

KATARZYNA NIEMIROWICZ-SZCZYTT

*Katedra Genetyki, Hodowli i Biotechnologii Roślin,  
SGGW*

*Nowoursynowska 166, 02-787 Warszawa*

*E-mail: niemirowicz@alpha.sggw.waw.pl*

*Profesorowi Bohdanowi Rodkiewiczowi*

## APOMIKSJA W ROZMNAŻANIU ANGIOSPERMAE

Pojęcie apomiksja jest najczęściej związane z partenogenetycznym rozmnażaniem owadów (Encyklopedia PWN). Natomiast mniej jest rozpowszechniona wiedza o apomiksji u roślin chociaż twierdzi się, że jest częstszym zjawiskiem w tym królestwie. Apomiksja (apo-oddalony, oddzielony, bez; miksja-zlewanie, fuzja) jest przeciwieństwem amfimiksji czyli rozmnażania płciowego.

Rozmnażanie płciowe roślin okrytozalążkowych polega na przejściu sporofitu w fazę gametofitu (istotą jest zajście procesu podziału redukcyjnego – mejozy) oraz na podwójnym zapłodnieniu (zapłodnienie jądra komórki jajowej i jądra komórki centralnej). Ujmując rzecz jeszcze dokładniej, dla wytworzenia nasion rośliny okrytozalążkowej przechodzą proces podziału mejotycznego, w wyniku którego powstaje haploidalny gametofit żeński (dojrzały woreczek zalążkowy) i haploidalny gametofit męski (dojrzałe ziarno pyłku). Ziarno pyłku kiełkuje na znamieniu słupka, łagiewka pyłkowa wraść do woreczka zalążkowego i następuje podwójne zapłodnienie. Jedno jądro plemnikowe wnika do komórki centralnej, z której po zapłodnieniu powstaje bielmo (triploidalne), a drugie jądro plemnikowe dostaje się do komórki jajowej, z której po zapłodnieniu powstaje zygota (diploidalna), a dalej rozwija się zarodek (ryc. 1A).

Są to dwa bardzo ważne procesy dotyczące przemiany pokoleń, wpływające na konstytucję genetyczną potomstwa. Każdy z tych procesów powoduje określone konsekwencje:

