

НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК БЕЛАРУСИ
Институт генетики и цитологии

ЖЕБРАКОВСКИЕ ЧТЕНИЯ
III
ПРЕОБРАЗОВАНИЕ ГЕНОМОВ

В.А. Кунах

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ ПЛАСТИЧНОСТЬ ГЕНОМА
КАК ОСНОВА АДАПТИВНОСТИ РАСТЕНИЙ

Минск
2011

Ответственный редактор
чл.-корр. А.В. Кильчевский

В.А. Кунах,
д.б.н., член-корреспондент
Институт молекулярной биологии и генетики НАН Украины,
Киев, ул. Академика Заболотного 150, 03627, Украина
E-mail: kunakh@imbg.org.ua

*Ученый совет ГНУ «Институт генетики и цитологии НАН
Беларуси» постановил в ознаменование неоценимого вклада
академика А.Р. Жебрака в развитие биологической науки раз в
два года проводить чтения, посвященные его памяти*

*Третьи Жебраковские чтения «Преобразование геномов»
состоялись 18 октября 2011 года*

Жебраковские чтения. III. В.А. Кунах. Онтогенетическая пластичность генома как основа адаптивности растений / Ин-т генетики и цитологии НАН Беларуси; отв. ред. А.В. Кильчевский. - Минск, 2011. - 56 с.

РЕЗЮМЕ

Рассмотрены современные данные об изменчивости генома соматических клеток растений в онтогенезе в процессе дифференцировки и в меристематических клетках, зависимость процессов изменчивости соматических клеток от генотипа и, особенно, влияние на эти процессы условий произрастания. Проанализированы причины, клеточные и молекулярные механизмы онтогенетической изменчивости генома, возникновения генотрофов и их особенности, адаптивность возникающих изменений, а также возможность наследования приобретенных признаков. Высказано и обосновывается положение о том, что растение – это система клеточных популяций, которая характеризуется пластичностью своего генофонда, в основе которого лежит пластичность генома соматических клеток, что при взаимодействии с клеточным отбором обеспечивает адаптивность растения как целостного организма и создает возможность наследования (передачи потомкам) адаптивных геномных изменений, приобретенных в течение онтогенеза. Большинство таких изменений является эпигеномными, поскольку они, очевидно, не затрагивают генетический код и, в принципе, являются обратимыми, что особенно ярко проявляется в процессах дедифференцировки – редифференцировки.

DEVELOPMENTAL GENOME PLASTICITY AS A BASIS FOR PLANT ADAPTABILITY

V.A. Kunakh,
D. Sc. , corresponding-member
Institute of Molecular Biology and Genetics of NAS of Ukraine
150, Zabolotnogo Str., Kyiv- 143, Ukraine 03680
E-mail: kunakh@imbg.org.ua

SUMMARY

Up-to-date data on developmental genome variability in plant genome cells in the course of differentiation and in the meristematic cells with particular emphasis on contribution to these processes of conditions for vegetation have been reviewed. Causes, cell and molecular mechanisms underlying developmental genome variation, genotroph generation and their peculiarities, adaptability of the resultant changes as well as possibility for inheritance of the acquired traits were analyzed. Statement that plant presents the system of cell populations which is distinguished by the plasticity of its genofond allowing upon interaction with cell selection to ensure plant adaptability as a holistic organism and provide the possibility for inheritance (transfer to offspring) of adaptive genome changes acquired during development was argued and substantiated. Most of such changes may be epigenomic inasmuch as these apparently fail to affect the genetic code and in principle may be reversible which is especially remarkably seen in the course of dedifferentiation - redifferentiation.

Введение

Высшие растения, являясь прикрепленными организмами, выработали мощные и эффективные механизмы защиты от воздействий стрессовых факторов, действующих как на организменном, так и на популяционном уровне. Процессы приспособления популяций растений к существующим условиям среды, особенно изменения генетической структуры популяций, давно, активно и успешно изучаются, здесь накоплено колоссальное количество как фактических данных, так и обобщений и теоретических постулатов (1-12).

Не намного менее многочисленные результаты изучения процессов адаптации на уровне отдельного организма свидетельствуют, что в ответ на неблагоприятные флуктуации экологических факторов (засуха, затопление, экстремальная температура, засоление, острый недостаток или избыток некоторых макро- и/или микроэлементов, неблагоприятное освещение, инфицирование патогенами, антропогенное загрязнение, прежде всего тяжелыми металлами и ксенобиотиками, механические повреждения и др.) в растениях происходят структурные и метаболические перестройки, которые препятствуют стрессу. Различные стрессорные сигналы изменяют генную экспрессию в направлении индуцирования или угнетения синтеза специфических метаболитов, прежде всего белков – структурных или ферментов специфических метаболических путей. Индуцированное внешней средой перепрограммирование клеток во время адаптации свидетельствует об онтогенетической пластичности как о характерном свойстве растений (10, 13, 14).

Примеров изучения молекулярных механизмов адаптации к изменяющимся условиям среды в литературе имеется множество (6, 15-20). Накопленные данные свидетельствуют о том, что реакция может быть краткосрочной (например, синтез защитных молекул против стресса) и длительной (фенотипическая пластичность со сменой программ развития), поскольку ткани растений, как правило, обладают тем преимуществом, что не имеют жестко установленного плана развития. Отвечают за эти реакции эпигенетические системы, которые являются частью эстафеты от фиксации “предчувствия” изменения в окружающей среде до изменения в генной экспрессии. Способность эпигенетических си-

стем изменяться быстро и обратимо, сохраняя при этом потенциал к сохранению стабильной “памяти” в течение многих клеточных поколений, объясняет гибкость реакции растений на внешнюю среду. Возможно, поэтому эпигенетические системы растений сложны и содержат целый ряд уникальных составных, которых нет у других эукариот.

В основе известных на сегодня клеточных и молекулярных механизмов защиты растений от воздействия стрессовых факторов, адаптивности и гомеостатичности на уровне отдельного организма лежит, по нашему мнению, такое основополагающее свойство, как высокая пластичность генома соматических клеток, которая четко выявляется в онтогенезе. Пластичность генома растений обуславливает тотипотентность (переключение морфогенетических программ, например, с целью восстановления поврежденных органов или организма в целом) и регулируемую (адаптивную) изменчивость генома в онтогенезе (в том числе появление генотрофов), а также высокую частоту, на первый взгляд, ненаправленных геномных изменений в условиях воздействий, выходящих за пределы нормы реакции генотипа.

Молекулярные механизмы пластичности в организации генома, меняющиеся в зависимости от потребностей клетки и условий ее функционирования, и, особенно, при отклонениях, вызванных непредвиденными стрессовыми условиями, что позволяет клетке эффективно избегать гибели, детально рассмотрены в книге (15). Имеются и более поздние детальные обзорные публикации в этой области (6, 14, 16-20). Однако, в этих работах практически не анализируются хромосомные изменения и количественные изменения ДНК, играющие не менее важную роль, чем другие, «классические» составляющие эпигенетической системы растений, так называемые «три столба» (tree pillars) эпигенетики: метилирование ДНК (цитозиновых и адениновых оснований), хроматина (гистоновых белков и их посттрансляционных модификаций) и РНК – «мира РНК» (прежде всего обоих типов малых РНК – малых интерферирующих РНК (siRNA) и микро РНК (mi RNA) (21-25).

Рассмотрим особенности проявления пластичности генома растений, выражающиеся, прежде всего, в изменениях числа хромосом, количества ДНК, отдельных ее фракций, повторов и последовательностей в норме и при воздействии различных биотических и абиотических факторов среды, адаптивности происходящих в онтогенезе геномных преобразований и возможной передачи адаптивных изменений, возникших в соматических клетках, в половых поколениях. Ограничимся анализом изменчивости лишь ядерного генома, отметив, что внеядерный геном и его пластичность определенно играет существенную роль в адаптив-

ных процессах растительных организмов (24-26), но это может быть предметом другого специального исследования.

1. Изменчивость генома соматических клеток в онтогенезе

Стабильность генома, прежде всего, постоянство числа хромосом – фундаментальное биологическое явление, которое обуславливает стабильную передачу генетической информации в поколениях. Не менее фундаментальной особенностью генома есть также его способность к изменчивости. Например, в течение онтогенеза у большинства видов высших растений в соматических клетках происходят различные геномные изменения, наиболее широко распространена полиплоидизация клеток в процессе их дифференцировки. Это явление принято называть полисоматией (27).

Полиплоидизирующие митозы начинаются, как правило, уже в дистальных слоях апикальной меристемы. Видовое число хромосом сохраняется в большинстве случаев неизменным лишь в клетках зародышевого пути, что и обеспечивает генетическое (кариотипическое) постоянство вида. Однако и в апикальных меристемах, клетки которых в процессе онтогенеза формируют генеративные органы и гаметы, нередко происходят изменения числа хромосом, приводящие к явлению, обозначаемому термином «миксоплоидия». Очевидно, неизменным число хромосом остается лишь в ствольных клетках, которые локализованы в центре корневой или стеблевой меристемы. Количество ствольных клеток небольшое (рис. 1).

Например, у арабидопсиса организующий центр ствольных клеток корня состоит из четырех клеток центра покоя, которые редко приступают к делению. Эти клетки окружены одним слоем ствольных клеток, которые делятся, образуя две дочерние клетки, одна из них возобновляет ствольную клетку, а вторая вносит вклад в формирование зрелых тканей корня (рис. 1, Б). Молекулярные механизмы, отвечающие за спецификацию и поддержание ствольных клеток в стебле и корне, детально рассмотрены в работе (29). (См. также: 25, 28).

Уже к концу прошлого столетия полиплоидизация специализированных тканей и органов, формирующихся в процессе онтогенеза растений, была известна для подавляющего большинства представителей разных видов растений. Типичные примеры этого явления приведены на рис 2-4, а наиболее распространенные механизмы полиплоидизации – на рис 5.

На сегодня твердо установлено влияние на эндоредупликацию дифференцирующихся соматических клеток кроме внутренних факторов (главным образом – особенностей генотипа), также факторов окружающей среды: света, температуры, питания и др. (27, 33-37). В результате

растения являются, как правило, полисоматическими организмами, состоящими из миксоплоидных тканей, ядра которых содержат чаще всего 2С-32С ДНК, а также некоторых соматических тканей, состоящих из диплоидных клеток. В результате эндоредупликации в соматических клетках происходит ускорение роста полисоматического растения (38). Характерным и хорошо изученным примером здесь может служить арабидопсис (39).

Накопленные в последние годы данные свидетельствуют о том, что в процессе дифференцировки происходит не только мультипликация генома, но и избирательная репликация, амплификация, деамплификация определенных повторов ДНК (редукция их численности), диминуция хроматина, амитозы и цитомиксис, политенизация хромосом и удаление избыточных копий хроматид из клетки и другие изменения, которые количественно и качественно затрагивают как весь геном, так и определенные его последовательности. Эти явления описаны, главным образом, для дифференцирующихся и дифференцированных клеток подавляющего большинства представителей высших растений. На их проявление также влияют не только генотип, но и условия произрастания.

Конкретные примеры разнообразия уровня, типов и механизмов геномных изменений, происходящих в онтогенезе, детально рассмотрены в ряде обзоров и монографий (13, 15, 16, 20, 27, 33, 34, 36, 37, 40-43).

2. Изменчивость генома клеток меристемы

Накоплено громадное количество экспериментальных данных относительно изменчивости генома растений, прежде всего содержания ядерной ДНК и количества хромосом, выявлены основные факторы эволюции их кариотипа. Установлено, что эволюция растительных форм происходит в значительной мере путем изменения уровней пloidности на основе процессов полиплоидизации и деплоидизации в пределах биологически оптимального уровня пloidности (37, 44-46). Наряду с фактом видового постоянства числа хромосом широко известна изменчивость их количества в онтогенезе, которая проявляется во многих случаях и в меристемных тканях.

Вследствие геномной изменчивости соматических клеток возникают организмы с разным фенотипическим проявлением этой изменчивости. Соответственно, к таким организмам применяют разные термины – мозаики либо химеры. Однако определить принадлежность организма к той или иной группе у растений без генетического анализа не всегда просто, вследствие чего часто происходит путаница в терминах. В нашей работе использована общепринятая для растений терминология, а именно:

химеры – организмы, состоящие из клеток или клеточных систем,

отличающихся по генотипу (идиотипу); они бывают периклиналильные (гапло-, ди-, трихламидные), мериклиналильные и секториальные;

мозаики – организмы, содержащие смесь нормальных и генетически измененных клеток и тканей;

миксоплоиды – организмы со смешанными полиплоидными и неплоидными клетками (тканями); отдельный (частичный) случай мозаик (см.: 36, раздел 4.2).

2.1. Химеры

Химеры возникают вследствие гибридизации, механических повреждений, прививок, вегетативного размножения, при обработке мутагенами, другими факторами, которые вызывают появление мутаций и/или индукцию транспозиций мобильных генетических элементов в соматических клетках; встречаются они также среди растений-регенерантов (36, 40, 47-49).

Образовавшиеся химеры, в том числе цитологические, распространены среди вегетативно размножаемых растений, поскольку только при этом способе размножения химерность может сохраняться на протяжении нескольких поколений. В случае полового размножения возможно наследование химерности, возникающее вследствие нестабильности аллелей, обусловленной наличием мобильных генетических элементов. Как известно, наследование признаков, кодируемых такими генами, не подпадает под законы Менделя, и описывается как нестабильная мутация.

Химеры, особенно периклиналильные, характеризуются многими хозяйственно ценными признаками, поэтому представляют интерес для практического использования (они более стабильны). Это касается, прежде всего, растений, размножающихся вегетативно, и многолетних садовых и овощных культур. Они часто выращиваются в качестве декоративных растений.

В последнее время показано, что химеры могут быть также удобной моделью для изучения особенностей функционирования, в частности, взаимодействия генов в онтогенезе. Однако, целенаправленные поиски химер в природе и их экспериментальное получение (как и изучение) проводятся недостаточно интенсивно, что обусловлено как сложностью их получения и идентификации, так и длительного сохранения в культуре. (Детальнее см. 36, 40).

2.2. Мозаики и миксоплоиды

На сегодня уже практически нет сомнений в том, что явление миксоплоидии для большинства изученных видов как покрытосеменных, так

и голосеменных растений, скорее правило, чем исключение. Она характерна как для культурных, так и для дикорастущих растений. Например, у апомиктов многих видов *Asteraceae* миксоплоидия составляет 30–60% от числа изученных растений (50, 51). Частота встречаемости миксоплоидов у ряда представителей крестоцветных довольно высока, например, у горчицы черной *Brassica nigra* частота миксоплоидных растений превышает 60%, что связывают с высокой пластичностью их генома, повышающей адаптивность растений (52).

Считается, что миксоплоидия встречается чаще и ее уровень выше у представителей семейств с мелкими хромосомами, а особенно значительная часть миксоплоидных форм – это полиплоиды и гибриды. Поскольку гибридизация, как уже твердо установлено, нарушает генетический баланс, то, очевидно, что у таких организмов нарушается внутритканевой и внутриклеточный гомеостаз, особенно в первых поколениях. Это обуславливает значительное усиление мутабельности соматических клеток и как одно из следствий – миксоплоидию и анеуплоидию (50, 51).

Миксоплоидия часто свойственна гетерозисным гибридам и множеству декоративных растений полиплоидного и гибридного происхождения. Она способна повышать адаптивный потенциал растений, особенно в неблагоприятных условиях произрастания (3, 52–55). Интересным здесь может быть пример результатов, полученных при изучении самофертильности у пыльцестерильных растений сахарной свеклы. В частности, было показано, что образование семян у таких растений происходит путем агамоспермии. У них археспориальный комплекс представлен миксоплоидной популяцией клеток, которая формируется клетками с диплоидным и тетраплоидным наборами хромосом. Именно из тетраплоидных клеток формируются зародышевые мешки с диплоидным числом хромосом, способные к партеногенетическому развитию (56). Возможно, описанные и еще неизвестные положительные эффекты, присущие миксоплоидным формам, способствуют их преобладающему распространению в природе, особенно при неблагоприятных условиях произрастания, и поэтому миксоплоидия присуща многим высокопродуктивным коммерческим сортам, а также некоторым сорнякам. (Детали см. 36).

