

УДК 575.2

АДАПТИВНЫЕ СВОЙСТВА РАСТЕНИЙ КЛОНА M 121 TRADESCANTIA PALUDOSA КАК РЕЗУЛЬТАТ ЭПИГЕНЕТИЧЕСКОЙ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ

Н.Л. ДЕЛОНЕ

Институт медико-биологических проблем РАН
 Россия, 123007, Москва, Хорошевское шоссе, 76А
 e-mail: berkovich@imbp.ru

Цель. Определить природу добавочных хромосом, их состав, качество и количество в них гетерохроматина при адаптивности *Tradescantia paludosa*. **Методы.** Использовали цитогенетический анализ постмейотических митозов при спорогенезе с применением таких экспериментальных факторов, как температурный шок, химический мутагенез и т.д. **Результаты.** Предложена схема адаптации за счет регуляции активности генов. На первом этапе в ответ на экстремальные воздействия происходит структурная перегруппировка хромосом. Второй этап – это «мобилизация внутренних ресурсов». Третий этап адаптации наступает при увеличении гетерохроматина с одной стороны и увеличении числа тандемных генов с другой. **Выводы.** Показано, что стабильная перестройка эу-гетерохроматического комплекса в ядре клетки приводит к эпигенетической наследственности и может выразиться в изменении такого сложного признака, как адаптационные возможности.

Ключевые слова: В-хромосома, эпигенетика, гетерохроматин.

Введение. В любой популяции растений и животных отдельные индивидуумы различаются по адаптивности к окружающей среде. Издавна ведется отбор по этому сложному признаку, возникающему благодаря комплексу механизмов. Мы предлагаем рассмотреть данные по изучению этого процесса на уровне хромосом.

В современных словарях по генетике определение эпигенетики следующее: «Это новый раздел, изучает возможность наследования особенностей экспрессии генов, которые связаны с обратимыми изменениями структуры хроматина и/или метилирования ДНК» [1]. На уровне хромосомы это взаимоотношения эу-гетерохроматического комплекса в клеточном ядре, где архитектура ядра и место расположения гетерохроматических блоков играют основную роль.

Одним из фундаментальных факторов, установленных цитогенетиками, является наличие двух разных типов участков по длине хромосомы, которые отличаются по своему строению и функциям: эухроматин и гетерохроматин. Е. Гейтц [2] предложил для этих участков термины – истинный и неистинный хроматин. Гетерохроматин расположен большими блоками при центромерах, около ядрышкового организатора и при теломерах, а также небольшими блоками по всей длине хромосомы – интеркалярный гетерохроматин. Гетерохроматин очень лабилен. Имеется такое биологическое свойство, как гетерохроматизация эухроматических районов, когда гетерохроматин увеличивается в разме-

© Н.Л. ДЕЛОНЕ, 2012

ре, облекает рядом находящиеся эухроматические зоны, способствуя их конденсации. Таким образом, в хромосомах всегда есть три различные зоны: эухроматин, гетерохроматин и гетерохроматизированный эухроматин. Гетерохроматизированный эухроматин также инертен, как и гетерохроматин истинный, считывание информации в нем невозможно.

Проблема гетерохроматина подробно изучалась, начиная с начала прошлого века. Имеются крупные монографии [3–5] и в особенности в последнее время обзоры [6–8]. Мы также посвятили свои исследования вопросу гетерохроматизации [9]. Гетерохроматин цитогенетики изучают при разных способах фиксации и окраски в метафазных, профазных хромосомах и особенно в интерфазных ядрах. Но есть еще один метод: наблюдение за особой категорией добавочных хромосом. Добавочные хромосомы – это сверхкомплектные хромосомы помимо стандартного набора. Так *Tradescantia paludosa* имеет $2n=12$ стандартных хромосом, кроме того, некоторые клоны и линии имеют добавочные хромосомы в количестве от 2 до 12. Добавочные хромосомы называют еще дополнительными, сверхчисленными, лишними, лимитированными, фрагментарными, В-хромосомами, в отличие от А-хромосом нормального набора [10]. Поскольку добавочные хромосомы часто разного размера, то говорят о С, Д, Г добавочных хромосомах, производных от В-хромосом. Первое, что необходимо сделать, – это определить, с каким классом добавочных хромосом в каждом конкретном случае мы имеем дело. Совершенно необходимо дать себе отчет, что является объектом изучения: собственно добавочные хромосомы, или мозаичная полисомия, или полисомия, осложненная делециями. Полностью это можно различить только в мейозе, т.к. добавочные хромосомы не конъюгируют с хромосомами стандартного набора. Иногда они слипаются своим гетерохроматином в сложные ассоциации.