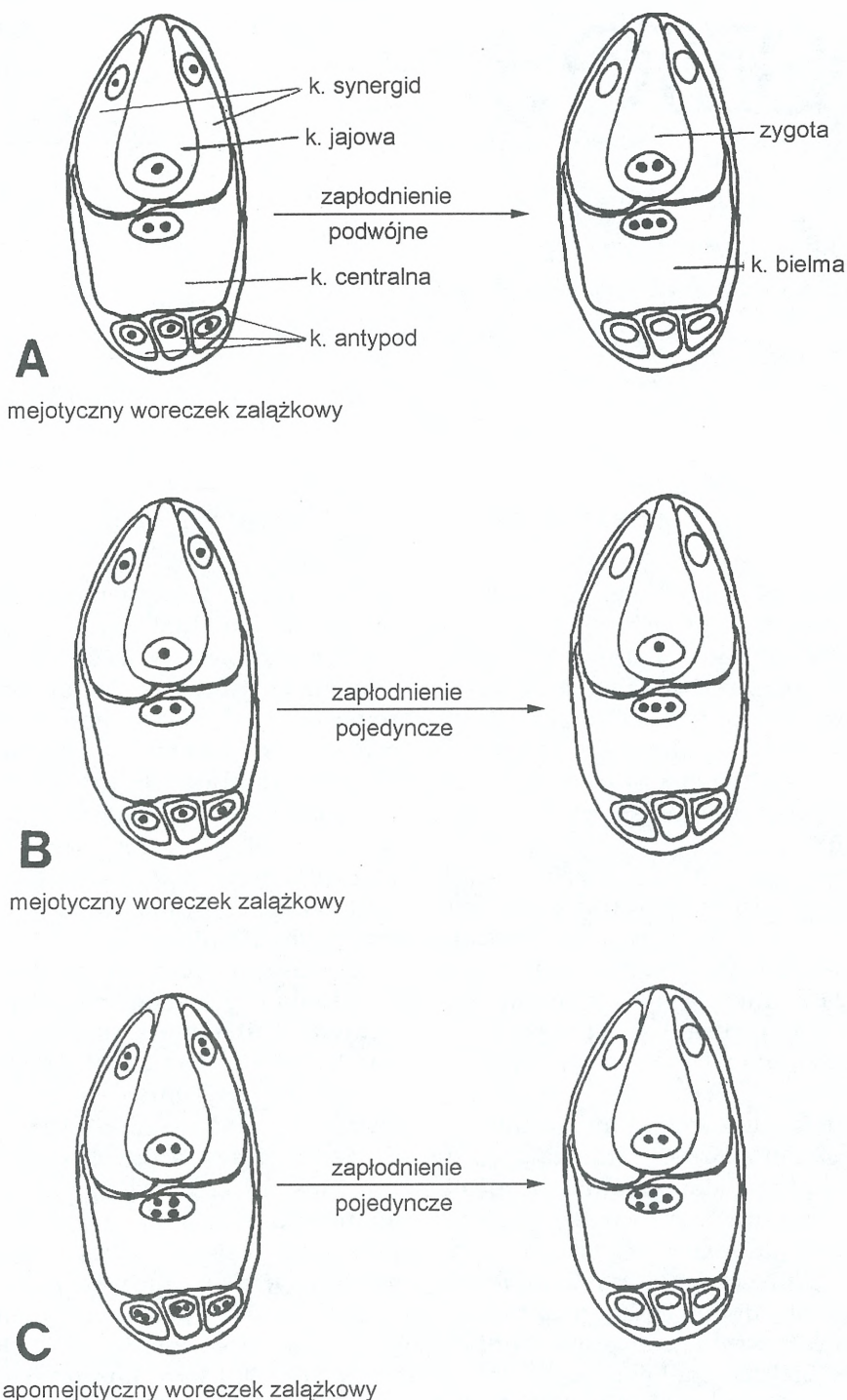
a) mejoza (z podziałem redukcyjnym — redukcją liczby chromosomów o połowę, zjawiskiem crossing-over, losowym rozchodzeniem się chromosomów do biegunów, a dalej gamet),

b) podwójne zapłodnienie (zygota diploidalna, bielmo triploidalne).

Tak przebiega proces typowy. W świecie roślin obok gatunków diploidalnych występują również poliploidalne. Proces podziału mejotycznego i podwójne zapłodnienie mogą przebiegać u tych gatunków regularnie i rośliny potomne osiągną w konsekwencji ten sam poziom ploidalności co rośliny rodzicielskie. Jednak w rozmnażaniu poliploidów przez nasiona znacznie częściej występuje apomiksja niż w rozmnażaniu diploidów.

Apomiksja jako proces przeciwny do rozmnażania płciowego ma bardzo wiele definicji i różnych systemów klasyfikacji. Dokładną ich analizę podała CZAPIK (1977). Po tej publikacji powstały nowe definicje i nadal panuje zamieszanie w terminologii. Przyczyną jest zapewne to, że procesów, które zaliczamy do apomiksji jest wiele. Można bardzo zwięźle powiedzieć, że apomiksja to aseksualna (agamiczna) reprodukcja przez nasiona (NOGLER 1984b). Definicja ta jest tak ogólna, że nie wystarczy do wyjaśnienia elementarnych procesów apomiksji. Dlatego proponuję nieco obszerniejszą definicję RODKIEWICZA (1973), którą można znaleźć w jego znakomitym podręczniku embriologii roślin. „Zjawisko apomiksji polega na rozwoju zarodka w sposób mający cechy rozmnażania płciowego z pominięciem jednego lub dwóch najbardziej istotnych procesów komórkowych to jest mejozy i /lub zapłodnienia jaja”.

Biorąc pod uwagę obie definicje warto zwrócić uwagę na to, że a) apomiksja związana jest z rozmnażaniem przez nasiona, b) może wypadać proces podziału mejotycznego (są jednak takie typy apomiksji, w których istnieje mejoza), c) może wypadać podwójne zapłodnienie (ale



Ryc. 1. Ploidalność komórek woreczka zalążkowego przed zapłodnieniem i po zapłodnieniu. Czarna kropka oznacza ploidalność jądra (jedna kropka — jądro haploidalne, dwie kropki — jądro diploidalne itd.).

