

За комплексом фізіологічних та морфологічних ознак адаптивна відповідь у досліджених сортів ячменя формувалась за умов опромінення ультрафіолетом і після термообробки насіння. Результати ПЦР з ISSR-маркерами вказують на вірогідну участь мікросателітної ДНК у формуванні адаптації ячменя до стресових чинників.

The adaptive response of barley varieties are formed in conditions of effected of UV-B –irradiation and high temperature by the set of physiological and morphological figures. Results PCR with ISSR-markers pointed on participation of microsatellite DNA in adaptation of barley varieties to stresses.

ЛЕВИТЕС Е.В.

Институт цитологии и генетики СО РАН

Россия, 630090, Новосибирск, пр-кт Лаврентьева, 10, e-mail: levites@bionet.nsc.ru

МНОГОМЕРНОСТЬ КОДИРОВАНИЯ НАСЛЕДСТВЕННОЙ ИНФОРМАЦИИ КАК ФАКТОР ИЗМЕНЧИВОСТИ В ПОЛОВЫХ ПОТОМСТВАХ РАСТЕНИЙ

Обнаружение у сахарной свеклы полиморфизма и специфических соотношений фенотипических классов в агамоспермных потомствах, которые согласно существующим представлениям должны быть мономорфны, позволило выдвинуть гипотезу о многомерности кодирования наследственной информации у растений. В предложенной гипотетической модели кодирование наследственной информации, записанное последовательностью нуклеотидов, рассматривается как кодирование в первом измерении (1D), а кодирование путем дифференциальной эндоредупликации отдельных районов хромосом - как кодирование во втором измерении (2D) [1, 2]. В основу модели положено следующее.

1. Известные факты неравной степени эндоредупликации различных районов одной и той же хромосомы и отсутствие тесного сцепления эндоредуплицированных участков хроматид у растений [3, 4].

2. Предположение о наличии комбинаторного процесса, заключающегося в попарной комбинации гомологичных участков хроматид, принадлежащих гомологичным хромосомам [1, 2].

3. Предположение о контакте с ядерной мембраной или ядерным матриксом сформировавшейся пары участков гомологичных хроматид; благодаря этому контакту данная пара сохраняется при последующих делениях вступающей в эмбриогенез клетки (зиготы или апозиготы) и определяет генотип зародыша по содержащимся в данной паре генам [1, 2].

Утверждение об участии какого-либо механизма в генетическом кодировании требует доказательств того, что этот механизм функционирует при образовании гамет. Существуют прямые доказательства наличия эндоредупликации в женских гаметах у растений. Известно, что в ядре яйцеклетки у *Pinus sibirica* Du Taur содержание ДНК в 16 раз превышает таковое в обычной диплоидной клетке и составляет 32С [5], а у *Ornithogalum caudatum* и *Haemantus albiflos* содержание ДНК в яйцеклетке составляет, соответственно, 4С and 3-4С [6]. Было показано, что эндоредупликационный мейоз наблюдается в женских гаметах с частотой 80 % и значительно реже (3,9 %) в мужских гаметах *Allium tuberosum* [7].

Косвенным доказательством эндоредупликации хромосом в ядре яйцеклетки служит, например, высокое содержание ДНК в зиготах у ячменя, снижающееся постепенно в ходе первых делений зиготы и достигающее диплоидного уровня на более поздних стадиях эмбриогенеза [8]. На возможность эндоредупликации

хромосом в яйцеклетках указывают косвенные данные, полученные на других клетках зародышевого мешка (синергидах, антиподах) у многих видов растений. Так, например, политенные хромосомы выявлены в синергидах у лука медвежьего (*Allium ursinum* L.) [9] и в антиподах у *Scilla bifolia* L. [10].

Это хорошо согласуется с данными, полученными и на животных. Так, например, количество ДНК в сперматозоидах у *Mesocyclops edax* в два раза больше, чем это можно было бы ожидать на основании содержания ДНК в соматических клетках диплоидных индивидуумов [11]. Диминуция (потеря) ДНК в ходе первых делений эмбриогенеза у Ciliata – довольно хорошо известный факт [12].

