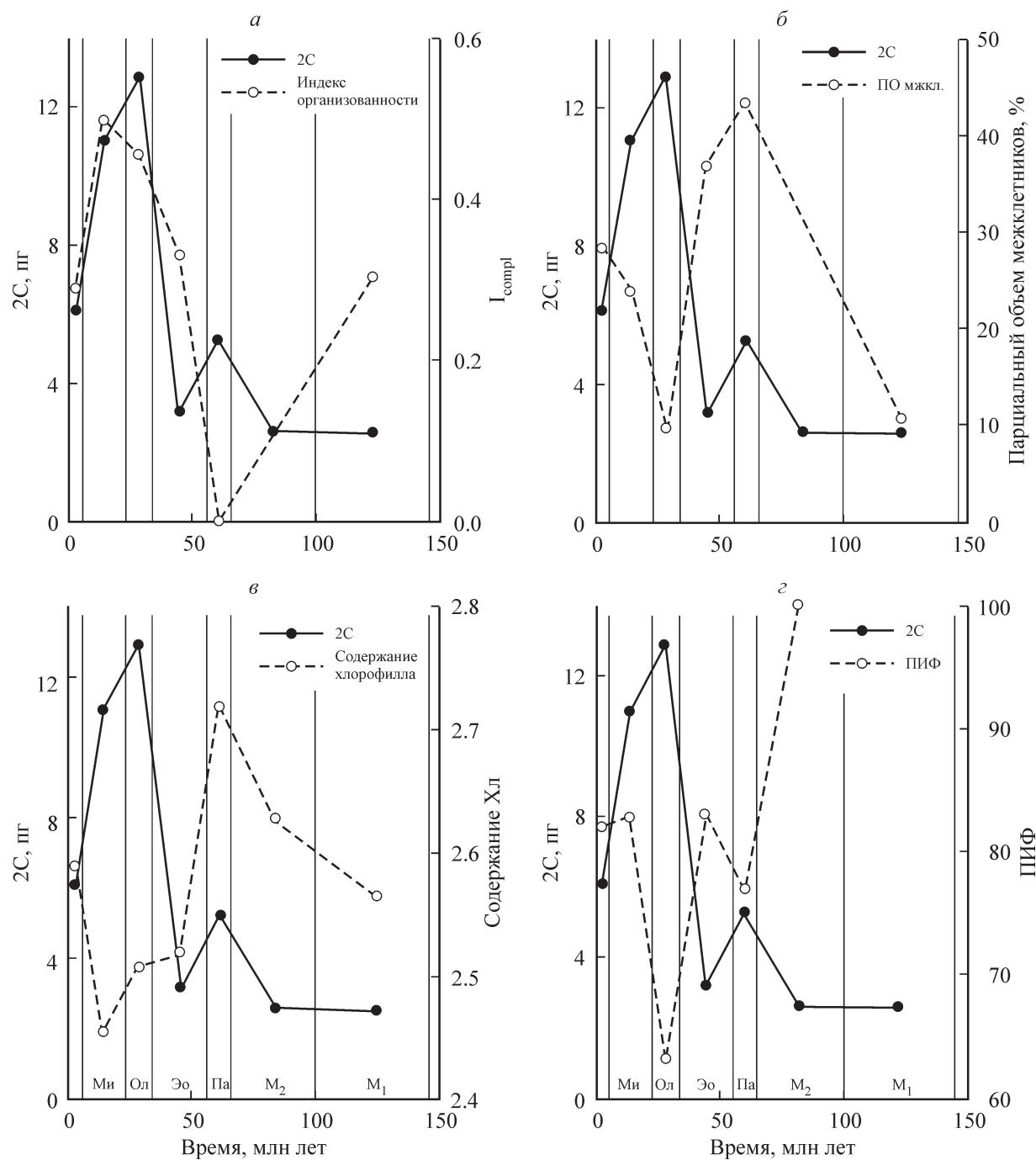


Рис. 10. Динамика содержания ядерной ДНК у покрытосеменных и индекса сложности организации водного обмена (I_{compl} , а), парциальных объемов межклетников (б), содержания хлорофилла (X_L) в листьях (в), максимальной потенциальной интенсивности фотосинтеза (PIF_M , г) в мелу-кайнозое.

Содержание хлорофилла выражается в мг на 1 г сырой массы, ПИФ — в 10^{-4} мг СО₂ на 1 г сухой массы.