A. mejotyczny woreczek zalążkowy i podwójne zapłodnienie (komórka jajowa haploidalna, komórka centralna diploidalna, komórka bielma triploidalna. Komórki synergid i antypod degenerują. B. Mejotyczny woreczek zalążkowy i pojedyncze zapłodnienie komórki centralnej. Zarodek może rozwinąć się z haploidalnej komórki jajowej (partenogeneza haploidalna). C. Apomejotyczny woreczek zalążkowy o niezredukowanej liczbie chromosomów i pojedyncze zapłodnienie komórki centralnej. Diploidalna komórka jajowa może rozwinąć się w diploidalny zarodek (partenogeneza diploidalna).

bardzo często zachodzi zapłodnienie pojedyncze, niezbędne dla rozwoju bielma).

Ze względu na kolejność, a także biorąc pod uwagę genetyczne konsekwencje, możemy tu

zastosować prosty podział procesów apomiktycznych:

A. Wypadanie procesu podziału mejotycznego (apomejoza) (ryc. 1C).



1) Aposporia — rozwój gametofitu żeńskiego z komórek somatycznych zalążka.

2) Diplosporia — rozwój gametofitu żeńskiego z komórek, które weszły w pierwsze stadia podziału mejotycznego, ale proces podziału uległ zahamowaniu.

W obu przypadkach powstaje gametofit żeński z niezredukowaną liczbą chromosomów. Przyjmuje się, że w wyniku aposporii powstają komórki, które są genetycznie identyczne ze sporofitem, ponieważ powstały z komórek somatycznych, natomiast w wyniku diplosporii nie zawsze tak się dzieje gdyż chromosomy mogły ulec rekombinacji w czasie pierwszych faz podziału mejotycznego.

Znane są też systemy, dotyczące zarówno mejocytów przyszłego gametofitu żeńskiego jak i męskiego, w których zahamowaniu ulega pierwszy podział mejotyczny (first division restitution) co prowadzi do powstania gamet niezredukowanych, w wysokim stopniu podobnych genetycznie do sporofitu, lub też zahamowaniu ulega drugi podział mejotyczny (second division restitution), w wyniku czego też powstają gamety niezredukowane, ale zwykle nie identyczne genetycznie ze sporofitem.

Istnieją również dodatkowe komplikacje, gdy na przykład w tym samym ośrodku lub w dwóch zrośniętych zalążkach różnicuje się aposporowy woreczek zalążkowy obok mejotycznego i w każdym z nich powstaje zarodek (zarodki bliźniacze). Mamy wtedy do czynienia z poliembrionią rzekomą. Gdy zarodek rozwija się bezpośrednio z komórek somatycznych ośrodka lub osłonek zalążka mówimy o poliembrionii przybyszowej. Taki zarodek lub zarodki (częste w rodzaju *Citrus*) są zwykle identyczne genetycznie ze sporofitem.

B. Wypadanie procesu zapłodnienia.

1) Wypadanie obu procesów zapłodnienia (autonomiczny rozwój zarodka i bielma).

2) Wypadanie procesu zapłodnienia komórki jajowej, pozostaje zapłodnienie komórki centralnej (pseudogamia) (ryc. 1B,C).

Jak już wyżej zaznaczono, apomejoza i brak zapłodnienia nie muszą występować jednocześnie. Występowanie obu procesów jednocześnie lub też tylko jednego z nich powoduje różne konsekwencje genetyczne dla roślin diploidalnych i poliploidalnych. Oznacza to, że zmienność genetyczna roślin rozmnażających się apomiktycznie (najczęściej fakultatywnie czyli częściowo) może być znaczna.

Rozważmy jak będzie się zmieniała ploidalność potomstwa roślin diploidalnych i poliploidalnych w różnych systemach rozmnażania apomiktycznego.

A. Roślina diploidalna, apomiktyczna (niewiele gatunków).

1) Apomejoza (aposporia lub diplosporia), brak zapłodnienia komórki z której powstał zarodek — zarodek i roślina potomna diploidalna (partenogeneza diploidalna, embrionia przybyszowa), identyczna genetycznie z komórką sporofitu (aposporia) lub nie (diplosporia, second division restitution, somatyczny crossing-over).