Необходимо определить природу добавочных хромосом, их состав, качество, количество гетерохроматина в них, поскольку если добавочная хромосома состоит из эухроматина и несет гены, то проблема заключается в наличии дополнительных генов в геноме или, во всяком случае, в дозе гена. Если же добавочная хромосома состоит из гетерохроматина, то тогда это проблема регуляции функционирования генов нормального генома.

Материалы и методы

В 1957 г. шведский ученый А. Густафссон прислал нам несколько растений *Tradescantia paludosa* клона № 5 Карла Сакса, с тех пор у нас образовалась большая коллекция *Tr. paludosa*, но клон № 5 Сакса мы размножаем как стандартный. Поскольку в этом клоне мы издавна ведем поддерживающий отбор, то он получил название клон № 5-М, или Московский стандарт. В 1964 г. мы получили от А. Мюнтцинга из Линда растения *Tr. paludosa*, *Tr. virginiana* и *Tr. crassifolia* из популяций, несущих добавочные хромосомы. *Tr. paludosa* широко используется цитогенетиками. Мы провели обширные многолетние исследования с микроспорами *Tr. paludosa* по радиогенетике, космической генетике и воздействию на хромосомы химических мутагенов, описанных нами во многих статьях и монографии [9].

Цитогенетический анализ постмейотических митозов при спорогенезе у *Tr. paludosa* хорошо изучен. Она обладает шестью крупными хромосомами ($n=6$), длительность митоза в первом постмейотическом митозе при $t\ 20\ ^\circ\text{C}$ составляет 10 дней, при $t\ 30\ ^\circ\text{C}$ – 7 дней; второй постмейотический митоз наблюдают в пыльцевых трубках, проращивая пыльцу на агаровой среде.

Среди растений, присланных А. Мюнтцингом, мы отобрали клон № 121. Поскольку мы давно его размножаем и ведем

поддерживающий отбор, то он получил название клон 121 Московский, или клон М 121. Размножение клона М 121 мы ведем вегетативно, но длительное его воспроизводство могло оказать свое воздействие, именно поэтому мы прибавили букву М – Московский. В этом клоне $2n=12+4B$, а гаплоидное $n=6+2B$, т.е. две добавочные хромосомы.

Мы провели серию экспериментов по воздействию следующих экстремальных факторов: а) температурный шок; б) химический мутаген; в) вращение на центрифуге.

Воздействие температурного режима использовали на растениях клона *Tr. paludosa* М 121 и клона Сакса № 5-М, помещая их в фитотрон. Растения содержали при оптимальной температуре 30 °С, затем снижали температуру до 0 °С в одних вариантах опыта, в других – создавали растениям разные температурные режимы.

Эффект действия парааминобензойной кислоты (ПАБК) изучали на срезанных побегах *Tr. paludosa* М 121. Контрольные побеги держали в водопроводной воде. ПАБК в растворе содержалась в дозе 0,03 %, экспозиция была 7 суток.

Действие вращения на центрифуге изучали на клоне М 121 при использовании лабораторной установки Т-13-Р при радиусе вращения 0,15 м, остановились на 2500 г. Центрифугировали срезанные стебли с соцветиями, которые потом продолжали расти в жидкой питательной среде. Мы сравнивали темп роста растений, развитие по сравнению с контролем, но основные выводы основывали на кариологическом изучении микроспор в первом постмейотическом делении и во втором постмейотическом делении в пыльцевой трубке по стандартной методике.

Эксперименты проводились в течение ряда лет с перерывами на несколько лет.

Результаты и обсуждение

Воздействие холода на добавочные хромосомы растений *Tradescantia paludosa*, клон М 121.

Присланные нам А. Мюнтцингом растения вначале попали в Ботанический институт АН СССР, затем долго добирались до нас и, когда мы их, наконец, получили, то не нашли в них добавочных хромосом. Это обстоятельство мы отмечаем в табл. 1, в варианте 1. Следующие два года не принесли удачи (табл. 1, варианты 2 и 3). И только когда мы создали для этих растений оптимальные условия, добавочные хромосомы появились (табл. 1, вариант 4). В четвертом варианте температура в боксе была $+30\pm 0,5$ °С, большая влажность и искусственное освещение установлено на режим короткого дня. Спустя 2 года появилось 22,5 % растений с добавочными хромосомами. В 5-м варианте (табл. 1) суммированы результаты всех лет наблюдений.