интенсивность функций, продолжительнее онтогенез. Величины генома, наоборот, коррелируют со степенью неблагоприятности климата, т. е. растут к полюсам холода и сухости. По этой причине функциональная эффективность генома (интенсивность функции на 1 пг ДНК) снижается в направлении от тропических флор к полярным. Таким образом, рост генома в неогене ведет не к интенсификации функций, а к расширению адаптивного потенциала видов. Высокое содержание ДНК — признак компенсаторный, отражающий степень дефектности климатического или почвенного жизнеобеспечения растений.

Индукционный стрессом рост генома расширяет ресурс адаптивной изменчивости. Корреляция величины генома с адаптивным потенциалом, по-видимому, свойственна не только сосудистым растениям (Bennett, Leitch, 2005; Knight et al., 2005), но и другим эукариотам (Vinogradov, 1995, 1997, 1999; Gregory, 2001, 2002).

Рост содержания ДНК может рассматриваться в качестве одного из эффективных средств адаптогенеза. Его цена зависит от интенсивности климатического стресса, зависимость может быть нелинейной. На порядок больший геном и значительно более широкий экологический

диапазон трав неогена относительно древесных форм палеогена не вызывают удивления. Травы и кустарники оказались менее специализированными, чем деревья. Они способны обитать в тех климатических условиях, где деревьям нет места. Травяные биомы вытеснили в неогене лесные на значительных территориях по причине меньшей требовательности их представителей к факторам среды. Если общую тенденцию климатических изменений на оставающей планете определить как ступенчатое похолодание (Veizer et al., 1999; Zachos et al., 2001), то на каждой ступени можно прогнозировать рост генома и частичный сброс структурно-функциональной специализации.

