

10. *Готшлак В.* Полиплоидия в эволюции высших растений // Современные достижения молекулярной биологии хромосом и клеток. - Алма-Ата. - 1989. - С. 7—45.
11. *Каушин А.С.* Гаметофитный апомиксис как неустойчивая система семенного размножения у цветковых. – Саратов. - 2006. - 309 с.
12. *Thomas P.T.* Reproductive versatility in *Rubus*. II. The chromosomes and development. // *J. Genet.* - 1940. - vol. 40, N 1-2. - P. 119-128.
13. *Gustafsson A.* Apomixis in higher plants. Pt. I-III // *Lunds. univ. Arsskrift.* - 1946. - bd. 42, - S. 1—68; 1947. - bd. 43. - S. 69—370.
14. *Хохлов С.С.* Полиплоидия и апомиксис у покрытосеменных растений // Полиплоидия и селекция. - Москва; Ленинград. - 1965. - С. 62—69.
15. *Nogler G.A.* Gametophytic apomixis // *Embryology of Angiosperms.* - Berlin e.a. - 1984. - P. 475-518.
16. *Rutishauser A.* Fortpflanzungsmodus und Meiose apomiktischer Blütenpflanzen // *Protoplasma.* - 1967. – vol. 1, N3. - P. 1-243.
17. *Хохлов С.С., Зайцева М.И., Куприянов П.Г.* Выявление апомиктических растений во флоре цветковых растений СССР. – Саратов. - 1978. - 224 с.
18. *Grant V.* Plant speciation. - New York. - 1981. - 563 p.
19. *Babcock E.B., Stebbins G.L.* The American species of *Crepis*. Their interrelationships and distribution as affected by polyploidy and apomixis. - Washington. - 1938. - 199 p.
20. *Абрамова Л.И.* Определение числа хромосом и описание их морфологии в меристеме и пыльцевых зёрнах культурных растений. – Ленинград. - 1988. - 61 с
21. *Мирошниченко Е.Я.* Факультативно-псевдогамный апомиксис и кариологический полиморфизм в роде *Poa* L. // Апомиксис у растений и животных. – Новосибирск. - 1978. - С 224-236.

### Резюме

На примере растений ряда автономных апомиктов Asteraceae рассмотрены цитогенетические особенности генезиса клеток зародышевого пути у апомиктов. Высказана гипотеза о том, что реализация гаметофитного апомиксиса в системе семенного размножения у цветковых обусловлена изменениями на уровне механизма регуляции клеточного цикла после актов гибридогенеза и/или полиплоидии.

На прикладі рослин ряду автономних апоміктів Asteraceae розглянуті цитогенетичні особливості генезису клітин зародкового шляху апоміктів. Запропонована гіпотеза про те, що реалізація гаметофітного апоміксису у системі насінневого розмноження у квіткових рослин зумовлена змінами на рівні механізму регуляції клітинного циклу після подій гібридогенезу і/або поліплоїдії.

Cytogenetic peculiarities of genesis of embryonic path cells in apomicts are under consideration with usage as example some autonomous apomicts from the *Asteraceae*. The hypothesis is stated that realization of gametophytic apomixis in the seed reproduction system of flowering plants is conditioned by changes at the level of the mechanism of cell cycle regulation following after acts of hybridogenesis and/or polyploidy.

**МАЛЕЦКИЙ С.И.**

*Институт цитологии и генетики СО РАН,*

*пр. акад. Лаврентьева, 10, Новосибирск, 630090 E-mail:*

*[stas@bionet.nsc.ru](mailto:stas@bionet.nsc.ru)*

## ПОЛИПЛОИДИЯ И АНАЛОГОВАЯ ФОРМА НАСЛЕДСТВЕННОСТИ У РАСТЕНИЙ

*Полиплоидия у растений.* Описания особенностей системы наследственности у полиплоидных видов и форм растений актуальны на протяжении последнего столетия. Полиплоидия встречается практически во всех систематических группах растений, а среди цветковых полиплоидные виды составляют более 70 %. Между тем современная лексика по общим вопросам наследственности пребывает, на наш взгляд, в состоянии перманентной «турбулентности» («хаоса»), что отчасти вызвано объективными причинами (бурное развитие новых исследований в биологии и появление большого числа терминов и понятий в XX в.). Примером семантической турбулентности в терминологии может служить понимание термина «полиплоидия»: «геномная мутация, состоящая в увеличении диплоидного числа хромосом путем спонтанного или вызванного экспериментально добавления целых хромосомных наборов» (Ригер, Михаэлис, 1967, С. 310). Как известно, при экспериментальном удвоении числа хромосом у диплоидных растений с помощью цитостатиков (колхицин, таксол и др.) никаких изменений в нуклеотидном составе ядерной или цитоплазматической ДНК не происходит. Цитостатики взаимодействуют исключительно с молекулами тубулина, из которых состоят микротрубочки цитоскелета и не взаимодействуют с молекулами ДНК. Нарушение свойств веретена деления под влиянием цитостатиков ведет к возникновению либо эндополиплоидии или многонитчатости хромосом (синтез хроматид не сопровождается их разделением), либо к автополиплоидии (в соматических клетках удваивается число хромосом). В итоге клеточные популяции меристем становятся миксоплоидными и в семенных потомствах таких растений можно выделить тетраплоиды. Подобную вариабельность клеточных популяций по структуре хромосом и клеточных ядер более корректно обозначать термином «эпигеномная изменчивость» (Оленов, 1970).

