

Е.А. КРАВЕЦ

ГУ «Институт пищевой биотехнологии и геномики НАН Украины», Киев
E-mail: kravetshelen@gmail.com

ЦИТОМИКСИС, ЕГО ПРИРОДА, ЗНАЧЕНИЕ И ЦИТОЛОГИЧЕСКИЕ ПОСЛЕДСТВИЯ



Цитомиксис является широко распространенным естественным процессом межклеточного взаимодействия, который свойствен вегетативным и генеративным тканям как в норме, так и при патологии. Происхождение, значение и генетический контроль цитомиксиса до сих остаются не вполне ясными. Широкая распространенность точки зрения о патологической природе цитомиксиса основана на его свойственности растениям с выраженной генетической нестабильностью и нарушенным гомеостазом. В генетический контроль цитомиксиса, по-видимому, вовлечены мейотические гены, ответственные за сегрегацию и организацию хромосом, действие которых модифицируется инвайроментальными факторами через систему трансдукции сигналов. Полагают, что с одной стороны, благодаря цитомиксису, достигается информационный контакт и синхронизация мейоза и гаметогенеза, с другой — увеличиваются генетическое разнообразие и уровень гетерозиготности микроспороцитов. Активность цитомиксиса варьирует в широких пределах. Наибольшее влияние на нее оказывают мутагенез, гибридизация, инцухтирование и полиплоидия. В этом контексте цитомиксис может выполнять и функцию клеточного отбора, который активизируется при превышении порогового уровня повреждения (или генетического дисбаланса) микроспороцитов.

© Е.А. КРАВЕЦ, 2012

ISSN 0564–3783. Цитология и генетика. 2012. № 3

Введение. Цитомиксис представляет собой широко распространенное — от водорослей до высших растений — цитологическое явление, происхождение, значение и генетический контроль которого до сих остаются не вполне ясными. Впервые цитомиксис был описан Кернике [1, 2] в микроспороцитах у *Crocus vernus* и эпидермальных тканях *Allium nutans*. Несколько позднее Дигби [3] у *Galtonia candicans* и Гейтс [4] у *Oenothera agigas* детально охарактеризовали это явление как перемещение хроматина по цитоплазматическим каналам, соединяющим микроспороциты. В большинстве ранних работ цитомиксис рассматривали как патологическое явление [5–7], т.е. артефакт фиксации или травматического вмешательства [1, 2, 8–11], либо как результат влияния неблагоприятных факторов среды [12–14]. Установлено, что цитомиксис (наряду со слиянием микроспороцитов в синцитии) свойствен гибридам [15–17]. Однако еще Гейтс [4, 18], систематизировавший это явление и предложивший термин «цитомиксис», считал его спонтанным нормальным клеточным процессом. До настоящего время среди исследователей так и не существует однозначного мнения относительно природы и значения цитомиксиса. Одни рассматривают его как нормальное, но нерегулярное цитологическое явление, сопровождающее микроспорогенез у многих видов покрытосеменных [4, 19–23], другие склоняются к мысли о его патологической природе. Третьи считают цитомиксис естественным процессом межклеточного взаимодействия, свойственным многим вегетативным и генеративным тканям растений, в ходе которого происходит движение и перемещение ядерного материала, клеточных оргanelл, сигнальных молекул и трофических факторов [24–32].

Природа цитомиксиса. Широкая распространенность точки зрения о патологической природе цитомиксиса основана на его свойственности растениям с выраженной генетической нестабильностью и нарушенным гомеостазом: гаплоидам, анеуплоидам, триплоидам, полиплоидам, инцухтированным линиям, регенерантам, гибридам, мутантам, апомиктам [33–48]. Многие исследователи считают, что тетраплоидные особи или биотипы в сравнении с диплоидными характеризуются по-

вышенной цитомиктической активностью, связанной с нею пониженной фертильностью пыльцы и низкой семенной продуктивностью [27, 33, 38, 39, 41, 44, 46–48 и др.]. Результаты, полученные от скрещивания материнских растений *Medicago sativa* L., $2n = 4x = 32$ (тетраплоиды с цитомиксисом) и контрольных растений (тетраплоиды без цитомиксиса), указывали, как полагают авторы [27], на отсутствие материнского эффекта в наследовании цитомиксиса. В потомстве от скрещивания цитомиктических и контрольных растений активность цитомиксиса снижалась (в сравнении с цитомиктическими родителями) примерно вдвое, параллельно с этим фертильность пыльцы значительно повышалась. Однако прямая корреляция между изменением уровня ploидности и увеличением частоты цитомиксиса прослеживается далеко не всегда [49, 50]. Полагают, что цитомиксис может свидетельствовать об отдаленности и несовместимости геномов гибридов [34, 51], наличии мутаций, в том числе связанных с мужской стерильностью [52].

Деструктивное начало цитомиксиса, усиливают стрессовые факторы – гибридизация, инцухтирование, физические и химические агенты (например колхицин), ионизирующее облучение и гербициды [12, 27, 36, 37, 42, 53–62]. Обычные условия среды, ее сезонные колебания, как правило, не оказывают значительного влияния на цитомиксис, хотя есть сведения и обратного характера [13, 14, 38, 44]. В последние годы накапливается все больше данных, рассматривающих цитомиксис как генетически контролируемый естественный процесс межклеточного взаимодействия, на который влияют физиологические и инвайроментальные факторы [26–28, 38, 44, 63, 64].

Возникновение цитомиксиса некоторые ученые связывают с абберациями на предшествующих мейозу митозах, что может приводить к нарушению мейотической сегрегации хромосом. Поэтому генетический контроль регуляции цитомиксиса может осуществляться теми же генами, которые ответственны за сегрегацию хромосом в мейозе [38, 65, 66], например *DIF1* у *Arabidopsis thaliana* [67]. Следовательно, генетический контроль цито-

миксиса, по-видимому, осуществляется через мейотические гены, действие которых модифицируется инвайроментальными стимулами через систему трансдукции сигналов [38, 44, 64]. Многие исследователи считают, что цитомиксис вносит определенный вклад в формообразовательный процесс и влияет на генетическое разнообразие [39, 40, 64, 68–70, 82], увеличивает уровень ploидности, миксоploидии и гетерозиготности [44]. Более того, относят его, наряду с мутагенезом, гибридизацией и рекомбинацией, к основным источникам изменчивости, позволяющей достигать высокого уровня гетерозиготности через мужскую репродукцию [44].