2.3. Гибриды и полиплоиды

В мире растений экологический успех во многих случаях обуславливается гибридизацией и появлением полиплоидных форм. Последние молекулярно-генетические исследования подтвердили, что эпигенетические изменения, индуцированные гибридизацией, имеют непо-

средственное отношение для выживания и/или адаптации (17, 18). В частности, в природе постоянно наблюдается как межвидовая, так и межпопуляционная гибридизация, в том числе и между культурными растениями и сорняками, что значительно ускоряет эволюцию инвазивных видов (18, 52, 57, 58).

Сегодня считается, что именно полиплоидизация является магистральным путем эволюции геномов растений. Успех полиплоидов, в том числе вновь образованных, объясняется высоким уровнем пластичности структуры их генома, которая проявляется в толерантности к изменению числа хромосом (анеуплоидии и полиплоидии, в том числе амфилоидии), размера генома, мобильности (ретро)транспозонов, инсерций, делеций и эпигеномного реструктурирования. Способность переживать крупномасштабные изменения, часто в течение одного или нескольких поколений, связана с реструктурированием транскриптома, метаболома и протеома и может приводить к измененному фенотипу и экологии. Вследствие этого, индуцированные полиплоидией изменения могут генерировать организмы, способные использовать новые ниши или превышать предковые виды. Считается, что именно поэтому полиплоидизация является главной движущей силой, лежащей в основе дивергенции покрытосеменных и их биоразнообразия (59).

Геномные исследования последнего времени показали, что полиплоиды распространены в природе намного шире, чем считалось 10–15 лет тому назад. Многие виды, кариотипы которых в метафазе митоза и мейоза выглядят как диплоидные и которые в процессах мейотических делений ведут себя как диплоиды, в действительности представляют собой полиплоиды, чаще всего – сегментные алополиплоиды. Такие полиплоиды получили название палеоплоидов. С учетом палеоплоидов можно считать, что предки не менее 90% видов современных цветковых растений прошли один или даже несколько раундов полиплоидизации (44, 60). Пересматривается также роль аутополиплоидов – в последнее время считается, что они влияют на эволюцию и видовое разнообразие больше, чем предполагалось ранее (45, 46).

Некоторым видам свойственны внутривидовые, и даже внутрисортные полиплоидные серии, особенно часто встречаются они среди злаков и декоративных форм растений. Например, много видов пастбищных трав формируют полиплоидные комплексы, среди которых большая часть анеуплоидов и растений с непарными уровнями пloidности, многие из них являются сегментными алополиплоидами. Такая структура популяции поддерживается объединением половой и апомиктической форм размножения (50, 51).

В то же время известно, что гибридное и полиплоидное состояние ге-

нома сопровождается повышенным уровнем его нестабильности, в том числе и эпигенетической нестабильности (18, 44, 60). Именно к характерным особенностям недавно сформированных аллополиплоидов относится свойство нестабильности их генома и быстрая его перестройка (61). Это показано, в частности, на примере только что полученных полиплоидных гибридов *Brassica*, у которых наблюдали многочисленные хромосомные перестройки и потерю фрагментов в течение пяти половых поколений; обнаружены геномные изменения через некоторое время после получения аллополиплоидов пшеницы, арабидопсиса и др. Недавно показано, что у созданных на основе межвидовых гибридов от скрещиваний культурного подсолнечника с многолетними видами рода *Helianthus* интрогрессивных линий нестабильность генома наблюдается даже после многолетнего инбридинга (в поколениях F_8 - F_{12}). В потомствах различных комбинаций межвидовых скрещиваний выявлены идентичные полиморфные варианты запасного белка семян гелиантина и фрагментов ДНК, гомологичных структурным генам функционально важных белков, что указывает на неслучайный характер изменчивости генома межвидовых гибридов (62). Неслучайный, можно даже сказать закономерный, характер крупных геномных (хромосомных) перестроек у подсолнечника наблюдался сразу же после гибридизации даже на диплоидном уровне, эти перестройки у искусственных гибридов возобновляются. Авторы считают, что именно отбор способствует особым комбинациям генов (вследствие хромосомных перестроек) и геномным перестройкам (63).

Как подчеркивается в обзоре (44), у большинства изученных на сегодня аллополиплоидов наблюдали быстрые перестройки генома, причиной которых считается гибридизация. Транспозоны, которые находятся в репрессированном состоянии у каждой родительской генеалогической линии, активируются у гибридов, облегчают движение генов и способствуют неравному кроссинговеру. Было показано, что малых интерферирующих РНК (siRNA₃) материнского происхождения недостаточно для репрессии ретротранспозонов в отцовском геноме гибрида *Arabidopsis thaliana* × *A. arenosa* (64), а дивергенция центромер и центромерных гистонов может приводить к нарушениям сегрегации и нерасхождению хромосом у гибридов (65).

2.4. Балансирующая спонтанная полиплоидия

В соматических клетках отдаленных гибридов во многих случаях отмечено спонтанное умножение хромосомных наборов. Первый пример такого умножения был описан для рода *Primula* в случае скрещивания *P. floribunda* ($n=9$) и *P. verticillata* ($n=9$), когда у стерильного ги-

брида из $2n=18$ возник фертильный с константными признаками побег с $2n=36$, из которого получили новую форму примулы – *P. kewensis*. Классическим примером спонтанного возникновения амфидиплоидов при межродовых скрещиваниях является рафанобрассика, полученная Г. Карпеченко в 1927 г. (ряд других примеров приведены в (36, раздел 4.2.3). Это явление было названо балансирующей спонтанной полиплоидией (66).

В случае спонтанной полиплоидии, в результате которой гибрид становится фертильным, неясно, происходит регуляция случайно или она возникает вследствие «регулирующих усилий» организма, т.е. является результатом физиологических процессов, происходящих в организме, и обуславливающих эту регуляцию. Одним из механизмов таких «регулирующих усилий» может быть наличие генетических локусов (определенных генов), определяющих, например, блокаду цитокинеза и активирующихся или мутирующих в результате отдаленных скрещиваний, как это описано, например, в случае формирования диплоидных яйцеклеток у гибридов картофеля (67). Позже было четко доказано, что диплоидные гибриды с необычайно высокой частотой образуют не редуцированные гаметы (имеющие тот же набор хромосом, что и соматические клетки), тем самым значительно увеличивая уровень образования аллополиплоидов (68).

Нарушение митозов и нестабильность числа хромосом в соматических тканях настолько характерны для отдаленных гибридов, что это используется для определения гибридного происхождения растений. Вследствие таких нарушений происходит не только удвоение гибридного генома, но и элиминация хромосом одной из родительских форм гибрида, распад сложного гибридного ядра на простые геномы. Например, при гибридизации амфиплоидов *Triticale* ($2n=42$) × *Agrotriticum* ($2n=70$) в мейозе часто встречаются многоядерные клетки – синцитии, содержащие от 2 до 13 ядер. Эти ядра делятся независимо одно от другого, что является результатом распада сложного ядра на простые геномы (69). Рассмотрим эти явления более детально.

2.5. Элиминация и редукция хромосом

Один из механизмов появления клеток с уменьшенным количеством хромосом есть «развал» полиплоидного ядра – явление «гипоплоидного роста», открытое Б.Н. Сидоровым и Н.Н. Соколовым (70), заключающееся в лизисе отдельных хромосом и даже ядер с сильными нарушениями хромосомного баланса. «Гипоплоидный рост» является причиной появления в соматических тканях любого числа хромосом: n , $3n$, $5n$, $7n$ и т.д. и безъядерных клеток как следствие блокады веретена деления.

У автотетраплоидной формы посевной гречихи В.В. Сахаровым установлено погеномное уменьшение хромосомных наборов вследствие соматической редукции (мейозоподобных делений) в клетках соматических тканей. Подобное явление выявлено также в соматических клетках полиплоидов кавказской ромашки (71). Авторы отмечают, что в основе погеномного расхождения, кроме соматической редукции, может быть и другой механизм, поскольку у тех же растений отмечено погеномное увеличение исходных хромосомных наборов.

Изменение числа хромосом в меристемных тканях в течение онтогенеза полиплоидных растений можно продемонстрировать на примере работы, выполненной с использованием полиплоидных форм редиса (72). У триплоидных растений на протяжении около месяца проходит «бесплодное» цветение (цветы опадают, и стручки не образуются), в дальнейшем наблюдается массовое образование стручков. Цитологический анализ побегов, на которых образовывались стручки, показал их миксоплоидную природу: клетки содержали диплоидные и тетраплоидные наборы хромосом. Схожую смену количества хромосом отмечено в онтогенезе гексаплоидных и октаплоидных растений, в молодых побегах которых в конце вегетации появлялись клетки с тетраплоидными и диплоидными наборами хромосом. Механизмом такой саморегуляции автор считает соматическую редукцию. Следует отметить, что примеры постепенной нормализации мейоза и, как следствие, формирование жизнеспособных семян в процессе увеличения возраста отдаленных гибридов и степени их развития описаны во многих случаях. Существенное влияние на эти процессы могут оказывать условия окружающей среды, в частности, температура (см. 73, саму работу и ссылки).

У тетра-, гекса- и октаплоидных форм люцерны выявлены митотические деления, напоминающие мейоз. Количество клеток, делящихся таким образом, зависит от степени пloidности материала и колеблется в пределах 0,26-3,13%. Подобные явления, подтверждающие реальность соматической редукции числа хромосом, наблюдали в разных тканях как полиплоидных, так и диплоидных растений многих видов. На сегодня это достаточно подтвержденный факт как для интактных растений, так и для клеток, выращиваемых в культуре *in vitro* (36, 74, 75).

Следует подчеркнуть, что, по мнению ряда исследователей, соматическая редукция возникает как причина либо следствие соматического эмбриогенеза, она может иметь адаптивные функции регулирования уровня пloidности соматических клеток в природе (76, 77), может индуцироваться различными физическими и химическими факторами, прежде всего – фитогормонами (36, 75).

У аллополиплоидов может происходить развал сложного гибридного ядра на простые геномы. В частности, А.Ф. Шульдин показал, что изменчивость у гибридов в случае отдаленных скрещиваний может проявляться в форме расщепления на исходные виды вследствие бурного мутационного процесса. Он предположил, что с помощью отдаленной гибридизации можно расщепить ядро сложного генома эволюционно старых видов. Автор приводит пример, когда вследствие скрещивания мягкой пшеницы *Triticum aestivum* с рожью *Secale cereale* образуются растения пшеницы, схожие с видом *T. dicoccum*. Он объясняет это расщеплением ядра клетки *T. aestivum* (геном AABBDD) и отделением ядра с геномом A₁A₁V₁V₁, свойственным *T. dicoccum* (78). Подобное явление наблюдали и в других случаях, например, у гибридных сортов вишни (79).

Для ряда гибридов характерно явление элиминации хромосом одной из родительских форм. У разных отдаленных гибридов элиминация происходит достаточно быстро – в течение нескольких клеточных делений после оплодотворения, хотя описаны случаи, когда элиминация хромосом одного из родителей может длиться несколько половых поколений (например, у гибридов мягкая пшеница x маис (80), может быть неполной (у гибридов овес x кукуруза) (81). Примеры такой элиминации и ее цитологические механизмы у разных гибридов приведены в обзоре (40) и в монографии (36).

Давно известно, что поведение хромосом (асинапсис, десинапсис, гомеологическое спаривание, частота хиазм, морфология хромосом, их элиминация, нерасхождение В-хромосом и др.) находятся под генетическим контролем (ссылки см. в работе (82)). Однако молекулярные механизмы, в частности молекулярные основы элиминации хромосом, практически не изучены. Одним из возможных объяснений является эпигенетическая дисфункция центромер элиминируемых хромосом у гибридов, которая сказывается на стабильности поведения хромосом на митотическом веретене. В частности, показано, что геном-специфическое удержание или потеря хромосом у гибридов *Orychopragmus violaceus* x *Brassica carinata*, у разных межвидовых гибридов и синтетических гексаплоидов *Brassica* ($2n=54$, AABBCC), являются видоспецифическими, находятся под генетическим контролем и связаны с ядрышковым доминированием. Предполагается, что преимущественная экспрессия генов центромерных белков одного родителя (например, центромерного гистона H3) связана с хромосомной стабильностью у отдаленных гибридов и ядрышковое доминирование способствует образованию центромеро-специфических белков родителя-донора рРНК и стабильности его хромосом (82). Эффект положения хромосом в ядре также играет роль в их будущей судьбе. Последнее может быть связано с тем,

что у растений, очевидно, существуют разные ядерные территории, характеризующиеся транскрипционной активностью или неактивностью (см. обзоры 17, 18).

Таким образом, элиминация хромосом особенно характерна в случае отдаленных скрещиваний. При этом элиминируют преимущественно специфические хромосомы или гены. Наиболее яркие случаи широко используют для получения гаплоидов (см. ниже).

2.6. Изменчивость последовательностей ДНК

Гибридизация, как и полиплоидия, во многих случаях приводит к повышению частоты мутаций, в основе которых лежат инсерции, открытые Б. Мак-Клинток на кукурузе. Это явление названо «транспозиционный взрыв» и обусловлено «геномным стрессом» (83). В результате у отдаленных гибридов отмечены не только разные хромосомные аномалии – в их потомстве установлен активный формообразующий процесс.

У гибридов значительные геномные изменения проявляются на молекулярном уровне. Так, для межлинейных гибридов кукурузы в F_1 характерна нестабильность содержания ядерной ДНК. При этом у гибридов с высоким гетерозисным эффектом количество ядерной ДНК несущественно отличается от среднеродительской, а у большинства гибридов с низким гетерозисным эффектом ее количество больше на ~ 5%. У гетерозисных гибридов кукурузы и пшеницы выявлено изменение соотношения отдельных семейств повторяющихся последовательностей за счет возрастания фракции среднечастотных повторов ДНК. У гетерозисного ячменя показано появление новых С-блоков гетерохроматина на хромосомах, снижение полиморфизма С-блоков, количества ДНК на геном, содержания рибосомных генов. На примере ржано-пшеничных амфиплоидов и их хромосомно-замещенных линий показано увеличение полиморфизма по наличию и величине гетерохроматиновых блоков хромосом ржаного генома как у гибридов $F_1 BC_1$, так и у нестабильных генотипов хромосомно-замещенных линий $F_6 BC_1$, что авторы объясняют активацией мобильных генетических элементов (84).

Изменчивость ДНК установлена и для других аллополиплоидных гибридов. В частности, на примере хлопчатника *Gossypium hirsutum* было установлено, что у природных аллоплоидов происходят процессы дупликации генов, сопровождающие полиплоидизацию и развивающиеся независимо один от другого (85).

Изучение количества копий генов семейства *Adh* у диплоидного и тетраплоидного хлопчатников рода *Gossypium* показало, что происходят не только процессы дупликации, но и снижение количества генов. Структура генов такого семейства динамична. Динамические из-

менения количества копий характерны для ядерных генов и важны для понимания эволюции ортологии (продолжения эволюции генов в одном определенном направлении) и изменения функции генов (86). Кроме того, у полиплоидных форм довольно распространены делеции определенных аллелей, что объясняется гомозиготизацией многих субхромосомных регионов, выявляющей у полиплоидов инбредную депрессию (87).

