

НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ ГЕНОМА НАЗЕМНЫХ И ВТОРИЧНО-ВОДНЫХ ТРАВ

© Ю. В. Гамалей, С. Н. Шереметьев

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

Проведен сравнительный анализ величин генома в двух группах трав — наземных и вторично-водных. Показано, что размеры их геномов в кайнозой изменялись в противоположных направлениях: у наземных трав размер увеличивался, у вторично-водных — сокращался. Рост генома наземных трав рассмотрен в контексте глобальных изменений климата как ответная реакция на усиление комплекса неблагоприятных факторов — холода, сухости и дефицита CO₂ в атмосфере. Направление на минимизацию генома у вторично-водных трав интерпретируется как результат совокупного эффекта двух групп факторов — возврата в более стабильную водную среду и распада симбиотических отношений с грибным партнером. В связи с найденными различиями обсуждается влияние дискомфорта среды и степени развития симбиотических и паразитических отношений на величину генома.

Ключевые слова: геном, наземные травы, вторично-водные травы, растения, апопласт, симбиогенез, эволюция, климат, кайнозой.

В литературе широко распространена точка зрения о направленном росте величины ядерного генома в ходе эволюции сосудистых растений по крайней мере с мела по настоящее время (Leitch et al., 1998, 2005; Soltis et al., 2003; Антонов, 2006). В качестве механизма роста предполагается полиплоидия на том основании, что 50—70 % современных видов растений — полиплоиды (Bennett, Leitch, 2005a, 2005b; Soltis et al., 2007).

Если рассматриваемый период эволюции расширить до девона, времени появления первых сосудистых растений на суше, такое заключение уже не кажется бесспорным. У голосеменных геном значительно крупнее, чем у покрытосеменных. Среди покрытосеменных более крупный геном имеют однодольные, чей филогенетический возраст не моложе, а по ряду филов, возможно, старше, чем возраст большей части двудольных. При сравнительном анализе величин генома вдоль ряда таких крупных таксонов, конечно, должен учитываться не только их филогенетический возраст, но и базовая таксономическая специфика (Шереметьев и др., 2011).

Еще раньше, у многоклеточных водорослей — предшественников сосудистых — разброс величин генома не так велик, но зависит от характера водной среды, в которой они обитают (морская литораль или пресные водоемы суши). В качестве конкретных предшественников сосудистых растений суши обычно обсуждается несколько групп высших водорослей: соленоводные бурые, пресноводные зеленые (конъюгаты, подобные спирогире) или харовые (Qiu, 2008; Keeling, 2010; Wodniok et al., 2011). Величины их генома сравнительно небольшие, значительно меньше, чем у производных от них сосудистых растений (Leitch et al., 2005; Prochnik et al., 2010; Wodniok et al., 2011). Например, у большинства исследованных видов зеленых водорослей содержание ядерной ДНК (2С) находится в пределах 0.01—6.4 пг, и только у высокопо-

липлоидных Charales и Desmidiaceae количество ДНК значительно больше (14.8—46.8 пг) (Kraun et al., 2004, 2007). У ламинариевых 2С не превышает 3.5 пг (Phillips et al., 2011).

Судя по литературе, рост величины генома — нормальная ответная реакция практически всех исследованных групп организмов — от бактерий до млекопитающих — на ухудшение условий обитания. Адаптивный смысл наращивания числа полных копий генома в условиях стресса не вполне ясен. Обычно на основании этого блока данных исследователи делают заключение о неизбежности и необратимости роста генома в ходе эволюции. Гипертрофия генома интерпретируется как расплата за эволюционный процесс (Bennett, 1987; Gregory, 2001, 2002; Knight et al., 2005). Гипотеза «билета в один конец» наводит на грустные размышления, вызывая желание найти исключения из этого правила. Наши исследования на высших растениях показали, что они действительно есть. Это и составило цель настоящей статьи, продолжающей дискуссию, начатую в предыдущей публикации авторов по данной тематике (Шереметьев и др., 2011).

История колонизации вод и суши растениями

Роль симбиогенеза в макроэволюции еще недавно была темой острых дискуссий. Теперь они прекращены. Смена сред считается в принципе невозможной без кооперативного взаимодействия нескольких организмов (Margulis, 2004; Гамалей, 2011a). Функционально роль симбиогенеза сводится к обеспечению выживания в новой и потому экстремальной среде за счет объединенного ресурса нескольких геномов и типов метаболизма. В качестве мотивации симбиотических отношений выступает не столько продуктивность, сколько освоение новой сре-

ды, ее оптимизация для партнеров. Экспериментально показано, что удачным подбором участников симбиогенеза может быть освоена стрессовая среда почти любой степени непригодности (Тихонович, Проворов, 2009). Подбор участников происходит по принципу дополнителности типов питания и метаболизма.

Исходные формы сосудистых растений сложились в результате двуступенчатого алго-мико-бактериального эндосимбиогенеза. Первый акт симбиогенеза завершился формированием водорослей и колонизацией вод. Партнеры, вступившие в эндосимбиогенез — фототрофные прохлорофиты и хемотрофные протисты, — обитали либо в морской воде, либо в пресноводных водоемах («лужах» конденсатного происхождения, существовавших на поверхности планеты до появления Мирового океана: Розанов, 2010; Заварзин, 2011). В ходе формирования океана (докембрий) появившаяся соленоводная среда могла быть экстремальной, т. е. недоступной самостоятельно для обеих групп организмов. Для большинства современных цианей и протистов оптимальный уровень солености находится в диапазоне 5—10 ‰, соленость океана — выше 20. Результатом симбиогенеза стали высшие водоросли (Whatley, 1992; Keeling, 2004, 2010), освоившие литораль на глубину нескольких десятков метров. Вопрос о заселении моря микробиотой внутренних водоемов и группами водорослей, производными от нее, оказался успешно решенным.

Переселение в обратном направлении — из моря на сушу — началось в девоне. В колонизации суши участвовали автотрофные водоросли и гетеротрофные грибы (Каратыгин, 1993; Smith, Road, 1997; Дьяков, 2003). Суша была еще более непригодной средой для обеих групп организмов. В их симбиогенезе она стала обитаемой. Симбиогенезу водорослей и грибов биосфера обязана происхождением сосудистых растений, колонизацией ими суши, развитием на их базе наземных экосистем, подаривших биосфере огромное разнообразие форм жизни, не только растительной, но и животной.

Согласно описанному сценарию колонизация суши происходила в два этапа. 1. Фототрофные прохлорофиты + хемотрофные протисты → высшие водоросли (докембрий, колонизация моря). 2. Автотрофные водоросли + гетеротрофные грибы → наземные сосудистые растения (девон, колонизация суши).

Развитие симбиогенетической гипотезы (Schimper, 1883; Фаминцын, 1907; Козо-Полянский, 1924) в теорию происхождения сосудистых растений (Margulis, 1981, 2004; Keeling, 2004, 2010) потребовало визуализации последовательных этапов алго-мико-бактериальных взаимодействий. Современными методами прижизненных наблюдений с использованием конфокальной микроскопии это удалось. В ходе выполнения этой задачи показано, каким образом формируется набор специфических для наземных растений клеточных и организменных структур, в частности системообразующих транспортных коммуникаций (Гамалей, 2009, 2011а). Цианобактерии привнесли с собой в тело растений фотосинтез и формирование эндоплазматической экспортной системы фотосинтатов, индуцировали ее непрерывный рост как специфическую форму актомиозиновой подвижности (Гамалей, 2006а). Фотосинтезу цианобактерий обязаны своим происхождением эндоплазматический ретикулум, плазмодесмы, вакуом дососудистых и флоэма сосудистых растений (Гамалей, 2006б). Экспериментально показано, что все перечисленные структуры формируются только в периоды

фотосинтетической активности. У растений сезонного климата они частично или полностью элиминируются в диапаузах фотосинтеза и формируются заново на каждой очередной волне фотосинтетической активности (Генкель и др., 1965; Гамалей, 2009).