Таблица 1. Число растений *Tradescantia paludosa*, клон М 121 с добавочными хромосомами

Вариант	Число изученных растений	Число растений с добавочными хромосомами	
		в абсолютных числах	%
1	8	–	–
2	36	–	–
3	105	–	–
4	200	45	22,5
5	320	58	18,1
6	40	35	87,7
7	40	21	52,5
8	40	2	5,0

Мы экспериментировали с условиями выращивания растений. В варианте 6 (табл. 1) ставили растения в бокс в условия непрерывного освещения в течение 4 месяцев. Они вегетировали, но не цвели. Затем их возвращали в прежний режим, и тогда число растений с добавочными хромосомами увеличилось до 87,7 %. В следующем опыте (табл. 1, вариант 7) расте-

ния охлаждали при $t = -4\text{ }^{\circ}\text{C}$ в течение недели. При возвращении в оптимальные условия число растений с добавочными хромосомами стало 52,5 %. В 8 варианте (табл. 1) 8 месяцев растения содержали при $t = +16\text{--}18\text{ }^{\circ}\text{C}$, число растений с добавочными хромосомами уменьшилось до 5 %.

Во всех вариантах были контрольные растения-клоны Сакса № 5 Московский стандарт. В нем добавочные хромосомы обнаружены не были.

Приведенные данные за много лет работы с клоном *Tr. paludosa* продемонстрировали зависимость наличия добавочных хромосом от температуры.

В 2009–11 гг. были поставлены эксперименты, дополнившие описанные нами в табл. 1, которые выполнялись в годы вскоре после получения растений с добавочными хромосомами от А. Мюнтцинга. В табл. 2 приведены данные о влиянии раз-

личных тепловых режимов на число растений с добавочными хромосомами в клоне М 121. Предварительное охлаждение, собственно шок, при температуре от 0 до $-4\text{ }^{\circ}\text{C}$ привело к их увеличению (82,2 %, табл. 2, вариант 2). Изнуряющий холодный режим в течение 10 месяцев привел к полному отсутствию растений с добавочными хромосомами (табл. 2, вариант 3). Условия с температурой, близкой к $10\text{ }^{\circ}\text{C}$, в течение 2-х лет снизили число таких растений до 5,5 % (табл. 2, вариант 4).

В этой же серии опытов мы при цитогенетическом анализе зарегистрировали преимущественное распределение добавочных хромосом в клетках, находящихся в телофазе у клона М 121. Преимущественное распределение добавочных хромосом всегда было к полюсу клетки, где формировалось впоследствии генеративное ядро. Предварительный шок пониженными температурами приводит к увеличению пре-

Таблица 2. Воздействие холода на число растений с добавочными хромосомами (*Tradescantia paludosa*, клон М 121)

Вариант	Число растений		
	всего изучено	с добавочными хромосомами	
		в абсолютных числах	%
1. Оптимальная $t = +30\pm 0,5\text{ }^{\circ}\text{C}$	420	257	61,2
2. Предварительное охлаждение 10 дней; $t = 0\text{--}1\text{ }^{\circ}\text{C}$	500	411	82,2
3. Предварительный холодный режим 10 месяцев; $t = 0\text{--}4\text{ }^{\circ}\text{C}$	402	0	0
4. Режим в условиях $t = +10\text{...}+12\text{ }^{\circ}\text{C}$, 2 года	400	22	5,5
Контрольный клон Московский при всех вариантах	1605	0	0

Таблица 3. Воздействие холодом на преимущественное распределение добавочных хромосом в телофазе в сторону генеративного ядра при микроспорогенезе (*Tradescantia paludosa*, клон М 121)

Вариант	Число изученных телофаз	Число телофаз с преимущественным распределением	
		в абсолютных числах	%
	1. Оптимальная $t = +30\pm 0,5\text{ }^{\circ}\text{C}$	582	15
2. Предварительное охлаждение 10 дней; $t = 0\text{--}1\text{ }^{\circ}\text{C}$	2100	1661	79,1
3. Режим в условиях $t = +10\text{...}+12\text{ }^{\circ}\text{C}$, 2 года	500	470	94,0
Контрольный клон Московский при всех вариантах	1909	0	0

имущественного распределения (табл. 3, вариант 2). Еще больше проявляется преимущественное распределение при содержании в неблагоприятных условиях (94,0 %, табл. 3, вариант 4), в то время как самих растений с добавочными хромосомами в популяции становится меньше, что было видно по данным, приведенным в табл. 2, о чем мы уже говорили.