У тритикале и полиплоидных пшениц, в том числе у природных форм, возрастание уровня пloidности сопровождается снижением количества ДНК на основное число хромосом. Это снижение, не вызванное анеуплоидией, является природным процессом и генетически детерминировано. Перестройки происходят вследствие накопления нуклеотидных замен и изменения части гомологических последовательностей ДНК, в частности, элиминации видоспецифических повторов. Как следствие, геномы аллополиплоидных гибридов не всегда представляют простую сумму геномов родительских форм, а являются результатом перестройки полинуклеотидных последовательностей ДНК. Были получены цитологические данные с применением дифференцированной окраски хромосом и других современных методов, подтверждающих возможность подобных перестроек, наблюдающихся не только у отдаленных, а и, как уже отмечалось выше, у межсортовых гибридов, например, у ячменя, у сахарной свеклы и др. (Ссылки и детали см. 36, 40).

Таким образом, быстрые геномные изменения у растений после полиплоидизации и гибридизации – твердо установленный факт. Имеются четкие многочисленные свидетельства элиминации последовательностей ДНК у большого количества гибридов, включая *Triticum*, *Aegilops*, *Secale* и др., как диплоидных, так и полиплоидных (88, 89). Элиминация последовательностей ДНК была перманентной, при этом не было выявлено химерных тканей. Удивляет то, что элиминация последовательностей была постоянной, а характер последовательностей был одним и тем же у всех индивидуумов одного и того же поколения одной и той же гибридной комбинации. Характер элиминируемых последовательностей не изменялся, если даже скрещивания проводили повторно при участии иных родителей. Эти последовательности были представлены как высоко-, так и малокопийными последовательностями.

Интересно, что при некоторых скрещиваниях у разных родительских геномах имело место не случайное количество элиминируемых последовательностей (89). Точный механизм, индуцирующий элиминацию подобного типа, остается неизвестным. Возможно, эти геномные изменения являются результатом активации транспозонов у гибридов, которые приводят к транслокациям и другим перестройкам (см., например, 62), но постоянство элиминации последователь-

ностей по этому механизму объяснить трудно (детальнее это явление рассмотрено в обзоре: 18).

Таким образом, в природе значительно распространены полиплоидные и гибридные растения, что обусловлено рядом их преимуществ. Вместе с тем, изучение таких растений (особенно отдаленных гибридов) показало, что за редким исключением (см., например, 57), им свойственны разные геномные перестройки и аномалии, выявляющиеся как на молекулярном, так и на хромосомном уровне. Вследствие часто наблюдаемых процессов элиминации генома одного из родителей могут образовываться гаплоидные формы растений. На основе этого явления отработана и широко используется технология получения гаплоидов, это так называемый «метод гаплопродюсеров» (см. 36, раздел 6.2).

3. Хромосомная изменчивость гаплоидов

Природная гаплоидия – явление редкое, однако постоянно встречающееся у многих видов растений. Обычно частота встречаемости гаплоидов не превышает 0,1 %, однако известны случаи, когда она может составлять 15 %. При этом наряду с «чистыми» гаплоидами описаны также миксоплоидные растения, содержащие как гаплоидные, так и диплоидные клетки, доля которых может различной (36, раздел 4,2).

Гаплоидные клетки возникают вследствие соматической конъюгации хромосом, сопровождающейся «выпадением» их репликации в отдельных клеточных циклах, что, возможно, обусловлено действием определенных генов. Другой путь образования гаплоидов – это индукция «матроклиных гаплоидов», развивающихся из яйцеклеток. Например, линия Stock 6 кукурузы во время самоопыления образует в потомстве около 3,2 % гаплоидных растений. Известны и другие факторы, дающие возможность получать в среднем 6,5 % семян кукурузы с гаплоидными зародышами (90).

Недавно показано, что при апомиксисе (агамоспермии), который является одним из вариантов семенной репродукции у сахарной свеклы, в агамоспермных семенах потомства пыльцестерильных растений наблюдается высокая частота встречаемости семян с гаплоидным набором хромосом в ядрах. Частота выявления таких семян может быть на 4-5 порядков выше, чем частота встречаемости гаплоидов в семенных партиях, полученных у пыльцефертильных растений свеклы (91, 92).

Гаплоидные формы, как правило, стабильны, что продемонстрировано на примере томатов, ризины, спаржи, перца, табака, кукурузы и многих других растений. Однако, у многих из них в процессе роста и развития гаплоидных зародышей только небольшое количество клеток остается гаплоидным. Так, у ячменя сорта *Bryce* у 1-миллиметрового

зародыша 58 % клеток гаплоидные, а в 1,5 мм – только 9 %; остальные клетки диплоидные (93).

В меристеме спонтанных гаплоидов наблюдаются также хромосомные аберрации, уровень которых во многих случаях превышает таковой у диплоидов. Нарушения митоза приводят к появлению клеток с числом хромосом, отличающимся от гаплоидного (в том числе диплоидных). Диплоидные клетки и даже репродуктивные диплоидные органы выявлены у гаплоидов кукурузы, проса, табака, томатов, сахарной свеклы и других растений (94, 95).

Характерным для гаплоидов является наличие в меристемных тканях анеуплоидных клеток, иногда гипогаметоидных (иными словами, у гаплоидов, наряду с процессами увеличения количества хромосом наблюдается их редукция). Интересно в этой связи вспомнить о том, что были выявлены организмы с числом хромосом, меньшим гаплоидного (94). Однако это явление, очевидно, может быть присуще только видам полиплоидного происхождения.

Итак, у гаплоидных форм организмов, полученных разными методами, наблюдается изменчивость количества хромосом в меристемных тканях вследствие увеличения числа геномов по типу балансирующей спонтанной полиплоидии (см. выше), за которую отвечают, очевидно, определенные гены. Однако частота спонтанной диплоидизации не всегда приводит к фертильности гаплоидов, хотя при апомиктическом размножении семенная продуктивность гаплоидных растений может быть достаточно высокой, как это, например, показано для сахарной свеклы, гаплоиды которой формировали как гаплоидные, так и диплоидные семена (удвоенные гаплоиды?) (95).

4. Дополнительные или В-хромосомы

У многих растений и животных помимо хромосом основного набора существуют так называемые сверхкомплектные, дополнительные или В-хромосомы.

В-хромосомы найдены во всех основных группах эукариот – у более чем 1300 растений, у 500 видов животных, у 10 видов грибов (цит. по: 96). Наличие В-хромосом является не обязательным, у большинства видов они присутствуют не у каждого организма и не во всех популяциях, и даже не во всех клетках одного и того же организма. Например, в *Aegilops mutica* нет В-хромосом в корнях (97).

Наиболее полные данные, включающие всю классическую литературу о В-хромосомах, приведены и проанализированы в известной книге (98). В обзорах, вышедших позднее, анализировались преимущественно, молекулярно-биологические данные по В-хромосомам, как расте-

ний, так и, преимущественно, животных (96, 97, 99-102).

От хромосом основного набора В-хромосомы отличаются по следующим параметрам:

- имеют меньшие размеры;
- часто точечной формы;
- хуже окрашиваются в случае цитологических исследований;
- их центромеры часто дефективные;
- в большинстве случаев они гетерохроматинизированы и содержат преимущественно повторяющиеся последовательности ДНК;
- их количество нестабильно и разное у разных организмов одной популяции, а также может изменяться от единицы до нескольких десятков в разных клетках одного и того же организма;
- располагаются они, как правило, на периферии метафазной пластинки;
- в мейозе не конъюгируют с хромосомами основного набора;
- наследуются нерегулярно;
- показатель их трансмиссии часто выше 0,5, то есть они обладают способностью накапливаться до, во время и после мейоза.

Дополнительные хромосомы относятся, как правило, к двум морфологическим типам: метацентрическому (B_1) и субметацентрическому (B_2) (рис. 6), хотя теперь их описано до 30 различных типов, а у насекомого плавучей кобылки известно уже свыше 70 морфотипов добавочных хромосом (96).

Общее представление об инертности В-хромосом подтверждается не только тем, что большинство из них гетерохроматиновые, но и данными об отсутствии или низкой транскрипционной активности. Тем не менее, немало В-хромосом обнаруживают транскрипционную активность, большинство В-хромосом содержит кластеры генов рибосомной РНК, часть которых является транскрипционно активной. В В-хромосомах выявлены также некоторые регуляторные и другие структурные гены. Некоторые эффекты В-хромосом можно объяснить непосредственно продуктами их генов.

Накоплены данные о том, что В-хромосомы могут влиять на множество клеточных процессов. При этом у одних видов наличие В-хромосом заметно не влияет на морфологию растений, у других их влияние на фенотип может быть существенным. В частности, у валерианы *Valeriana officinalis* растения, содержащие В-хромосомы, отличаются по многим гистологическим, анатомическим и биохимическим признаками. У гаппопантуса *Haemaphysalis gracilis* В-хромосомы влияют на цвет семян, а у зерновых злаков, в частности, у кукурузы, растения с В-хромосомами нередко характеризуются наличием полосатости листьев.

Влияние В-хромосом может быть вызвано или их наличием, или активностью генов, находящихся в них. Например, В-хромосомы подснежника осеннего *Scilla autumnalis* и шнитт-лука *Allium schoenoprasum* изменяют экспрессию (спектр белков) изоферментов эстераз и белков эндосперма соответственно. Установлены изменения состава запасющих белков в семенах ряда видов лядвенца *Lotus L.*, содержащих такие хромосомы, количества фенолов в листьях африканского проса *Pennisetum glaucum* и т.д. (Ссылки на эти и другие подобные исследования см. в обзоре 99, а также в работе 103).

У многих видов растений, в частности, у кукурузы наличие В-хромосом приводит к следующим эффектам:

- повышает частоту рекомбинаций и влияет на количество гетерохроматиновых узлов на А-хромосомах;
- повышает частоту мутаций в А-хромосомах;
- способствует межклеточным хромосомным миграциям (цитомиксису), что приводит к изменению количества хромосом в клетках;
- усиливает нестабильность А-хромосом и образование микроядер на разных стадиях развития, например, в клетках тапетума, ускоряя запрограммированную смерть клеток.

Выявлена также взаимосвязь полиморфизма по гетерохроматиновым участкам А- и В-хромосом между собой и с системами размножения у кукурузы как механизма поддержания оптимального уровня гетерозиготности растений путем адаптивного перераспределения в онтогенезе гетерохроматина между локусами, хромосомами, гаметами. (Эти и другие биологические эффекты В-хромосом и соответствующие ссылки приведены в работах 99, 104).).

Хотя окончательно роль дополнительных В-хромосом не установлена, уже накопленные данные позволяют нам присоединиться к следующему предположению. Вероятнее всего, В-хромосомы появляются вследствие изменчивости хромосом основного набора и могут влиять на адаптивный потенциал растений, который проявляется не только в определенных изменениях фенотипа растений с В-хромосомами, но и ростом уровня изменчивости генома, что повышает полиморфизм популяции растений при неблагоприятных условиях роста. Возможно, именно поэтому растения, содержащие В-хромосомы, встречаются, прежде всего, в экстремальных и пессимальных условиях произрастания, в антропогенно нагруженных и перегруженных условиях роста (99, 101, 105-109). Неслучайным является, очевидно, и то, что растения, у которых чаще встречаются В-хромосомы и их количество может достигать больших значений – до 34 в одной клетке, являются или куль-

турными злаками или другими видами с широким ареалом. Например, лук-резун *A. shoenoprasum*, который распространяется даже в Арктику до 75° с.ш. (Новая Земля), может нести 20 В-хромосом в одной клетке. Здесь высокая экологическая пластичность видов сопровождается повышенной частотой встречаемости В-хромосом и повышенным их количеством у одного организма.

Интересными и важными являются результаты, полученные при изучении двадцати одной природной популяции кукурузы из Северной Аргентины (110). Эти популяции, принадлежащие к 13 аборигенным расам, выращиваются на разных высотах - 80-3620 м над уровнем моря. 19 популяций были полиморфными по числу В-хромосом. Частота растений с В-хромосомами варьировала в разных популяциях от 0 до 94%. Количество В-хромосом на растение колебалось в пределах 0-8, чаще всего встречались растения, содержащие 0-3 В-хромосомы. Популяции, в которых количество В-хромосом варьировало, имели положительную и статистически достоверную корреляцию среднего количества В-хромосом с высотой произрастания (рис. 7).

Спустя почти 10 лет эти данные, а именно адаптивное значение климатической высотной изменчивости по содержанию В-хромосом у кукурузы, были однозначно подтверждены другими исследователями; ими также было показано, что на больших высотах растения содержат большее количество В-хромосом. Авторы всесторонне обсуждают возможные причины этого явления, привлекая последние данные молекулярных исследований структурно-функциональных особенностей В-хромосом (103).

Таким образом, В-хромосомы широко распространены в природных популяциях «В-содержащих» видов, т.е. у видов растений, у которых они встречаются в принципе. Например, у ржи и кукурузы их можно найти во всех регионах произрастания в диком или полудиком состоянии. При введении в культуру *in vitro* количество В-хромосом в клетках, как правило, возрастает по сравнению с исходным организмом именно на первых этапах выращивания, когда клетки подвергаются наиболее значительному стрессу. При этом морфология В-хромосом, в отличие от большинства хромосом основного набора (А-хромосом) остается неизменной. В сформированных, адаптированных к условиям роста *in vitro* клеточных линиях растений В-хромосомы встречаются редко (104).

Но все же для окончательного заключения о роли В-хромосом накопленных данных все еще недостаточно. Возможно, что их роль гораздо шире, чем это можно сегодня представить.

5. Изменчивость при ранениях и прививках

Растения в природе часто ранятся. В процессе эволюции они выработали систему защитных реакций, направленных на заживление ран, а в некоторых случаях даже приспособились использовать механические повреждения для размножения.

Впервые анализ клеточных делений в месте ранения провел Б. Немец (Nemes, 1910). Он наблюдал разные нарушения, в частности, митозы с неправильным распределением хромосом и слияние ядер. В дальнейшем было показано, что мутации (в том числе хромосомные перестройки) возникают также при повреждении растений нематодами. Даже простое укалывание иглой стебля может инициировать синтез ДНК и появление полиплоидных митозов. Установлено, что при дедифференцировке клеток в случае образования раневого каллуса возрастает часть многих повторяющихся последовательностей, количество же других фракций ДНК может и уменьшаться. (Детали и ссылки см. в (36)).

Используя ранение, еще в начале прошлого столетия начали получать измененные формы растений. В 1916 г. Винклер впервые экспериментально получил из раневого каллуса два тетраплоидных томата *L. esculentum* и один – паслена *S. nigrum*. Метод декапитации, позже предложенный Йоргенсенем, широко использовался для получения полиплоидов, особенно у растений с вегетативным размножением. Таким образом, были получены тетраплоиды томатов, сахарной свеклы, бобов *Vicia sativa*, физалиса *Physalis peruviana*, табака *Nicotiana glauca*, тетраплоиды и октаплоиды капусты, тетраплоиды пеларгонии, удалось удвоить количество хромосом у ряда гибридов и т.д. (111). Однако, в целом частота полиплоидных растений, полученных из раневого каллуса, невысока – от 2 % до 10 %.

Искусственное ранение обязательно для прививок, широко используемых в садоводстве. Огромный фактический материал о хромосомной изменчивости при прививках изложен в ряде монографий (детали и ссылки см. в работах 36, 47). Обобщая известные на сегодня экспериментальные данные можно сделать такие выводы:

- под влиянием компонентов прививок наследственная структура привитого растения, как правило, не изменяется;
- в некоторых случаях в результате прививок появляются хромосомные aberrации и полиплоидные клетки;
- уровень мутабельности соматических клеток у привоев в случае отдаленных (межвидовых) прививок значительно выше, чем у близкородственных (внутривидовых);
- при многократных межродовых прививках чаще всего образуются миксополиплоидные формы;

- широко разрекламированные в свое время «вегетативные гибриды» оказались цитологическими химерами или мутантами; однако следует отметить, что в зоне срастания компонентов прививок иногда происходит гибридизация или даже трансформация соматических клеток.