Функциональная активность микоризы, возникшей в ходе следующего симбиогенетического акта, привела к развитию корней, апопласта, ксилемы, устьичного аппарата, кутикулы, транспирации наземных растений (Каратыгин, 1993; Smith, Road, 1997; Гамалей, 2004). Доказательствами являются общая в онтогенезе сезонная ритмика функционирования ксилемы и грибной микоризы, взаимосвязанная утрата обеих при возвращении в водную среду вторично-водных трав.

Два акта симбиогенеза, предшествовавших происхождению наземных растений, зафиксированы в их теле водными коммуникациями флоэмы и ксилемы, производными буферных зон симбиотического обмена (Гамалей, 2011а). Очевидно, что в обоих случаях имел место не просто симбиоз, а именно симбиогенез, поскольку формирование новых структур, клеточных (эндоплазматического ретикулума, ядерной оболочки, плазмодесмы, апопласта), тканевых (флоэмы, ксилемы) и органных (листьев, корней), является результатом коллективного участия всех трех партнеров. Огромное разнообразие пространственной и временной организации форм роста наземных растений — следствие адаптивной эволюции сложившегося алго-мико-бактериального комплекса под влиянием меняющихся климата, геоморфологии и гидрологии континентов. Реконструкция происхождения, структурно-функциональной эволюции, истории расселения и миграций сосудистых растений по организации их транспортных коммуникаций оказалась реально вполне выполнимой.

Первой внутриклеточной, а затем и межклеточной транспортной системой водорослей стал эндоплазматический ретикулум. Эта мембранная сеть — ровесник эукариотов. Ядерная оболочка — производная эндоплазматического ретикулума, его фрагмент, не могла появиться раньше ретикулума. Совокупность этих эндомембран присутствует у одноклеточных зеленых водорослей. Начиная с вольвоксовых и других колоний одноклеточных между эндомембранными системами соседних клеток появляются плазмодесмы, свидетельствуя о преобразовании внутриклеточной распределительной системы в межклеточную. У высших водорослей — ламинариевых — развитие эндоплазматических транспортных коммуникаций завершается формированием магистральной флоэмы с плазмодесменной периферией. С выходом на сушу в симбиозе с грибами флоэму дополнила ксилема наземных сосудистых, истоком которой стал грибной мицелий.

Вершиной эволюции и экспансии наземных растений принято считать термофильную флору теплого палеогена. Вечнозеленые древесные формы — деревья и лианы — и сложенные ими мегатермальные леса дождевого типа в палеоцене и эоцене доминируют на всех континентах (теплая, «оранжерейная» биосфера: Ахметьев, 2004; Mogley, 2007). Периоду наивысшего процветания сосудистых растений и сложенных ими сообществ соответствуют наиболее совершенная организация элементов флоэмы и ксилемы, максимальное развитие их периферических транспортных коммуникаций в паренхиме, наиболее эффективный транспорт и рекордные для наземных растений показатели роста и продуктивности. В результате аналитической работы с базами данных (Muller, 1981; Benton, 1993; Bennett, Leitch, 2005b) установлено, что древес-

Таблица 1

Величина генома родственных видов деревьев и трав

| Семейство | Древесные формы | ДНК (2С), пг | Травяные формы | ДНК (2С), пг |
|------------------|--------------------------------|--------------|------------------------------|--------------|
| Caryophyllaceae | <i>Polycarpaea latifolia</i> | 0.9 | <i>Melandrium album</i> | 6.0 |
| Polygonaceae | <i>Coccoloba diversifolia</i> | 2.3 | <i>Rumex crispus</i> | 8.8 |
| Cucurbitaceae | <i>Lagenaria vulgaris</i> | 1.4 | <i>Trichosanthes dioica</i> | 5.9 |
| Euphorbiaceae | <i>Joanesia princeps</i> | 1.6 | <i>Mercurialis perrennis</i> | 5.8 |
| Saxifragaceae | <i>Ribes glutinosum</i> | 1.1 | <i>Saxifraga granulata</i> | 4.8 |
| Rosaceae | <i>Prunus armeniaca</i> | 0.6 | <i>Dryas octopetala</i> | 1.2 |
| Fabaceae | <i>Cytisusscoparius</i> | 2.0 | <i>Lathyrus latifolius</i> | 21.8 |
| | <i>Dalbergia lanceolaria</i> | 2.2 | <i>Lens esculenta</i> | 9.2 |
| | <i>Flemindia strobilifera</i> | 3.0 | <i>Picum sativum</i> | 10.5 |
| | <i>Lonchocarpus cruentus</i> | 1.2 | <i>Vicia faba</i> | 26.7 |
| Oxalidaceae | <i>Averrhoa carambola</i> | 0.5 | <i>Oxalis acetosella</i> | 6.0 |
| Rutaceae | <i>Citrus sinensis</i> | 0.8 | <i>Dictamnus albus</i> | 6.9 |
| Zygophyllaceae | <i>Bulnesia foliosa</i> | 1.0 | <i>Pintoa chilensis</i> | 5.5 |
| Campanulaceae | <i>Brighamia insignis</i> | 2.1 | <i>Pratia angulata</i> | 19.2 |
| Asteraceae | <i>Dendroseris micrantha</i> | 2.5 | <i>Crepis biennis</i> | 31.4 |
| Rubiaceae | <i>Coffea canephora</i> | 1.5 | <i>Gallium verum</i> | 4.0 |
| | <i>Serissa serissoides</i> | 1.0 | <i>Asperula pubescens</i> | 4.2 |
| Solanaceae | <i>Lycopersicon esculentum</i> | 2.0 | <i>Nicotiana tabacum</i> | 9.6 |
| Scrophulariaceae | <i>Tubebuia argentea</i> | 1.6 | <i>Melampirum arvense</i> | 16.5 |
| | <i>Kigelia africana</i> | 3.0 | <i>Collinsia verna</i> | 14.3 |
| Verbenaceae | <i>Tectona grandis</i> | 1.0 | <i>Lantana camara</i> | 5.5 |
| Lamiaceae | <i>Salvia splendens</i> | 1.7 | <i>Lavandula officinalis</i> | 11.3 |
| | <i>Thymus vulgaris</i> | 1.5 | <i>Stachis officinalis</i> | 9.0 |

Примечание. Здесь и в табл. 2 и 4 дана авторская выборка из: Kew Plant DNA C values database (Bennett, Leitch, 2005b).

ные формы, происхождение которых датируется мелом, палеоценом и эоценом, имеют величины генома (2С) в диапазоне 1.0—3.0 пг (табл. 1). Таковы размеры генома не только вдоль исторического ряда формирующихся таксонов, но и среди доминантов современного тропического дождевого леса, виды которого отличаются максимальными среди ныне живущих растений показателями интенсивности фотосинтеза (25—28 мкмоль CO₂/м²с), точного прироста, годичной продуктивности (Woodward, Smith, 1995).

Древесные лианы, несмотря на вторичность своего происхождения относительно древесных форм, используемых в качестве опор, имеют примерно такой же диапазон величин генома (1.0—4.0 пг) и аналогичный уровень функциональных показателей (фотосинтез — до 30 мкмоль CO₂/м²с, прирост — до 0.5 м/сут). Это и неудивительно. Многие из лиан дождевого леса не утрачивают способности на открытых местах реализовывать себя как деревья. Использование чужеродных опор нельзя интерпретировать как признак паразитизма, фактов чужеродного питания для этой жизненной формы не установлено. Высокие ростовые характеристики легко объяснимы отсутствием необходимости в условиях леса формировать собственные опорные структуры и за этот счет иметь больший потенциал роста. Лианы дождевого леса — венец эволюции термофильных форм.