Список литературы

- Ахметьев М. А. 2004. Климат земного шара в палеоцене и эоцене по данным палеоботаники. В кн.: Климат в эпохи крупных биосферных перестроек. М.: Наука. 10—43.
- Вадзинский В. Р. 2001. Справочник по вероятностным распределениям. СПб.: Наука. 295 с.
- Василевская В. К. 1979. Развитие экологической анатомии в СССР. Ботан. журн. 64 : 654—664.
- Гамалей Ю. В. 1988. Структура растений Заалтайской Гоби. В кн.: Пустыни Заалтайской Гоби. Л.: Наука. 44—107.
- Гамалей Ю. В., Шереметьев С. Н. 2010. Филогения биоморф двудольных в кайнозое. Бот. журн. 95 : 777—800.
- Герасименко Т. В., Попова И. А., Александрова Н. М. 1989. К характеристике фотосинтетического аппарата и фотосинтеза растений арктической тундры (о. Врангеля). Бот. журн. 74 : 669—679.
- Заленский О. В. 1956. Об экологическом изучении факторов продуктивности дикорастущих многолетних растений. В кн.: Академику В. Н. Сукачуеву к 75-летию со дня рождения. М.; Л.: Наука. 217—230.
- Заленский О. В. 1959. Обзор методов изучения фотосинтеза наземных растений. В кн.: Полевая геоботаника. М.; Л.: Наука. 1 : 245—311.
- Заленский О. В. 1963. Максимальная потенциальная интенсивность фотосинтеза растений Памира и других климатических областей. В кн.: Тр. Памир. биол. станц. АН Таджикской ССР. Душанбе. 1 : 53—60.
- Любименко В. Н. 1909. Влияние света различной направленности на накопление сухого вещества и хлорофилла у светолюбивых и теневыносливых растений. В кн.: Тр. по лесн. опытн. делу. СПб. 13 : 1—100.
- Любименко В. Н. 1916. О превращениях пигментов пластида в живой ткани растения. Зап. Импер. АН по физ.-мат. отд. 33 : 1—274.
- Любименко В. Н. 1928. Итоги и перспективы 150-летнего изучения фотосинтеза. Изв. Научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта. 14 : 147—182.
- Патрушев Л. И., Минкевич И. Г. 2006. Некодирующие последовательности генома эукариот создают дополнительный уровень защиты генов от химических мутагенов. Биоогр. химия. 32 : 408—413.
- Патрушев Л. И., Минкевич И. Г. 2007. Проблема размера геномов эукариот. Успехи биол. химии. 47 : 293—370.
- Першина Л. А. 2009. О роли отдаленной гибридизации и полиплоидии в эволюции растений. Вестн. ВОГиС. 13 : 336—344.
- Романовский Н. Н. 1993. Основы криогенеза литосферы. М.: Изд-во МГУ. 336 с.
- Слемнев Н. Н. 1988. Эколого-физиологические особенности растений сухих степей: фотосинтез. В кн.: Сухие степи Монгольской Народной Республики. Ч. 2. Стационарные исследования (сомон Унджуул). Л.: Наука. 6—31.
- Слемнев Н. Н. 1989. О взаимосвязи между интенсивностью фотосинтеза, концентрацией хлорофилла и структурой листьев растений Монголии. В кн.: Факторы среды и организация первичного процесса фотосинтеза. Киев: Наукова Думка. 137—143.
- Цоожж Ш. 2008. Фотосинтетическая деятельность растений зональных и интразональных экосистем Монголии: Автореф. докт. дис. Улаанбаатар. 58 с.
- Шереметьев С. Н. 2005. Травы на градиенте влажности почвы (водный обмен и структурно-функциональная организация). М.: Т-во науч. изд. КМК. 271 с.
- Шереметьев С. Н., Гамалей Ю. В. 2009. Тренды экологической эволюции трав. Журн. общ. биол. 70 : 459—483.
- APG II. 2003. An update of the angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. Bot. J. Lin. Soc. 141 : 399—436.
- Baack E. J., Rieseberg L. H. 2007. A genomic view of introgression and hybrid speciation. Curr. Opin. Genet. Develop. 17 : 513—518.
- Beaulieu J. M., Leitch I. J., Knight C. A. 2007a. Genome size evolution in relation to leaf strategy and metabolic rates revisited. Ann. Bot. 99 : 495—505.
- Beaulieu J. M., Leitch I. J., Patel S., Pendharkar A., Knight C. A. 2008. Genome size is a strong predictor of cell size and stomatal density in angiosperms. New Phytologist. 179 : 975—986.
- Beaulieu J. M., Moles A. T., Leitch I. J., Bennett M. D., Dickey J. B., Knight C. A. 2007b. Correlated evolution of genome size and seed mass. New Phytologist. 173 : 422—437.
- Bennett M. D. 1972. Nuclear DNA content and minimum generation time in herbaceous plants. Proc. R. Soc. Lond. B. 181 : 109—135.
- Bennett M. D., Bhandol P., Leitch I. J. 2000. Nuclear DNA amounts in angiosperms and their modern uses — 807 new estimates. Ann. Bot. 86 : 859—909.
- Bennett M. D., Leitch I. J. 1995. Nuclear DNA amounts in angiosperms. Ann. Bot. 76 : 113—176.
- Bennett M. D., Leitch I. J. 1997. Nuclear DNA amounts in angiosperms — 583 new estimates. Ann. Bot. 80 : 169—196.
- Bennett M. D., Leitch I. J. 2005a. Nuclear DNA amounts in angiosperms: progress, problems and prospects. Ann. Bot. 95 : 45—90.
- Bennett M. D., Leitch I. J. 2005b. Plant DNA C-values database (release 4.0, Oct. 2005) : <http://www.kew.org/cvalues/>.
- Bennett M. D., Leitch I. J., Hanson L. 1998. DNA amounts in two samples of angiosperm weeds. Ann. Bot. 82 (Suppl. A) : 121—134.
- Bennett M. D., Smith J. B. 1976. Nuclear DNA amounts in angiosperms. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. 274 : 227—274.
- Bennett M. D., Smith J. B. 1991. Nuclear DNA amounts in angiosperms. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. 334 : 309—345.
- Bennett M. D., Smith J. B., Heslop-Harrison J. S. 1982. Nuclear DNA amounts in angiosperms. Proc. R. Soc. Lond. B. 216 : 179—199.
- Benton M. J. 1993. The Fossil Record 2. L.: Chapman & Hall. 845 p.
- Berner R. A. 2006. GEOCARBSULF: A combined model for Phanerozoic atmospheric O₂ and CO₂. Geochimica et Cosmochimica Acta. 70 : 5653—5666.
- Bharathan G., Lambert G., Galbraith D. W. 1994. Nuclear DNA content of monocotyledons and related taxa. Amer. J. Bot. 81 : 381—386.
- Bluth G. J. S., Kump L. R. 1991. Phanerozoic paleogeology. Amer. J. Sci. 291 (3) : 284—308.
- Chargaff E., Lipshitz R., Green C., Hodes M. E. 1951. The composition of the desoxyribonucleic acid of salmon sperm. J. Biol. Chem. 192 (1) : 223—230.
- Chen Z. J. 2007. Genetic and epigenetic mechanisms for gene expression and phenotypic variation in plant polyploids. Annu. Rev. Plant Biol. 58 : 377—406.
- Cui L., Wall P. K., Leebens-Mack J. H., ... dePamphilis C. W. 2006. Widespread genome duplications throughout the history of flowering plants. Genome Res. 16 : 738—749.
- De Bodt S., Maere S., Van de Peer Y. 2005. Genome duplication and the origin of angiosperms. Trends Ecol. Evol. 20 : 591—597.