Итак, ранения, прививки, размножение черенками в некоторых случаях обуславливают образование новых форм растений, возникающих различными путями:

формированием растений из соматических клеток с геномными изменениями, возникшими в процессе реализации программы дифференцировки в онтогенезе и/или на протяжении дедифференцировки этих клеток после ранения; считается, что вновь образованные полиплоидные ткани и органы происходят из полиплоидных клеток исходных дифференцированных тканей, стимулированных к делениям; вследствие мутаций после ранения и/или прививки; при прививках образуются не только химеры, но и может происходить гибридизация соматических клеток и их трансформация.

Следует отметить, что до сих пор не прекратилась дискуссия о возможности получения при прививках гибридов, а не только химер. Одними из последних сводок данных, по-видимому, действительно свидетельствующих о возникновении гибридов при прививках и наследовании приобретенных признаков, являются работы (48, 112), а также недавнее сообщение о том, что прививка может приводить к обмену генетической информацией путем переноса больших участков ДНК и даже целых пластидных геномов (113).

6. Изменчивость генома в процессе дедифференцировки и каллусообразования *in vitro*

Высокий уровень геномной изменчивости – это одна из характерных особенностей клеточных культур. Она проявляется не только в процессе изучения кариотипа (количества и морфологии хромосом), но и на уровне ядерной, хлоропластной и митохондриальной ДНК (см. 36, раздел 7).

Геномные изменения в условиях *in vitro* имеют двоякую природу. Определенная их часть представлена в исходных клетках еще до введения в культуру *in vitro*, где они закономерно возникают в процессе дифференцировки, а в онтогенезе накапливаются еще и незапрограммированные, случайные изменения и мутации. Значительную часть составляют также геномные изменения, возникающие *de novo*. Ранения, механические повреждения (без которых только в редчайших случаях получают культуру клеток *in vitro*) могут вызывать генетические изменения (см. выше). Во время индукции дедифференцировки и дальней-

шей пролиферации клетки *in vitro*, находятся в условиях, отличающихся от условий в интактном организме. Эти условия часто превышают границы нормы реакции исходного генотипа, т.е. являются стрессовыми, что приводит к увеличению геномной изменчивости. Поэтому каллусообразование и условия выращивания клеток *in vitro* являются мутагенными и обуславливают повышенную изменчивость клеток (соматическую изменчивость).

Мы склонны считать, что значительная часть геномных изменений и нарушений, возникающих во время дедифференцировки и каллусообразования является следствием запрограммированных в клетке процессов. Известно, что дифференцировка приводит к существенным изменениям в геноме. Вследствие специализации функций, сопровождающейся и обусловленной такими изменениями, много дифференцированных клеток в норме не способны к пролиферации. Однако растения часто попадают в такие условия, когда организм может выжить или оставить потомство только вследствие индуцирования пролиферации дифференцированных клеток. Эти условия, очевидно, и индуцируют работу механизмов геномных перестроек, конечным следствием которых является возврат клеточного генома к структурно-функциональному состоянию, свойственному или близкому к состоянию меристемных клеток или зиготы, т.е. к состоянию, по сути, стволовых клеток. При этом изменяется реализация генетической информации (активируются репрессированные или спящие гены, действуют гены-модификаторы), прекращается синтез одних и начинается образование других веществ специализированного обмена, клетки теряют способность исполнять специализированные функции и др. Без большей части таких изменений, перестроек и отклонений геном дифференцированной клетки, особенно высокоспециализированной, не способен обеспечить нормальную репродукцию и, в конечном счете, тотипотентность (114).

В основе механизмов, обеспечивающих переустройство генома при индукции дедифференцировки клеток (и редифференцировки) как *in vivo*, так и *in vitro* до и во время первых митозов чаще всего лежат следующие процессы:

- дополнительный, часто довольно значительный синтез ДНК;
- амплификация отдельных последовательностей;
- эндоредупликация, другие формы эндомитоза;
- экструзия (выбрасывание ядерного материала за пределы клетки);
- диминуция хроматина;
- потеря значительного количества ядерной ДНК;
- цитомиксис;

- изменение количества В-хромосом (вначале, как правило, увеличение их количества, а при длительном пассировании – потеря, особенно тканеспецифических, В-хромосом);
- фрагментация и почкование ядер (амитоз);
- аномалии митоза и цитокинеза, в частности, образование синцитиев; они часто обусловлены аномалиями микротрубочек;
- слияние ядер в многоядерных клетках;
- образование микроядер при отсутствии аберрантных анафаз;
- сегрегация ядерного материала в профазах и метафазах не только полиплоидных, но и диплоидных клеток, которая приводит к редукции числа хромосом;
- появление, а затем постепенное исчезновение политенных хромосом (исчезновение может происходить, по-видимому, постепенно, за счет уменьшения количества нитей в исходно политенных хромосомах);
- соматический мейоз и кроссинговер и др.

По нашему мнению, способность к такому ответу, в ряде случаев приводящему геном клеточных ядер исходных дифференцированных и высокоспециализированных клеток в «дедифференцированное» состояние (в состояние ядерного генома, характерное для «стволовых» клеток), лежит в основе свойственного многим растениям цикла развития дедифференцировка – дедифференцировка – редифференцировка.

Следует особо подчеркнуть, что диминуция хроматина в ответ на стрессовые условия, такие как ранение и культивирование *in vitro*, является необходимым условием превращения соматических клеток в тотипотентные и/или способные к регенерации (27, 115, 116). Позже было подтверждено, что во время приобретения соматическими клетками *in vitro* эмбрионной компетентности происходит закономерное уменьшение уровней ДНК – как средних, так и умеренных и даже уникальных повторов – рибосомных цистронов, убиквитина, актина, халконсинтазы и др. В ряде случаев культивируемые клетки содержат всего 10% копий, которые наблюдали в исходных тканях интактных растений. Интересно, что уровни ДНК большинства изученных последовательностей возвращались к исходному состоянию на стадии торпеды развития соматических эмбрионов (41), т.е. изменение количества ДНК и количества определенных повторов (последовательностей) в процессах дедифференцировки – дедифференцировки – редифференцировки являлось обратимым. Потеря или ресинтез ряда генов, относящихся к семейству умеренных повторов, также отмечалась у интактных растений льна как адаптация к внешнему стрессу (33, 34, 42, 117, 118). Более детально эти вопросы рассмотрены и обсуждены в монографии (36, разделы 4-7).

7. Причины и механизмы онтогенетической изменчивости генома

В течение онтогенеза в соматических клетках растений выявлены разные типы генетической изменчивости, само наличие и степень проявления которых зависит как от воздействия разных факторов окружающей среды (условий произрастания), так и от генотипа растения.

Генотипическая обусловленность структурных преобразований хромосом была продемонстрирована Г. А. Левитским еще в 1927 г. Многие данные о генотипическом контроле изменчивости были накоплены позже. В частности, это сведения о регулярных геномных перестройках, происходящих в онтогенезе в норме (например, явление онтогенетической полиплоидии), об отклонении регулярности в случае «генетического дисбаланса» у гибридов, мутантов, инбредных линий и т.п. Установлена зависимость частоты возникновения миксоплоидных форм в потомстве гибридов от генотипа родительских форм; выявлены определенные хромосомы, наличие которых в геноме приводит к хромосомным перестройкам и мозаицизму по числу хромосом; открыты мутации, нарушающие регулярность геномной изменчивости в онтогенезе, функции митотического веретена, вызывающие элиминацию отдельных хромосом. Охарактеризована системная мутация, названная *minute*, определяющая миксоплоидию, выявлена наследственная предрасположенность к некоторым хромосомным аномалиям (в частности, к существованию цикла разрыв - слияние - мост, что приводит к миксоплоидии и другим нарушениям). Б.Мак-Клинтон, которая впервые исследовала этот цикл анафазных мостов, считала его механизмом быстрого изменения структуры генома и рассматривала как фактор инициации стрессового состояния генома, что обуславливает его реорганизацию и стабилизацию, то есть готовность к новому стрессу, который изменяет генные комплексы. (Детали и ссылки см. 36, раздел 4.3).

В основе практически всех геномных изменений, происходящих в клетках в течение онтогенеза, лежат изменения в процессе протекания клеточного цикла, связанные, прежде всего с особенностями репликации ДНК, а в некоторых случаях и разных РНК. Все эти изменения и отклонения, как правило, имеют генетическую природу: на сегодня открыты несколько десятков генов, которые регулируют особенности протекания клеточного цикла и частично изучены механизмы их действия (20, 23-25, 119, 120). Молекулярными механизмами, приводящими к пластичности генома в онтогенезе, могут быть эпигенетические реорганизации хроматина, включающие метилирование цитозиновых и адениновых оснований ДНК (21) и ковалентные модификации гистонов: известно, что одним из важных факторов, приводящих к нарушениям

регуляции клеточной пролиферации и стабильности генома является гиперметилирование промоторных регионов генов контроля клеточного цикла, что обуславливает их инактивацию. Феноменологически понимание ряда цитологических механизмов и типов геномной изменчивости в онтогенезе высших растений в обобщенном виде принципиально не изменилось со времени публикации обзора (30), с которого взята схема, представленная на рис. 8.

Среди цитологических механизмов, приводящих к изменению числа хромосом, особо выделяется цитомиксис, существование которого долгое время отрицалось многими исследователями. Цитомиксис – это процесс, связанный с перемещением ядерного материала, цитоплазмы и органелл из одной клетки в другую по цитомиктическим каналам. Это явление описано для многих видов растений как у вегетативных, так и в генеративных клетках, чаще всего оно встречается в материнских клетках пыльцы (МКП). Обмен хромосомным материалом может приводить к изменению кариотипа, возникновению анеуплоидных и полиплоидных соматических клеток, миксоплоидных и полиплоидных растений, а также клеток и растений с В-хромосомами. Недавно было установлено, что частота проявления цитомиксиса возрастает при полиплоидии, в частности, в результате удвоения числа хромосом в клетках, она может возрастать при инсерциях чужеродного генетического материала, быть достоверно выше у растений, произрастающих на периферии видового ареала. Это может свидетельствовать об адаптивной ценности цитомиксиса и его вкладе в увеличение генетического разнообразия как клеточных популяций, так и вида в целом (121, 122).

На примере двурядного ячменя было показано, что количество клеток антиподального комплекса (антипод) у разных генотипов (сортов) отличается и зависит от условий выращивания. Условия существенно влияли на строение антиподального комплекса ячменя в целом – на количество клеток, размеры их ядер и ядрышек, на уровень политенизации хромосом. Процесс политенизации хромосом оказался более изменчивым, чем процесс деления клеток; при этом выращивание растений в более благоприятных условиях (в оранжерее) приводило к возрастанию количества клеток, а в неблагоприятных – на фоне меньшего количества клеток к повышению их полиплоидизации. Интересно отметить, что у гибридов изученных сортов зависимость строения антиподального комплекса от условий была обратной – в неблагоприятных условиях возрастало количество клеток, но уменьшался размер ядер и ядрышек (123).

Уже достаточно давно установлены факты дифференциальной эндоредупликации как в пределах одной хромосомы, так и между гомоло-

гичными участками гомологичных хромосом (124), а на эндоредупликацию может влиять множество внешних факторов: питание, свет, температура и др. (37).

Исходя из этого, на примере сахарной свеклы разработана модель, объясняющая характер полиморфизма в потомствах, образующихся путем митотической агамоспермии (125). Эта модель основана на дифференциальной эндоредупликации (политении) хромосом, на различиях в степени политенизации гомологичных участков гомологичных хромосом в клетках генеративных тканей материнского растения и на сочетании комбинаторного процесса и диминуции. В результате из множества доз эндоредуплицированного района гомологичной пары хромосом в апоzigоте остаются только две, а остальные теряются в ходе первых делений эмбриогенеза. Это приводит к тому, что в моменты ветвления и в ходе роста сахарной свеклы под воздействием внешних факторов происходит изменение характера эндоредупликации гомологических районов гомологичных хромосом. Наблюдаемая фактически разнородность потомств на отдельных ветках, служит, по мнению авторов, веским доказательством существующего в онтогенезе высших растений особого рода неслучайной изменчивости, обусловленной воздействием внешних факторов (43, 125, 126).

Имеется множество и других данных, свидетельствующих о том, что на геномную изменчивость в целом существенное влияние оказывают внешние факторы. Усиление изменчивости на организменном, тканевом, клеточном, хромосомном и молекулярном уровнях характерно в случае изменения (особенно резкого ухудшения) условий роста: при пониженной и повышенной температурах, засолении, повышенных дозах минеральных удобрений, неблагоприятных соотношениях минеральных питательных веществ или их дефиците, засухе, высушивании семян, вирусном и бактериальном заражении, опылении чужеродной пыльцой, инцухте, в случае ранения, выращивания в условиях культуры *in vitro* на искусственных питательных средах, переноса растений в необычные условия существования и т.п. У растений в таких условиях мутационный процесс резко интенсифицируется в первую очередь, очевидно, вследствие индукции транспозиции мобильных генетических элементов, что вызывает значительные, в некоторых случаях быстрые изменения генома на хромосомном уровне, в частности, структурные перестройки хромосом, а также процессы ампликации и удаления (преимущественно путем неравных гомологических рекомбинаций) геномных последовательностей и другие модификации генома на молекулярном уровне (2, 20, 127-129). Количество ДНК у растений одного и того же сорта при выращивании в разных условиях может быть раз-

личным. У гомеостатических сортов, в отличие от негемостатических, в неблагоприятных условиях изменения незначительны, либо вовсе не обнаруживаются, как это, например, было установлено при изучении изменчивости различных последовательностей ДНК у льна, рДНК у ячменя и др. С другой стороны, такие, на первый взгляд, незаметные изменения могут быть результатом перестройки отдельных генов. Например, у салата большие кластеры генов устойчивости дублируются и в дальнейшем подвергаются дивергенции в результате рекомбинации или неравного кроссинговера, что обуславливает появление новых резистентных фенотипов. Эти процессы достаточно распространены в природе и являются важными механизмами не только адаптационных, но и эволюционных процессов (детальнее см. 36, раздел 4).

Условия окружающей среды могут вызывать также весьма существенные изменения генотипа, имеющие направленный характер и способность передаваться по наследству. Свойственно это, видимо, лишь определенным генотипам, что четко установлено при изучении льна. Например, в течение лишь одного поколения выращивания растений льна в различных контролируемых условиях возникают стабильные линии – генотрофы, которые отличаются друг от друга и от исходной линии не только по морфологическим и биохимическим признакам, но и общим количеством ядерной ДНК, числом генов, кодирующих рибосомные РНК. Для них установлена амплификация повторяющихся последовательностей ДНК; при этом разные семейства последовательностей в разной степени чувствительны к воздействию: в случае выращивания в отличных условиях, амплификация имеет разную степень проявления. Возникновение изменений индуцировалось температурой и/или несбалансированностью минеральных солей в среде. Тип и характер изменений имели закономерный характер – они постоянно повторялись в разных опытах. Возникающие генотрофы были стабильными. Они, в отличие от исходной линии (сорта), оставались неизменными при выращивании в разных условиях (33, 34, 42, 117, 130).

В известном обзоре Калиса (С.А. Cullis) «Среда как генератор адаптивных изменений» (42) подчеркивается, что многие из защитных реакций растений являются физиологическими и предназначены для преодоления кратковременных стрессов. Они не направлены на изменения генома, которые могли бы передаваться следующим поколениям. Наследуемые изменения могут происходить двумя способами, это:

- эпигенетические изменения, такие как парамутации и точечные мутации, индуцированные повторами (repeat-induced point mutations – RIP);

- быстрые наследуемые модификации генома, возникающие в процессе развития растений в стрессовых условиях.

Их механизмами являются:

- количественные изменения повторяющейся ДНК;
- метилирование ДНК;
- эксцизии и инсерции мобильных генетических элементов;
- амплификация или делеция генов;
- ацетилирование гистонов.