Плавное глобальное понижение температуры, связанное с постепенным остыванием поверхности планеты в среднем на 0.5 град за 1 млн лет (Veizer et al., 1999; Zachos et al., 2001), на границе эоцена и олигоцена сменяется резким похолоданием, сопровождаемым быстрым

широкомасштабным оледенением Антарктиды (Pollard, DeConto, 2005). Земля переходит в режим холодной биосферы (Ахметьев, 2004), который продолжается до настоящего времени и является общим фоном для текущих температурных флуктуаций. В связи с тем что значительная часть воды, концентрируясь в ледяных шапках на полюсах, выводится из оборота, климат становится не только холодным, но и аридным. Его дифференциация по широтам отражена ростом полярно-экваториального температурного градиента (Nikolaev et al., 1998; Salzman et al., 2008). Кардинальные изменения среды обитания ведут к тому, что термофильная флора палеогена уступает место крио- и ксерофильной флорам неогена. Лесные биомы уступают место открытым травяно-кустарниковым сообществам.

Под влиянием похолодания и иссушения климата в анатомической организации наземных растений назревают процессы фрагментации и редукции транспортных сетей. Среди функциональных показателей сокращается интенсивность фотосинтеза (до 2—3 мкмоль CO₂/м²с), процессы роста подавляются и сопровождаются частым переворачиванием. В соответствии с этими изменениями полностью реорганизуются клеточные системы и формы их роста. Гигантские древесные формы сменяются более мелкими кустарниковыми и совсем мелкими травяными. Примеры их крайних вариантов — доминанты арктоальпийских и аридных биомов. Многие группы наземных растений исчезают полностью. Сокращение древесной флоры в олигоцене и миоцене оценивается в 100—150 тыс. видов. Судя по сокращению площади тропических лесов, оно продолжается и в настоящее время.

Число пришедших на смену травяных таксонов — не более 30—40 тысяч видов. Баланс видового разнообразия в неогене отрицательный. Процессы редукции растительного покрова и деколонизации суши набирают обороты. Общая филогенетическая тенденция от деревьев к травам и от лесных экосистем к травяным, а затем и пустыням, по-видимому, так же необратима как общая тенденция температурной динамики климата в направлении похолодания на остывающей планете.

Среди редуцированных постсосудистых форм холодного неогена доминируют группы наземных и вторично-водных трав, которым посвящена настоящая статья. Наземные травы переходят на сезонные формы вегетации, которым свойственны агглютинация пластид в неблагоприятные периоды холода или сухости, длительные паузы фотосинтеза, фрагментация флоэмы и периодичность формирования структур «пищевого тракта», сезонный сброс листьев и стеблей, периоды вынужденного покоя. Даже в благоприятные периоды эндоплазматическая периферия флоэмы редуцирована, плазмодесмы отсутствуют, отток ассимилятов из мезофилла полностью апопластный, что отражено развитием апопластных лабиринтов в терминальной флоэме (Pate, Gunning, 1969; Gamalei, 1989).

Возврат в водную среду чреват расторгением союза с грибным партнером, с помощью которого были преодолены проблемы освоения суши. Возврат в воду означает частичное или полное завершение взаимовыгодных отношений. Вторично-водные травы практически исчерпывают ту группу высших растений, которые, по данным микологов, оказались лишеными арбускулярной микоризы или ее аналогов (Каратыгин, 1993; Smith, Read, 1997). Вместе с микоризой у вторично-водных трав исчезают все те структурно-функциональные приобретения, которыми был ознаменован выход на сушу: частично или полностью редуцируются корень, ксилема и ассоциированные с ней устьица, кутикула, прекращается транспирация, кардинально меняется тип минерального и азотного питания, аппарат клеточного поглощения веществ переносится из корня в эпидермальные ткани листьев и стеблей. После расторгения союза с грибами вторично-водные травы частично сохраняют приобретенные в ходе симбиогенеза признаки сосудистых растений. Вернуться к форме водорослей они уже не могут. Но по всем структурно-функциональным параметрам они представляют собой более примитивную группу высших растений, промежуточную между настоящими водорослями и наземными травами.

Любопытно, что большинство однодольных вторично-водных под влиянием изменений климата вернулись с суши на морскую литораль (морские травы), а двудольные — на пресноводные мелководья (пресноводные травы). Из этого следует предположение о том, что и на сушу они выходили из вод соответствующей солености в результате симбиогенеза разных групп морских и пресноводных водорослей и грибов. Не исключено, что освоение суши могло происходить параллельно и независимо по двум направлениям — из пресноводной и морской сред. Гипотеза полифилии происхождения наземных сосудистых теперь не выглядит полным абсурдом и разделяется рядом специалистов (Lewis, McCourt, 2004; Qiu et al., 2006; Taylor et al., 2009; Wodniok et al., 2011). Для некоторых групп растений признается если не полифилия, то по крайней мере парафилия. К ним относятся и ископаемые сосудистые растения, близкие риниофитам

(Stewart, Rothwell, 1993; Bateman et al., 1998), и многие из ныне живущих (Rieseberg, Brouillet, 1994; Lewis, McCourt, 2004).

Рост величины генома наземных трав

Миниатюризация наземных форм растений в неогене происходит на фоне гипертрофии ядерного генома. У кустарников он достигает 3—7 пг, у трав — 5—10 и более (табл. 2). Последнее особенно характерно для представителей современных арктической и альпийской флор, которым свойственны наиболее высокие значения величин ядерного генома и уровней плоидности (Bennett, 1976, 1987; Bennett, Leitch, 2005a, 2005b; Гамалей, Шереметьев, 2010). Рост обоих показателей с широтой и высотой обитания интерпретируется авторами как адаптивная реакция на усиление экологического стресса. Судя по литературе, рост величины генома в ответ на ухудшение экологии — обычная ответная реакция практически всех исследованных групп организмов — от бактерий до млекопитающих (Vinogradov, 1995, 1997, 2001, 2003; Gregory, 2005; Ohri, 2005; Schmidt-Lebuhn et al., 2010; Orlov, 2011). По аналогии предполагается, что гипертрофия генома у представителей таксономических групп, чей возраст датируется неогеном, отражает усугубление для растений стрессовой климатической ситуации в этот период. Сведения о динамике климата в неогене подтверждают обоснованность такой интерпретации: общее понижение температуры, рост полярно-экваториального ее градиента, сокращение осадков, снижение концентрации CO₂ в атмосфере (Veizer et al., 1999; Zachos et al., 2001; DeConto, Pollard, 2003; Salzmann et al., 2008).

Для экспериментальных исследований деталей этой реакции наиболее удобны микробиологические объекты. Показано, что криофильные бактерии имеют на порядок более крупный геном, чем термофильные (Орлов, 2011). Снижение температуры в эксперименте ведет к гипертрофии генома за счет повышения уровня плоидности (увеличения числа полных повторов). Величина бактериального генома меняется обратимо в условиях многократного изменения уровня питания, света, глубины погружения. В этих опытах изменения в неблагоприятную сторону ведут к гипертрофии, в обратном направлении — к редукции генома. Аналогичный результат получен и для эукариотов (грибы, земноводные, птицы, мыши), с той разницей что обратимости изменений в экспериментах добиться не удается и полиплоидия может ограничиваться различными для разных клеточных типов вариантами миксоплоидии (Gregory, 2002, 2005; Колчанов и др., 2011). Последнее свойственно и тканям растений, обитающих в условиях стрессовой экологии (хвойные: Седельникова и др., 2009; лиственные: Машкина и др., 2011).