Опираясь на приведенные факты эндоредупликации хромосом в половых клетках эукариот, можно предположить, что при детерминации генотипа полового потомства, происходит выброс, диминуция излишних копий хроматид из зиготы, вступающей на путь эмбриогенеза. При диминуции потеря излишних копий участков хроматид идет случайным образом, в результате чего остающаяся в делящейся зиготе пара хроматид и, соответственно, набор содержащихся в них аллелей маркерных генов, подчиняется закономерностям комбинаторного процесса. Существует определенная вероятность того, что аллель, привнесенный в зиготу значительно меньшим по сравнению с противоположным аллелем числом хроматид, может чаще теряться в ходе комбинаторного процесса. В пользу такого предположения говорят полученные нами ранее факты отсутствия экспрессии либо отцовского, либо материнского аллеля маркерного ферментного локуса в половом (гамоспермном) потомстве (табл. 1). Эти результаты получены были при анализе семенного потомства растения (Т1), имевшего генотип *Mel-F/Mel-F* по маркерному ферментному локусу и использованного как в качестве материнского при его свободном опылении в популяции Межотненская 070, так и в качестве отцовского в скрещиваниях КНВС2-3А-24(FC) x Т-1(FF), КНВС2-3А-36(FC) x Т-1(FF), КНВС2-3А-37(FC) x Т-1(FF) (табл. 1). Маркерный локус *Mel*, контролирующий малик-фермент, имеет аллели *F*, *S* and *C*, каждый из которых с определенной частотой присутствует в сорте Межотненская 070. Соотношение фенотипических классов в семенах, завязавшихся на растении Т-1 при свободном опылении внутри сорта, дано в табл. 1. Наличие в данном потомстве семян с фенотипом *СС* указывает на отсутствие в этих семенах экспрессии материнского аллеля *Mel-F*. Это можно объяснить либо замолканием материнского аллеля, либо тем, что он был привнесен в зиготу меньшим числом хроматид. При комбинаторном процессе, сопровождающем потерю излишних хроматид, материнский аллель *Mel-F* мог быть потерян. Аналогичным образом можно объяснить отсутствие отцовского аллеля в гибридном потомстве, полученном при использовании растения Т1 в качестве опылителя. Появление среди семян, собранных с гомозиготного растения Т1(FF), семени с фенотипом *CS* говорит о том, что материнский аллель может не замолкать, а замещаться и изменяться.

Рассматриваемая здесь гипотеза позволяет предположить, что отсутствие экспрессии одного из родительских аллелей можно во многих случаях относить не к его замолканию, а к его отсутствию, возникшему в результате комбинаторного процесса. Предложенный механизм показывает путь нарушения менделевского закона единообразия гибридов первого поколения, полученных от скрещивания двух константных гомозиготных форм.

Таблица 1

Фенотипы малик-фермента в гибридных потомствах растения сахарной свеклы генотипа *Mel-F/Mel-F (FF)* [13, 14]

Анализируемые формы	Фенотипы малик-фермента (ME1)				
	CC	FC	FF	FS	CS
♀Т-1(FF) (свободное опыление)	4	5	15	14	1

♀КНВС2-3А-24(FC) x ♂T-1(FF)	1	12	17	-	-
♀КНВС2-3А-36(FC) x ♂T-1(FF)	2	22	17	-	-
♀КНВС2-3А-37(FC) x ♂T-1(FF)	2	16	15	-	-

В клетках женской и мужской генеративной сферы частота эндоредупликации – разная [7]. Такие различия могут иметь самое непосредственное отношение к проявлению родительского импринтинга и прародительского импринтинга, имеющего место при агамоспермии [15].

Геномный шок, о котором говорила Барбара МакКлинтон [16], возникающий при отдаленной гибридизации и сопровождаемый хромосомными перестройками и активацией мобильных генетических элементов, может представлять собой результат взаимного приспособления различающихся геномов к пространственной укладке в пределах одного клеточного ядра. Необходимость взаимного приспособления геномов может быть вызвана разной степенью эндоредупликации хромосом, принадлежащих разным геномам. В этом случае перемещение мобильных элементов можно рассматривать как компенсаторный процесс, благодаря которому перемещение мелких элементов позволяет сохранить расположение и нормальное функционирование крупных важных участков генома.

Многие изменения, рассматриваемые в настоящее время как эпигенетические, могут оказаться при ближайшем рассмотрении следствием изменения генетической информации в 2D и, соответственно, в 3D измерениях.

Модель многомерного кодирования наследственной информации может помочь преодолеть препятствия на пути понимания механизмов наследования приобретенных признаков. Ранее было показано, что специфические соотношения компонентов минерального питания растений льна [17] или обработка прорастающих семян пшеницы никотиновой кислотой [18] могут вызывать увеличение содержания ДНК в ядре клетки и стойкие изменения морфологических признаков растений, сохраняющиеся в течение многих поколений.

Учитывая влияние колхицина на соотношение фенотипов в агамоспермном потомстве [19] и учитывая зависимость этих соотношений от происхождения аллелей маркерного гена [15], учитывая также увеличение содержания ДНК при возникновении под действием внешних факторов стойких наследуемых изменений признаков [17, 18], а также тот факт, что репликация в целом зависит от питания и, в частности, от такого процесса как потребление сахара [20], можно говорить о том, что дифференциальную эндоредупликацию хромосом можно рассматривать как способ записи наследственной информации о приобретенных признаках.