Таким образом, у многих организмов при их столкновении с неблагоприятными условиями, к взаимодействию с которыми они не приспособлены, может произойти реорганизация генома, позволяющая организмам выжить (42). Возникшие новые варианты испытываются в стрессорных условиях и лучше приспособленные имеют большую вероятность для дальнейшего развития, образования меристемы и размножения. Эта схема предполагает возможность селекции на клеточном уровне внутри меристемы между вариантами, возникшими в процессе реакции на стресс, которые затем делают вклад в создание следующего поколения.

Детально данные о клеточном отборе в онтогенезе и динамике различных изменений – содержания ядерной ДНК, изменение количества генов рРНК, появление инсерционной последовательности LIS-1 – в течение всего роста растения льна рассмотрены в работах (131, 132).

Однокопийная сложная вставка фрагмента ДНК размером 5,7 т.п.н., названная LIS-1, была идентифицирована возле специфического геномного сайта. Этот фрагмент возникал у одного из сортов льна при выращивании в условиях минерального и водного питания, которые вызывали возникновение генотрофов и ранее (131). Более детальное изучение особенностей возникновения LIS-1 в четырех разных условиях минерального и водного питания показало, что появление фрагмента специфически ограничивается особями (генотипами), реагирующими на ростовые условия, модифицируя свой геном в специфических условиях роста. При двух ростовых условиях LIS-1 всегда становился гомозиготным и наследовался в поколениях. В третьих условиях LIS-1 появлялся спорадически, но никогда не передавался следующему поколению. При неиндуцирующих условиях LIS-1 не наблюдался ни во время роста, ни в следующем поколении. Установлено, что данная вставка возникает во время развития растения и появляется в листьях. Время появления LIS-1 зависит от конкретных условий произрастания растения. По мере роста растения в индуцируемых условиях вставка становится гомозиготной во всех листьях и наследуется всем потомством. Очевидно, что,

как и другие изменения генома, описанные у генотрофов льна, вставка возникает в меристематических клетках, и поэтому включается в зародышевую линию при цветении. Результаты свидетельствуют, что все апикальные меристематические клетки, давшие начало листьям и гаметам, стали измененными и гомозиготными по LIS-1, и именно поэтому все листья и гаметы генотрофов содержат LIS-1 (132).

Как уже отмечалось, у генотрофов изменялись в течение роста в индуцирующих условиях также гены рРНК, некоторые другие последовательности. Ни одно из этих геномных изменений не является частью нормальных процессов развития у льна. У реагирующей разновидности льна, которая не образовывала стабильные генотрофы, LIS-1 в дальнейшем терялся, если не сохранялись соответствующие индуцируемые условия. На основании полученных данных авторы делают заключение, что внешняя среда может действовать и как индуктор направленной генетической изменчивости, и как селективный фактор полезных мутаций (132).

Природа геномных модификаций у генотрофов изучена недостаточно, их молекулярные механизмы, по сути, неизвестны. Можно лишь согласиться с гипотезой активации мобильных генетических элементов, этой «вездесущей системы перестройки генома». Мобильные элементы могут играть двоякую роль в этом процессе, являясь причиной геномного стресса, и, в то же время, перемещаясь по геному, они обеспечивают формирование изменчивости. Однако, найденная инсерционная последовательность у льна не может быть отнесена к какому-либо семейству идентифицированных транспозонов, так как для данной последовательности характерно наличие специфического сайта встраивания и у нее нет терминальных повторов (42, 131, 132). Молекулярные механизмы подобных реструктуризаций генома – задача будущих исследований.

Имеются убедительные свидетельства того, что и ненаправленные изменения генома, которые возникают в условиях воздействий, выходящих за пределы нормы реакции генотипа, находятся под генетическим контролем. Как отмечала Б. Мак-Клинтон в Нобелевской лекции в 1983 г., геном реагирует на повреждающие (стрессовые) воздействия включением таких геномных механизмов, которые приводят к реконструкции генома клетки. Одним из таких механизмов является активация подвижных генетических элементов (83). (Современные данные о роли транспозонов в процессах развития (онтогенеза), адаптации к стрессовым условиям и эволюции, см. в работах: 2, 127-129, 133-136).

Иными словами, стрессовое воздействие является механизмом, запускающим процессы, вызывающие резкий рост количества мутаций

и других геномных перестроек. Значительная часть изменений, возникающих вследствие этого, имеет адаптивное значение и является основным движущим фактором эволюции. Следовательно, изменчивость соматических клеток, частота возникновения эпигеномных изменений и спонтанных мутаций контролируется генотипом и существенно зависит от условий окружающей среды, а индукция геномных перестроек может быть запрограммированной.

8. Адаптивность онтогенетических изменений генома и наследование приобретенных признаков. Заключение.

В течение онтогенеза в соматических клетках растений происходят закономерные изменения генома, направление и степень проявления которых модифицируются разными факторами окружающей среды и зависят от генотипа. Такие изменения, по нашему мнению, следует считать эпигеномной (модификационной) изменчивостью, поскольку они являются в подавляющем своем большинстве обратимыми и, очевидно, не затрагивают генетического кода. Это, в частности:

- удвоение и дальнейшая мультипликация ядерного генома в процессе дифференцировки клеток, приводящие к полисоматии;
- изменения количества хромосом, приводящие к миксоплоидии;
- изменения числа копий разных повторяющихся, а иногда – и «уникальных» последовательностей, приводящие к генетической гетерогенности клеточных популяций и дифференцирующихся тканей (химеризму);
- изменения в метилировании оснований ДНК;
- изменения, связанные с особенностями структурной упаковки ДНК в виде петлевых доменов хроматина и др.

Геномная изменчивость соматических клеток является результатом, прежде всего, программы дифференцировки. Полиплоидизация клеток в онтогенезе – это следствие нарастающей специализации и резкого усиления специфических синтезов в процессе реализации программы развития. При этом дифференциальная репликация ДНК (амплификация) и недорепликация определенных последовательностей, которые происходят, как правило, в период смены фаз роста и репродукции, нарушают равновесие между генами и контролирующими последовательностями, что может вызвать формирование новых соотношений между активностями разных генов. В подобном состоянии клетки приобретают характерные особенности, отсутствующие у диплоидных клеток (137, 138). Наличие таких особенностей создает новые предпосылки и возможности для развития и

действия факторов естественного отбора, как на уровне организмов, так и на клеточном (внутриорганизменном) уровне.

Адаптивность геномных изменений в соматических клетках, возникших в онтогенезе, в конечном счете, оценивается отбором, который действует на уровне клеточных популяций, из которых и состоит растительный организм. (Доказательства такого отбора приведены в большом количестве публикаций (36, 42, 51, 130, 132, 139, 140).

Существенным в стратегии адаптивности растений является то, что у них флоральная меристема и репродуктивные органы закладываются, как правило, на сравнительно поздних этапах онтогенеза, после десятков и сотен последовательных клеточных делений соматических клеток, которые, несомненно, прошли сито клеточного отбора и могут содержать адаптивные отселектированные изменения генома. Эта особенность растений играет ключевую роль в реализации возможности наследования возникших в процессе онтогенеза адаптивных признаков (реорганизаций генома).

Сложная иерархичность строения растительных популяций и самих растений является дополнительным источником изменчивости, который предопределяет вариации в репродуктивной стратегии растений. В частности, изменчивость в популяциях соматических клеток сопровождается изменчивостью в популяциях генеративных клеток: одновременно с клетками с гаметическим числом хромосом встречаются клетки с измененным, часто с соматическим числом хромосом. Онтогенетические вариации числа хромосом в соматических клетках (миксплоидия) способны влиять на репродуктивные свойства растений и позволяют им переходить в случае необходимости от половой репродукции к партеногенезу или от вегетативного размножения к половой репродукции (см. 25, 50, 51, 56, 92, 141, 142), что, несомненно, еще более способствует возможности передавать приобретенные в онтогенезе адаптивные признаки в поколениях. Существует обоснованное мнение, что именно стрессовые условия обитания растений являются фактором, дестабилизирующим систему семенного размножения, а сама дестабилизация системы размножения носит адаптивный характер для популяций и видов растений (50).

Еще в 2000 г. М.Д. Голубовский подчеркивал, что наследование приобретенных признаков не противоречит современным концепциям молекулярной генетики, а эпимутации (наследственные изменения в характере генной активности, не связанные с изменениями в тексте ДНК и носящие массовый, направленный и обратимый характер) стали активно изучаемым явлением (143). Проведенные в последние годы теоретические и экспериментальные исследования легли в основу новых

представлений о наследовании приобретенных признаков. Установлено, что некоторые из приобретенных признаков (называемых, как правило, эпимутациями) могут наследоваться в ряде как клеточных, так и спорофитных поколений. Наследуемые признаки могут повышать адаптивность организмов, принимать участие в эволюционных событиях. Эти и близкие взгляды известных ученых изложены в большом количестве публикаций (см., например, 6, 15, 17, 18, 48, 112, 130, 132, 144-149).

На основании изложенных и множества других, имеющихся в литературе данных об особенностях геномной изменчивости в онтогенезе, мы сделали следующее заключение:

растение – это система клеточных популяций, которая характеризуется пластичностью своего генофонда, в основе которого лежит пластичность генома соматических клеток, что при взаимодействии с клеточным отбором обеспечивает адаптивность растения как целостного организма и создает возможность наследования (передачи потомкам) адаптивных геномных изменений, приобретенных в течение онтогенеза. Большинство таких изменений следует отнести к эпигеномной изменчивости, поскольку они, очевидно, не затрагивают генетического кода и, в принципе, являются обратимыми, что особенно ярко проявляется в процессах дедифференцировки – редифференцировки (по: 149, с изменениями).

Таким образом, приспособительные признаки организма, в конечном счете, определяются адаптивными изменениями клеток, из которых он состоит. Следовательно, проблема клеточных адаптаций остается одной из важнейших и все еще недостаточно изученных проблем современной биологии.

РИСУНКИ

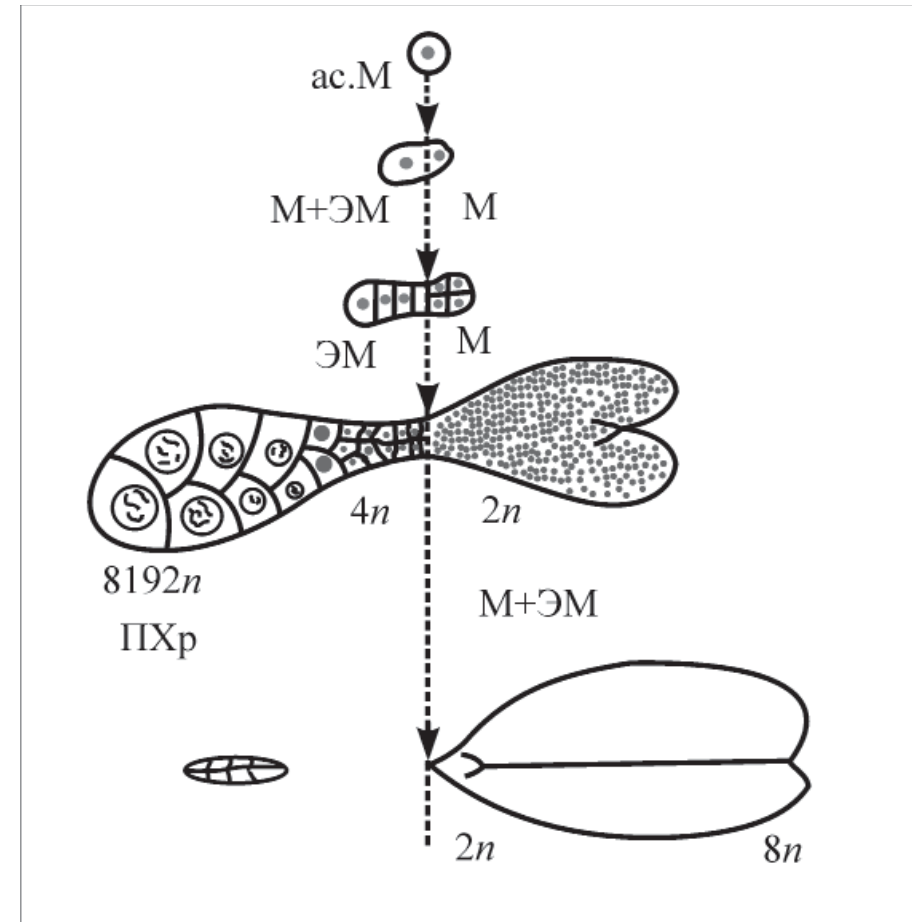
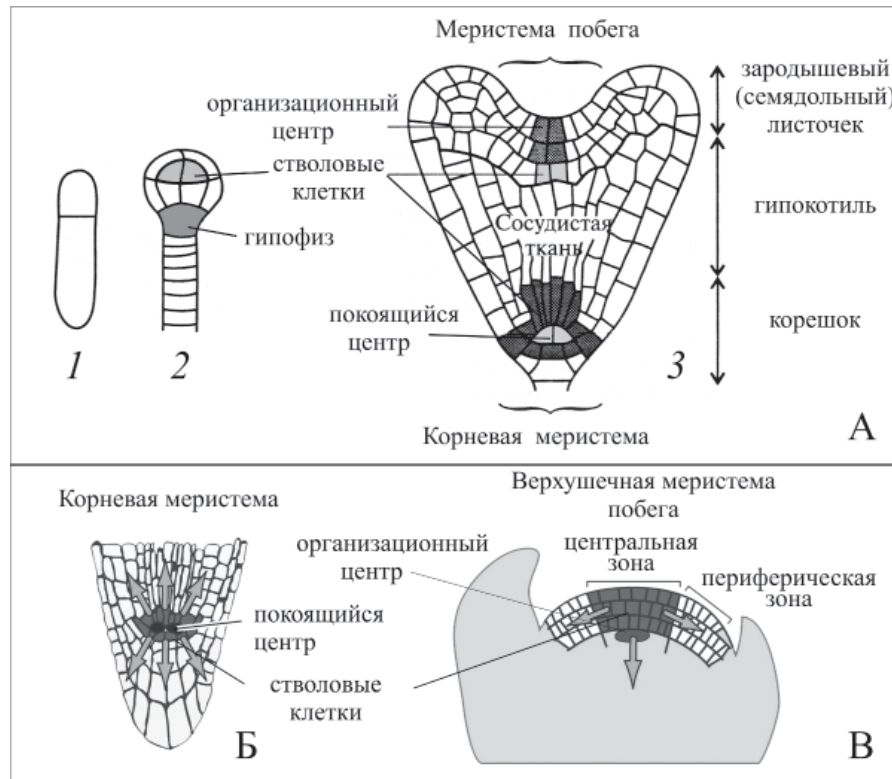


Рис. 1. Меристемы высших растений

А – развитие первичных меристем в раннем эмбриогенезе: 1 – стадия двухклеточного предзародыша; 2 – стадия 16-клеточного предзародыша; 3 – стадия сердцевидного зародыша (по: 28).

Б – структура корневой и В - стеблевой апикальной меристемы арабидопсиса. Три слоя стволовых клеток верхушечной меристемы (LI – внешний слой, LII – средний, LIII – внутренний слой) являются гистогенными, формирующими эпидермис, субэпидермальный слой и центральный цилиндр (корпус) соответственно (по: 29, с уточнениями).

Рис. 2. Развитие, клеточные циклы и содержание ядерной ДНК у собственно зародыша (справа) и в суспензоре (слева) на примере фасоли *Phaseolus cocineus*

ас. М – ассиметричный митоз зиготы;
М – митозы; ЭМ – эндомитозы; ПХр – политенные хромосомы (по: 30).