Редукция величины генома у вторично-водных трав

Группа, демонстрирующая иную эволюционную тенденцию — вторично-водные травы. Возврат сосудистых растений в водную среду датируется мелом или палеогеном для большинства однодольных морских трав и неогеном для двудольных пресноводных. Причиной в мелу

Т а б л и ц а 2

Величина генома родственных наземных и вторично-водных трав

| Семейство | Наземные травы | ДНК (2С), пг | Вторично-водные травы | ДНК (2С), пг |
|------------------|--------------------------------|--------------|--------------------------------|--------------|
| Ranunculaceae | <i>Ranunculus repens</i> | 22.4 | <i>Batrachium aquatile</i> | 1.2 |
| Ceratophyllaceae | | | <i>Ceratophyllum demersum</i> | 1.4 |
| Lythraceae | <i>Lagerstroemia tomentosa</i> | 2.0 | <i>Lythrum salicaria</i> | 0.7 |
| Onagraceae | <i>Clarkia deflexa</i> | 6.3 | <i>Ludwigia pilosa</i> | 2.1 |
| | <i>Epilobium tetragonum</i> | 1.2 | <i>Epilobium palustre</i> | 0.3 |
| Trapaceae | | | <i>Trapa natans</i> | 0.5 |
| Haloragaceae | | | <i>Myriophyllum spicatum</i> | 0.5 |
| Brassicaceae | <i>Brassica napus</i> | 3.2 | <i>Rorippa aquatica</i> | 1.4 |
| | <i>Cardamina pratensis</i> | 3.3 | <i>Cardamine lirata</i> | 0.4 |
| Apiaceae | <i>Selinum vaginatum</i> | 8.2 | <i>Hydrocotyle vulgaris</i> | 1.9 |
| Polygonaceae | <i>Polygonum aviculare</i> | 1.7 | <i>Polygonum barbatum</i> | 0.9 |
| Primulaceae | <i>Anagallis arvensis</i> | 3.5 | <i>Lysimachia nummularia</i> | 1.0 |
| Menyanthaceae | | | <i>Nymphoides peltata</i> | 1.4 |
| Asteraceae | <i>Senecio sempervivum</i> | 15.1 | <i>Cotula myriophylloides</i> | 4.0 |
| Scrophulariaceae | <i>Rhinanthus minor</i> | 7.9 | <i>Bacopa caroliniana</i> | 2.4 |
| | <i>Melampyrum arvense</i> | 16.5 | <i>Limnophila aquatica</i> | 1.9 |
| | <i>Veronica Montana</i> | 1.7 | <i>Veronica anag.-aquatica</i> | 0.5 |
| Lentibulariaceae | <i>Pinguicula primulifera</i> | 1.4 | <i>Utricularia vulgaris</i> | 1.0 |
| Acanthaceae | <i>Synnema triflorum</i> | 3.4 | <i>Hygrophila violacea</i> | 0.8 |
| Lamiaceae | <i>Mentha longifolia</i> | 3.0 | <i>Mentha aquatica</i> | 0.7 |
| Callitrichaceae | | | <i>Callitriche lusitanica</i> | 1.8 |
| Hydrostachiaceae | | | <i>Hydrostachis sp.</i> | 0.5 |

могла быть неустойчивость климата или распад Пангеи с многократным расширением площади литоральной ниши, в неогене — охлаждение и аридизация климата на континентах. Показательно, что, как и морские водоросли, морские травы устойчивы к соли, менее — к холоду, обитают на литорали до глубины 10—50 м в зависимости от степени прозрачности воды. Пресноводные травы, как и пресноводные водоросли, предпочитают прозрачные воды с высоким содержанием извести, неустойчивы к соли, умеренно устойчивы к холоду, распространение ограничено глубинами до 5—6 м тоже в соответствии с прозрачностью воды. Формы роста вторично-водных зависят от степени их погруженности и классифицируются на 1) укореняющиеся и выносящие листья и(или) цветочные наружу, 2) укореняющиеся и погруженные целиком, 3) плавающие в толще воды без укоренения, 4) плавающие на поверхности без укоренения. Многие из них относятся к многолетним травам. В этом случае кроме корней они имеют многолетнее корневище, которое выполняет функции запаса и вегетативного размножения, но не корневого питания.

Возврат в воду во всех формах связан с сокращением взаимоотношений с грибным партнером (в случае частично-водного обитания) или полным их разрывом (в случае полностью погруженного обитания). Соответственно и редукция корней, сосудов ксилемы, устьиц может быть частичной или полной. Некоторые водные травы способны реализовывать разные формы роста с разной степенью развития комплекса признаков корневого питания и ксилемного транспорта в зависимости от степени затопления водой. У части из них вопрос о степени погружения и соответственно степени редукции микоризы и корневого питания решается по-разному даже в онтогенезе в

зависимости от положения относительно уреза воды в ювенильном возрасте.

Обращение к базе данных по величинам генома водных трав (Bennett, Leitch, 2005b) позволяет убедиться, что они в несколько раз ниже, чем величины генома близкородственных видов наземных трав (табл. 2). Это, безусловно, нонсенс по отношению к общей эволюционной тенденции для трав неогена. У большинства водных трав, от древнейших нимфейных до филогенетически молодых водных представителей астеридов и ламиидов, величины генома просто минимальные среди известных — в пределах 0.5—1 пг (табл. 2). Это на порядок меньше, чем у их наземных травяных сородичей (Bennett, Leitch, 2005b; Leitch et al., 2005). Значительно больший размер генома имеют только некоторые из однодольных водных трав (*Hydrocleus*, *Limncharis*: 10—15 пг), но относительно средних величин для наземных однодольных (30—40 пг: Шереметьев и др., 2011) он тоже сокращен.

Для оценки степени редукции симбиотического партнерства возможно использование ультраструктурных методов. Структурный аппарат минерального и азотного питания клеток у обеих групп трав принципиально одинаков: это лабиринт клеточной оболочки и выстилающей его плазмалеммы, обращенный к апопласту, из общего пула которого происходит клеточное питание. Разница между наземными и водными травами в его локализации. У микоризных наземных трав с корневым типом азотно-минерального питания аппарат поглощения локализован в ксилемной паренхиме, вдоль русла сосудов. У безмикоризных водных трав с листовым типом питания такой же структурный аппарат формируется в клетках эпидермы листа. В обоих случаях чем более развит лабиринт, тем интенсивнее питание.

Причины развития генома в противоположных направлениях

Климатический стресс и величина генома. Обсуждаемые факты объединены в две группы, иллюстрирующие многократный рост величины генома сосудистых растений на суше, ее редукцию до минимума при возврате в воду (табл. 1, 2). Причин такого направления развития процессов может быть немало, и общих и частных. Но две из них кажутся очевидными и общими: 1) усиление некомфортности среды в неогене, вызванное изменениями климата; 2) расширение и усложнение симбиотических (в том числе паразитических) отношений в условиях некомфортной среды. Обе причины действуют сообща и в одном направлении. Означает ли это, что правило — чем острее стресс, тем крупнее геном, — имеет универсальное распространение?

Полученные материалы не противоречат литературным представлениям о наличии корреляции между усилением климатического стресса и ростом генома (Bennett, 1987; Gregory, 2001, 2002; Knight et al., 2005). Обе группы исследованных трав подтверждают эту зависимость. У наземных она прослежена вдоль географического и филогенетического градиентов климатических факторов, параллелизм не вызывает сомнений (Гамалей, Шереметьев, 2010; Шереметьев и др., 2011). Видимо, это правило распространяемо на все наземные формы сосудистых растений, но особенно оно очевидно на материале молодых таксонов, появившихся на протяжении последних 20 млн лет в холодном климате неогена и занявших доминирующие позиции в арктоальпийских биомах (Bennett, 1987; Гамалей, 2011б). На материале вторично-водных трав оно тоже как будто работает. Они в условиях холодного и аридного климата с резкой амплитудой колебаний верну-

лись с суши в водную среду, значительно более стабильную, чем воздушная. Оптимизация экологии отражена падением величин генома (табл. 2), по-видимому, путем диплоидии.