Цитологическая картина цитомиксиса и его активность. Цитологическая картина цитомиксиса подробно описана при микроспорогенезе и характеризуется нарушениями структуры, сегрегации и поведения хромосом, что проявляется в следующих признаках: «липкости» и «текучести» хроматина, появлении «блуждающего», или транзиторного, хроматина, который в виде тяжелой, фрагментов ядра и хромосом, микроядер «перетекает» от клетки к клетке по цитомиктическим межклеточным каналам, нарушении формирования бивалентов, метафазной пластинки, цитокинеза и др. [4, 10, 11, 18, 19–23, 33–48]. Наибольшая цитомиктическая активность характерна для профазы первого деления мейоза; на последующих фазах второго деления активность цитомиксиса, как правило, снижается.

Биохимические причины появления так называемой «липкости» хромосом (chromosome stickiness) остаются невыясненными. Гаулден [71] считал, например, что вязкость может быть связана с дефектом функционирования одного или двух типов специфических негистоновых белков (DNA topoisomerase II и периферических белков), которые необходимы для сегрегации хроматид.

Изменения функционирования этих белков могут быть вызваны мутациями в структурных генах или непосредственным воздействием мутагенов на эти белки. Степень повреждения белков может варьировать в зависимости от числа поврежденных сайтов на хромосоме. Липкость хромосом является причиной формирования хромосомных аббер-

ций вследствие физического растяжения и разрывов хроматид при расхождении в анафазе.

По интенсивности цитомиксис иногда подразделяют на слабый (локальный), интенсивный и деструктивный [37]. Вероятно, слабый цитомиксис является физиологической нормой для многих генотипов растений. В случае локального цитомиксиса в профазе первого деления мейоза часть микроспороцитов соединяются в группы по 3–5 клеток межклеточными каналами, через которые иногда проходят и отдельные петли хроматина. Такие контакты не влекут за собой деструктивных явлений и не имеют негативных последствий для хода мейоза. Напротив, клетки, не охваченные сетью контактов, как правило, «выпадают из программы» развития, задерживаются в поздней профазе–метафазе первого деления мейоза и образуют синцитии или подвергаются пролиферативной гибели [56–62]. Примечательной чертой цитомиксиса является его нерегулярность – он никогда не происходит одновременно во всех микроспороцитах [24–27, 42]. При воздействии стрессовых факторов (как внутренних, так и внешних) локальный цитомиксис трансформируется в интенсивный или деструктивный процесс, который характеризуется множественными нарушениями в прохождении мейоза и появлением большого количества агглютинированного хроматина, заполняющего полость пыльников.

Перемещение хроматина по клеткам (nuclear transfer) приводит к появлению «сверхкомплексного» хроматина и, соответственно, недокомплектации ядер клеток. Полагают, что мигрирующий хроматин остается в цитоплазме и не включается в состав ядра клетки-«реципиента», поскольку сильно повреждается [10, 11, 27, 35, 72, 73]. «Чужой» хроматин обычно отторгается клеткой-реципиентом путем заложения клеточных перегородок с образованием мелких клеток. У лилии, например, в период наибольшей «транзиторной» активности хроматина (зиготене–пахитене профазы мейоза) при полностью открытых межклеточных каналах ядерная мембрана оставалась интактной, а микроспороциты как до, так и после «ядерных миграций» сохра-

няли нормальное диплоидное число хромосом [26]. Однако не исключается возможность вхождения «транзиторного» хроматина в состав ядра клетки-реципиента, что может приводить к возникновению анеу- и полиплоидных микроспороцитов или микроспор [13, 34, 40, 44, 64, 69–70, 76, 77].

Цитомиксис, как отмечалось, встречается и в других тканях – корневых и стеблевых апексах, зародыше, эндосперме, эпидермисе, тканях стенки пыльника и завязи, а также в культуре тканей *in vitro* [2, 30–32, 74, 75, 78–80]. По наблюдениям на живом материале трансгенной фертильной линии табака, экспрессирующей гистон 2В-CFP, хроматин или ядра клеток интактных вегетативных тканей и флоральных органов образуют «протуберанцы», которые находятся в состоянии постоянного активного движения (рис. 1) [32]. Хроматин в процессе активного межклеточного перемещения по межклеточным каналам принимает сложные динамичные формы, никак не связанные ни с травматическим вмешательством, ни с фиксацией или другими негативными воздействиями. В вегетативных тканях в отличие от микроспороцитов цитомиксис характеризуется асинхронностью [26, 32].

Временная протяженность и степень активности цитомиксиса значительно варьируют. Хотя наибольшая цитомиксическая активность наблюдается в ранней профазе мейоза – лептотене–зиготене, нередко цитомиксис продолжается в течение всей профазы, но менее интенсивно [35, 45–48, 81, 82]. Иногда цитомиксисом охватываются археспориальные и спорогенные клетки [56–58]. Степень активности может быть низкой, как например у *Brassica campestris* и *B. napa* – 0,06–2,55 % [50], высокой, как у *Vigna glaberscence* – 40,4 % [82], и очень высокой, как у *Prunus amygdalus* – до 97 % [83]. При этом частота цитомиксиса может меняться не только в пределах вида и популяции, но и индивидуума, цветка или даже одного и того же пыльника [24–26, 34, 45, 51, 81, 82], что связывают с особенностями функционирования генов, контролирующих этот признак [82–84].

Структурные и физиологические причины цитомиксиса. В структурном и физиологи-

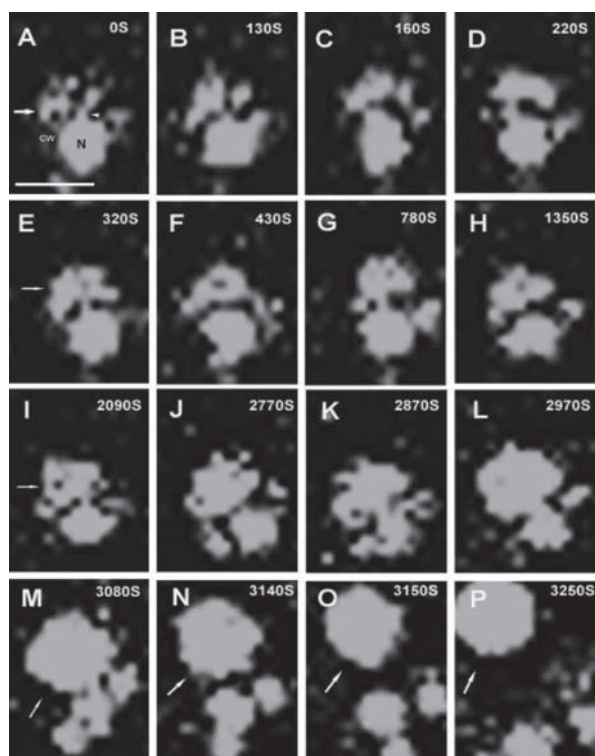


Рис. 1. Цитомиксис в живых клетках эндотелия интактных пыльников трансгенного табака H2B-CFP. Монтаж фото (А–Р) иллюстрирует 16 изображений, снятых с секундными интервалами. Стрелками указаны хроматиновые тела, которые переходят из одной клетки (нижняя часть фото А–L) в соседние (верхняя часть фото А–L и нижняя часть фото М–Р). Цитоплазматические каналы обозначены стрелками. Фото из работы Liu et al. [32]