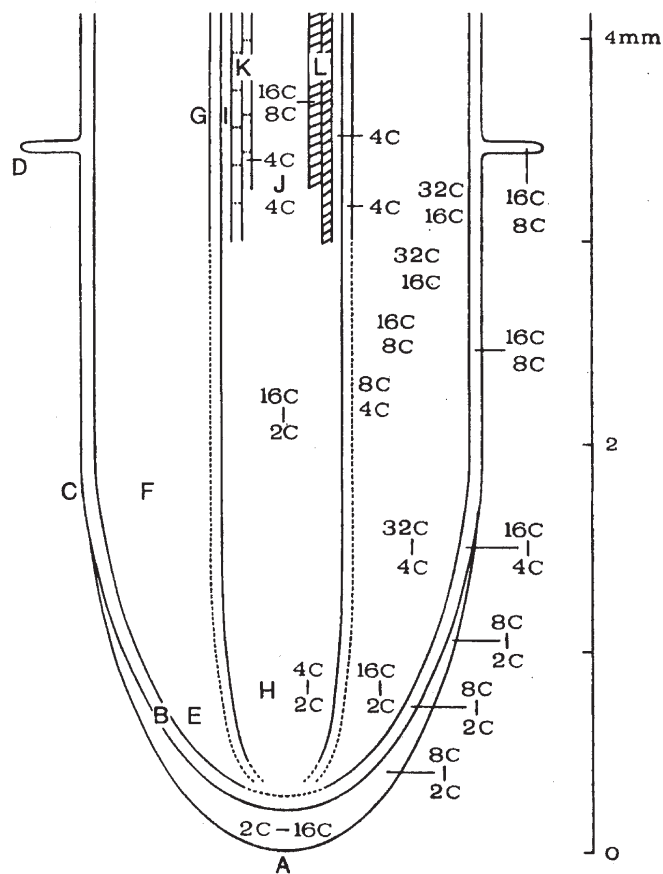


Рис. 3. Содержание ядерной ДНК в разных участках разных типов тканей кончика корня шпината *S. oleracea* L.

А – корневой чехлик; В – дерматоген; С – эпидермис; D – корневой волосок; Е – перилема; F – кортекс; G – эндодерма; H – плерома; I – перидикл; J – паренхима; K – первичная флоэма; L – первичная ксилема (по: 31).

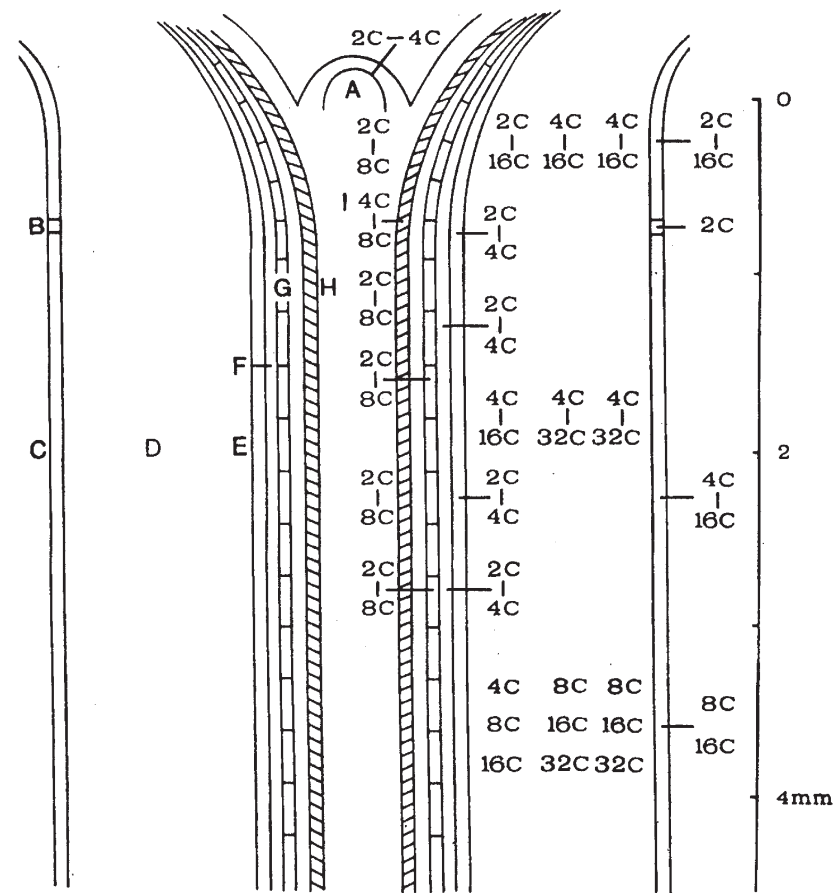


Рис. 4. Содержание ядерной ДНК в разных участках разных типов тканей гипокотыля шпината *S. oleracea* L.

А – апикальная меристема; В – замыкающие клетки; С – эпидермальные клетки; D – кортекс; Е – эндодерма; F – перидикл; G – первичная флоэма; H – первичная ксилема; I – сердцевина (по: 31).

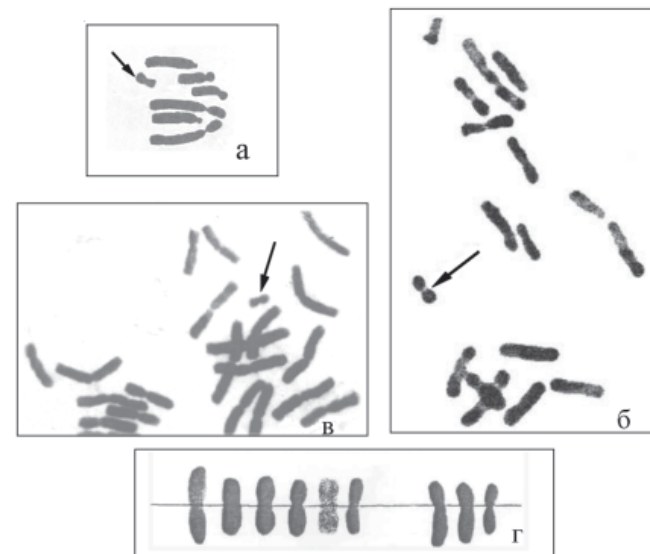
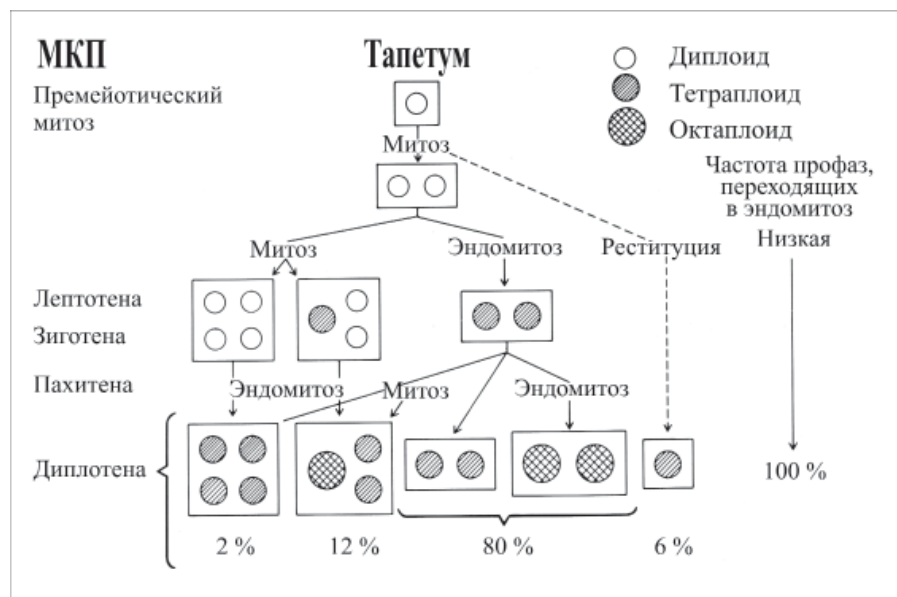


Рис. 5. Основные пути развития клеток тапетума на примере *Eremurus* (по: 32).

Рис. 6. Примеры типичных добавочных хромосом растений.

В-хромосомы указаны стрелкой.

а – кариотип «В-содержащего» растения скереды *Crepis capillaris* ($2n=6+1B$); б – кариотип «В-содержащего» растения ели сибирской *Picea obovata* ($2n=24+1B$); в – кариотип «В-содержащего» растения ели аянской *P. ajanensis* ($2n=24+1B_1$); г – два типа добавочных хромосом ели аянской: мета- и субметацентрические. Горизонтальной линией показано положение центromеры (приведено по: 99).

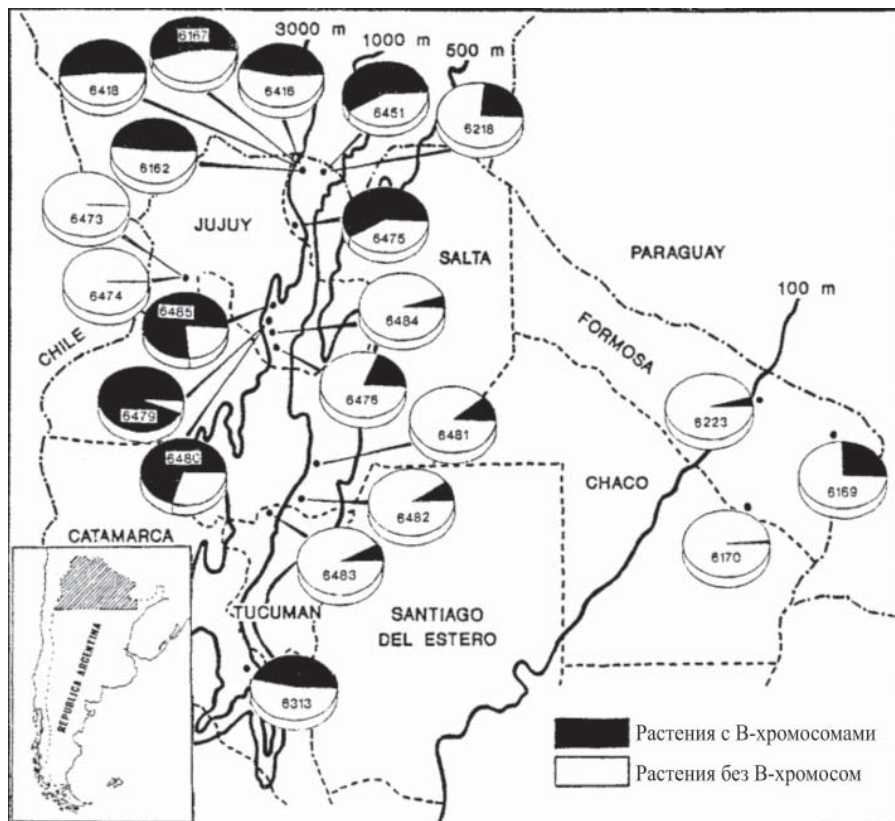


Рис. 7. Распределение растений кукурузы по содержанию В-хромосом в Северной Аргентине.
 Частоту растений с В-хромосомами отображает размер черного сектора (по: 110).

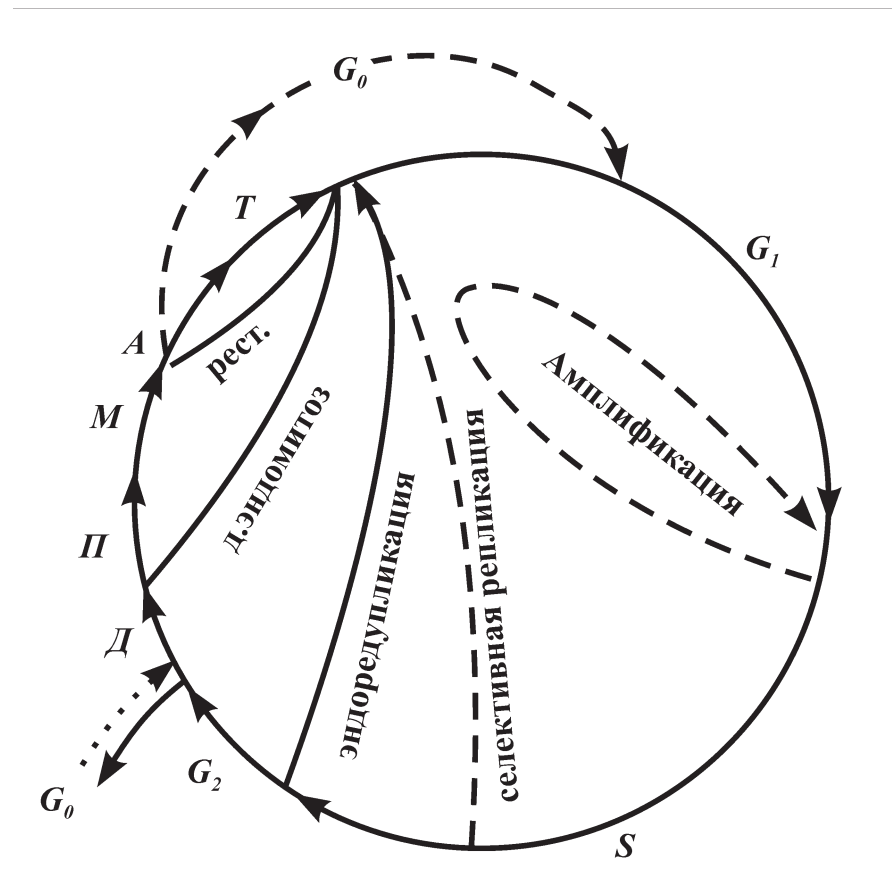


Рис. 8. Схематическое изображение митотического цикла клетки и его изменений:
 G_1 – предсинтетический период; S – период синтеза ДНК; G_2 – постсинтетический (премитотический) период; D – дисперсная фаза, на протяжении которой гетерохроматин становится временно деконденсированным; П – профаза; М – метафаза; А – анафаза; Т – телофаза; G_0 – клетки не делятся, их ядра характеризуются гетеросинтетической активностью.
 Примечание: рест – реституционный цикл; Д. эндомитоз – дисперсный эндомитоз. Штриховыми линиями обозначена дифференциальная репликация ДНК: эндоциклы с селективной (избирательной) неполной репликацией и избирательная амплификация определенных последовательностей ДНК или генов (по: 30).

