

3. *Малецкий С.И., Шавруков Ю.Н., Мглинец А.В.* Наследование признака раздельно-сростноцветковости. В кн.: Одноростковость свеклы. Эмбриология, генетика, селекция. Новосибирск: «Наука» Сибирское отделение, 1988.- С. 79 – 131.
4. *Малецкий С.И., Шавруков Ю.Н.* Генетический контроль раздельно-сростноцветковости. В кн.: Генетический контроль размножения сахарной свёклы. Новосибирск: «Наука» Сибирское отделение, 1991.- С. 50–113
5. *Малецкий С.И.* Эпигенетическая изменчивость признака раздельно-сростноцветковости у сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.). В кн.: Идентифицированный генофонд растений и селекция, СПб: ВИР, 2005.- С. 179–189.
6. *Малецкая Е.И., Юданова С.С., Малецкий С.И.* Влияние эпимутагена 5-азациитидина на метамерное строение цветonoсных побегов сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.). // Генетика. - 2006.- Т.42, № 7 с.939 –946.
7. *Малецкая Е.И., Юданова С.С., Малецкий С.И.* Влияние 5-азациитидина на ветвление цветonoсных побегов сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.). // Цитология и генетика.- 2006.- Т.40, № 6 с.15–20.
8. *Хохлов С.С.* Апомиксис: классификация и распространение у покрытосеменных растений. В кн.: Успехи современной генетики. М.: «Наука», - 1967.- Т.1. с.43–105

Резюме

Результаты исследования показали, что обработка сростноцветковых форм растений сахарной свеклы эпимутагеном 5-azaC достоверно снижает число цветков в метамерах цветonoсных побегов. Снижение уровня сростноцветковости у исследуемой линии обнаружено нами впервые за более чем 40-летний период наблюдений. На основе линии мсСОАН-5 были получены полностью раздельноцветковые растения. После двукратного и трехкратного однородительского размножения в исследуемом материале сохранялись РЦ-формы, хотя доля их постепенно снижается.

A results of investigation showed, that 5-azaC reduce a flower number in metamere of flower stalk. A decrease of synanthy (polygerm) in this line for the first time was found during the 40 year of observation.

МАЛЕЦКИЙ С.И.

Институт цитологии и генетики СО РАН, Россия, 630090, г. Новосибирск, пр. Лаврентьева, 10, e-mail: stas@bionet.nsc.ru

ГЕНОМНЫЕ СТРЕССЫ И ПРИРОДА НАСЛЕДСТВЕННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ У ПОЛИПЛОИДНЫХ РАСТЕНИЙ.

Под полиплоидией понимается кратное (эуплоидия) или некратное (анэуплоидия) основному геному изменение числа хромосом в ядрах клеток. Среди цветковых растений полиплоидные виды составляют более 70 %, а во многих систематических группах описаны полиплоидные серии – число хромосом в соматических клетках кратно 2, 3, 4 и большему числу гаплоидных наборов. Столь широкое распространение естественных полиплоидов в природе свидетельствует, что их распространенность в природе обязана универсальному механизму, меняющему структуру геномов («геномный стресс»). Подобное понимание феномена полиплоидии позволяет рассматривать эту проблему за пределы менделеевской парадигмы наследственности. Понятие «стресс», используемое в статье, отлично от определения, введенного в научную лексику физиологом Г. Селье в 1936 г.: «стресс как состояние напряжения, возникающее у человека или животного под влиянием сильных воздействий (общая неспецифическая реакция организмов)». Понятие «стресс» в современной биологии

широко распространено, и различные биологические дисциплины интерпретируют его по-разному (Яблонка, Лэмб, 2008). В молекулярной биологии, например, под стрессом понимают реакцию клеток на тепловое воздействие: «селективное увеличение синтеза белков при тепловом стрессе» (Rieger et al., 1991). В физиологии растений к стрессорным относят воздействия, которые нарушают водный, воздушный или температурный режим роста и развития растений и т.д. В настоящем сообщении под стрессом понимается влияние химических веществ на структуры цитоскелета, ведущие к изменению ploидности геномов.