То, что видообразование интенсивнее в условиях стрессовой, а не оптимальной экологии — твердо установленный и широко обсуждаемый факт (Седельникова и др., 2009; Schmidt-Lebuhn et al., 2010). Механизм видообразования посредством полиплоидии и гибридизации хорошо известен (Soltis et al., 2003; Soltis, Soltis, 2009). Более половины видов сосудистых растений — полиплоиды. Для доминантов арктоальпийских биомов, появившихся на протяжении последних 20 млн лет, эта цифра приближается к 100 % (Bennett, Leitch, 2005b). Адаптивный смысл наращивания числа полных копий генома в условиях стресса не вполне ясен. Интерпретация осложнена тем, что рост уровня плоидности клеток сопровождается большим набором согласованных признаков. Согласно наблюдениям на растениях, повышенной чувствительностью к стрессам, особенно низкотемпературным, отличается не фотосинтез, а система оттока ассимилятов. Снижение температуры и другие стресс-факторы подавляют ее функционирование, и это отражается в постоянно высоком содержании сахаров в фотосинтезирующих клетках и тканях (Gamalei et al., 1994). Отток и распределение фотосинтатов по флоэме — еще более чувствительные к холоду процессы (Giaquinta, Geiger, 1973; Sakai A., Larcher, 1987; Гамалей, 2004). Влияние низких температур на фотосинтез оценивается как последствие их влияния на состояние системы оттока. В результате подавления оттока растениям холодного климата (арктоальпийцам) свойственны крупноклетность на фоне редукции листьев, избыток сахаров в вакуоле и апопласте, крахмала — в хлоропластах (Ristic, Ashworth, 1993; Sasa-

Таблица 3

Развитие криоспециализации трав в неогене

| Семейство криофильных трав | Возраст филогенетических линий семейства, млн лет ^а | Диапазон содержания ДНК (2С), пг (число исследованных видов) ^б | Доля видов с апопластным лабиринтом в спутниках ситовидных трубок из числа исследованных, % ^в |
|----------------------------|--|---|--|
| Ranunculaceae | 29.5—14.5 | 2.0—4.0 (02) | 0 |
| Saxifragaceae | 29.5—8.5 | 1.1—3.5 (08) | 0 |
| Caryophyllaceae | 29.5—3.0 | 1.1—5.2 (60) | 0 |
| Polygonaceae | 31.0—9.6 | 0.7—3.4 (21) | 0 |
| Gentianaceae | 13.0—8.5 | 2.5—3.5 (19) | 5 |
| Boraginaceae | 29.5—7.5 | 2.5—7.2 (20) | 10 |
| Apiaceae | 12.6—3.9 | 1.4—8.6 (79) | 6 |
| Brassicaceae | 12.6—3.5 | 1.2—3.9 (09) | 9 |
| Cistaceae | 12.5—0.5 | 3.9—7.7 (22) | 7 |
| Scrophulariaceae | 19.0—3.5 | 1.1—16.5 (22) | 12 |
| Campanulaceae | 19.0—3.5 | 5.3—19.2 (13) | 10 |
| Valerianaceae | 19.0—3.5 | 1.2—6.7 (06) | 50 |
| Plumbaginaceae | 12.5—8.5 | 8.2—19.4 (10) | 50 |
| Asteraceae | 19.5—2.2 | 6.8—18.5 (557) | 100 |
| Primulaceae | 8.5—2.5 | 3.5—27.5 (07) | 82 |
| Geraniaceae | 8.5—2.5 | 7.9—16.2 (04) | 75 |
| Fabaceae | 8.5—0.9 | 4.0—26.7 (927) | 100 |

Примечание. Источники данных: ^а Paleobiology Database: <http://flatpeable.nceas.ucsb.edu>. ^б Bennett, Leitch, 2005b; Kew Plant DNA C values Database: <http://www.rbgekew.org.uk/cval/homepage.html>. ^в Pate, Gunning, 1969, с дополнениями авторских данных (Гамалей, 2011б).

ki et al., 1996), высокая интенсивность дыхания за счет повышенного уровня концентрации субстрата окисления (Семихатова и др., 2010). Все это может иметь адаптивный эффект, например повышение внутренней температуры относительно наружной, но едва ли в принципе меняет ситуацию, особенно при резких суточных перепадах температуры, свойственных арктическому или горному климату.

Дисбаланс между синтезом и оттоком ведет к дисбалансу между репликацией ДНК и делением клеток. Клетки с повышенным содержанием сахаров отличаются более высоким уровнем пloidности и размером. Возможно, полиплоидия — следствие подавления клеточного цикла на фоне сохранения репликации ДНК (Francis et al., 2008). Природа миксоплоидии разных клеточных типов, по-видимому, тоже объясняется различиями баланса между процессами репликации ДНК и клеточного деления (Седельникова и др., 2009). В этом случае уровень пloidности может быть показателем степени стресса, но не обязательно показателем адаптогенеза. Кроме полиплоидии возможен рост генома за счет повторов его фрагментов, не содержащих генов. Механизм редукции генома на материале видов вторично-водных трав изучен еще слабее. Предполагается диплоидия (Антонов, 2006).

Компенсаторным ответом на подавление оттока ассимилятов низкой температурой и утрату плазмодесма у трав является развитие апопластных лабиринтов, увеличивающих поверхность трансмембранного обмена между мезофиллом и флоэмой (рис. 1, б). Такая организация контакта между этими тканями найдена специфичной для терминальной флоэмы нескольких тысяч видов трав из 22 семейств двудольных, совокупность которых составляет ядро травяных криофлор Бореальной области (Pate, Gunning, 1969; Gamalei, 1989). Впервые список этих видов был опубликован на материале анализа флоры Ирландии (Pate, Gunning, 1969), которая хотя и не относится ни к арктическим, ни к альпийским, но является травяной, северной и островной. Сравнительные исследования интенсивности формирования лабиринтов и содержания ДНК в ядре подтвердили взаимосвязь развития этих показателей в условиях холодного климата (Гамалей, 2011б; табл. 3). Наблюдаемая сопряженность уровня пloidности со степенью развития апопластных лабиринтов в листе и микоризы в коровой паренхиме корня легко объяснима трофическими отношениями между растением и грибом. Интенсификация транспортных потоков через апопласт за счет амплификации поверхности трансмембранного обмена в лабиринтах клеточной оболочки ведет к оптимизации питания грибного мицелия сахарами, а клеток мезофилла — белковым азотом. В трофических отношениях партнеров бессмысленно искать лидера. Стимуляция фотосинтеза растений более интенсивным потреблением его продуктов грибным партнером — известный факт, усиление микоризации паренхимы корня при повышении активности экспорта фотосинтатов — тоже (Smith, Road, 1997). Следовательно, сочетание роста размера генома и уровня пloidности клеток наземных трав с укреплением микоризных симбиотических отношений логично. Оно проявляется и в росте доли паренхимных клеток корня, содержащих грибной мицелий, и в амплификации ответственных за экспорт сахаров лабиринтов апопласта в терминальной флоэме листа.