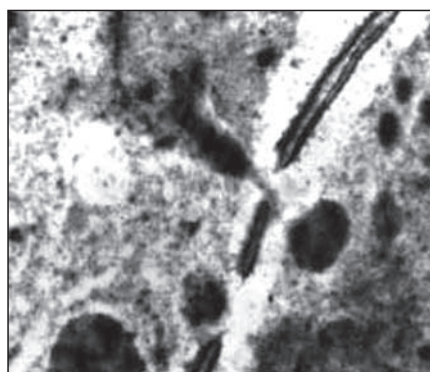


Рис. 2. Электронно-микроскопическая фотография, демонстрирующая цитомиксис между микроспорами у дикого типа табака. Фото из работы Liu et al. [32]

ческим аспектах первопричиной цитомиксиса в микроспорах является неполное формирование клеточных перегородок и образование цитоплазматических каналов между клетками [24, 25, 28, 29, 72, 85–87]. В более ранних работах предположили, что из-за «недостроенности» клеточной стенки содержимое микроспоры оказывается уязвимым для воздействия гидролитических ферментов, а это приводит к деструктивным явлениям [24, 25, 85, 86]. Число и ширина цитоплазматических каналов варьирует у разных видов. Ширина цитомиктических каналов может составлять от 250 нм до 10 мкм (но чаще 0,1–2 мкм) [24, 25, 28, 29, 87], что позволяет перемещаться по ним не только крупным молекулам, петлям хроматина и хромосомам, но и ядрам (рис. 2) [32]. Предполагается, что формирование цитомиктических каналов может происходить двумя способами: на основе преобразования плазмодесм и *de novo* при участии ферментов, локально растворяющих каллозный слой [28, 29, 87]. Если у растений цитомиктические каналы в отличие от плазмодесм лишены каких-либо специализированных структур и заполнены цитоплазмой, то у животных цитомиктические мосты снабжены цитоскелетными структурами, контролирующими селективное передвижение различных веществ [88–90]. Наибольшая цитомиктическая активность наблюдается в лептотене–зиготене, затем цитомиктические каналы обычно закупориваются каллозными пробками, хотя могут образовываться и заново [29, 45, 87]. Количество каналов между мейоцитами может колебаться от одного до нескольких.

Роль цитомиксиса в репродуктивной сфере.

Установлено, что по цитомиктическим каналам, кроме хроматина, могут перемещаться органеллы, трофические факторы, сигнальные молекулы, в частности, факторы регуляции клеточного цикла и хромосомной сегрегации в мейозе [24, 25, 28, 29, 86, 87, 91]. Через цитомиксис достигается однородность клеточной популяции микроспоры, синхронизируется мейоз, а также происходит выравнивание качественного состояния пыльцевых зерен, необходимое для быстрого и успешного опыления [24–26, 28, 91]. Синхронное со-

зревание пыльцевых зерен особенно актуально у видов с узким «окном» опыления и оплодотворения, к которым прежде всего и относятся самоопылители [91]. Поскольку стохастика развития мужских гамет стремится к гетерозиготности (в отношении транскрипции, уровня мРНК и белков), одна из функций цитомиксиса может быть связана с элиминацией такой гетерогенности, снижающей качество и синхронность развития мужских гамет [28]. Однако такой взгляд на роль цитомиксиса находится в противоречии с его формообразующей функцией, увеличивающей степень гетерозиготности и миксоплоидии микроспороцитов.

Одним из физиологических аспектов цитомиксиса является существование цитоплазматического градиента и направленного движения хроматина ядер, органелл и питательных веществ внутри микроспорангия. Это проявляется в образовании «цепочек» соединенных микроспороцитов, одностороннем потоке «транзитного» хроматина [87, 92–94], своеобразной однотипной асимметрии ядер спорогенных клеток в предмейотической интерфазе и микроспороцитов [56–58], направленном потоке хроматина в меристеме корневых апексов. Очевидно, в ходе цитомиксиса происходит направленное или одностороннее перемещение органелл и питательных веществ от функционально несостоятельных к активно функционирующим микроспороцитам [95]. В этой связи деструктивный цитомиксис рассматривается некоторыми исследователями как способ устранения нежизнеспособной клеточной системы [37].

Сходные с цитомиксисом явления наблюдаются также при сперматогенезе и овогенезе у низших растений и животных. У низших растений цитоплазматические каналы сохраняются в течение всего сперматогенеза до поздних этапов дифференциации сперматозоидов [92, 96]. У животных межклеточные мосты (так называемые «intercellular bridges», или «ging canals») образуются в ходе первого митотического деления сперматогониев и сохраняются на протяжении нескольких предмейотических митозов, мейоза и вплоть до последних стадий спермиогенеза [88, 97–99]. Число цитоплазматических каналов в син-

цитиально связанных группах клеток определяет, как полагают, направленную дифференцировку гамет. Межклеточные мосты снабжены цитоскелетными структурами, молекулярные механизмы которых обеспечивают контроль селективного транспорта различных факторов, регулирующих рост и развитие [88–90]. Наблюдения *in vivo* показали, что движение этих органелл между соседними сперматидами происходит по типу «взад – вперед» через межклеточные мосты посредством системы микротрубочек [88]. У покрытосеменных растений спермии и вегетативное ядро в пыльцевом зерне и пыльцевой трубке также образуют ассоциацию (male germ units), в которой остаются связанными между собой межклеточными каналами [100–102]. Цитомиксис сопровождает не только избирательную дифференциацию клеток половых путей, но и элиминацию избыточных и не востребуемых половых клеток. Действительно, у видов с крупными пыльниками и многочисленными микроспороцитами цитомиксис выражен сильнее, чем у видов с мелкими пыльниками и малочисленными популяциями микроспороцитов [103].