Цитоскелет и геномный стресс. Удвоение числа хромосом в клетках (или массы ДНК на ядро) может происходить либо спонтанно (например, под действием температурного или раневого стрессов), либо его можно индуцировать экспериментальным воздействием физических (рентгеновское облучение, повышенные или пониженные температуры) или химических (эфир, хлороформ и др.) факторов. В частности, в эксперименте полиплоиды у растений получают воздействиями на клетки цитоскелетных ядов (*колхицин*, *колцемид*, *нокодозол*, *таксол* и др.). Цитоскелет выполняют в клетках каркасную роль, а также участвует в перемещении компонентов внутри клеток. Цитоскелетные яды химически взаимодействуют с гетеродимерами молекул тубулина. «Димер тубулина может существовать в двух ... геометрических конфигурациях, называемых конформациями. В одной из таких конформаций молекулы тубулина располагаются под углом около 30° к оси микротрубочек. Есть основания полагать, что эти две кон-формации соответствуют двум различным состояниям электрической поляризации димера, возникающим вследствие того, что электрон в центре перемычек α -тубу-лин/ β - тубулин занимает в различных конформациях различные положения» (Пенроуз, 2005, с. 221). Цитоскелетные яды химически связываются с гетеродимерами тубулинов, нарушая как конформацию тубулинов, так и процессы самоорганизации микротрубочек (реакции полимеризации и деполимеризации тубулинов). После обработки клеток некоторыми из названных ядов концентрация свободных гетеродимеров тубулина резко падает, вызывая разборку микротрубочек и временную деградацию цитоскелета. При отмывании клеток от яда происходит полное восстановление как гетеродимеров тубулина, так и самого процесса сборки микротрубочек. Повреждения в цитоскелете, вызываемые ядами, затрагивают делящиеся клетки, что приводит впоследствии к наследуемым эпигенетическим изменениям на уровне органов и тканей потомков.

Миксоплоидия. Цитоскелетные яды, взаимодействуя с гетеродимерами тубулинов, не затрагивают наследственный потенциал молекул ДНК. Их воздействия на цитоскелет приводит либо к возникновению эндополиплоидных клеток, либо к многократности хромосом, а потому клеточные популяции меристем у экспериментальных растений будут представлены как диплоидными, так и тетраплоидными клетками (феномен миксоплоидии). Миксоплоидность меристемных, а затем и генеративных клеток, приводит к тому, что в семенных потомствах диплоидов можно встретить семена, клетки которых содержат разное число хромосомных наборов, кратное основному ($2x$, $3x$ и $4x$). Варибельность клеток отдельных растений по числу хромосомных наборов, а также по числу ядер в клетках, обозначают термином «эпигеномная изменчивость». Как отмечено ранее, изменения в цитоскелете клеток – пример актуализации аналоговой формы наследственности, которая, в свою очередь, относится к одному из вариантов эпигенетической наследственности у растений (Малецкий, 2008).

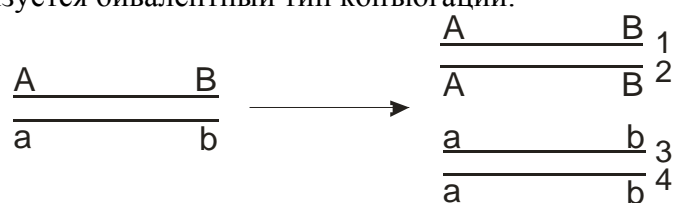
Наследование у полиплоидов. Умножение числа геномов в клетках вызывает множественную изменения на уровне целого растения. Изменчивость, наблюдаемая при автополиплоидии, связана не столько с дозовыми эффектами отдельных генов или генных ансамблей, сколько с варибельностью структур цитоскелета и веретена деления, определяющих сегрегацию хромосом. Кооперативные свойства

микротрубочек и веретена деления оказывают влияние на хромосомы (многонитчатость), не меняя уровня ploидности клеток. Цитоскелет как бы «регулируют» структуру хромосом, десинхронизируя процесс самоудвоения хроматид (формируются двух- или многохроматидные хромосомы).

Автополиплоидам, возникающих в потомствах миксоплоидных растений, имеют измененные дозы геномов и генов, присущ иной тип наследования любых альтернативных признаков (полиплоидные типы сегрегации). Известно, что у полиплоидных растений схемы наследования признаков и свойств отличается от аналогичных схем у диплоидов. Это, прежде всего, связано с множественностью гомологичных хромосом в геноме, определяющих процессы распределения хромосом в мейозе, и ведущие к новым пропорциям гено- и фенотипов потомков, отличных от пропорций этих же фено- и генотипов у диплоидных сородичей.

Как известно, первоначально было отмечено (первая треть XX в.), что у полиплоидов не выполняются менделевские правила сегрегации признаков. В дальнейшем Холдейном (Haldane, 1930) были найдены алгебраические выражения для описания сегрегации признаков при множественности гомологичных хромосом в ядрах клеток. Это теоретическое направление не получило значительного развития в рамках формальной генетики, так как сопряжено с трудностями в интерпретации получаемых в экспериментах результатов. Теоретические трудности связаны не столько с множественностью гомологичных хромосом в мейозе, сколько с нестандартностью феноменов, которые следует учитывать в теоретических моделях, и которые необходимо использовать при описании процессов при мейотических делениях в полиплоидных клетках.