Цена симбиотических и паразитических отношений. Колонизация суши началась с эндосимбиогенеза водорослей и грибов. Параллелизм роста генома

Т а б л и ц а 4

Величина генома паразитных и насекомоядных трав

| Семейство | Род (в скобках — число исследованных видов) | Диапазон содержания ДНК (2С), пг |
|---------------|---|----------------------------------|
| Viscaceae | <i>Viscum</i> (5) | 107.0—181.5 |
| Loranthaceae | <i>Amyema</i> (26) | 16.6—34.0 |
| | <i>Amylothea</i> (1) | 27.4 |
| | <i>Decaisnina</i> (3) | 16.1—30.0 |
| | <i>Dendrophthoe</i> (5) | 5.5—12.4 |
| | <i>Loranthus</i> (2) | 16.5—30.4 |
| | <i>Lysiana</i> (6) | 22.0—30.6 |
| | <i>Macrosolen</i> (1) | 35.1 |
| | <i>Muellerina</i> (2) | 10.0—12.9 |
| | <i>Peraxilla</i> (2) | 10.7—12.7 |
| | <i>Tupeia</i> (1) | 8.2 |
| Cuscutaceae | <i>Cuscuta</i> (2) | 16.7—20.4 |
| Olacaceae | <i>Ximenia</i> (1) | 3.3 |
| Rhinanthaceae | <i>Rhinanthus</i> (2) | 6.2—8.0 |
| | <i>Odontites</i> (2) | 1.2—4.7 |
| | <i>Melampyrum</i> (1) | 16.5 |
| Orobanchaceae | <i>Orobanche</i> (4) | 5.3—10.4 |
| Droseraceae | <i>Drosophyllum</i> (1) | 30.0 |
| | <i>Dionaea</i> (1) | 12.4 |

с развитием симбиотического партнерства с грибами свидетельствует о том, что не только симбиогенез, но и степень его развития оплачивается ценой изменений величины генома (табл. 1). Исключение, не отрицающее, а скорее подтверждающее правило, составляют вторично-водные травы. Частичный или полный отказ от симбиоза с грибами в связи с возвратом в воду («возвратное направление эволюции») ведет к сокращению генома до минимального размера (0.5—1 пг — самые низкие для сосудистых растений величины). И в этой группе признак величины генома устойчиво связан с развитием симбиотических отношений: чем их признаки менее выражены и потенциал ниже, тем мельче геном (табл. 2).

Место, где разыгрываются симбиотические отношения гриба и растения, — апопласт. Общее впечатление от сравнительных наблюдений за ним у сосудистых растений: чем крупнее геном, тем мощнее развиты структуры апопласта и активнее обменные процессы в нем. В качестве анатомических различий, соответствующих геномному ряду, можно в равной мере использовать и процент паренхимных клеток корня, содержащих грибной мицелий, и интенсивность развития апопластного лабиринта в клетках терминальной флоэмы листа (Гамалей, 2011б). Списки наземных трав, формирующих апопластные лабиринты в терминальной флоэме двудольных, в этом отношении вполне красноречивы: это списки растений, имеющих наиболее высокие показатели содержания ДНК в ядерном геноме (табл. 3). Развитие симбиотических отношений и их геномная цена, судя по данным табл. 3, в ходе эволюции растительного покрова суши растет. До каких пределов? Величины содержания ДНК у двудольных трав могут достигать нескольких десятков пг, у однодольных — еще больше (Шереметьев и др., 2011). Есть ли цифры еще выше, и если есть, то у каких групп объектов? По литературным источникам, ответ очевиден: среди трав — у паразитических их форм. Данные Кембриджской базы (Bennett, Leitch, 2005) свидетельствуют о том,

что паразитизм становится возможным только при очень высоких значениях содержания ядерной ДНК (табл. 4). Например, у видов *Viscum* 2С достигает 180 пг.

Грань между симбиотическими и паразитическими отношениями весьма, как известно, сложна, а структурные механизмы апопластного обмена, судя по аналогичному развитию лабиринтов клеточной оболочки в зоне обмена, вообще универсальны. Цена паразитизма обычно оказывается еще более высокой, чем симбиоза. В ту же группу по данному признаку попадают и насекомоядные растения (2С более 20 пг), и растения, инфицированные нематодой (более 30 пг). Анализируя более подробно этот блок материалов (табл. 4), логично прийти к следующим заключениям: 1) геномная цена симбиотических и паразитических отношений имеет общую основу; 2) величина генома может быть показателем степени интенсивности тех и других отношений; 3) эволюция наземных форм растений связана с расширением обоих вариантов отношений (если их четкое разграничение вообще возможно); 4) причина этого расширения, вероятно, связана с усилением дискомфорта наземной среды для сосудистых растений в кайнозой.

Уместно еще раз вернуться к началу изложения и напомнить, что апопластный канал для обмена метаболитами и ксилема как его специализированный фрагмент появляются только с выходом растений на сушу и в связи с началом симбиотических отношений с грибами. До этого у водорослей апопласт не существовал (или не был разграничен с водной средой). И он утрачивается частично или полностью с возвратом сосудистых растений в водную среду. Следовательно, весь спектр трофических отношений через апопласт (симбиотических, паразитических, плотоядных, возрастных между поколениями) в филогенезе имеет общие исходную и конечную точки. Апопласт сосудистых растений, сформированный при колонизации ими суши, становится сферой, где разыгрывается разнообразие трофических и регуляторных взаимоотношений. Это отражено его структурной эволюцией. Свидетельство тому — прежде всего образование качественно различных апопластных лабиринтов в узлах транзитного обмена разных групп растений (Gunning, Pate, 1974; Гамалей, 2004; рис. 2). Отношения могут быть многоканальными и с противоположными знаками (стимуляция, подавление развития партнера, на чем основана их классификация на симбиотические, паразитические, регуляторные). С возвратом в воду весь этот спектр функций, реализуемых через апопласт и ксилему, исчезает вместе со структурами. И геном «возвращенцев» тут же «садится» на базовый диплоидный уровень (0.5—1.0 пг, табл. 2). Если редукция генома у водных происходит так быстро и легко, в некоторых случаях даже в онтогенезе, чем и так ли уж жестко заблокирован обратный относительно гипертрофии процесс для наземных трав?

Заключение

Результаты измерений величины генома у покрытосеменных довольно быстро привели к заключению о том, что анцестральный геном мал, в ходе эволюции его величина растет (Bennett, 1987; Leitch et al., 1998). На этом основании геном покрытосеменных был определен как «имеющий билет в один конец» (Bennetzen, Kellogg, 1997). Приводились убедительные аргументы в пользу связи величины генома с жизненными формами, с геогра-

фическим распределением видов, с климатом, экологией, репродуктивной биологией (вариантами опыления), с продолжительностью онтогенеза. Все это не очень легко складывалось в ясную картину закономерностей эволюционного развития. Исключения из общей тенденции могут быть, и время от времени они публикуются (Enke et al., 2011). В тех случаях, когда наблюдается увеличение генома или его редукция, как правило, это связано с полиплоидией (полным повтором копий) или обратной диплоидией. Происходит ли в ходе эволюции односторонний рост генома у диплоидных видов, менее ясно. Сомнения на этот счет высказываются хотя бы потому, что допускается возможность неполного, т. е. раздельного копирования кодирующих и некодирующих областей или только мобильных фрагментов генома (Bennett, Leitch, 2005a). В этом случае ситуация сильно усложняется. И все-таки тенденция к увеличению генома в ходе эволюции покрытосеменных рассматривается как неизбежность, как расплата за эволюционный процесс (Knight et al., 2005).