- DeConto R. M., Pollard D.* 2003a. Rapid Cenozoic glaciation of Antarctica induced by declining atmospheric CO₂. *Nature*. 421 : 245—249.
- DeConto R. M., Pollard D.* 2003b. A coupled climate-ice sheet modeling approach to the Early Cenozoic history of the Antarctic ice sheet. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 198 : 39—52.
- Doležel J., Bartoš J., Voglmayr H., Greilhuber J.* 2003. Nuclear DNA content and genome size of trout and human. *Cytometry*. 51A : 127—128.
- Doyle J. J., Egan A. N.* 2010. Dating the origins of polyploidy events. *New Phytol.* 186 : 73—85.
- Doyle J. J., Flagel L. E., Paterson A. H., ... Wendel J. F.* 2008. Evolutionary genetics of genome merger and doubling in plants. *Annu. Rev. Genet.* 42 : 443—461.
- Eldrett J. S., Harding I. C., Wilson P. A., Butler E., Roberts A. P.* 2007. Continental ice in Greenland during the Eocene and Oligocene. *Nature*. 446 : 176—179.
- Francis D., Davies M. S., Barlow P. W.* 2008. A Strong nucleotypic effect on the cell cycle regardless of ploidy level. *Ann. Bot.* 101 : 747—757.
- Gradstein F. M., Ogg J. C., Smith A. G. (Eds.)* 2004. A geological time scale 2004. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 610 p.
- Gregory T. R.* 2001. The bigger the C-Value, the larger the cell: genome size and red blood cell size in vertebrates. *Blood Cells, Molecules, and Diseases*. 27 : 830—843.
- Gregory T. R.* 2002. A bird's-eye view of the C-value enigma: genome size, cell size, and metabolic rate in the class aves. *Evolution*. 56 : 121—130.
- Gregory T. R.* 2005. The C-value enigma in plants and animals: a review of parallels and an appeal for partnership. *Ann. Bot.* 95 : 133—146.
- Greilhuber J., Doležel J.* 2009. 2C or not 2C: a closer look at cell nuclei and their DNA content. *Chromosoma*. 118 : 391—400.
- Greilhuber J., Doležel J., Lysák M. A., Bennett M. D.* 2005. The origin, evolution and proposed stabilization of the terms «genome size» and «C-value» to describe nuclear DNA contents. *Ann. Bot.* 95 : 255—260.
- Grime J. P.* 1998. Plant classification for ecological purposes: is there a role for genome size? *Ann. Bot.* 82 (Suppl. A) : 117—120.
- Grime J. P., Shacklock J. M. L., Band S. R.* 1985. Nuclear DNA contents, shoot phenology and species co-existence in a limestone grassland community. *New Phytologist*. 100 : 435—445.
- Hanson L., Boyd A., Johnson M. A. T., Bennett M. D.* 2005. First nuclear DNA C-values for 18 eudicot families. *Ann. Bot.* 96 : 1315—1320.
- Hanson L., Brown R. L., Boyd A., Johnson M. A. T., Bennett M. D.* 2003. First nuclear DNA C-values for 28 angiosperm genera. *Ann. Bot.* 91 : 31—38.
- Hanson L., McMahon K. A., Johnson M. A. T., Bennett M. D.* 2001a. First nuclear DNA C-values for 25 angiosperm families. *Ann. Bot.* 87 : 251—258.
- Hanson L., McMahon K. A., Johnson M. A. T., Bennett M. D.* 2001b. First nuclear DNA C-values for another 25 angiosperm families. *Ann. Bot.* 88 : 851—858.
- Hegarty M. J., Hiscock S. J.* 2005. Hybrid speciation in plants: new insights from molecular studies. *New Phytologist*. 165 : 411—423.
- Jackson S., Chen Z. J.* 2010. Genomic and expression plasticity of polyploidy. *Curr. Opin. Plant Biol.* 13 : 153—159.
- Jovtcheva G., Schuberta V., Meistera A., Barowa M., Schuberta I.* 2006. Nuclear DNA content and nuclear and cell volume are positively correlated in angiosperms. *Cytogenetic and Genome Res.* 114 : 77—82.
- Kennett J. P.* 1977. Cenozoic evolution of Antarctic glaciation, the Circum-Antarctic Ocean, and their impact on global paleoceanography. *J. Geophys. Res.* 82 (C27) : 3843—3860.
- Knight C. A., Beaulieu J. M.* 2008. Genome size scaling through phenotype space. *Ann. Bot.* 101 : 759—766.
- Knight C. A., Molinari N. A., Petrov D. A.* 2005. The large genome constraint hypothesis: evolution, ecology and phenotype. *Ann. Bot.* 95 : 177—190.