При анализе телофаз преимущественное распределение хромосом в сторону генеративного ядра четко обнаруживается, но теряется возможность подсчитать все добавочные хромосомы в клетке. Поэтому интересно было проанализировать анафазы, где помимо добавочных хромосом, отходящих к одному из полюсов, можно легко обнаруживать добавочные хромосомы, расходящиеся правильно, а также остающиеся в экваториальной плоскости.

Какова дальнейшая судьба отставших на экваторе хромосом? Они могут успеть быть затянуты другими хромосомами и попасть в любое из дочерних ядер. Если же они останутся в цитоплазме, то вначале образуется микроядро, а затем оно эли-

минируется. В табл. 4 показано, что при оптимальных условиях преимущественное распределение превалирует над распределением к обоим полюсам и встречается чаще в 3,9 раза. При резком шоковом предварительном воздействии холодом соотношение случаев с преимущественным распределением добавочных хромосом и случаев расхождения их к полюсам увеличивается до 10,5 раз (табл. 4, вариант 3). Во втором варианте этот эффект достигает еще большего размера – 20,5 раз (табл. 4, вариант 2). При этом добавочные хромосомы становятся крупнее. Величина добавочных хромосом 1,3–1,6 мкм, приблизительно 1/7 размера стандартной хромосомы. В неблагоприятных условиях они укорачиваются до 1,1–1,0 мкм. Это 1/9 размера стандартной хромосомы и, наоборот, при временном охлаждении добавочные хромосомы несколько удлиняются до 2,5–2,8 мкм, что составляет 1/5 размера стандартной хромосомы.

Биологическая роль добавочных хромосом обсуждается до сих пор, но прежде

Таблица 4. Поведение добавочных хромосом в ранней анафазе первого постмейотического митоза у *Tradescantia paludosa*, клон М 121

Вариант	Число анафаз	Число анафаз с добавочными хромосомами	Расхождение к обоим полюсам	Отставание в экваториальной плоскости	Преимущественное распределение
1. Оптимальная $t = + 30 \pm 1 \text{ } ^\circ\text{C}$	3060	582	98	108	376
2. Предварительное непрерывное освещение 4 месяца	2066	994	40	152	802
3. Предварительное содержание при $t = -4 \text{ } ^\circ\text{C}$, 7 дней	1203	703	48	151	504
4. Предварительное содержание при $t = 16-18 \text{ } ^\circ\text{C}$, 8 месяцев	2903	274	176	76	22
Контрольный клон Московский при всех вариантах	4006	0	0	0	0

всего нужно знать, с каким типом добавочных хромосом мы имеем дело. Мы в наших экспериментах изучали реакцию на холод клон М 121 *Tr. paludosa*, в котором добавочные хромосомы состоят из гетерохроматина. Н.П. Дубинин сказал: «Гетерохроматический участок, посаженный на собственную центромеру».

Самый значительный опыт мы получили случайно: в 2001 году в теплице, где стояли вазоны с большинством наших клонов традесканции, оказались разбиты стекла. Растения около двух недель находились при температуре -7°C , возможно и ниже. Все клоны погибли, в том числе и та часть растений клон Московский стандарт, которые там были (вся коллекция клонов была в другом помещении). Только клон М 121 в этом непредусмотренном эксперименте выжил, отрос в боксе с $t+30\pm 0,5^{\circ}\text{C}$, и был размножен.

Его адаптивные возможности были убедительно доказаны.