Цитологические последствия цитомиксиса. Нет единого мнения и о последствиях цитомиксиса. Большое количество данных указывают на то, что цитомиксис усложняет картину мейоза и может приводить к серьезным генетическим последствиям: генетическому дисбалансу микроспороцитов, образованию синцитиев, цитопластов, полиад, анеуплоидии и полиплоидии микроспор, полиморфизму, полиплоидии и полустерильности пыльцевых зерен [12, 35, 36, 39, 41, 44, 46–48, 63, 64, 82]. Отмечена позитивная корреляция между активностью цитомиксиса и числом анеуплоидных микроспороцитов [70]. Однако вопрос об отношении цитомиксиса к анеуплоидии и полиплоидии остается дискуссионным, поскольку процент появления микроспороцитов с увеличенным в результате цитомиксиса набором хромосом едва ли можно считать значительным. Для возникновения функционирующих анеуплоидных и, еще менее вероятней, полиплоидных микроспороцитов необходимо соблюдение ряда важных условий, а именно: хромосомы должны быть неповреж-

денными, синхронизированными и включенными в состав ядра и мейотический аппарат клетки-реципиента [42]. Тем не менее в последние годы опубликовано заметное количество работ, свидетельствующих в пользу вероятного участия цитомиксиса в возникновении полиплоидных гамет [39, 41, 44, 46–48, 63, 64, 82 и др.].

Нет однозначного мнения и о влиянии цитомиксиса на жизнеспособность пыльцевых зерен. Зависимость между цитомиксисом и жизнеспособностью пыльцы может носить как негативный [82, 104], так и позитивный характер [63, 64] или, чаще, слабопозитивный [27, 46, 48], что предполагает влияние другого, кроме цитомиксиса, фактора на жизнеспособность пыльцы. Таким фактором в общем случае является, по-видимому, геномная нестабильность мутантов, гибридов и полиплоидов. В качестве мутагенного фактора может выступать радиационное воздействие, активизирующее цитомиксис [56–62]. При исследовании микроспорогенеза в потомстве мягкой пшеницы, подвергшейся воздействию острого и хронического облучения в зоне Чернобыльской АЭС, интенсивный цитомиксис (захватывающий археспориальную ткань и микроспороциты) обычно наблюдался в тех линиях, где число нарушений в последующем ходе мейоза и микрогаметогенезе было меньшим, и наоборот, у линий с большим количеством цитопатологий активность цитомиксиса была ниже [56–58]. Дальнейшие исследования цитомиксиса у ржи и ячменя при использовании острого и хронического облучения в целом подтвердили эту зависимость [60–62]. Действительно, с активацией цитомиксиса обычно растет и количество нарушений в мейозе, однако к завершению микроспорогенеза и в ходе гаметогенеза тенденция изменяется – количество патологий, как правило, снижается и фертильность пыльцы сохраняется относительно высокой. При воздействии острого облучения между активностью цитомиксиса, а также стерильностью микроспор (при гамма-облучении) и пыльцевых зерен (при УФ-облучении) наблюдалась невысокая отрицательная корреляция, что может указывать на функцию цитомиксиса как клеточного отбора, который активи-

зируется при превышении порогового уровня повреждения микроспороцитов. Следовательно, благодаря активации цитомиксиса популяция микроспороцитов может избавляться от избыточного мутационного груза [62, 105]. В пользу этого предположения косвенно свидетельствует нерегулярность цитомиксиса. Через цитомиксис может регулироваться численность функционирующих микроспороцитов и устраняться их избыточность, что подтверждается преимущественной приуроченностью цитомиксиса к видам с крупными пыльниками и многочисленными микроспороцитами [91]. К этому пониманию роли цитомиксиса близка точка зрения на цитомиксис как на способ выживания одной части популяции клеток за счет гибели другой [37, 95], а также как на возможный способ устранения нежизнеспособной клеточной системы. Активность цитомиксиса, как это ни парадоксально, в конечном счете может регулировать не только продуктивность, но и жизнеспособность пыльцевых зерен. Клеточный отбор в ходе цитомиксиса в популяциях микроспороцитов, возможно, осуществляется через так называемый автономный апоптоз, который в отличие от морфогенетического апоптоза не запускается «сверху» (т.е. не программируется), а инициируется самой клеточной популяцией микроспороцитов [62, 106].

Заключение. Цитомиксис можно охарактеризовать как широко распространенное и неоднозначное явление цитологического, генетического, физиологического и информационного характера, свойственное вегетативным и генеративным тканям как в норме, так и при патологии. На сегодняшний день среди исследователей так и не существует однозначного мнения относительно природы и значения цитомиксиса. Широкая распространенность точки зрения о патологической природе цитомиксиса основана на его свойственности растениям с выраженной генетической нестабильностью и нарушенным гомеостазом. Однако локальный цитомиксис, по-видимому, является нормой для многих организмов. Деструктивное начало цитомиксиса усиливают стрессовые факторы – гибридизация, инцухтирование, физические и химические агенты, ионизирующее облучение и

гербициды. Интенсивный цитомиксис усложняет картину мейоза и может приводить к серьезным генетическим последствиям — анеуплоидии, полустерильности пыльцы и низкой семенной продуктивности растений. Вместе с тем за последние годы накапливается все больше данных, свидетельствующих о том, что цитомиксис является естественным процессом межклеточного взаимодействия, в генетический контроль которого вовлечены гены, ответственные за сегрегацию и организацию хромосом. Суть цитомиксиса заключается в перемещении по цитомиксическим каналам хроматина, органелл, трофических факторов и сигнальных молекул, благодаря чему регулируется рост, развитие, дифференцировка. Особо заметную роль цитомиксис играет в формировании репродуктивной сферы. Обеспечивая информационный контакт между клетками, цитомиксис сопровождает избирательную дифференциацию клеток половых путей и элиминацию избыточных и невостребованных клеток как у растений, так и животных. Многие исследователи полагают, что благодаря цитомиксису осуществляется пространственная непрерывность и единство микроспороцитов как единой ценоцитной системы пыльника, достигается синхронизация мейоза, устраняется гетерогенность и происходит выравнивание качественного состояния пыльцевых зерен. Вместе с тем вполне вероятно, что цитомиксис вносит определенный вклад в формообразовательный процесс, влияет на генетическое разнообразие, увеличивает уровень гетерозиготности и миксоплоидии. Следует отметить, что зависимость между цитомиксисом и жизнеспособностью пыльцы носит чаще всего слабоположительный характер, что предполагает влияние другого фактора, кроме цитомиксиса, на жизнеспособность пыльцы. Таким фактором, на наш взгляд, является геномная нестабильность, в условиях которой цитомиксис может служить инструментом клеточного отбора. Активизация клеточного отбора возможно связана с превышением порогового уровня повреждения микроспороцитов. Физиологическое значение цитомиксиса, вероятно, сопряжено с трофической проблемой — через цитомиксис может регулироваться число функциониру-

ющих микроспороцитов за счет гибели других. Возможно, в общем случае цитомиксис представляет собой форму горизонтального переноса информации, в ходе которой осуществляется пространственная связь, регулируется уровень гетерозиготности и миксоплоидии в популяциях клеток и одновременно осуществляется отбор (гибель) поврежденных и избыточных клеток.