*Фенотипические эффекты полиплоидизации клеток.* Полиплоидизация клеток изменяет, например, многие репродуктивные признаки растений: а) систему перекрестного размножения (самонесовместимые растения становятся самосовместимыми); б) пол цветков (совершенные цветки заменяются однополыми); г) зиготический способ репродукции семян заменяется апозиготическим (связь полиплоидии и агамоспермии); в) меняется тип развития растений (однолетность сменяется на многолетность) и др. (Малецкий, 2005а). У полиплоидов, по сравнению с их диплоидными сородичами, меняются дозы геномов и генов в клетках, от которых зависит экспрессия многих репродуктивных признаков растений. Фенотипическая изменчивость при авто- и эндополиплоидии связана со свойствами микротрубочек, цитоскелета и веретена деления клеток. Микротрубочки и веретено деления «регулируют» структуру хромосом при десинхронизации процесса самоудвоения хроматид (формируются одно- или многохроматидные хромосомы).

Пути и способы кооперативного взаимодействия между структурами ядра и цитоскелета клеток на сегодня далеки от полной ясности. Между тем описание распределения продуктов мейоза (распределение типов спор, производимых в цветках) позволяет судить о строении хромосом в материнских клетках микро- и мегаспор. В норме хромосомы состоят из одной хроматиды, но известно множество примеров, когда хромосомы в клетках двуххроматидные или многохроматидные (политенные хромосомы). У многих видов растений в меристемах встречаются 2 и 4-хроматидные хромосомы (дуплохромосомы и квадруплохромосомы) (D'Amato, 1985). Существование клеток с многохроматидными хромосомами позволяет реализовываться процессу мейоза у гаплоидов. Считается, что мейоз у гаплоидных растений невозможен, что верно для клеток с монохроматидными хромосомами. Иная ситуация складывается для клеток с многохроматидными хромосомами. Гаплоидные ядра с дупло- и квадруплохромосомами мо-

гут претерпевать одно или два мейотических деления. Это можно наблюдать по частоте образования диад, триад и тетрад микроспор (и мегаспор) у гаплоидных растений. Созревание в цветках гаплоидов некоторого количества пыльцевых зерен и зародышевых мешков открывает возможность их семенной репродукции (Малецкая, Юданова, 2008).

**Наследственность.** Наследственность «состоит в том, что каждое растение или животное производит однородных себе потомков: причем эта однородность заключается не столько в повторении индивидуальных признаков, сколько в повторении < ... > общего строения. <...> Пшеница производит пшеницу, < ... > каждый развивающийся организм принимает форму, свойственную классу, порядку, роду и виду, от которого он происходит. < ... > В этом-то и проявляется, главным образом, наследственность» (Спенсер, 1870, С. 173). В настоящее время многими биологами понятия «наследственность» и «генетика» воспринимаются как синонимы в силу того, что термин «генетика» определяется через понятие «наследственность». В справочных изданиях генетика определяется как: «Наука о наследственности и изменчивости живых организмов ... . В ее основу легли закономерности наследственности, обнаруженные Г. Менделем при скрещивании различных сортов гороха (1865), а также мутационная теория Х. де Фриза (1901–1903). Рождение генетики принято относить к 1900 г., когда Х. де Фриз, К. Корренс и Э. Чермак вторично открыли законы Менделя. Термин «генетика» предложил в 1906 г. У. Бэтсон» (Биологический энциклопедический словарь, 1989, С. 123). Общепринятое определение предмета генетики с логической точки зрения, по меньшей мере, является некорректным (семантическая турбулентность). В этом определении предмет науки (генетики) вводится не через объект своего исследования (гены хромосом и цитоплазмы, молекулы ДНК и РНК и их свойства), а через трудноопределимые свойства биосистем различного уровня сложности, обозначаемые общим термином «наследственность». В настоящее время объектом исследований в генетике являются не столько наследственные свойства биосистем различного уровня, сколько свойства молекул нуклеиновых кислот (ДНК и РНК), а также молекул белков, кодируемых этими молекулами. Поэтому, на наш взгляд, более корректным будет следующее определение генетики: «Генетика – это наука о генах ядра и цитоплазмы клеток, изучающая последовательности нуклеотидов в молекулах ДНК, пути и способы транскрипции, трансляции и регуляции синтеза нуклеиновых молекул в клетках, а также роль отдельных последовательностей ДНК (генов) в наследовании признаков клеток, целостных индивидуумов и популяций» (Малецкий, 2005б).