Действие парааминобензойной кислоты (ПАБК) на добавочные хромосомы *Tradescantia paludosa*, клон М 121. Результаты опыта представлены в табл. 5. В первом варианте приведены данные по изучению микроспор традесканции в оптимальных условиях: срезанные стебли с соцветиями произрастали в воде при $t+30\pm 1,0^{\circ}\text{C}$. Было установлено, что число метафаз с добавочными хромосомами составляет 2,9 %. Во втором варианте опыта побеги с соцветиями содержали в раство-

ре ПАБК в дозе 0,03 % в течение 7 суток. Число метафаз с добавочными хромосомами в микроспорах увеличилось до 60,8 %. Затем через 2 месяца в третьем варианте стебли отмыли и перенесли снова в оптимальные условия. Добавочные хромосомы в метафазах микроспор обнаружены не были. Наконец, в четвертом варианте спустя 6 месяцев содержания в оптимальных условиях число добавочных хромосом вернулось к зарегистрированному до начала действия ПАБК.

Таким образом, было показано, что ПАБК при непосредственном воздействии в виде шока повышает число добавочных хромосом, но затем при длительном времени (2 месяца) возникает полное их отсутствие. Эти данные можно сравнить с действием холода, когда первый удар экстремального влияния вызывает увеличение добавочных хромосом, а затем длительное воздействие приводит к их элиминации.

Результат вращения на центрифуге 2500 g на добавочные хромосомы *Tradescantia paludosa*, клон М 121. Растения *Tradescantia paludosa*, клон М 121 облучали рентгеновскими лучами 200 r, а также подвергали вращению на центрифуге 2500 g. Данные приведены в табл. 6. В первом варианте опыта проводилось облучение растений, число микроспор с перестройками составляло 5,1 %. Добавочные хромосомы были обнаружены в большинстве обследованных метафаз и

Таблица 5. Воздействие парааминобензойной кислоты (ПАБК) на добавочные хромосомы *Tradescantia paludosa*, клон М 121 (второй постмейотический митоз в пыльцевых трубках)

Вариант	Число метафаз	Число метафаз с добавочными хромосомами	
		в абсолютных числах	%
1. Без воздействия	2206	66	2,9
2. ПАБК 0,03 %, 7 суток	2002	1220	60,8
3. Возвращение в оптимальные условия через 2 месяца	3092	0	0
4. Оптимальные условия в течение 6 месяцев	2011	62	3,1

составляли 2 добавочные хромосомы на 1 клетку ($n=6+2B$). При совместном действии было обнаружено 7,0% хромосомных перестроек. Добавочные хромосомы преобразовывались в сферические фрагменты. Таким образом, во втором варианте было показано влияние больших доз вибрации. В третьем варианте приведены данные по контролю. Как известно, клон М 121 не имеет структурных хромосомных перестроек, так же как клон Сакса № 5 (1).

В этом эксперименте особое поведение добавочных хромосом также было отмечено.

Обсуждение. Мы предлагаем схему адаптации за счет регуляции активности генов большими блоками, собственно схему эпигенетической наследственности такого сложного признака, как адаптация. Адаптация, без сомнения, имеет ряд разнообразных механизмов, но мы остановимся на одном из них. Адаптация растений к экстремальным условиям во многом основана на увеличении числа работающих генов в полигенных системах и величине гетерохроматизированных вставок рядом с ними. На воздействие экстремальных факторов именно гетерохроматин в ядре начинает «отвечать» первым, вначале накапливаясь и гетерохроматизируя рядом лежащие гены.

Биологическая логика всех этапов процесса адаптации с использованием гетерохроматизации ясна. На первом этапе в ответ на экстремальные воздействия про-

исходит структурная перегруппировка хромосом, архитектоника ядра изменяется, гетерохроматизация эухроматических районов приводит к их менее «уязвимому» положению генов. Этот процесс в ряде клеток в определенное время продолжается и приводит к гетерохроматизации ядра. Поскольку далеко не всеобщим является впадение в анабиоз, то часто адаптация переходит в следующий этап.

Второй этап – это «мобилизация внутренних ресурсов». При продолжительном воздействии клетке для её функционирования необходима деятельность генов, в частности, активация множественных генов рибосомальных РНК, tandemно расположенных рРНК 18S и рРНК 28S. Элиминация гетерохроматина, дегетерохроматизация определенных районов приводит к этому состоянию. При сокращении гетерохроматин теряет лабильность, а хромосома утрачивает возможность противодействовать новым неблагоприятным воздействиям. Часто сорта некоторых растений и пород животных имеют повышенную урожайность и продуктивность, но чрезвычайно страдают от колебаний температуры, поскольку первоначально имеют малый запас гетерохроматина.