E. Kravets

CYTOMIXIS, ITS NATURE, SIGNIFICANCE AND THE CYTOLOGICAL CONSEQUENCES

Cytomixis is the widespread natural process of intercellular interaction which is characteristic for vegetative and generative tissues in both normal and pathological conditions. The origin significance and genetic control cytomixis still remain not completely clear. The popularity of view of the pathological nature of cytomixis based on its peculiar plants with genetic instability and impaired homeostasis. In the genetic control of cytomixis seem to be involved meiotic genes which are responsible for segregation and organization of chromosomes. Their activity is modified by environmental factors through signal transduction. It is assumed via cytomixis, from one side, the informational contact can be reached and meiosis and gametogenesis are synchronized, with another, increase of the genetic variety and level of the heterozygosity of microsporocytes. The activity of cytomixis varies over wide limits. The greatest influence on its activity have mutagenesis hybridization and polyploidy. In this context cytomixis can fulfill the function of cell selection which is activated by exceeding of the threshold level of the microsporocyte damages (or genetical disbalance).

O.A. Kravets

ЦИТОМІКСИС, ЙОГО ПРИРОДА, ЗНАЧЕННЯ І ЦИТОЛОГІЧНІ НАСЛІДКИ

Цитоміксис є поширеним природним процесом міжклітинної взаємодії, який властивий вегетативним і генеративним тканинам як в нормі, так і при патології. Походження, значення та генетичний контроль цитоміксису на цей час залишаються не зовсім з'ясованими. Поширеність точки зору про патологічну природу цитоміксису заснована на його притаманності рослинам з вираженою генетичною нестабільністю і порушенням гомеостазом. У генетичний контроль цитоміксису, можливо, залучені мейотичні гени, відповідальні за сегрегацію і організацію хромосом, дія яких модифікується інвайроментальними факторами че-

рез систему трансдукції сигналів. Вважають, що завдяки цитоміксісу, з одного боку, досягається інформаційний контакт і синхронізація мейозу і гаметогенезу, з іншого – збільшуються генетична різноманітність і рівень гетерозиготності мікроспорцитів. Активність цитоміксісу варіює в широких межах. Найбільший вплив на неї чинять мутагенез, гібридизація, індукування та поліплоїдія. У цьому контексті цитоміксіс може виконувати і функцію клітинного добору, який активізується при перевищенні порогового рівня uszkodження (або генетичного дисбалансу) мікроспорцитів.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. *Körnigke M.* Über Ortsveränderung von Zellkärnern. Niederrhein S.B. // *Ges.Natur. U. Heilk. Bonn.* – 1901. – **8**. – P. 14–25.
2. *Miehe H.* Ueber Wanderungen des pflanzlichen zellkernes // *Flora.* – 1901. – **88**. – P. 105–142.
3. *Digby L.* Observation on «chromatin bodies» and their relation to the nucleolus in *Galtonia candidans* Decsne // *Ann. Bot.* – 1909. – **23**. – P. 491–502.
4. *Gates R.R.* Pollen formation in *Oenotera gigas* // *Ann. Bot.* – 1911. – **25**. – P. 909–940.
5. *Fraser A.C.I.* The behavior of the chromatin in the meiotic division of *Vicia faba* // *Ann. Bot.* – 1914. – **28**. – P. 633–642.
6. *Woodworth R.H.* Cytomixis // *J. Arnold Arboretum.* – 1931. – **12**. – P. 23–25.
7. *Morisset P.* Cytomixis in the pollen mother cells of *Ononis* (Leguminosae) // *Can. J. Genet. Cytol.* – 1978. – **20**. – P. 383–388.
8. *Sinoto Y.* On the extrusion of the nuclear substance in *Iris japonica* Thumb. // *Tokyo Bot. Mag.* – 1922. – **36**. – P. 99–110.
9. *Takats S.T.* Chromatin extrusion and DNA transfer during microsporogenesis // *Chromosoma.* – 1959. – **10**. – P. 430–453.
10. *Tarkowska J.* Experimental analysis of the mechanism of cytomixis. 1. Cytomixis in vegetative tissues // *Acta Soc. Bot. Pol.* – 1965. – **34**. – P. 27–44.
11. *Tarkowska J.* Experimental analysis of the mechanism of cytomixis. 2. Cytomixis in the pollen mother cells of the lily – *Lilium candidum* L. // *Acta Soc. Bot. Pol.* – 1966. – **35**. – P. 25–40.
12. *Narain P.* Chromosome mosaicism in microsporocytes of *Gloriosa* // *Cytologia.* – 1980. – **45**. – P. 271–279.
13. *Basavaiah D., Morthy T.C.S.* Cytomixis in pollen mother cells of *Urochloa panicoides* P. Beauv. (Poaceae) // *Cytologia.* – 1987. – **52**. – P. 69–74.
14. *Soman T.A., Bhavanandan K.V.* Temperature sensitive cytomixis in *Helicanthes elastic* (Desr) Dans (Loranthaceae) // *Cytologia.* – 1993. – **58**. – P. 21–26.
15. *Novwa N.* Some cytological observations in *Trieystis*, *Sagittaria* and *Lilium* // *Tokyo Bot. Mag.* – 1928. – **42**. – P. 33–36.
16. *Levan A.* Syncyte fotation in the pollen mother cells of haploid *Phleum pratense* // *Hereditas.* – 1941. – **27**. – P. 243–252.
17. *Stern H.* The formation of polynucleated pollen mother cells // *J. Hered.* – 1946. – **37**. – P. 47–50.
18. *Gates R.R., Rees E.M.* A cytological study of pollen development in *Lactuca* // *Ann. Bot.* – 1921. – **35**. – P. 365–398.
19. *Coopor D.C.* The transfer of deoxyribonucleic acid from the tapetum to the microsporocytes at the onset of meiosis // *Amer. Nat.* – 1952. – **86**. – P. 219–229.
20. *Cheng K.C., Wang Y.C.* The general occurrence and regularity of the intercellular migrating chromatin substance in the pollen mother cells of certain angiosperms // *Acta Bot. Sin.* – 1956. – **5**. – P. 363–376.
21. *Servella P.* Cytomixis and the loss of chromosomes in meiotic and somatic cells of *Gossypium* // *Cytologia.* – 1958. – **23**. – P. 14–24.
22. *Bahl J.R., Tyagi B.R.* Cytomixis in pollen mother cells of *Papaver dubium* L. // *Cytologia.* – 1988. – **53**. – P. 771–775.
23. *Dagne K.* Meiosis in interspecific in *Guizotia* Cass. (Composite) // *Hereditas.* – 1994. – **121**. – P. 119–129.
24. *Heslop-Harrison J.* Cytoplasmic connections between angiosperms meiocytes // *Ann. Bot.* – 1966. – **30**. – P. 221–230.
25. *Heslop-Harrison J.* Cytoplasmic continuity during spore formation in flowering plants // *Endeavour.* – 1966. – **25**. – P. 65–72.
26. *Zheng G.C., Yang Q.R., Zheng Y.R.* The relationship between cytomixis and chromosome mutation and karyotype evolution in lily // *Caryologia.* – 1987. – **40**. – P. 243–259.
27. *Bellucci M., Roscini C., Mariani A.* Cytomixis in the Pollen Mother Cells of *Medicago sativa* L. // *J. Heredity.* – 2003. – **94**, № 6. – P. 512–516.
28. *Guanq-Qin Guo, Guo-Chang Zheng.* Hypothesis for functions of intercellular bridges in male germ cell development and its cellular mechanisms // *J. Theor. Biol.* – 2004. – **229**. – P. 139–146.
29. *Ван С.Ю., Юй Ч.Х., Лу С., Ван Ч.И., Чжен Г.Ч.* Ультраструктура и возможное происхождение цитоплазматических каналов, обеспечивающих связь между клетками вегетативных тканей пыльников // *Физиология растений.* – 2004. – **51**, № 1. – С. 110–120.
30. *Кунах В.А.* Біотехнологія лікарських рослин. Генетика