Моделирование мейоза у полиплоидов. При описании мейоза в полиплоидных клетках, прежде всего, обращают внимание на образование мультивалентных ассоциаций в отличие от бивалентных ассоциаций хромосом у диплоидов. Рассмотрим в качестве примера диплоидное ядро с двумя локусами (дуплекс гетерозигота) в одной хромосоме: доминантные и рецессивные аллели этих локусов находятся в фазе притяжения (схема). При удвоении числа хромосом получаем эндотетраплоидное ядро. Перенумеруем хромосомы эндотетраплоида и примем, что в пахитене первого деления мейоза реализуется бивалентный тип конъюгации.



Число различных вариантов спаривания бивалентов в эндотетраплоидном ядре равно 6 (число сочетаний из 4 по 2), из которых в двух случаях спариваются идентичные по составу генов хромосомы. Спаривание генетически идентичных хромосом формирует «нерекомбинантные» типы хроматид, т. е. у двойной дуплекс гетерозиготы эндотетраплоида одна треть хроматид «не претерпевает рекомбинаций». У оставшихся 2/3 хромосом при спаривании в первом делении мейоза возникают как рекомбинантные, так и нерекомбинантные хроматиды. Если обозначить коэффициент рекомбинации между двумя локусами буквой r , то доля нерекомбинантных хромосом (и хроматид) для 2/3 бивалентов запишется как $2/3(1 - r)$, а доля рекомбинантных составит $2/3r$. Общая доля нерекомбинантных хромосом будет равна – $1/3 + 2/3(1 - r) = 1 - 2/3r$ (1).

Из формулы (1) следует, что доля рекомбинантных хроматид у дуплекс-гетерозиготы тетраплоида существенно ниже аналогичного показателя у диплоидов, претерпевших мейотическую рекомбинацию. Найдем ожидаемые частоты генотипов хроматид, приняв во внимание: а) оба локуса локализованы в одной хромосоме в фазе

притяжения; б) коэффициент рекомбинации максимален ($r = 0.5$). 4 хромосомных гомолога при удвоении образуют 8 хроматид (схема). В соответствии с формулой (1), 8 хроматид будут представлены в популяциях микро- и мегаспор в генотипической пропорции – $2.66AB : 1.33Ab : 1.33aB : 2.66ab$, а ожидаемые частоты генотипов хроматид будут соответствовать формуле (2):

$$\sum_{k_i=0}^2 \binom{2.66}{k_1} \binom{1.33}{k_2} \binom{1.33}{k_3} \binom{2.66}{k_4} = \binom{8}{2}, \quad (2)$$

где k_1, k_2, k_3 и k_4 – число хроматид типа генотипов AB, Ab, aB и ab соответственно. Число хроматид различных генотипов в микро- и мегаспорах может варьировать от 0 до 2. Запишем ожидаемые генотипы рекомбинантных хроматид ($AAbb$ и $aaBB$) и формулу числа сочетаний для этих генотипов (3):

$$\binom{2.66}{0} \binom{2.66}{0} \binom{1.33}{2} \binom{1.33}{0} AAbb \text{ и } \binom{2.66}{0} \binom{2.66}{0} \binom{1.33}{0} \binom{1.33}{2} aaBB \text{ и } \binom{1.33}{2} = \frac{1.33!}{(-0.7)!2!} \quad (3)$$

Рассматривая формулу числа сочетаний (3) для рекомбинантных хроматид находим, что верхний индекс числа сочетаний дробный (1,33), а нижний индекс – превышает верхний ($2 > 1,33$), что требует подсчета факториалов от дробных (1,33!) и отрицательных чисел ($-0,7!$) (Малецкий, 1997). С точки зрения менделевских правил сегрегации генов в мейозе, подобные числа сложно принять в качестве инструмента для описания биологической реальности (частоты хроматид в тетраплоидной клетке). Говоря другими словами, кажется, что этим числам нет места на уровне тех феноменов, которые мы описываем. Однако подобные числа реально возникают при попытке оценить вероятности появления различных генотипов хроматид (и гамет) у полиплоидов.