2) Apomejoza i podwójne zapłodnienie. Potomstwo triploidalne (jeśli gameta męska była haploidalna) lub tetraploidalne (jeśli gameta męska ma niezredukowaną liczbę chromosomów). Oczywiście potomstwo nie jest identyczne ze sporofitem.

3) Mejoza występuje, brak zapłodnienia komórki, z której rozwija się zarodek (ryc. 1B). Potomstwo haploidalne (partenogeneza haploidalna, apogametia). Ten typ apomiksji jest wykorzystywany do otrzymywania haploidów.

B. Roślina poliploidalna, apomiktyczna (wiele gatunków).

1) Apomejoza (aposporia lub diplosporia), brak zapłodnienia komórki z której powstał zarodek. Potomstwo poliploidalne, o tej samej liczbie chromosomów co roślina mateczna, identyczne genetycznie ze sporofitem lub nie.

2) Apomejoza i podwójne zapłodnienie. Potomstwo o ploidalności wyższego rzędu, różne genetycznie od rośliny matecznej.

3) Mejoza występuje, brak zapłodnienia komórki, z której rozwija się zarodek. Potomstwo haploidalne (polihaploidalne) w stosunku do rośliny matecznej, nie identyczne genetycznie ze sporofitem.

Z powyższego zestawienia wynika, że tylko niektóre procesy apomiktyczne mogą dać potomstwo identyczne genetycznie z rośliną mateczną czyli sporofitem (np. aposporia i brak zapłodnienia komórki, z której rozwija się zarodek, poliembrionia przybyszowa). Regularne uzyskiwanie potomstwa całkowicie identycznego z formą mateczną (np. rozmnażanie apomiktycznej odmiany rośliny uprawnej przez nasiona), oznaczałoby że proces ten powinien zachodzić w 100 procentach zalążków zdolnych do rozwoju w nasiona.

Dobrze zbadanych przykładów takiej apomiksji jest niewiele. W praktyce wykorzystano kilka gatunków tropikalnych traw tetraploidalnych (*Panicum maximum*, *Paspalum*, *Brachiaria decumbens*). U traw tych aposporowy rozwój woreczka zalążkowego warunkowany jest jednym genem dominującym. Gatunki te mają zwykle formy diploidalne, rozmnażające się płciowo. Dobrze poznany jest również gatunek nieuprawny *Ranunculus auricomus*, u którego

opisano aposporię i autonomiczny rozwój zarodka (NOGLER 1984a). Dziedziczenie cechy apomiksji u tego gatunku okazało się jednak bardzo skomplikowane (NOGLER 1994).

U wielu innych gatunków stwierdzano różne formy apomiksji występujące pojedynczo lub kilka procesów w tym samym gatunku, a czasem u tej samej rośliny. W świecie roślin okrytoziłkowych przeważa apomiksja fakultatywna. CHOCHŁOV (1967) podaje 757 gatunków *Angiospermae* należących do 290 rodzajów, u których stwierdzono rozmnażanie apomiktyczne. Może to być jednak liczba zawyżona. Zdecydowanie najwięcej zbadanych gatunków apomiktycznych należy do rodziny traw (*Poaceae*), a dużo stwierdza się ich w rodzinie *Asteraceae* oraz *Rosaceae*, *Malaceae*. W innych rodzinach występują rzadziej. Badanie apomiksji i szukanie apomiktów w naturalnych środowiskach nie jest łatwe (CZAPIK 1994). Aktualne informacje o badaniach apomiksji u roślin można znaleźć w biuletynie Apomixis Newsletter.

Na zakończenie może warto odpowiedzieć na dwa pytania związane z apomiksją.

Pierwsze z nich, powtarzane za DARLINGTONEM (1937), to czy rozmnażanie apomiktyczne dla pewnych gatunków nie jest ślepyim zaułkiem

ewolucji? W świetle tego co powiedziano wyżej, a także ze względu na fakultatywny charakter apomiksji, można odpowiedzieć, że nie. Raczej przyczynia się ona do zwiększenia zmienności, gdyż kompleksy agamiczne mają zwykle skomplikowaną strukturę taksonomiczną.