- нетичні та фізіолого-біохімічні основи. — Київ : Логос, 2005. — 723 с.
31. Кунах В.А. Онтогенетическая пластичность генома как основа адаптивности растений. Жебраковские чтения. — Минск : Право и экономика, 2011. — 56 с.
 32. Liu H., Guo G.-Q., He Y.-K., Lu Y.-P., Zheng G.-C. Visualization on intercellular movement of chromatin in intact living anthers of transgenic tobacco expressing histone 2B-CFP fusion protein // *Caryologia*. — 2007. — **60**, № 1/2. — P. 1–20.
 33. Kamra O.P. Chromatin extrusion and cytomixis in pollen mother cells of *Hordeum* // *Hereditas*. — 1960. — **46**. — P. 592–600.
 34. Шкутина Ф.М., Хвостова В.В. Цитологический анализ пшенично-ржаных амфидиплоидов // Экспериментальная полиплоидия в селекции растений. — Новосибирск : Наука, 1966. — С. 261–266.
 35. Романов И.Д., Орлова И.Н. Цитомиксис и его последствия в микроспорах *Triticale* // Генетика. — 1971. — **7**, № 12. — С. 5–13.
 36. Поддубная-Арнольди В.А. Цитоэмбриология покрытосеменных растений. — М.: Наука, 1976. — 507 с.
 37. Кравченко Л.Н. Особенности мейоза у пшеницы и ее гибридов. — Кишинев : Штиинца, 1977. — 159 с.
 38. Mantu D.E., Sharma A.K. Cytomixis in pollen cells of an apomictic ornamental *Ervatamia divaricata* (L.) Alston. // *Cytologia*. — 1982. — **48**. — P. 201–207.
 39. Singhal V.K., Gill B. Cytomixis in some woody species // *Biologica*. — 1985. — № 1. — P. 168–175.
 40. Шнайдер Т.М. Особенности мейоза у отдаленных гибридов пшеницы, полученных с участием мутанта *ph* // *Цитология и генетика*. — 1988. — **22**, № 3. — С. 18–22.
 41. Bedi Y.S. Cytomixis in woody species // *Proc. Indian Acad. Sci. (Plant Sci.)*. — 1990. — **100**. — P. 233–238.
 42. Орлова И.Н. Цитомиксис // Эмбриология цветковых растений. Т.1. — СПб, 1994. — С. 115–117.
 43. Стельмах О.А., Кравец Е.А., Емец А.И., Блюм Я.Б. Особенности репродуктивного развития мутантов *Nicotiana sylvestris*, устойчивых к изопропил-N-фенилкарбамату // *Цитология и генетика*. — 2005. — **39**, № 6. — С. 15–23.
 44. Lattoo S.K., Khan S., Vamotra S., Dhar A.K. Cytomixis impairs meiosis and influences reproductive success in *Chlorophytum comosum* (Thunb.) Jacq. — an additional strategy and possible implications // *J. Biosci.* — 2006. — **31**, № 5. — P. 629–637.
 45. Сидорчук Ю.В., Дейнеко Е.В., Шумный В.К. Особенности цитомиксиса в материнских клетках пыльцы у трансгенных растений табака (*Nicotiana tabacum* L.) с мутантным фенотипом // *Цитология*. — 2007. — **49**, № 10. — С. 870–875.
 46. Kumar P., Singhal V.K. Cytology of *Caltha palustris* L. (Ranunculaceae) from cold regions of Western Himalayas // *Cytologia*. — 2008. — **73**. — P. 137–143.
 47. Singhal V.K., Kumar P. Impact of cytomixis on meiosis, pollen viability and pollen size in wild populations of himalayan poppy (*Meconopsis aculeate* Royle) // *J. Biosci.* — 2008. — **33**. — P. 371–380.
 48. Singhal V.K., Kaur S., Kumar P. Aberrant male meiosis, pollen sterility and variable sized pollen grains in *Clematis montana* Buch.-Ham. ex DC. from Dalhousie hills, Himachal Pradesh. // *Cytologia*. — 2010. — **75**. — P. 31–36.
 49. Salesses G. Sur le phenjmen de cytomixie chez des hybrids triploids de prunier. Consequences genetiques possibles // *Ann. Amelior. Plant*. — 1970. — **20**. — P. 383–388.
 50. Souza A.M. de, Pagliarini M.S. Cytomixis in *Brassica napus* var. *oleifera* (Brassicaceae) // *Cytologia*. — 1997. — **62**. — P. 25–29.
 51. Шкутина Ф.М., Козловская В.Ф. Цитомиксис в мейозе у некоторых гибридных форм злаков подтрибы *Triticinae* // *Генетика*. — 1974. — **10**, № 5. — С. 5–12.
 52. Nirmala C., Kaul M.I.H. Male sterility in pea. 6. Gene action duplicity // *Cytologia*. — 1994. — **59**. — P. 195–201.
 53. Bobak M., Herich R. Cytomixis as a manifestation of pathological changes after the application of trifluraline // *Nucleus*. — 1978. — **21**. — P. 22–26.
 54. Dwivedi N.K., Sikdar A.K., Jolly M.S., Susheelamta B.N., Suryanarayana N. Induction of tetraploidy in colchicine-induced mutant of mulberry. 1. Morphological and cytological studies in cultivar Kanvasa-2 // *Indian J. Genet.* — 1988. — **48**. — P. 305–311.
 55. Остапенко Е.К., Виленский Е.Р., Науменко В.Д., Бубряк И.И., Гродзинский Д.М. Генетические нарушения в пыльцевых клетках ячменя *waXu* в условиях радиоактивного загрязнения после Чернобыльской аварии // *Онтогенез*. — 1993. — **24**, № 5. — С. 11–19.
 56. Гродзинский Д.М., Кравец Е.А., Хведынич О.А., Коломиец О.Д., Банникова В.П. Формирование репродуктивной системы растений, подвергшихся воздействию хронического облучения // *Цитология и генетика*. — 1996. — **30**, № 3. — С. 36–45.
 57. Grodzinsky D.M., Kravetz E.A., Kolomietz O.D. Haplontic cell selection as reactive and adaptive action of plants at conditions of chronic irradiation