Список использованной литературы

1. Dobzhansky T. Genetics of the evolutionary process. - N.Y.: Columbia Univ. Press. – 1970. – 505 p.
2. Kalendar R., Tanskanen J., Immonen S., Nevo E., Schulman A.H. Genome evolution of wild barley (*Hordeum spontaneum*) by *BARE-1* retrotransposon dynamics in response to sharp microclimatic divergence // PNAS – 2000. – V. 97, N 12. – P. 6603-6607.
3. Бутрина А.К., Калаев В.Н., Миронов А.Н. Цитогенетическая изменчивость сосны обыкновенной // Экология. – 2001. – №3. – с. 216-220.
4. Крутовский К.В. От популяционной генетики к популяционной геномике лесных древесных видов: интегрированный популяционно-геномный подход // Генетика. – 2006. – Т. 42. – № 10. – С. 1304-1318.
5. Грант В. Эволюционный процесс. Москва: Мир. – 1991. – 488 с.
6. Яблонка Е., Лэмб М. Эпигеном в эволюции: за пределами современного синтеза // Вісн. Укр. тов-ва генетиків і селекціонерів. – 2008. – Т. 6, № 2. – С. 337-355.
7. Sarwat M., Das S., Srivastava P.S Analysis of genetic diversity through AFLP, SAMPL, ISSR and RAPD markers in *Tribulus terrestris*, a medicinal herb // Plant Cell Reports – 2008 – V. 27, N 3. – P. 519-528.
8. Артюхов В.Г., Калаев В.Н., Карпова С.С. Цитогенетический полиморфизм семенного потомства деревьев березы повислой (*Betula pendula* Roth.), произрастающих в различных экологических условиях // Экологическая генетика – 2009. – Т. 7, № 1. – С. 30-40.
9. Инге-Вечтомов С.Г. Экологическая генетика и теория эволюции // Вестник ВОГиС. – 2009. – Т. 13. – № 2. – С. 362-371.
10. Булах П.Е. Теория и методы прогнозирования в интродукции растений – Киев: Наукова думка, – 2010. – 112 с.
11. Семерикова С.А. Изменчивость ядерных и цитоплазматических генетических маркеров и биогеография североазиатских видов пихт (*Abies* Mill., Pinaceae) // Фактори експериментальної еволюції організмів. Т.10, Київ, Логос, 2011, С. 312-317.
12. Федоренко О.М., Грицик М.В., Лебедева О.Н., Тутов А.Ф. Генетическое разнообразие природных популяций *Arabidopsis thaliana* (L.) Heunh., расположенных на северной границе ареала вида // Фактори експериментальної еволюції організмів. Т.10, Київ, Логос, 2011, С. 347-351.
13. Кунах В.А. Геномная изменчивость соматических клеток растений и факторы, регулирующие этот процесс // Цитология и генетика -1980.- т.14, №1. – С. 73-81.
14. Кордюм Е.Л., Сытник К.М., Бараненко В.В., Белявская Н.Л., Климчук Д.А., Недуха Е.М. Клеточные механизмы адаптации растений к неблагоприятным воздействиям экологических факторов в естественных условиях – Киев: Наукова думка, 2003.-278 с.
15. Колотова Т.Ю., Стегний Б.Т., Кучма И.Ю., Дубинина Н.В., Головка А.Н., Чайковский Ю.Б., Волянский Ю.Л. Механизмы и контроль перестройки генома эукариот. – Харьков: Коллегиум, 2004. – 264 с.
16. Arnold-Schmitt B. Stress-induced cell reprogramming. A role for global regulation // Plant Physiology. – 2004 - V. 136. – P. 2579-2586.
17. Grant-Downton R.T., Diskinson H.G. Epigenetics and its implications for plant biology. 1. The epigenetic network in plants // Annals of Botany – 2005 – V. 96. – P. 1143-1164.
18. Grant-Downton R.T., Diskinson H.G. Epigenetics and its implications for plant biology. 2. The “epigenetic epiphany”: epigenetics, evolution and beyond // Annals of Botany – 2006 – V. 97. – P. 11-27.
19. Miller R., Kim Y.S., Song L., Coutu J., Coutu A., Ciftci-Yilmaz S., Lee H., Stevenson B., Zhu J-K. Gain- and loss-of-function mutations in *Zat10* enhance the tolerance of plants to abiotic stress // FEBS Letters – 2006 – 580. P. 6537-6542. Doi:1016/j.febslet.2006.11.002.
20. Патрушев Л.И., Минкевич И.Г. Проблема размера геномов эукариот // Успехи биологической химии – 2007 – Т. 47 – С. 293-370.
21. Ванюшин Б.Ф. Метилирование ДНК и эпигенетика // Генетика – 2006 – Т. 42, № 9 – С. 1186-1199.
22. Stolkin R.K., Vaughn M., Borges F., Tanurdzic M., Becker J.D., Feijo J.A., Martienssen R.A. Epigenetic reprogramming and small RNA silencing of transposable elements in pollen // Cell – 2009 – V. 136. – P. 461-472.
23. Медведев С.С. Генетическая, эпигенетическая и гормональная регуляция развития растительного организма // Фактори експериментальної еволюції організмів. Т.8, Київ, Логос, 2010, С. 16-21.
24. Медведев С.С., Шарова Е.И. Биология развития растений. Т.1. Начала биологии развития растений. Фитогормоны. – СанктПетербург: Изд-во СПб Госуниверситета, 2009. – 247.
25. Лутова Л.А., Проворов Н.А., Тиходеев О.Н., Тихонович И.А., Ходжайова Л.Т., Шишкова С.О. Генетика развития растений. – СПб: Наука, 2000. – 536 с.
26. Даниленко Н.Г., Давыденко О.Г. Миры геномов органелл. – Минск: Тэхналогія, 2003. – 494 с.
27. D’Amato F. Cytogenetics of plant cell and tissue cultures and their regenerants // CRC Crit. Rev. Plant Sci. – 1985 – V. 3, N 1 – P. 73-112.
28. Малецкий С.И., Юданова С.С. Зародышевый путь и ствольные клетки у высших растений // Цитология и генетика – 2007 – Т. 41, № 5 – С. 67-80.
29. Dinneny J.R., Benfey P.N. Plant stem cell niches: standing the test of time // Cell – 2008 – 132 – P. 553-557.
30. Nagl W. DNA synthesis in tissue and cell cultures. In: Tissue culture and plant science – N.Y.: Acad. Press, 1974. – P. 19-42.
31. Nishibayashi S. Microspectrophotometrical studies of nuclear DNA content in the somatic tissues of *Spinacea oleraceae* L. // J. Sci. Hiroshima Univ. Ser. B. – 1983 – N 2 – P. 191-233.
32. Oksala T., Therman E. Endomitosis in tapetal cell of *Eremurus* (Liliaceae) // Amer. J. Bot. – 1977 – V. 64, N 7 – P. 866-872.
33. Cullis C.A. Environmentally induced DNA changes in plants // CRC Crit. Rev. Plant Sci. – 1983 – V. 1 – P. 117-131.

34. Cullis C.A. Sequence variation and stress. In: Genetic flux in Plants. Edited by B. Honn and E.S. Dennis. Springer Verlag, New York. – 1985 - P. 157-168.
35. Cavallini A., Cionini P.G. Nuclear DNA content in differentiated tissues of sunflower (*Helianthus annuus* L.) // *Protoplasma*. – 1986. – V. 130, N 2-3. – P. 91-97.
36. Кунах В.А. Біотехнологія лікарських рослин. Генетичні та фізіолого-біохімічні основи. – Київ: Логос. – 2005 – 730 с.
37. Barow M. Endopolyploidy in seed plants // *BioEssays* – 2006 – V. 28, N. 3 – P. 271-281.
38. Jovtchev G., Schuber V., Meister A., Barow M., Schuber I. Nuclear DNA content and cell volume are positively correlated in angiosperms // *Cytogenet. Genome Res.* – 2006 – V. 114 – P. 77-82.
39. Galbraith D.W., Harkins K.R., Knapp S. Systematic endopolyploidy in *Arabidopsis thaliana* // *Plant Physiol.* – 1991. – V. 96. – P. 985-989.
40. Кунах В.А. Геномная изменчивость соматических клеток растений. 1. Изменчивость в онтогенезе // *Биополимеры и клетка (Biopolym. Cell)* – 1994. – Т. 10, №6. – С.5-35.
41. Geri C., Turrini A., Giorgetti L., Nicoletti E., Nuti Ronchi V. Genome plasticity during the acquisition of embryogenic competence // *Genome* – 1999. – V. 42. – P. 1134-1143.
42. Каллис Х.А. Среда как генератор адаптивных изменений // В сб.: Современные концепции эволюционной генетики, Новосибирск, Ин-т цитологии и генетики СО РАН – 2000 – С. 168-176.
43. Левунес Е.В. К вопросу о механизме изменчивости в агамоспермных потомствах растений // Факторы экспериментальной эволюции организмов, Київ, Логос – 2011. – Т. 11. – С. 44-48.
44. Otto S.P. The evolutionary consequences of polyploidy // *Cell* – 2007. – V. 131. – P. 452-462.
45. Soltis D.E., Soltis P.S., Schemske D.W., Hancock J.F., Thompson J.N., Husband B.E., Judd W.S. Autopolyploidy in angiosperms: have we grossly underestimated the number of species? // *Taxon* – 2007. – V. 56. – P. 13-30.
46. Soltis D., Albert V.A., Leebens-Mack J., Bell C.D., Paterson A.H., Zheng C., Sankoff D., dePamphilis C.W., Wall P.K., Soltis P.S. Polyploidy and angiosperm diversification // *Amer. J. Botan.* – 2009. – V. 96, N 1. – P. 336-348.
47. Шевченко В.В., Гриних Л.И. Химерность у растений. - М., Наука. – 1981 – 212 с.
48. Liu Y. Historical and modern genetics of plant graft hybridization // *Advances in Genetics* – 2006. – V. 56. – P. 101-129.
49. Zhu X-Y., Zhao M., Ma S., Ge Y-M., Zhang M-F., Chen L-P. Induction and origin of adventitious shoots from chimeras of *Brassica juncea* and *Brassica oleracea* // *Plant Cell Reports* – 2007. – V. 26, N. 10. – P. 1727-1732.
50. Кашин А.С. Гаметофитный апомиксис как неустойчивая система семенного размножения у цветковых – Саратов, Научная книга. – 2006. – 310 с.
51. Кашин А.С., Цветова М.И., Демочко Ю.А. Цитогенетические особен-
- ности генезиса клеток апикальных меристем при гаметофитном апомиксисе (на примере автономных апомиктов *Asteraceae*) // *Цитология и генетика* – 2011. – Т. 45, № 2. – С. 28-40.
52. Кунах В.А., Адо́нін В.І., Ожєредов С.П., Блюм Я.Б. Міксплоїдія у диких та культивованих видів хрестоцвітних, здатних до гібридизації з ріпаком *Brassica napus* // *Цитология и генетика* – 2008. – Т. 42, № 3. – С.81-86.
53. Чу́гункова Т.В. Цитогенетические особенности свеклы при инбридинге и гетерозисе // *Физиология и биохимия культурных растений* – 2006 – Т. 38, № 2. – С. 153-162.
54. Седельникова Т.С., Пименов А.В., Муратова Е.Н., Ташев А.Н., Ефремова Т.Т. Числа хромосом морфотипов хвойных в естественных насаждениях и в условиях интродукции // Факторы экспериментальной эволюции организмов, Київ, Логос – 2011. – Т. 10. – С. 68-73.
55. Li Ch., Chen S., Chen F., Li J., Fang W. Cytogenetic study of three edible *Chrysanthemum* cultivars // *Генетика* – 2011. – Т. 47, № 2 – С. 199-205.
56. Малецький С.И., Колодяжная Я.С. Генетическая изменчивость в популяциях соматических клеток и ее влияние на репродуктивные признаки у покрытосеменных растений // Эпигенетика растений. Сборник научн. трудов. Новосибирск, 2005 – С. 87-112.
57. Baumel A., Aïnonche M., Kalendar R., Shulman A.H. Retrotransposons and genomic stability in population of the young allopolyploid species *Spartina anglica* C.E. Hubard (Poaceae) // *Mol. Biol. Evol.* – 2002. – V. 19, N 8 – P. 1218-1227.
58. Ellstrand N.C., Schierenbeck K.A. Hybridization as stimulus for the evolution of invasiveness in plants? // *PNAS* – 2000. – V. 97. – N 13. – P. 7043-7050.
59. Leitch A.R., Leitch I.J. Genomic plasticity and the diversity of polyploid plants // *Science* – 2008. – V. 320, N 5875. – P. 481-483.
60. Родионов А.В., Носов Н.Н., Ким Е.С., Мачс Э.М., Пунина Е.О., Пробатова Н.С. Происхождение полиплоидных геномов мятликов (*Poa* L.) и феномен потока генов между северной пачификой и субантарктическими островами // *Генетика* – 2010. – Т. 46, № 12. – С. 1598-1608.
61. Wendel J.F. Genome evolution in polyploids – *Plant Mol. Biol.* – 2000. – V. 42. – P. 225-249.
62. Анисимова И.Н., Туманова Л.Г., Гаврилова В.А., Дягилева А.В., Паша Л.И., Митин В.А., Тимофеева Г.И. Нестабильность генома межвидовых гибридов подсолнечника // *Генетика* – 2009. – Т. 45, № 8. – С. 1076-1077.
63. Rieseberg L.H., Raymond O., Rosenthal D.M., Lai Z., Livingstone K., Nakazato T., Durphy J.L., Schwarzbach A.E., Donovan L.A., Lexer C. Major ecological transitions in wild sunflowers facilitated by hybridization // *Science* – 2003 – V. 301 – P. 1211-1216.
64. Josefsson C., Dilkes B., Comai L. Parent-dependent loss of gene silencing during interspecies hybridization // *Curr. Biol.* – 2006. – V. 16. – P. 1322-1328.
65. Malik H.S., Bayes J.J. Genetic conflicts during meiosis and the evolutionary origins of centromere complexity // *Biochem. Soc. Trans.* – 2006. – V. 34. – P. 569-573.

66. Агаев Ю.М., Галиева Х.А. Полиплоидия и апомиксис в отдаленной гибридизации злаков // Половой процесс и эмбриогенез растений: материалы Всесоюз. симпоз. – М., 1973. – С. 4-5.
67. Werner J.E., Peloquin S.J. Inheritance and two mechanisms of 2n egg formation to 2x potatoes // J. Hered. – 1990. – V. 81, N 5. – P. 371-374.
68. Ramsey J., Schemske D.W. Neopolyploidy in flowering plants // Annu. Rev. Ecol. Syst. – 2002 – V. 33. – P. 589-639.
69. Горбань Г.С., Шульдин А.Ф., Чередніченко В.М. Явище синцитій у міжамфідиплоїдних гібридів // 5-й з'їзд Укр. бот. товариства: тези доп. – Ужгород, 1972. – С. 201.
70. Сидоров Б.П., Соколов Н.Н., Вакуленко Н.А., Огородникова А.Р. Блокада веретена и гипоплоидный рост при колхициновом митозе // В кн.: Полиплоидия и селекция. – М.-Л., Наука, 1965. – С. 109-122.
71. Сахаров В.В., Мансурова Л.И., Науменко В.А., Мелконова Е.Ф. Геномные мутации в соматических клетках полиплоидов кавказской ромашки // Эксперим. мутагенез животных, растений и микроорганизмов: Тез. докл. – М., 1965. – Ч. 2. – С. 60-62.
72. Тарасевич Е.И. Получение полиплоидных форм и их биологические особенности. В кн.: Полиплоидия и селекция: – М.-Л.: Наука, 1965. – С. 257-263.
73. Монтвід П.Ю., Самовол О.П., Мірошніченко В.П. Перебіг мейозу у міжвидового гібриду F₁ *Lycopersicon esculentum* Mill. x *Lycopersicon chilense* Dun. // Цитология и генетика – 2011. – Т. 45, № 2. – С. 16-21.
74. Mitra J., Steward F.G. Growth induction in cultures of *Haplopappus gracilis*. II. The behavior of the nucleus // Am. J. Bot. – 1961. – V. 48, N 5. – P. 358-368.
75. Кунах В.А. Цитогенетическая характеристика культуры ткани гаплопалупуса // В кн.: Культура изолированных органов, тканей и клеток растений. – М.: Наука, 1970. – С. 155-158.
76. Nuti Ronchi V., Giorgetti L., Martini G. Somatic embryogenesis in *Daucus carota*: Mechanism of polyploidization and ploidy reduction in cultured cells and regenerated embryos // Proc. II Int. Symp. “Embryol. and seed reprod.” (Leningrad, July 3-7, 1990). – St.Petersburg, 1992. – P. 409-410.
77. Giorgetti L., Vergara M.R., Evangelista M., Lo Schiavo F., Terzi M., Nuti-Ronchi V. On the occurrence of somatic meiosis in embryogenic carrot cell cultures // Mol. Gen. Genet. – 1995 – V. 246. – P. 657-662.
78. Шульдин А.Ф. Использование генома ржи в преобразовании наследственности растений // С.-х. биология. – 1976. – Т. 11, № 1. – С. 14-22.
79. Туровцев Н.И. Спонтанная и экспериментальная клоновая изменчивость у плодовых растений // Спонтанный и индуцированный мутагенез в селекции садовых растений: Материалы симпоз. – М., 1974. – С. 135-138.
80. Laurie D.A., Bennet M.D. The production of haploid wheat plants from wheat x maize crosses // Genome. – 1989. – V. 32. – P. 953-962.
81. Riera L., Lizaracu O., Mujeeb-Kazi A., William M.D.H.M. Maize (*Zea mays* L.) mediated polyhaploid production in some *Triticaceae* using a detached tiller method // J. Genet. and Breed. – 1992. – V. 46, N 4 – P. 335-346.
82. Li Z.Y., Ge X.H. Unique chromosome behavior and genetic control in *Brassica* x *Orychopragmus* wide hybrids: a review // Plant cell reports. – 2006. – Doi: 10.1007/s00299-006-0290-7.
83. McClintock B. The significance of responses of the genome to challenge // Science. – 1984. – V. 226. – P. 792-801.
84. Хохлова С.А., Быченко А.П., Гайнудинов А.В., Гордей И.А. Полиморфизм гетерохроматиновых С-блоков хромосом генома ржи у ржанопшеничных амфидиплоидов и их хромосомно-замещенных линий // Цитология и генетика. – 2006. – Т. 40, № 3. – С. 11-16.
85. Cron R.C., Small R.L., Wendel J.F. Duplicated genes evolve independently after polyploid formation in cotton // PNAS. – 1999. – V. 96. – P. 14406-14411.
86. Small R.L., Wendel J.F. Copy number lability and evolutionary dynamics of the *Agh* gene family in diploid and tetraploid cotton (*Gossypium*) // Genetics. – 2000. – V. 155. – P. 1913-1926.
87. Butrille D.V., Boiteux L.S. Selection-mutation balance in polysomic tetraploids: Impact of double reduction and gametophytic selection on the frequency and subchromosomal localization of deleterious mutation // PNAS. – 2000. – V. 97, N 12. – P. 6608-6613.
88. Ozkan H., Levy A.A., Feldman M. Allopolyploidy-induced rapid genome evolution in the wheat (*Aegilops* – *Triticum*) group // The Plant Cell. – 2001. – V. 13. – P. 1735-1747.
89. Shaked H., Kashkush K., Ozkan H., Feldman M., Levy A.A. Sequence elimination and cytosine methylation are rapid and reproducible responses of the genome to wide hybridisation and allopolyploidy in wheat // The Plant Cell. – 2001. – V. 13. – P. 1749-1759.
90. Чалык С.Т. Создание линий кукурузы, индуцирующих матроклинные гаплоиды с высокой частотой // Цитол. и генетика. – 2000. – Т. 34, № 5. – С. 37-41.
91. Малецкая Е.И. Гаплоидия в апозиготических семенных потомствах сахарной свеклы *Beta vulgaris* L. // ДАН (Россия). – 2009. – Т. 426. – С. 710-713.
92. Позняк С.И., Юданова С.С. Агамоспермная репродукция семян у сахарной свеклы (исторический контекст) // Факторы экспериментальной эволюции организмов, Київ, Логос – 2011. – Т. 10. – С. 292-296.
93. Kott L.S., Flack S., Kasha K.J. A comparative study of initiation and development of embryogenic callus from haploid embryos of several barley cultivars. II. Cytophotometry of embryos and callus // Canad. J. Bot. – 1986. – V. 64, N 9. – P. 2107-2112.
94. Хохлов С.С., Тырнов В.С., Гришина Е.В., Давоян Н.И., Зайцева М.И., Звержанская Л.С., Селиванов А.С., Суханов В.М., Шишкинская Н.А., Гусева А.И. Гаплоидия и селекция. – М.: Наука, 1976. – 222 с.
95. Малецкая Е.И., Юданова С.С. Семенная продуктивность гаплоидных растений сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.) при апозиготическом способе размножения // Факторы экспериментальной эволюции организмов, Київ, Логос – 2010. – Т. 9. – С. 89-93.