Drugie pytanie dotyczy możliwości utrwaleń zjawiska heterozji przez wprowadzenie apomiktycznego rozmnażania. Przypuszczenie to było podstawą rozpoczęcia wielu badań nad apomiksją roślin uprawnych m.in. autorki tego artykułu (NIEMIROWICZ-SZCZYTT 1984 a,b,c, NIEMIROWICZ-SZCZYTT 1987). Jednak na podstawie wyżej przedstawionych danych, a także faktu, że takich odmian do tej pory nie otrzymano, należy przypuszczać, że będzie to bardzo trudne.

Obecnie, gdy coraz bardziej zawansowane są techniki transformacji, zaczęto pracować nad izolowaniem genów apomiksji i przeniesieniem ich do roślin uprawnych. Praca ta będzie zapewne trudna gdyż apomiksja bardzo silnie związana jest z poliploidalnością, a dziedziczenie apomiksji na poziomie poliploidalnym jest skomplikowane (NIEMIROWICZ-SZCZYTT 1978, NOGLER 1994).

## APOMIXIS IN THE REPRODUCTION OF ANGIOSPERMAE

### Summary

There are numerous definitions and classifications of apomixis in *Angiospermae*. NOGLER (1984b) considered apomixis as asexual (agamic) reproduction by seeds. This very general definition has been accepted by most of researchers working on apomixis. Two important factors are involved in this mode of reproduction: a) absence of meiosis or disturb-

ances during meiosis, b) absence of double fertilization or fertilization of central cell only. Facultative rather than obligatory character of apomixis together with disturbances of sporogenesis and loss of gamete fusion or fertilization of unreduced gametes increase the polymorphism of the agamic species complex.

### LITERATURA

- Apomixis Newsletter (ANL). A publication of International Network for Apomixis Research APONET. Y. Savidan (red.), supported by the Rockefeller Foundation (ORSTOM-CIMMYT, Apdo. postal 6-641, 06600 Mexico, także internet od 1996 r: <http://192.100.189.39research/abc/biotechnology/apomixis/>
- CHOCHŁOV S.S., 1967. *Klassifikacija apomiksisa i rasprostranienie u pokrytosiemennych rastenij*. [W:] *Uspechi sowremiennoj gienetiki*. (Ed. DUBININ H.P.) Moskwa, Nauka. 1, 43-105.
- CZAPIK R., 1977. *Apomiksja w systemach klasyfikacyjnych rozmnażania Angiospermae*. Wiadomości Botaniczne. 23,4, 239-248
- CZAPIK R., 1994. *How to detect apomixis in Angiospermae*. Polish Bot. Studies. 8, 13-21.
- DARLINGTON C. D., 1937. *Recent advances in cytology*. Churchill. London.
- NIEMIROWICZ-SZCZYTT K., 1978. *Apomiksja w genetyce i hodowli roślin*. Postępy Nauk Rolniczych. 5, 61-76.
- NIEMIROWICZ-SZCZYTT K., 1984a. *The result of intergeneric pollination of Fragaria x ananassa Duch. and Fragaria virginiana Duch. by Potentilla species*. Acta Soc. Bot. Pol. 53, 443-454.
- NIEMIROWICZ-SZCZYTT K., 1984b. *Morphological and cytological characters of progeny obtained from pollination of Fragaria x ananassa Duch. with Potentilla species*. Acta Soc. Bot. Pol. 53, 455-468.
- NIEMIROWICZ-SZCZYTT K., 1984c. *Embryological studies on Fragaria x ananassa Duch. after pollination by three spp. of Potentilla*. Acta Soc. Bot. Pol. 53, 469-484.
- NIEMIROWICZ-SZCZYTT K., 1987. *Strawberry (Fragaria x ananassa Duch.) haploids and their generative progeny; induction and characteristics*. Treatises and Monographs. Warsaw Agric. Univ. Poland No 65.
- NOGLER G. A., 1984a. *Genetics of apospory in Ranunculus auricomus*. V. Conclusions. Botanica Helvetica 94, 411-422.
- NOGLER G. A., 1984b. *Gametophytic apomixis*. [W:] *Embryology of Angiosperms*. (Ed. JOHRI B. M.). Springer Verlag Berlin. 475-518.
- NOGLER G. A., 1994. *Genetics of gametophytic apomixis - a historical sketch*. Polish Bot. Stud. 8, 5-11.
- RODKIEWICZ R., 1973. *Embriologia roślin kwiatowych*. Warszawa. PWN.