Наземные и вторично-водные травы неогеновых криофильных флор несомненно относятся к постсосудистым формам, отмеченным той или иной степенью редукции сосудистой системы и наличием компенсаторных механизмов коррекции ее неполноценности. У наземных форм под влиянием снижения температуры и влажности в той или иной степени редуцируется терминальная флоэма листьев, у вторично-водных в связи с утратой микоризы — терминальная ксилема корня. Конечно, среди тех и других существует большое разнообразие промежуточных форм. И каждый конкретный вид и форма заслуживают детального рассмотрения. Из общего сравнительного анализа величины генома у исследованных трав следует, что универсальной эволюционной направленности изменений величины генома в ходе эволюции биосферы может и не быть. У каждой группы жизненных форм помимо общих могут быть найдены частные причины для изменений генома в ту или иную сторону. Для наземных трав ключевую роль безусловно играют стрессовые изменения климата. Нарастающий в кайнозой дискомфорт по комплексу факторов — холод, сухость, дефицит CO₂ — вполне удовлетворительно объясняет общую для наземных растений тенденцию к росту генома и уровня плоидности в этот период. Данные для растений хорошо укладываются в более общую, известную по литературе тенденцию для всех групп организмов — от бактерий до млекопитающих: чем острее стресс, тем крупнее геном. На фоне ухудшения условий большее распространение приобретают симбиотические и паразитические отношения, обеспечение которых может быть дополнительной причиной увеличения генома. Для водных трав, которые уходят от неблагоприятных климатических факторов с резкой амплитудой их колебаний в значительно более стабильную водную среду, обе указанные причины роста генома сняты. Стабилизация среды и отказ от симбиоза с грибами роняют уровень плоидности и величину генома на исходные позиции (возврат к диплоидии).

Не исключена связь увеличения плоидности клеток с разной чувствительностью механизмов репликации ДНК и клеточного деления к факторам внешней среды и возникающему на этой почве дисбалансу их функционирования. Возможно, общая для всех групп организмов тенденция может быть сведена к снижению уровня энтропии в условиях меняющегося климата планеты. Но в этом случае она относится не столько к закономерностям эволюции растений или какой-то иной конкретной группы

организмов, сколько, скорее, к общим закономерностям эволюции климата, морфологии, гидрологии континентов к глобальной хронике биосферных событий на остывающей планете.

Авторы статьи выражают признательность английским коллегам Dr. M. D. Bennett и Dr. I. J. Leitch, авторам Кембриджской базы величин генома покрытосеменных, за возможность пользования ее материалами.

Список литературы

- Антонов А. С. 2006. Геносистематика растений. М.: Академкнига. 293 с.
- 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.
- Гамалей Ю. В. 2004. Транспортная система сосудистых растений. СПб.: СПбГУ. 421 с.
- Гамалей Ю. В. 2006а. Подвижная сетевая организация пластид и митохондрий в клетках растений. Цитология. 48 (4) : 271—282.
- Гамалей Ю. В. 2006б. Вакуум растений. Успехи соврем. биол. 126 : 348—366.
- Гамалей Ю. В. 2009. Природа пищевого тракта сосудистых растений. Цитология. 51 (5) : 375—387.
- Гамалей Ю. В. 2011а. Происхождение сосудов и сосудистых растений. Бот. журн. 96 (7) : 809—825.
- Гамалей Ю. В. 2011б. Криофиты Евразии: происхождение и структурно-функциональная специфика. Бот. журн. 96 (12) : 1341—1359.
- Гамалей Ю. В., Шереметьев С. Н. 2010. Филогения биоморф двудольных в кайнозой. Бот. журн. 95 (6) : 777—800.
- Генкель П. А., Окнина Е. З., Баканова Л. В. 1965. Физиология состояния покоя у растений. Бот. журн. 53 (8) : 1063—1068.
- Дьяков Ю. Т. 2003. Грибы и растения. Природа. 90 (5) : 73—78.
- Заварзин Г. А. 2011. Омброфилы как первичные обитатели суши. В кн.: Ранняя колонизация суши. М.: ПИН РАН. 75—85.
- Каратыгин И. В. 1993. Коэволюция грибов и растений. СПб.: Гидрометиздат. 116 с.
- Козо-Полянский В. М. 1924. Новый принцип биологии. Очерк теории симбиогенеза. Л.; М. 84 с.
- Колчанов Н. А., Афонников Д. А., Гунбин К. В., Сулов В. В. 2011. Генные сети и эволюция биологических систем. В кн.: Происхождение и эволюция биосферы. Новосибирск. 67—70.
- Машикина О. С., Буторина А. К., Табацкая Т. М., Щетинкин С. В. 2011. Цитогенетические механизмы проявления узорчатости древесины у карельской березы в процессе культивирования *in vitro*. В кн.: Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздействием факторов среды. Петрозаводск: Карелия. 184—191.
- Орлов Ю. Л. 2011. Компьютерный анализ сложности и минимального размера генома. В кн.: Происхождение и эволюция биосферы. Новосибирск. 59—62.
- Розанов А. Ю. 2010. Когда появилась жизнь на Земле? Вестн. РАН. 80 (5—6) : 533—541.
- Седельникова Т. С., Муратова Е. Н., Пименов А. В. 2009. Экологическая обусловленность дифференциации кариотипов болотных и сухолюбивых популяций видов *Pinaceae*. В кн.: Структурно-функциональные исследования растений в приложении к актуальным проблемам экологии и эволюции биосферы. СПб.: ЛТА. 47—48.
- Семихатова О. А., Юдина О. С., Кирпичникова О. В. 2010. Дыхание растений гор и высоких широт. Физиол. раст. 57 (5) : 687—695.
- Тихонович И. А., Проворов Н. А. 2009. Симбиозы растений и микроорганизмов: молекулярная генетика агроэкологического. СПб.: Наука. 210 с.
- Фаминцын А. С. 1907. О роли симбиоза в эволюции организмов. Труды Имп. акад. наук. физ.-мат. отд. 20 : 3—35.
- Шереметьев С. Н., Гамалей Ю. В., Слемнев Н. Н. 2011. Направления эволюции генома покрытосеменных. Цитология. 53 (4) : 295—312.
- Bateman R. M., Crane P. R., DiMichele W. A., Kenrick P. R., Rowe N. P., Speck T., Stein W. E. 1998. Early evolution of land plants: phylogeny, physiology, and ecology of the primary terrestrial radiation. Annu. Rev. Ecol. Syst. 29 : 263—292.
- Bennett M. D. 1976. DNA amount, latitude, and crop plant distribution. Environ. Exp. Bot. 16 : 93—108.
- Bennett M. D. 1987. Variations in genomic form in plants and its ecological implications. New Phytol. 106 : 177—200.
- 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>.
- Bennetzen J. L., Kellogg E. A. 1997. Do plants have a one-ticket to genomic obesity? Plant Cell. 9 : 1509—1514.
- Benton M. J. 1993. The Fossil Record 2. London: Acad. Press. 845 p.
- Burgess J. 1985. An introduction to plant cell development. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 246 p.
- DeConto R. M., Pollard D. 2003. Rapid Cenozoic glaciation of Antarctica induced by declining atmospheric CO₂. Nature. 421 : 245—249.
- Enke N., Fuchs M., Gemeinholzer B. 2011. New insights into generic delimitation and character evolution in *Crepis* (Compositae). Plant Biol. 13 : 185—193.
- 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.
- Gamalei Yu. V. 1989. Structure and function of leaf minor veins in trees and herbs. A taxonomic review. Trees. 3 : 96—110.
- Gamalei Yu. V., van Bel A. J. E., Pakhomova M. V., Sjutkina A. V. 1994. Effects of temperature on the conformation of the endoplasmic reticulum and on starch accumulation in leaves with the symplasmic minor-vein configuration. Planta. 194 : 443—453.
- Giaquinta R. T., Geiger D. R. 1973. Mechanism of ingibition of translocation by localized chilling. Plant Physiol. 51 : 372—377.
- Gregory T. R. 2001. Coincidence, coevolution, or causation? DNA content, cell size and the C-value enigma. Biol. Rev. 76 : 65—101.
- 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. Caryologia. 56 : 121—130.
- Gregory T. R. 2005. The C-value epigmain plants and animals: a review of parallels and an appeal for parthnership. Ann. Bot. 95 : 133—146.
- Gunning B. E. S., Pate J. S. 1974. Transfer cells. In: Dynamic aspects of plant ultrastructure. London: McGraw Hill. 441—480.
- Kapraun D. F. 2007. Nuclear DNA content estimates in green algal lineages: Chlorophyta and Streptophyta. Ann. Bot. 99 : 677—701.
- Kapraun D. F., Leitch I. J., Bennett M. D. 2004. Algal DNA C-values database (release 1.0, Dec. 2004). <http://www.kew.org/cvalues>.
- Keeling P. J. 2004. Diversity and evolutionary history of plastids and their hosts. Amer. J. Bot. 91 : 1481—1493.
- Keeling P. J. 2010. The endosymbiotic origin, diversification and fate of plastids. Phyl. Trans. Royal Soc. Biol. Sci. 365 : 729—748.
- Knight Ch. A., Molinari N. A., Petrov D. A. 2005. The large genome constraint hypothesis: evolution, ecology and phenotype. Ann. Bot. 95 : 177—190.
- 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 : 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.