- Lear C. H., Elderfield H., Wilson P. A.* 2000. Cenozoic deep-sea temperatures and global ice volumes from Mg/Ca in benthic foraminiferal calcite. *Science*. 287 : 269—272.
- Leitch I. J., Chase M. W., Bennett M. D.* 1998. Phylogenetic analysis of DNA C-values provides evidence for a small ancestral genome size in flowering plants. *Ann. Bot.* 82 (Suppl. A) : 85—94.
- Leitch I. J., Soltis D. E., Soltis P. S., Bennett M. D.* 2005. Evolution of DNA amounts across land plants (Embryophyta). *Ann. Bot.* 95 : 207—217.
- Mallet J.* 2007. Hybrid speciation. *Nature*. 446 : 279—283.
- Mallet J.* 2008. Hybridization, ecological races and the nature of species: empirical evidence for the ease of speciation. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 363 : 2971—2986.
- Mohr P. J., Taylor B. N.* 2000. CODATA recommended values of the fundamental physical constants: 1998. *Reviews of Modern Physics*. 72 : 351—495.
- Moran K., Backman J., Brinkhuis H., ... Kristoffersen Y.* 2006. The Cenozoic palaeoenvironment of the Arctic Ocean. *Nature*. 441 : 601—605.
- Mu Q., Heinsch F. A., Zhao M., Running S. W.* 2007. Development of a global evapotranspiration algorithm based on MODIS and global meteorology data. *Remote Sensing of Environment*. 111 : 519—536.
- Nikolaev S. D., Oskina N. S., Blyum N. S., Bubenshchikova N. V.* 1998. Neogene-Quaternary variations of the «Pole-Equator» temperature gradient of the surface oceanic waters in the North Atlantic and North Pacific. *Global and Planetary Change*. 18 : 85—111.
- Pollard D., DeConto R. M.* 2003. Antarctic ice and sediment flux in the Oligocene simulated by a climate-ice sheet-sediment model. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 198 : 53—67.
- Pollard D., DeConto R. M.* 2005. Hysteresis in Cenozoic Antarctic ice-sheet variations. *Global and Planetary Change*. 45 : 9—21.
- Prokopowich C. D., Gregory T. R., Crease T. J.* 2003. The correlation between rDNA copy number and genome size in eukaryotes. *Genome*. 46 : 48—50.
- Reeves G., Francis D., Davies M. S., Rogers H. J., Hodgson T. R.* 1998. Genome size is negatively correlated with altitude in natural populations of *Dactylis glomerata*. *Ann. Bot.* 82 (Suppl. A) : 99—105.
- Rieseberg L. H., Willis J. H.* 2007. Plant Speciation. *Science*. 317 : 910—914.
- Shields L. M.* 1950. Leaf xeromorphy as related to physiological and structural influences. *Bot. Rev.* 16 : 399—447.
- Soltis D. E., Soltis P. S., Bennett M. D., Leitch I. J.* 2003. Evolution of genome size in the angiosperms. *Amer. J. Bot.* 90 : 1596—1603.
- Soltis P. S., Soltis D. E.* 2009. The role of hybridization in plant speciation. *Annu. Rev. Plant Biol.* 60 : 561—588.
- Suda J., Kyncl T., Freiová R.* 2003. Nuclear DNA amounts in Macaronesian angiosperms. *Ann. Bot.* 92 : 153—164.
- Swift H.* 1950. The constancy of deoxyribose nucleic acid in plant nuclei. *PNAS*. 36 : 643—654.
- Takhtajan A. L.* 1997. Diversity and Classification of Flowering Plants. New York: Columbia Univ. Press. 643 p.
- Takhtajan A. L.* 2009. Flowering Plants. Springer Netherlands. 872 p.
- Thomas C. A.* 1971. The genetic organization of chromosomes. *Ann. Rev. Genet.* : 237—256.
- Tripathi A., Backman J., Elderfield H., Ferretti P.* 2005. Eocene bipolar glaciation associated with global carbon cycle changes. *Nature*. 436 : 341—346.
- Van de Peer Y., Fawcett J. A., Proost S., Sterck L., Vandepoele K.* 2009a. The flowering world: a tale of duplications. *Trends Plant Sci.* 14 : 680—688.
- Van de Peer Y., Maere S., Meyer A.* 2009b. The evolutionary significance of ancient genome duplications. *Nat. Rev. Genet.* 10 : 725—732.
- Veizer J., Ala D., Azmy K. et al.* 1999. ⁸⁷Sr/⁸⁶Sr, ^δ¹⁸O and ^δ¹³C evolution of phanerozoic sea-water. *Chem. Geol.* 161 : 59—88.