Третий этап адаптации наступает при увеличении гетерохроматина с одной стороны и увеличении числа tandemных генов с другой. Тогда лабильность клетки восстанавливается, поскольку большое число гетерохроматизированных генов увеличи-

Таблица 6. Поведение добавочных хромосом в ранней анафазе первого постмейотического митоза у *Tradescantia paludosa*, клон М 121 после различных воздействий

Вариант	Центрифугирование 2500 г	Облучение 200 г	Число хромосом	Число с перестройками			Число добавочных хромосом в одной клетке, их состояние
				общее число	фрагменты	перекомбинации	
1. Облучение	–	+	12 060	5,1±0,12	4,0	1,1	2
2. Облучение + центрифуга	+	+	15 048	7,0±0,21	6,4	0,6	сферический фрагмент
3. Норма	–	–	2006	0	0	0	2

вається, що даєть можливість «ответов» на неблагоприятные условия среды, образуется «запас» генов, которые при дегетерохроматизации вступят в активное состояние. С другой стороны увеличивается число tandemных генов полигенной системы, свободных от блока, что повышает жизнеспособность системы. Только если повышение урожайности сортов растений сочетается с прошедшей в организме полной перегруппировкой эу-гетерохроматических блоков, только тогда такие сорта оказываются устойчивыми к неблагоприятным факторам длительное время.

Адаптивность зависит от запаса гетерохроматина. Причём гетерохроматин должен быть лабильным, участвуя в процессах гетерохроматизации-дегетерохроматизации, поскольку при старении клетки гетерохроматин теряет эту возможность и накапливается в виде всё более сжимающихся глыбок. Такой гетерохроматин снижает адаптивные возможности, поскольку все этапы процессов гетерохроматизации-дегетерохроматизации состояться не могут.

Лабильный гетерохроматин осуществляет очень тонкую «настройку» гетерохроматизации-дегетерохроматизации. Это очень ранний возникший в эволюции механизм адаптации к неблагоприятным условиям, механизм устойчивости [10–13].

Без сомнения, гетерохроматизация хромосом присутствует и при самых комфортных условиях, поскольку дифференцировка любой клетки эукариот зависит от того, какое число и какие кластеры генов в данный момент в данной клетке должны быть доступными для активации. Только резкая перестройка эу-гетерохроматического комплекса ведёт к новым признакам организма за счёт эпигенетической наследственности.

Выводы

Добавочные хромосомы клона М 121 *Tradescantia paludosa*, которые практически состоят из гетерохроматина, можно использовать как цитогенетический тест, поскольку их легко наблюдать в метафазе, анафазе, телофазе, что значительно проще, чем изучение интерфаз. Вместе с тем они представляют возможность сделать выводы о поведении эу-гетерохроматического комплекса клетки, экстраполируя данные, полученные на них, на весь гетерохроматин в ядре.

При действии таких экстремальных факторов, как холод, вибрация, парааминобензойная кислота (ПАБК) добавочные хромосомы клона М 121 изменяли число и размеры. Биологическая логика их поведения свидетельствует о повышении адаптивных возможностей организма при достаточном количестве лабильного, способного участвовать в процессах гетерохроматизации гетерохроматина. Чем больше активного гетерохроматина в клетке, тем шире зона его действия на хромосоме, а именно погружение ряда генов в молчание (гетерохроматизация) и, наоборот, высвобождение ряда кластеров генов, в частности генов 18S PHK и 28S PHK, в экспрессивное состояние (дегетерохроматизация). Следует иметь в виду, что при старении клетки гетерохроматизация делается необратимой, и при этом также увеличивается количество гетерохроматина, только уже потерявшего свою активность.

Стабильная перестройка эу-гетерохроматического комплекса в ядре клетки приводит к эпигенетической наследственности и может выразиться в изменении такого сложного признака, как адаптационные возможности.

Список литературы

1. *Домарадский И.В.* Справочник по общей биологии. – Воронеж, 2010. – 249 с.
2. *Heitz E.* Das Heterochromatin der Moose // *J. Prigsh. Ibof. WissBot.* – 1928. – № 69. – P. 762–818.