- tion // Environment protection : Proc. Int. sem. – Uzhorod, 1997. – 2. – P. 7–10.
58. Grodzinsky D.M., Kravetz E.A., Khvedinich O.A., Kolomietz O.D. Effect of chronic irradiation on reproductive system of winter wheat // Current problems of radiation research : Proc. 35-th annual Meeting of the Europ. Rad. Res. Soc. – Kyiv, 2007. – P. 26–41.
 59. Кравец Е.А., Гродзинский Д.М. Роль клеточной конкуренции в механизмах восстановления при воздействии ионизирующего и УФ-Б излучения // Тр. Тимирязевской с.-х. академии. – 2008. – № 2. – С. 30–35.
 60. Кравец Е.А., Гродзинский Д.М., Коломиец О.Д. Цитоэмбриологические аспекты отдаленных последствий хронического облучения у ржи // Фактори експериментальної еволюції організмів. Т. 2. – Київ : Аграр. наука, 2006. – С. 132.
 61. Кравец Е.А. Роль гаплонтного отбора в механизмах стабилизации ди- и тетраплоидных генотипов ржи под воздействием гамма-облучения // Фактори експериментальної еволюції організмів. Т. 1. – Київ : Логос, 2007. – С. 95–98.
 62. Кравец Е.А. Клеточные и тканевые механизмы восстановительных процессов в вегетативных и генеративных меристемах при воздействии облучения // Цитология и генетика. – 2009. – 43, № 1. – С. 11–22.
 63. Falistocco E., Lorenzetti S., Falcinelli M. Microsporogenesis in desynaptic mutant of *Dactylis* // Cytologia. – 1994. – 59. – P. 309–316.
 64. Falistocco E., Tosti N., Falcinelli M. Cytomixis in pollen mother cells of Diploid *Dactylis*, one of the origins of 2n gametes // J. Heredity. – 1995. – 86. – P. 448–453.
 65. Guochang Z., Qinglan Y., Yongren Z. The relationship between cytomixis, chromosome mutation and karyotype evolution in Lily // Caryologia. – 1987. – 40. – P. 243–259.
 66. Yen C., Yang J.-L., Sun G.-L. Intermeiocyte connections and cytomixis in intergeneric hybrids of *Roegneria ciliaris* (Trin.) Nevski with *Psathyrostachys huashanica* Keng. // Cytologia. – 1993. – 58. – P. 187–193.
 67. Bhatt A.M., Lister C., Page T., Frasz P., Findlay K., Jones G.H., Dickinson H.G., Dean C. The *DIF1* gene of *Arabidopsis* is required for meiotic chromosome segregation and belongs to the *REC8/RAD21* cohesin gene family // Plant J. – 1999. – 19. – P. 463–472.
 68. Sapre A.B., Deshpande D.S. A change in chromosome number due to cytomixis in an interspecific hybrid of *Coix*. L. // Cytologia. – 1987. – 52. – P. 167–174.
 69. Himshikha P., Kumar R., Gupta C., Kumari S., Singh V.K. Impact of chromatin transfer and spindle abnormalities on pollen fertility and pollen size in *Plantago lanceolata* L. // Cytologia. – 2010. – 75. – P. 421–426.
 70. Malallah G.A. Cytomixis and its possible evolutionary role in a Kuwaiti population of *Diplotaxis harra* (Brassicaceae) // Comp. Cytogen. – 2011. – 5, № 3. – P. 143–161.
 71. Gaulden M.E. Hypothesis: some mutagens directly alter specific chromosomal proteins (DNA topoisomerase II and peripheral proteins) to produce chromosome stickiness, which causes chromosome aberrations // Mutagenesis. – 1987. – 2. – P. 357–365.
 72. Weiling F. Light and electron microscopical observation on cytomixis and its possible relation to topocytosis // Planta. – 1965. – 67. – P. 182–212.
 73. Tarkowska J. The nature of cytomixis // Caryologia. – 1973. – 25, Suppl. – P. 151–157.
 74. Ключарева М.В. Экструзия ядерного материала в предзародышах злаковых растений // Докл. АН СССР. – 1983. – 269, № 2. – С. 509–512.
 75. Кострицына Т.В., Солдатов И.В. Цитомиксис в апикальной меристеме побегов гибридов *Prunus domestica* L. × *Persica vulgaris* Mill. // Генетика. – 1991. – 27, № 10. – С. 1790–1794.
 76. Bione N.C.P., Pagliarini M.S., de Tolaredo J.F.F. Meiotic behavior of several Brazilian soybean varieties // Genet. Mol. Biol. – 2000. – 23. – P. 623–631.
 77. Kaur D., Singhal V.K., Gupta R.C. Male meiosis, microsporogenesis and pollen grain study in *Inula cuspidata* C.B. Clarke (Asteraceae) // Cytologia. – 2010. – 75. – P. 363–368.
 78. Wu S.X. On the problem of the phenomenon of intercellular nuclear migration in plants // Acta. Bot. Sin. – 1955. – 4. – P. 233–243.
 79. Lou C.H. Protoplasmic continuity in plants // Acta. Bot. Sin. – 1955. – 4. – P. 183–222.
 80. Zhang W.C., Yan W.M., Lou C.H. Intercellular movement of protoplasm *in vivo* in developing endosperm of wheat caryopsis // Protoplasma. – 1990. – 153. – P. 193–203.
 81. Sen O., Bhattacharya S. Cytomixis in *Vigna glaberrima* TTK (Wild) // Cytologia. – 1988. – 53. – P. 437–440.
 82. Soodan A.S., Waffai B.A. Spontaneous occurrence of cytomixis during microsporogenesis in almond (*Prunus amygdalus* Batsch) and peach (*P. persica* Batsch) // Cytologia. – 1987. – 52. – P. 361–364.
 83. Feijo J.A., Pais M.S. Cytomixis in meiosis during the microsporogenesis of *Ophrys lutea*: an ultrastructural study // Caryologia. – 1989. – 42. – P. 37–48.