**Аналоговая форма наследственности.** В каждой клетке сосуществуют и действуют одновременно две «штаб-квартиры», управляющие наследственностью. Одна из них – ядро, где хранится ДНК, управляющая производством белков, из которых строится клетка. В ядре осуществляется самоудвоение молекул ДНК (цифровая форма наследственности) и хромосом. Одновременно с процессами самоудвоения ядро участвует в создании второго центра управления наследственными процессами в клетках – цитоскелета. Ядро контролирует синтез тубулинов, из которых образуются сначала микротрубочки, а потом цитоскелет, который контролирует движение молекул в клетках и ее пространственную организацию. Цитоскелет выполняет важнейшую функцию – распределяет удвоенные (однократно или многократно) хромосомы между дочерними ядрами, т. е. реализует процесс кариокинеза (митоз). Если митоз почему-то не состоялся и удвоенные хроматиды не разошлись, то возникает многоядерное или полиплоидное ядро. Эта информация о неразделившемся ядре не «стирается», а «запоминается», и клетка начинает новый цикл деления, но уже с измененной структурой хромосом и ядра. Цитоскелет и веретено деления – основа аналоговой формы наследственности клеток.

В конце XX века было установлено, что наследственными свойствами обладают молекулы не только нуклеиновых кислот, но и белков (Тер-Ованесян и др., 1998). С биоинформационной точки зрения, носителем информации может служить любая биологическая структура в аналоговой или цифровой форме. Химическая информация в

молекулах нуклеиновых кислот (ДНК и РНК) представлена последовательностью нуклеотидов, которая подобна цифровым устройствам. «Хранение и считывание химической информации в цифровом виде встречается в нуклеиновых кислотах. Основой «операции оцифровки» является 2/3-процесс (2 против 3 водородных связей в парах оснований А:Т и Г:С, что соответствует обычной 0/1 коммутации в электронных компьютерах» (Лен, 1998, С. 231).

Аналоговая же форма информации «кодируется» особенностями структуры молекул или супермолекул (размер молекул, их форма, относительное расположение центров взаимодействия между молекулами и др.). Белки и белковые структуры – пример аналоговой формы хранения и передачи наследственной информации. Способ их взаимодействия с другими полимерными компонентами клетки реализуется по принципу «ключ-замок». В этом состоит коренное отличие пептидных полимеров клетки от полимеров нуклеиновых кислот (ДНК и РНК).

Среди множества внутриклеточных белков выделим *тубулины* (структурные белки), из которых сначала строятся микротрубочки, а из последних *цитоскелет* и *веретено деления*. Число молекул тубулина, синтезируемых клеткой, превышает  $10^7$ . В ядерной ДНК имеются два разных гена, содержащие информацию о последовательностях аминокислот  $\alpha$ - и  $\beta$ -тубулинов. После синтеза на рибосомах в цитоплазме молекулы  $\alpha$ - и  $\beta$ -тубулинов объединяются в димеры. Димеры тубулина могут присоединяться к плюс-концу микротрубочки – микротрубочка удлиняется. С минус-конца микротрубочки могут разбираться (отделяются димеры тубулина – микротрубочка укорачивается). Партнерские отношения между ядром и микротрубочками можно описать метафорически. Ядро – «собственник», микротрубочки цитоскелета – «менеджеры» в клетке. Отношение между ядром и микротрубочками (или цитоскелетом) напоминает отношения между собственником предприятия и нанятыми для его управления менеджерами. Менеджеры не владеют собственностью, но управляет производством, принадлежащим собственнику, а собственник не управляет производственным процессом, но является владельцем предприятия и нанимает управленцев.

Многие природные алкалоиды взаимодействуют с димерными молекулами тубулина микротрубочек, изменяя их свойства, что меняет наследственные свойства клеток. К этой группе веществ относятся, например, такие цитостатики (эпимутагены), как колхицин ( $C_{22}H_{25}O_6$ ) и таксол ( $C_{47}H_{51}O_{14}$ ). Веретено деления и цитоскелет – динамические структуры клетки. Колхицин нарушает реакцию полимеризации микротрубочек, а таксол нарушает реакцию деполимеризации микротрубочек веретена деления. Микротрубочки, цитоскелет и веретено деления, будучи белковыми структурами, представляют собой пример аналоговой формы наследственности в клетках, свойства которой отличны от цифровой (нуклеиновой) наследственности. Микротрубочковые структуры (цитоскелет, веретено деления) – важнейшие компоненты эпигенетической системы наследственности и управления формированием признаков и свойств растений в ходе индивидуального развития.