3. Захаров А.Ф., Бенюш В.А., Кулешов Н.П., Боровская Л.И. Хромосомы человека. – М.: Наука, 1982. – 215 с.
4. Zhimulev E. Heterochromatin. – London, 1982. – 350 p.
5. Прокофьева-Бельговская А.А. Гетерохроматические районы хромосом. – М.: Наука, 1986. – 431 с.
6. Grewal Sh., Elgin S. Transcription and RNA interference in the formation of heterochromatin // Nature. – 2007. – 447. – P. 399–406.
7. Garcia-Orad A., Vig B.K., Aucoin D. Separation replication of inactive and active heterochromatin in reprogrammed cells // Cancer Genet. Cytogenet. – 2000. – Vol. 6, №1. – P.18–24.
8. Баскевич М.И. Изменчивость структурного гетерохроматина в эволюции и адаптивной стратегии видов-двойников *Sicista* (*Prodentia*, *Dipodoidea*) фауны восточной Европы // Факторы экспериментальной эволюции организмов. – К.: Логос. – 2011. – Т. 10. – С. 10–14.
9. Делоне Н.Л. Начало космической цитогенетики. – М.: Слово, 2002. – 159 с.
10. Кунах В.А. Додаткові або В-хромосоми рослин. Походження і біологічне значення // Вісник Українського товариства генетиків і селекціонерів. – 2010. – Т. 8, № 1. – С. 99–139.
11. Camacho, J.P.M. B chromosomes in the eukaryote genome // Cytogenetics and Genome Research (Special issue). – 2004. – Vol. 106 (2-4).
12. Kaeppler S.M., Kaeppler H.F., Prhee J.H. Epigenetic aspects of somaclonal variation in plants. // Plant. Mol. Biol. – 2000. – Vol. 43. – № 2-3. – P. 179–188.
13. Hurd P.J. The era of epigenetics // Brief Funct. Genomics. – 2010. – Vol. 9, № 5-6. – P. 425–428.

Представлена В.А. Кунахом
Поступила 23.03.2012

АДАПТИВНІ ВЛАСТИВОСТІ РОСЛИН КЛОНА M 121 *TRADESCANTIA PALUDOSA* ЯК РЕЗУЛЬТАТ ЕПІГЕНЕТИЧНОЇ СПАДКОВОСТІ

Н.Л. Делоне

Інститут медико-біологічних проблем РАН
Росія, 123007, Москва, Хорошевське шосе, 76А
e-mail: berkovich@imbp.ru

Мета. Визначити природу додаткових хромосом, їх склад, якість і кількість у них гетерохроматину при адаптивності *Tradescantia paludosa*. **Методи.** Використовували цитогенетичний аналіз постмейотичних мітозів при спорогенезі із застосуванням таких експериментальних факторів, як температурний шок,

хімічний мутагенез і т.д. **Результати.** Запропоновано схему адаптації за рахунок регуляції активності генів. На першому етапі у відповідь на екстремальні впливи відбувається структурне перегрупування хромосом. Другий етап – це «мобілізація внутрішніх ресурсів». Третій етап адаптації настає при збільшенні гетерохроматину з одного боку і збільшенні числа тандемних генів з іншого. **Висновки.** Показано, що стабільна перебудова еу-гетерохроматинового комплексу в ядрі клітини призводить до епігенетичної спадковості і може виразитися у зміні такої складної ознаки, як адаптаційні можливості.

Ключові слова: В-хромосома, епігенетика, гетерохроматин.

ADAPTIVE PROPERTIES IN PLANTS OF *TRADESCANTIA PALUDOSA* M 121 CLONE AS A RESULT OF EPIGENETIC INHERITANCE

N.L. Delone

Institute of medical and biological problems of RAS
Russia, 123007, Moscow, Khoroshevskoe highway, 76A
e-mail: berkovich@imbp.ru

Aim. To determine nature of supplementary chromosomes, their composition, quality and quantity in them of the heterochromatin upon *Tradescantia paludosa* adaptability. **Methods.** Upon sporogenesis there was used the cytogenetic analysis of postmeiotic mitoses employing such experimental factors as a temperature shock, chemical mutagenesis etc. **Results.** The scheme for adaptation owing to gene activity regulation was proposed. At the first step in response to extremal impact there occurs the structural chromosome regrouping. The second step «provides a mobilization of the internal resources». The third step of adaptation may ensue upon heterochromatin increase on the one hand and increase in tandem genes number on the other. **Conclusions.** The stable rearrangement of eu-heterochromatic complex in the cell nucleus was shown to result in epigenetic inheritance and may manifest itself in alteration of such complicated trait as adaptation potentialities.

Key words: B-chromosome, epigenetics, heterochromatin.