Литература

1. Levites E.V. Sugarbeet plants produced by agamospermy as a model for studying genome structure and function in higher plants // Sugar Tech. - 2005. - vol. 7, № 2/3. - P. 67–70.
2. Levites E.V. Marker enzyme phenotype ratios in agamospermous sugarbeet progenies as a demonstration of multidimensional encoding of inherited information in plants // on-line 2007: <http://arxiv.org/abs/q-bio/0701027>
3. Cionini P.G., Cavallini A., Corsi R., Fogli M. Comparison of homologous polytene chromosome in *Phaseolus cocineus* embryo suspensor cells: morphological, autoradiographic and cytophotometric analyses // Chromosoma. - 1982. - vol. 86. - P. 383–396.
4. Carvalho G. Plant polytene chromosomes // Genet. Mol. Biol. - 2000. – vol. 23. № 4. - P. 1043-1050.

5. Ермаков И.П., Баранцева Л.М., Матвеева Н.П. Цитохимическое изучение ДНК в процессе созревания яйцеклетки и в раннем эмбриогенезе у *Pinus sibirica* Du Tour // Онтогенез. - 1981. - т. 12, № 4. - С. 339–345.
6. Морозова Е.М. Дополнительная ядерная ДНК в клетках зародышевых мешков *Haemanthus albiflos* и *Ornithogalum caudatum*. Известия АН. Серия биологическая. - 2002. - № 2. - С. 238–242.
7. Kojima A., Nagato Y. Diplosporous embryo-sac formation and the degree of diplospory in *Allium tuberosum* // Biomedical and Life Sciences. - 1992. - v. 5, № 1. - P. 72–78.
8. Mericle L.W., Mericle R.P. Nuclear DNA complement in young proembryos of barley // Mutat. Res. - 1970. - vol. 10, № 10. - P. 508–518.
9. Hasitchka-Jenschke G. Die Entwicklung der Samenanlage von *Allium ursinum* mit besonderer Berücksichtigung der endopolyploiden Kerne in Synergiden und Antipoden // Oesterr. Bot. Z. - 1957. - V. 104, № 1/2. - P. 1–24.
10. Nagl W. The polytenic antipodal cells of *Scilla bifolia*; DNA replication pattern and possibility of nuclear DNA amplification // Cytobiol. - 1976. - v. 14, № 1. - P. 165–170.
11. Rasch E.M., Wyngaard, G.A. Analysis of DNA levels during gonemery in early cleavage divisions of the freshwater copepod *Mesocyclops edax*. // Microsc. Microanal. - 1997. - v. 3. - P. 191-192.
12. Гришанин А.К., Акифьев А.П. Межпопуляционная дифференциация внутри *C.kolensis* and *C. strenuus strenuus* (Crustacea: Copepoda): доказательство на основе цитогенетических методов // Гидробиология. - 1999. - т. 417. - С. 37–42.
13. Levites E.V. Redetermination: an interesting epigenetic phenomenon associated with mitotic agamospermy in sugar beet // Sugar Tech. - 2002. - v. 4, № 3/4. - P. 137–141.
14. Levites E.V., Kirikovich S.S. Epigenetic variability of unlinked enzyme genes in agamospermous progeny of sugarbeet // Sugar Tech. - 2003. - v. 5, № 1/2. - P. 57–59.
15. Levites E.V., Kirikovich S.S., Denisova F.Sh. Expression of enzyme genes in agamospermous progenies of reciprocal hybrids of sugar beet // Sugar Tech. - 2001. - vol. 3, № 4. - P. 160–165.
16. McClintock B. The Significance of Responses of the genome to challenge // Science. - 1984. - v. 226. - P. 792–801.
17. Durrent A., Timmis J.N. Genetic control of environmentally induced changes in *Linum* // Heredity. - 1973. - v. 30, № 3. - P. 369–379.
18. Богданова Е.Д. Эпигенетическая изменчивость, индуцированная никотиновой кислотой у *Triticum aestivum* L. // Генетика. - 2003. - т. 39, № 9. - С. 1221–1227.
19. Levites E.V., Denisova F.Sh., Kirikovich S.S., Judanova S.S. (*Maletskaya S.S.*) Ratios of phenotypes at the *Adh1* locus in the apozygotic offspring in sugarbeet (C_1 generation) // Sugar Tech. - 2000. - vol. 2, № 4. - P. 26-30.
20. Riou-Khamlichi C., Menges M., Healy J.M.S., Murray J.A.H. Sugar control of the plant cell cycle: differential regulation of *Arabidopsis* D-type cyclin gene expression // Molec. Cell. Biol. - 2000. - v. 20, № 13. - P. 4513-4521.

Резюме

На основании собственных и имеющихся в литературе данных обсуждаются соотношения фенотипических классов маркерного фермента в гамоспермных (половых) потомствах сахарной свеклы и гипотеза о многомерности кодирования наследственной информации у растений.

On the base of previously published and literature data it has been discussed marker enzyme phenotype ratios in gamospermous (sexual) sugar-beet progenies and a concept of multidimensional encoding of inherited information in plants.

Е.И. МАЛЕЦКАЯ, С.С. ЮДАНОВА