- WEB Update 2004 (http://www.science.uottawa.ca/geology/isotope_data).
- Vinogradov A. E.* 1995. Nucleotypic effect in homeotherms: body-mass-corrected basal metabolic rate of mammals is related to genome size. *Evolution*. 49 : 1249—1259.
- Vinogradov A. E.* 1997. Nucleotypic effect in homeotherms: body-mass independent resting metabolic rate of passerine birds is related to genome size. *Evolution*. 51 : 220—225.
- Vinogradov A. E.* 1999. Intron-genome size relationship on a large evolutionary scale. *J. Mol. Evol.* 49 : 376—384.
- Vinogradov A. E.* 2001. Mirrored genome size distributions in monocot and dicot plants. *Acta biotheoretica*. 49 : 43—51.
- Vinogradov A. E.* 2003. Selfish DNA is maladaptive: evidence from the plant Red List. *Trends Genet.* 19 : 609—614.
- Wendell J., Doyle J.* 2005. Polyploidy and evolution in plants. In: *Plant diversity and evolution. Genotypic and phenotypic variation in higher plants*. Cambridge, USA: CABI Publishing. 97—118.
- Whitney K. D., Ahern J. R., Campbell L. G., Albert L. P., King M. S.* 2010. Patterns of hybridization in plants. *Persp. Plant Ecol. Evol. and Syst.* 12 : 175—182.
- Wieser M. E.* 2006. Atomic weights of the elements 2005 (IUPAC technical report). *Pure Appl. Chem.* 78 : 2051—2066.
- Wood T. E., Takebayashi N., Barker M. S., Mayrose I., Greenspoon P. B., Rieseberg L. H.* 2009. The frequency of polyploid speciation in vascular plants. *PNAS*. 106 : 13 875—13 879.
- Woodward F. I., Smith T. M.* 1994. Predictions and measurements of the maximum photosynthetic rate, A_{max} , at the global scale. In: *Ecophysiology of Photosynthesis (Ecological studies : analysis and synthesis, vol. 100)*. Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag. 491—509.
- Zachos J., Pagani M., Sloan L., Thomas E., Billups K.* 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 ma to present. *Science*. 292 : 686—693.
- Zonneveld B. J. M., Leitch I. J., Bennett M. D.* 2005. First nuclear DNA amounts in more than 300 angiosperms. *Ann. Bot.* 96 : 229—244.

Поступила 7 XII 2010

TRENDS OF ANGIOSPERM GENOME EVOLUTION

S. N. Sheremetiev, Yu. V. Gamalei, N. N. Slemnev

V. L. Komarov Botanical Institute RAS, St. Petersburg;
e-mail: snsh@nm.ru

Direction of evolutionary variability of parameters of genome size and structurally functional activity of plants on life forms groups and angiosperms taxa are analyzed. It is shown that, in the Cretaceous-Cenozoic, their nuclear genome tended to increase. Functional genome efficiency (intensity of functions per 1 pg of DNA) decreased from as much as possible high at trees and lianas of rain and monsoonal forests of the Paleogene to minimum at shrubs, perennial and annual grasses of meadow-steppe vegetation which had appeared in the Neogene. Important for the vegetation environmental changes in temperature, humidity and CO_2 concentration in an adverse direction are discussed as the cause of evolutionary genome size growth and decrease in its functional efficiency. Price for phylogenetic adaptogenesis of angiosperms to the step Cenozoic climate cooling was 4-fold and more genome growth.

Key words: genome, nuclear DNA content, chromosome number, water metabolism, chlorophyll content, photosynthesis, intensity, evolution, angiosperms.