Фенотипические эффекты полиплоидизации клеток у растений. Кратное увеличение числа хромосом у диплоидов под влиянием эпигеномных стрессов приводят к появлению полиплоидных (тетраплоидных) потомков, у которых изменены многие признаки и свойства. Прежде всего, измененными оказываются морфологические и физиологические признаки – размеры клеток, отдельных органов (листья, плоды и пр.) и реакция растений на средовые воздействия. Изменениями оказываются затронутыми и многие репродуктивные признаки растений: а) система перекрестного размножения (самонесовместимые растения становятся самосовместимыми); б) пол цветков (совершенные цветки заменяются однополыми); г) зиготический способ репродукции семян заменяется на апозиготический (связь полиплоидии и агамоспермии); в) меняется тип развития растений (однолетность сменяется на многолетность) и др. (Stebbins, 1950; Лутков, 1966 и др.). Все указанные преобразования у полиплоидов меняют способы репродукции и наследования различных признаков, и их относят к категории эпигенетической наследственности.

Детали кооперативного взаимодействия между ядром и цитоскелетом на сегодня далеки от полной ясности. Между тем наблюдения за распределением продуктов мейоза позволяет косвенно судить о строении хромосом в материнских клетках микро- и мегаспор. В норме интерфазные хромосомы состоят из одной хроматиды, но известно примеры, когда хромосомы в клетках двух- или многохроматидные (политенные хромосомы). Например, у многих видов встречаются 2 и 4- хроматидные хромосомы (дупло–и квадруплохромосомы).

Существование многохроматидных хромосом имеет биологический смысл, так как позволяет реализовываться мейозу у гаплоидов, хотя считается, что мейоз у таких растений невозможен (это верно для клеток с монохроматидными хромосомами). Иная

ситуация складывается для гаплоидных ядер с многохроматидными хромосомами. Например, гаплоидные ядра с дупло- и квадруплохромосомами могут претерпевать одно или два мейотических деления. Это можно наблюдать по частоте встречаемости диад, триад и тетрад микроспор у гаплоидов. Созревание в цветках гаплоидов некоторого количества пыльцевых зерен и зародышевых мешков открывает возможность их семенной репродукции (Юданова, Малецкая, 2008).

Литература.

1. Лутков А.Н. Полиплоидия в эволюции и селекции растений // Экспериментальная полиплоидия в селекции растений. Наука. Новосибирск, 1966. С. 7–34.
2. Малецкий С.И. Сцепленное и несцепленное наследование генов в партеногенетических потомствах растений // Генетика. 1997. Т. 33, № 10. С. 1333–1340.
3. Малецкий С.И. Полиплоидия и аналоговая форма наследственности у растений. Збірник наукових праць. Логос, Киев, 2008. Т. 4. С. 19–24.
4. Юданова С.С., Малецкая Е.И. Особенности цветения и микроспорогенеза гаплоидных растений у сахарной свёклы (*Beta vulgaris* L.). // «Факторы экспериментальной эволюции организмов» Том 5. Київ: «ЛОГОС», 2008, с. 240–244.
5. Яблонка Е., Лэмб М. Эпигеном в эволюции: за пределами современного синтеза // Вісник Україн. Товар. Генетиків і Селекціонерів. 2008. Т.6. №2. С. 337–355.
6. Haldane J. Theoretical genetics of autopolyploids // J. Genet. 1930. V.32. P.359–372.
7. Rieger R., Michaelis A., Green M.M. Glossary of Genetics. Classical and Molecular. Berlin et al.: Springer Verlag, 1991. 553 p.
8. Stebbins G.L. Variation and evolution in Plants. Columbia Univ. Press, N.Y., 1950. 480 p.

The significance of genome stress and influence of cytoskeletons toxin substance on cells and formation in polyploidy plants was observed. The variability in the polyploidy plants are of the variants of epigenetic heredity.

МИХЕЕВ А.Н.

Институт клеточной биологии и генетической инженерии НАН Украины, Украина, 03143, г. Киев, ул. акад. Заболотного, 148, E-mail: mikhalex7@yahoo.com

МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ РАДИОРЕЗИСТЕНТНОСТИ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПРОЦЕСС

Первым прямым экспериментальным доказательством генетической детерминации радиорезистентности (ГДР) стало получение мутаций *E. coli*, приводящих к изменению радиоустойчивости. Из УФ-облученной взвеси клеток была выделена мутантная форма В/г, которая по уровню радиорезистентности (РР) значительно превосходила исходный штамм. Для эукариотов в настоящее время известно несколько десятков генов, влияющих на РР, многие из них картированы. При этом показано, что по геному они расположены случайно, не образуя кластеров, т.е. для них характерна нелокализованность. Кроме этого, система ГДР обладает рядом других свойств: полигенность, рецессивность (преимущественно), неспецифичность.

Нас, прежде всего, интересует филогенетический аспект РР, поэтому крайне важно проведение исследований по сравнительной РР биологических объектов, стоящих на разных ступенях филогенетического развития и различающихся по