96. Дзюбенко В.В., Бугров А.Г., Джетыбаев И.Е., Рубцов Н.Б. Происхождение добавочных (В-) хромосом в азиатских популяциях плавучей кобылки *Eurpreosnetis plorans* Charpentier, 1825 (Orthoptera, Acrididae) // Фактори експериментальної еволюції організмів, Київ, Логос – 2011. – Т. 10. – С. 33-37.
97. Jones R.N., Viegas W., Houben A. A century of B chromosomes in plants: So What? // Annals of Botany. – 2008 – V. 101. – P. 767-775.
98. Jones R.N., Rees H. B chromosomes. // London: Academic Press. – 1982. – 294 с.
99. Кунах В.А. Додаткові або В-хромосоми рослин. Походження і біологічне значення // Вісник. Укр. тов-ва генетиків і селекціонерів. – 2010. – Т. 8, № 1. – С. 99-139.
100. Трифонов В.А., Дементьева П.В., Беклемишева В.Р., Юдкин Д.В., Воробьева Н.В., Графодатский А.С. Добавочные хромосомы, сегментные дубликации и эволюция // Генетика. – 2010. – Т. 46, № 9. – С. 1234-1236.
101. Borisov Ju.M., Muratova E.N. Population mobility of animal and plant B-chromosomes in regions subject to technogenic impact // Journ. of Siberian Federal University. Biology 2. – 2010. – №3. – P. 146-158.
102. Рубцов Н.Б., Карамышева Т.В., Борисов Ю.М. Молекулярные механизмы происхождения и эволюции В-хромосом // Фактори експериментальної еволюції організмів, Київ, Логос – 2011. – Т. 10. – С. 52-58.
103. Lia V.V., Confalonieri V.A., Poggio L. B chromosome polymorphism in maize landraces: adaptive vs. demographic hypothesis of clinal variation // Genetics. – 2007. – V. 177. – P. 895-904. Doi: 10.1534/genetics.107.075440.
104. Tian B., Li H. Variation of B chromosome associated with tissue culture in wheat-rye cross // Journ. Integrative Plant Biology. – 2009. – V. 51, N 9. – P. 834-839.
105. Седельникова Т.С., Муратова Е.Н., Пименов А.В., Ефремов С.П. Кариологические особенности болотных и суходольных популяций *Picea obovata* в Западной Сибири // Ботанический журнал. – 2004. – Т. 89, № 5. – С. 718-733.
106. Седельникова Т.С., Пименов А.В. Анализ цитогенетических характеристик болотных и суходольных популяций видов *Pinaceae* // Фактори експериментальної еволюції організмів, Київ, Логос – 2010. – Т. 8. – С. 235-240.
107. Седельникова Т.С., Пименов А.В., Муратова Е.Н. Хромосомные аномалии у хвойных в экстремальных экотопах // Фактори експериментальної еволюції організмів, Київ, Логос – 2011. – Т. 10. – С. 138-142.
108. Владимиров О.С., Муратова Е.Н. Кариологические особенности ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в условиях антропогенного загрязнения г. Красноярск // Экологическая генетика. – 2005. – Т. 3, № 1. – С. 18-23.
109. Gettner M.E. Variable karyotype with B-chromosomes in *Bellevalia saviczii* (Liliaceae) // Genetica. – 2005. – V. 124, №2-3. – P. 223-234.
110. Rosato M., Chiavarino A.M., Naranjo C.A., Hernandez J.C., Poggio L. Genome size and numerical polymorphism for the B chromosome in races of maize (*Zea mays* ssp. *mays*. Poaceae) // American Journ. Botany. – 1998. – V. 85. – P. 168-174.
111. Бреславец Л.П. Полиплоидия в природе и опыте. М., Изд-во АН СССР, 1963. – 364 с.
112. Liu Y. Like father like son // EMBO reports – 2007 – V. 8, N 9. – P. 798-803.
113. Stegemann S., Bock R.. Exchange of genetic material between cells in plant tissue grafts // Science. – 2009. – V. 324. – P. 649-651.
114. Кунах В.А. Изменчивость растительного генома в процессе дедифференцировки и каллусообразования *in vitro* // Физиология растений. – 1999. – Т. 46, №6. – С. 919-930.
115. D'Amato F., Bennici A., Cionini P.G., Baroncelli S., Lupi M.C. Nuclear fragmentation followed by mitosis as mechanism for wide chromosome number variation in tissue cultures: its implications for plant regeneration // Plant Cell Cult.: Results and Perspectives, Amsterdam e.a., 1980. – P. 67-72.
116. Deumling B., Clermont L. Changes in DNA content and chromosome size during cell culture and plant regeneration of *Scilla siberica*: Selective chromatin diminution in response to environmental conditions // Chromosoma. – 1989. – V. 97. – P. 439-448.
117. Durrant A. The environmental induction of heritable changes in *Linum* // Heredity. – 1962. – V. 17. – P. 27-61.
118. Chen Z.J., Ni Z. Mechanisms of genomic rearrangements and gene expression changes in plant polyploids // Bioessays. – 2006. – V. 28. – P. 240-252.
119. Hirt H. Connecting oxidative stress, auxin, and cell cycle regulation through a plant mitogen-activated protein kinase pathway // PNAS. – 2000. – V. 97, N 6. – P. 2405-2407.
120. Kovtun Y., Wan-Ling Chui, Tena G., Sheen J. Functional analysis of oxidative stress-activated mitogen-activated protein kinase cascade in plants // PNAS. – 2000. – V. 97, N 6. – P. 2940-2945.
121. 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. – Т. 49, № 10. – С. 870-875.
122. Мурсалимов С.Р., Дейнеко Е.В. Цитомиксис в образцах из природных популяций *Dactylis glomerata* L. (Poaceae) // Вестник ВОГиС. – 2009. – Т. 13, № 4. – С. 772-777.
123. Шестопал О.Л., Бланковська Т.П. Будова антиподального комплексу сортів та гібридів ячменю за різних умов вирощування рослин // Цитология и генетика. – 2006. – Т. 40, № 2. – С. 44-49.
124. Cionini P.G., Cavallini A., Corsi R., Fogli M. Comparison of homologous polytene chromosome in *Phaseolus coccineus* embryo suspensor cell: morphological, autoradiographic and cytophotometric analyses // Chromosoma. – 1982. – V. 86. – P. 383-396.
125. Levites E.V. Marker enzyme phenotype ratios in agamosperous sugarbeet progenies as a demonstration of multidimensional encoding of inherited information in plants. – 2007. – <http://arxiv.org/abs/q-bio/0701027>.

126. Левитес Е.В., Кирикович С.С. Использование методов натуральных выборок для изучения изменчивости в семенном агамоспермном потомстве растений сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.) // Генетика. – 2008. – Т. 44, № 11. – С. 1493-1502.
127. Bennetzen J.L., Ma J., Devos K.M. Mechanisms of recent genome size variation in flowering plants // *Annals of Botany*. – 2005. – V. 95, N 1. – P. 127-132.
128. Vitte C., Bennetzen J.L. Analysis of retrotransposon structural diversity uncovers properties and propensities in angiosperm genome evolution // *PNAS*. 2006. – V. 103, N 47. – P. 17638-17643.
129. Belyayev A., Kalendar R., Brodsky L., Nevo E., Schulman A.H., Raskina O. Transposable elements in a marginal plant population: temporal fluctuations provide new insights into genome evolution of wild diploid wheat // *Mobile DNA*. – 2010. – V. 1, N 6. – P. 1-16.
130. Cullis C.A. Mechanisms and control of rapid genomic changes in flax // *Annals of Botany*. – 2005. – V. 95. – P. 201-206.
131. Chen Y., Schneeberger R.G., Culiss C.A. A site-specific insertion sequence in flax genotrophs included by environment // *New Phytol.* – 2005. – V. 167. – P. 171-180.
132. Chen Y., Lowenfeld R., Cullis C.A. An environmentally induced adaptive (?) insertion event in flax // *Internat. Journ. Genet. and Molecular Biol.* – 2009. – V. 1, N 3. – P. 038-047.
133. Kazazian H.H.Jr. Mobile elements: drivers of genome evolution // *Science*. – 2004. – V. 303, N 5664. – P. 1626-1632.
134. Feschotte C., Pritham E.J. DNA transposons and the evolution of eukaryotic genomes // *Annual Review Genetics*. – 2007. – V. 41. – P. 331-368.
135. Zhang S., Gu K.Y., Singh J., Coleman-Derr D., Brar D.S., Jiang N., Lemaux P.G. New insights into *Oryza* genome evolution: high gene colinearity and differential retrotransposon amplification // *Plant Molecular Biology*. – 2007. – V. 64, N 5. – P. 589-600.
136. Шпильчин В.В., Терновська Т.К. Мобільні генетичні елементи рослин // *Вісн. Укр. тов-ва генетиків і селекціонерів*. – 2010. – Т. 8, № 1. – С. 154-164.
137. Wang J., Tian L., Madlung A., Lee H.S., Chen M., Lee J. et al Stochastic and epigenetic changes of gene expression in *Arabidopsis* polyploids // *Genetics*. – 2004. – V. 167. – P. 1961-1973.
138. Gui Q., Wang J., Xu Y., Wang J. Изменения экспрессии дублированных генов у аллотетраплоидных видов рода *Brassica* по данным метода SRAP-кДНК // *Молекулярная биология*. – 2009. – Т. 43, № 1. – С. 3-9.
139. Жук О.И. Адаптивная эволюция водного режима и засухоустойчивости растений // *Фактори експериментальної еволюції організмів*. Т. 8, Київ, Логос, 2010, С. 12-16.
140. Кравец Е.А., Бережная В.В., Сакада В.И., Рашидов Н.М., Гродзинский Д.М. Механизмы радиационного мутагенеза и архитектоника апикальной меристемы корня // *Фактори експериментальної еволюції організмів*. Т.10, Київ, Логос, 2011, С. 111-115.
141. Малецкий С.И. Иерархия единиц наследственности, изменчивость, наследование признаков и видообразование у растений // *Эпигенетика растений*, Сб. научн. тр., Новосибирск, Ин-т цитологии и генетики СО РАН. – 2005. – С. 7-53.
142. Малецкий С.И. Эпигенетические и синергические формы наследования репродуктивных признаков у покрытосеменных растений // *Эпигенетика растений*, Сб. научн. тр., Новосибирск, Ин-т цитологии и генетики СО РАН. – 2005. – С. 54-86.
143. Голубовский М.Д. Век генетики: эволюция идей и понятий. // СПб.: Борей Арт, 2000. – 262 с.
144. Chandler V., Stam M. Chromatin conversations: mechanisms and implications of paramutation // *Nature Reviews Genetics*. – 2004. – V. 5. – P. 532-544.
145. Della Vedova C.B., Cone K.C. Paramutation: The chromatin connection // *The Plant Cell*. – 2004. – V. 16. – P. 1358-1364.
146. Эпигенетика растений. Сб. науч. тр. Новосибирск, Ин-т цитологии и генетики СО РАН. – 2005. – 373 с.
147. Lolle S., Victor J., Young J., Pruitt R. Genome-wide non-mendelian inheritance of extra-genomic information in *Arabidopsis* // *Nature*. – 2005. – V. 434. – P. 505-509.
148. Jorgensen R.A. Of genes and genomes: challenges for the twenty-first century // *Frontiers in plant science*. – 2010. – V. 1, Article 1, doi: 10.3389/fpls.2010.00001.
149. Кунах В.А. Пластичность генома соматических клеток и адаптивность растений // *Молекулярная и прикладная генетика*, Минск, 2011. – Т. 12. – С. 7-14.

Научное издание

ЖЕБРАКОВСКИЕ ЧТЕНИЯ
III
ПРЕОБРАЗОВАНИЕ ГЕНОМОВ

В.А. КУНАХ

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ ПЛАСТИЧНОСТЬ ГЕНОМА
КАК ОСНОВА АДАПТИВНОСТИ РАСТЕНИЙ

Редактор	А.В. Кильчевский
Переводчик	О.А. Лазаренко
Верстка	Е.П. Нестерович

Подписано в печать 27.11.2009 г. Формат 60x84 1/16. Бумага офсетная.
Гарнитура Таймс. Печать цифровая. Усл. печ. л. 0,66. Уч.-изд. л. 0,62. Тираж
100 экз. Заказ

ГНУ «Институт генетики и цитологии НАН Беларуси»
220072, г. Минск, ул. Академическая, 27

Отпечатано с оригинал-макетов заказчика

Минск
2011