- Lewis L. A., McCourt R. M. 2004. Green algae and the origin of land plants. *Amer. J. Bot.* 91 : 1535—1556.
- Margulis L. 1981. *Symbiosis in Cell Evolution*. San Francisco: Freeman. 328 p.
- Margulis L. 2004. Serial endosymbiotic theory (SET) and composite individuality. Transition from bacterial to eukaryotic genomes. *Microbiol. Today*. 31 : 172—174.
- Morley R. J. 2007. Cretaceous and Tertiary climate change and the past distribution of megathermal rainforests. In: *Tropical rainforest responses to climate change*. Berlin: Springer. 1—31.
- Muller J. 1981. Fossil pollen record of extant angiosperms. *Bot. Rev.* 47 : 1—142.
- Nikolaev S. D., Oskina N. S., Blyum N. S., Budenschikova N. V. 1998. Neogene—Quaternary variations of the «Pole—Equator» temperature gradient of the surface oceanic waters in the North Atlantic and North Pacific. *Glob. Planet. Change*. 18 : 85—111.
- Ohri D. 2005. Climate and growth form: the consequences for genome size in plants. *Plant Biol.* 7 : 449—458.
- Pate J. S., Gunning B. E. S. 1969. Vascular transfer cells in Angiosperm leaves. A taxonomic and morphological survey. *Protoplasma*. 68 : 135—156.
- Phillips N., Kapraun D. F., Garreta A. G., Siguan M. A. R., Rull J. L., Soler N. S., Lewis R., Kawai H. 2011. Estimates of nuclear DNA content in 98 species of brown algae (Phaeophyta). *AoB Plants*, first published online January 18, 2011 doi:10.1093/aobpla/plr001.
- Pollard D., DeConto R. M. 2005. Hysteresis in Cenozoic Antarctic ice-sheet variations. *Global and Planetary Change*. 45 : 9—21.
- Prochnik S. E., Umen J., Nedelcu A. M., Fritz-Laylin L. K. 2010. Genomic analysis of organismal complexity in the multicellular green alga *Volvox carterii*. *Science*. 329 (5988) : 223—226.
- Qiu Y. L. 2008. Phylogeny and evolution of charophytic algae and land plants. *J. Syst. Evol.* 46 : 287—306.
- Qiu Y. L., Li L. B., Wang B., Chen Z. D., Knoop V., Rest E. 2006. The deepest divergences in land plants inferred from phylogenomic evidence. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 103 : 15 511—15 516.
- Rieseberg L. H., Brouillet L. 1994. Are many plant species paraphyletic? *Taxon*. 43 : 21—32.
- Ristic Z., Ashworth E. N. 1993. Changes in leaf ultrastructure and carbohydrates in *Arobidopsis thaliana* L. during rapid cold acclimation. *Protoplasma*. 172 : 111—123.
- Sakai A., Larcher W. 1987. Frost survival of plants (responses and adaptation to freezing stress). Berlin. 321 p.
- Salzmann U., Haywood A. M., Lunt D. J., Valdes P. J., Hill D. J. 2008. A new global reconstruction and data-model comparison for the Middle Pliocene. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 17 : 432—447.
- Sasaki H., Ichimara K., Oda M. 1996. Changes in sugar content during cold acclimation and deacclimation of cabbage seedlings. *Ann. Bot.* 78 : 365—369.
- Schimper A. F. W. 1883. Über die Entwicklung der Chlorophyllkörner und Farbkörner. *Bot. Z.* 41 : 105—114.
- Schmidt-Lebuhn A. N., Fuchs J., Hertel D., Hirsch H., Toivonen J., Kessler M. 2010. An Andean radiation: polyploidy in the tree genus *Polylepis* (Rosaceae, Sanguisorbeae). *Plant Biol.* 12 : 917—926.
- Smith S. E., Road D. J. 1997. *Micorrhizal symbiosis*. London: Acad. Press. 240 p.
- 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 D. E., Soltis P. S., Schemske D. W., Hancock J. E. 2007. Autopolyploidy in angiosperms: have we grossly underestimated the number of species? *Taxon*. 56 : 13—30.
- Soltis P. S., Soltis D. E. 2009. The role of hybridization in plant speciation. *Annu. Rev. Plant Biol.* 60 : 561—588.
- Stewart W. N., Rothwell G. W. 1993. *Paleobotany and the evolution of plants*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 536 p.
- Taylor E., Taylor T., Krings M. 2009. *Paleobotany. The biology and evolution of fossil plants*. New York: Acad. Press. 1252 p.
- Veizer J., Ala D., Azmy K. et al. 1999. $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$, $\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{C}$ evolution of Phanerozoic seawater. *Chem. Geol.* 161(1—3) : 59—88. (http://www.science.uottawa.ca/geology/isotope_data).
- Vinogradov A. E. 1995. Nucleotypic effects in homeotherms: body-mass-corrected basal metabolic rate of mammals is related to genome size. *Evolution*. 49 : 1249—1259.
- Vinogradov A. E. 1997. Nucleotypic effects in homeotherms: body-mass-independent resting metabolic rate of Passerine birds is related to genome size. *Evolution*. 51 : 220—225.
- Vinogradov A. E. 2001. Mirrored genome size distributions in monocot and dicot plants. *Acta Biotheor.* 49 : 43—51.
- Vinogradov A. E. 2003. Selfish DNA is maladaptive: evidence from the plantRed list. *Trends Genetics*. 19 : 609—614.
- Whatley J. M. 1992. Membranes and plastids origins. In: *Origin of plastids*. New York: Chapman & Hill. 78—103.
- Wodniok S., Brinkmann H., Glockner G., Heidel A. J., Philippe H., Melkonian M., Becker B. 2011. Origin of land plants. Do conjugating green algae hold the key? *BMC Evol. Biol.* 11 : 104—117.
- Woodward F. I., Smith S. N. 1995. Predictions and measurements of the maximum photosynthetic rate, Amax, at the Global scale. In: *Ecophysiology of Photosynthesis*. Berlin: Springer. 491—511.
- Zachos J., Pagani M., Sloan L., Thomas E., Billups K. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 ma to present. *Science*. 292 (5517) : 686—693.

Поступила 1 II 2012

TRENDS OF GENOME EVOLUTION IN LAND AND SECONDARY-WATER HERBS

Yu. V. Gamalei, S. N. Scheremetiev

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

Comparative analysis of genome sizes in two groups of herbs, land and secondary-water, has been released. It is shown that their genomes are changed to opposite topics in cenozoic. The genome of land herbs is increased, and it is decreased in secondary water herbs. Genome growth in land herbs is analyzed as the result of unfavourable changes in global climate: cooling, aridization and atmospheric CO₂ deficit. Genome minimization in secondary-water herbs is interpreted as the sequence of united effect of two groups of factors: returning to more stable water environment and breakdown of symbiotic relations with fungi partner. The influence of environmental discomfort and development of symbiotic or parasitic relations on genome size is discussed in association with established differences.

Key words: genome, land herbs, secondary-water herbs, apoplast, vascular plants, symbiogenesis, evolution, climate, cenozoic.