84. Caetano-Pereira C.M., Pagliarini M.S. Cytomixis in maize microsporocytes // *Cytologia*. – 1997. – **62**. – P. 351–355.
85. Risueno M.C., Gimenez-Martin G., Lopez-Saez J.F., R-Garsia M.I. Connexions between meiocytes in plants // *Cytologia*. – 1969. – **34**. – P. 262–272.
86. Welan E.D.P. Discontinuities in the callose wall, intermeiocyte connections and cytomixis in angiosperm meiocytes // *Can. J. Bot.* – 1974. – **52**. – P. 1219–1224.
87. Мурсалимов С.Р., Байбородин С.И., Сидорчук Ю.В., Шумный В.К., Дейнеко Е.В. Особенности формирования цитомиктических каналов в материнских клетках пыльцы *Nicotiana tabacum* L. // *Цитология и генетика*. – 2010. – **44**, № 1. – С. 19–24.
88. Ventela S., Toppari J., Parvinen M. Intercellular organelle traffic through cytoplasmic bridges in early spermatids of the rat: mechanisms of haploid gene product sharing // *Mol. Biol. Cell*. – 2003. – **14**. – P. 2768–2780.
89. Ding B., Haudenschild J.S., Willmitzer L., Lucas W.J. Correlation between arrested secondary plasmodesmal development and onset of accelerated leaf senescence in yeast acid invertase transgenic tomato plants // *Plant J*. – 1993. – **4**, № 1. – P. 179–189.
90. Waigmann E., Zambryski P. Tobacco mosaic virus movement protein-mediated protein transport between trichome cells // *Plant Cell*. – 1995. – **7**. – P. 2069–2079.
91. Herrero M. Male and female synchrony and regulation of mating in flowering plants // *Philos. Trans. R. Soc. London B*. – 2003. – **358**. – P. 1019–1024.
92. Kwiatkowska M. Plasmodesmal changes are related to different developmental stages of anteridia of *Chara* species // *Protoplasma*. – 2003. – **222**. – P. 1–11.
93. Шамина Н.В., Дорогова Р.В., Загорская А.А., Дейнеко Е.В., Шумный В.К. Нарушения мужского мейоза в трансгенной линии табака // *Цитология*. – 2000. – **42**, № 12. – С. 1173–1178.
94. Peng Zh.-S., Yang J., Zheng G.-Ch. Cytomixis in pollen mother cells of new synthetic hexaploid amphidiploids (*Aegilop stauschii* × *Triticum turgidum*) // *Cytologia*. – 2003. – **68**. – P. 335–340.
95. Милева Э.Л. К вопросу о цитомиксисе в процессе микроспорогенеза // Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР. – 1965. – **59**. – С. 53–57.
96. Rezaglia K.S., Garbary D.J. Motile male gametes of land plants: diversity, development and evolution // *Crit. Rev. Plant. Sci.* – 2001. – **20**. – P. 107–213.
97. Carlson J.G., Handel M.A. Intracellular bridges and factors determining their patterns in the grasshopper testis // *J. Morphol.* – 1988. – **196**. – P. 173–185.
98. Hecht N.B. Intercellular and intracellular transport of many germ cell mRNAs mediated by the DNA-binding protein, testis-brain-RNA-binding protein (TB-RBP) // *Mol. Reprod. Dev.* – 2000. – **56**. – P. 252–253.
99. Cuevas M. de, Lilly M.A., Spradling A.C. Germline cyst formation in *Drosophila* // *Annu. Rev. Genet.* – 1997. – **31**. – P. 405–428.
100. Dumas C., Knox R.B., Gaude T. The spatial association of the sperm cells and vegetative nucleus in the pollen grain of *Brassica* // *Protoplasma*. – 1985. – **124**. – P. 168–174.
101. Russel S.D. Isolation and characterization of sperm cells in flowering plants // *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* – 1991. – **42**. – P. 189–204.
102. Mogensen H.L. The male germ unit: concept, composition, and significance // *Int. Rev. Cytol.* – 1992. – **140**. – P. 129–147.
103. Owen H.A., Makaroff C.A. Ultrastructure of microsporogenesis and microgametogenesis in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Ecotype *Wassilewskija* (Brassicaceae) // *Protoplasma*. – 1995. – **185**. – P. 7–21.
104. Sapre A.B., Deshpande D.S. A change in chromosome number due to cytomixis in an interspecific hybrids of *Coix* L. // *Cytology*. – 1987. – **52**. – P. 167–174.
105. Kravets E. The role of cell selection for pollen grain fertility after treatment of barley sprouts (*Hordeum distichum* L.) with UV-B irradiation // *Acta Biol. Slov.* – 2011. – **54**. – P. 31–41.
106. Adachi-Yamada T.A., O'Connor M.B. Mechanisms for removal of developmentally abnormal cells: cell competition and morphogenetic apoptosis // *J. Biochem.* – 2004. – **136**, № 1. – P. 13–17.

Поступила 28.12.11