Белковая наследственность реализуется не только на уровне структур цитоскелета и веретена деления, но и на уровне отдельных белковых молекул (в этих случаях белки рассматривают как инфекционное начало) (Тер-Ованесян и др., 1998). Впервые феномен белковой наследственности был изучен на животных («коровье бешенство» связанное с конформационными свойствами белков-прионов). «На уровне белков работает механизм воспроизведения, но не аминокислотной последовательности, а конформации. ... Известен ряд клеточных процессов и структур, связанных с перестройкой белков или их комплексов. Среди них динамика цитоскелета – сборка и разборка микротрубочек, сборка и разборка ядерной оболочки в каждом митозе высших эукариот» (Инге-Вечтомов и др., 2004, с. 60-63). Таким образом, конформационные или аналоговые свойства белков – важнейшая компонента клеточной наследственной памяти, используемой при самосборке разнообразных внутриклеточных структур.

**Эпигенетическая наследственность у растений.** К эпигенетическим относят такие изменения в клетках, которые не затрагивают химический код нуклеиновых молекул. Предмет эпигенетики – наследуемые новообразования в идиоплазме клеток, возникающие в ходе онтогенеза и приводящие к наследуемым изменениям признаков на уровне целых растений. К эпигенетической форме изменчивости у растений можно отнести: а) автополиплоидию (кратное изменение числа хромосом в ядрах клеток); б) аллополиплоидию (объединение двух кариоплазм при отдаленных скрещиваниях); в) внутригеномные перестройки структуры хромосом (транслокации); г) перенос геномов из цитоплазмы одного вида в цитоплазму другого вида; д) «ротационная» изменчивость макропризнаков в популяциях, т. е. перепрограммирование онтогенеза и системных признаков особей на базе альтернативных программ развития; е) феномен белковой наследственности и др. Экспериментальные изменения в цитоскелете клеток под воздействием цитостатиков, наглядный пример аналоговой формы наследственности, на основе которой формируется эпигенетическая изменчивость и наследственность у полиплоидных форм растений.

Эпигенетическая парадигма наследственности вернула биологии системный стиль мышления, позволяя рассматривать наследственную изменчивость не только отдельных генов или блоков генов в популяциях, но и наследственную изменчивость целостных систем (например, репродуктивных признаков растений). Многие эффекты полиплоидии у растений связаны со свойствами цитоскелета и веретена деления клеток (аналоговая наследственность): числа хроматид в хромосомах, числа хромосомных наборов в ядрах клеток и др.

#### **Литература**

1. Биологический энциклопедический словарь. М.: Сов. энцикл., 1989. 864 с.
2. *Инге-Вечтомов С.Г., Борхсениус А.С., Задорская С.П.* Белковая наследственность: конформационные матрицы и эпигенетика // Информ. вестник ВОГиС, 2004. Т.8. №2. С.60–66.
3. *Лен Ж.М.* Супрамолекулярная химия: Концепции и перспективы. Новосибирск: Наука. Сиб. предприятие РАН.1998. 334 с.
4. *Малецкая Е.И., Юданова С.С.* Особенности цветения и микроспорогенеза у гаплоидных растений свеклы. 2008 (настоящий сборник). С. ? ??
5. *Малецкий С.И.* Иерархия единиц наследственности, изменчивость, наследование признаков и видообразование у растений // Эпигенетика растений. Новосибир. ИЦИГ СО РАН, 2005а. С. 7–53.
6. *Малецкий С.И.* Эволюционная биология. Словарь терминов. Новосибирск, ИЦИГ СО РАН, 2005б. 180 с.
7. *Оленов Ю. М.* Эпигеномная изменчивость // Онтогенез 1970. Т.1. №1. С. 10–16
8. Ригер Р., Михаэлис А. Генетический и цитогенетический словарь. М.: Колос, 1967. 607 с.
9. *Спенсер Г.* Наследственность // Основания биологии. С.-Петербург, 1870. Издание Н.П. Полякова. С. 173–187.
10. *Тер-Ованесян М.Д., Паушкин С.В., Кушниров Н.В.* Молекулярные механизмы белковой наследственности: прионы дрожжей // Молекулярная биология, 1998, т.32, №1, с. 32–42.
11. *D'Amato F.* Cytogenetics of plant cell and tissue culture and their regenerates // CRC Critical Reviews in Plant Sciences. 1985. V. 3. № 1. P. 73–112.

МИХЕЕВ А.Н.

**Институт клеточной биологии и генетической инженерии НАН Украины,**  
Украина, 03143, г. Киев, ул. акад. Заболотного, 148, ИКБГИ НАНУ, тел.: 257-82-44,