

14. Козуб Н.А., Созинов И.А. Особенность расщепления по аллелям глиадинкодирующего локуса *Gli-B1* у гибридов озимой мягкой пшеницы // Цитология и генетика.– 2000.– vol. 34, № 2.– С. 69–76.
15. Копусь М.М. О естественной географии глиадиновых аллелей у озимой мягкой пшеницы// Селекция и семеноводство.- 1994.– N 5, С. 9–14.
16. Metakovsky E.V. Gliadin allele identification in common wheat. II Catalogue of gliadin alleles in common wheat// J. Genet. Breed.– 1991.– 45.– P. 325–344.
17. Собко Т.О., Попереля Ф.О. Частота, з якою зустрічаються алелі глиадинкодуєчих локусів у сортів м'якої озимої пшениці //Вісник сільськогосподарської науки .– 1986.– № 5.– С. 84–87.
18. Созинов А.А., Попереля Ф.А. Электрофорез глиадина как метод идентификации пшениц, у которых 1В-хромосома полностью или частично замещена 1R-хромосомой ржи // Докл. ВАСХНИЛ.– 1977.– N 2.– С. 2–4.
19. Созинов А.А., Попереля Ф.А., Стаканова А.И. Гибридологический анализ как метод изучения генетических закономерностей биосинтеза глиадина// Науч.-техн. бюл. ВСГИ.- 1975.- вып. 24.- С. 10–14.

Резюме

С помощью запасных белков как генетических маркеров исследована передача ржаных транслокаций 1BL/1RS и 1AL/1RS через гаметы у гибридов F₁ мягкой пшеницы. Не обнаружено отклонений в передаче 1AL/1RS транслокации через женские и мужские гаметы, в отличие от 1BL/1RS транслокации. Достоверно сниженная частота передачи 1BL/1RS транслокации обнаружена как для мужских, так и женских гамет. Частота передачи 1BL/1RS транслокации через мужские гаметы значительно ниже чем через женские гаметы.

За допомогою запасних білків як генетичних маркерів досліджено передачу житніх транслокацій 1BL/1RS і 1AL/1RS через гамети у гібридів F₁ м'якої пшениці. Не спостерігається відхилень у передачі 1AL/1RS транслокації через жіночі і чоловічі гамети, на відміну від 1BL/1RS транслокації. Достовірно знижена частота передачі 1BL/1RS транслокації виявлялась як для чоловічих, так і жіночих гамет. Частота передачі 1BL/1RS транслокації через чоловічі гамети значно нижча ніж через жіночі гамети.

Transmission of the rye 1BL/1RS and 1AL/1RS translocations through gametes was studied in common wheat F₁ hybrids using storage proteins as genetic markers. Transmission of the 1AL/1RS translocation through male and female gametes showed no deviations in contrast to the 1BL/1RS translocation. A significantly reduced frequency of transmission of the 1BL/1RS translocation was detected for both male and female gametes. The frequency of transmission of the 1BL/1RS translocation through male gametes was substantially lower than through female ones.

ЛЕВИТЕС Е.В.

Институт цитологии и генетики СО РАН

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

К ВОПРОСУ О МНОГОМЕРНОСТИ КОДИРОВАНИЯ НАСЛЕДСТВЕННОЙ ИНФОРМАЦИИ У РАСТЕНИЙ

Потомство, образующееся путем митотической агамоспермии, включающей в себя митотическую диплоспорию, апоспорию и адвентивную эмбрионию [1–3],

теоретически должно быть мономорфно, поскольку зародыш при таком способе репродукции возникает из клетки, не прошедшей мейоз. Однако существует много примеров изменчивости у растений, полученных таким путем. Анализ этой изменчивости позволил предположить, что фактором, определяющим способность клетки переходить к эмбриональному развитию путем митотической агамоспермии, является эндоредупликация хромосом в ядрах этих клеток, а полиморфизм в таком потомстве объясняется комбинаторным процессом, сопровождающим элиминацию избыточных копий хроматид, осуществляющуюся отдельными участками этих хроматид [4, 5].

Например, диплоидное гетерозиготное растение с генотипом *Adh1-F/Adh1-S* (сокращенно *FS*) по локусу, контролирующему алкогольдегидрогеназу, могло иметь в тканях семяпочки соматические клетки с эндоредуплицированными хромосомами, и эти клетки были способны перейти к эмбриогенезу путем митотической агамоспермии и имели генотип *FFFFSSSS* по локусу *Adh1*. Но клетка, вступающая в эмбриогенез, может содержать только две хроматиды. Это является причиной элиминации избыточных хроматид. Клетка, непосредственно вступающая в эмбриогенез, может быть обозначена как апозигота (APZ), а клетки, имеющие избыточное число хроматид и потенциально способные начать переход к состоянию апозиготы – как Pro-APZ.

Предполагается, что элиминация избыточных хроматид идет в сочетании с комбинаторным процессом, который заключается в выборе случайной пары из множества имеющихся копий хроматид. Например, равновероятное сочетание из восьми хроматид *FFFFSSSS* по две приводит к образованию трех возможных генотипических классов в соотношении $3FF : 8FS : 3SS$. Сохранение каждой отобранной пары хроматид в ряду последующих делений эмбриогенеза определяется тем, что эти две хроматиды прикрепляются к фактору, представляющему собой либо ядерную мембрану, либо ядерный матрикс. Вывод о прикреплении хромосом эукариот к ядерной мембране впервые был сделан А.Н. Мосоловым [6]. Обозначив хроматиды, прикрепленные к ядерной мембране или к ядерному матриксу, как \underline{F} или \underline{S} , процессы можно схематически представить следующим образом:

Pro-APZ генотипа *FFFFSSSS* → APZ генотипа \underline{FF} , а $2F$ и $4S$ теряются

Pro-APZ генотипа *FFFFSSSS* → APZ генотипа \underline{FS} , а $3F$ и $3S$ теряются

Pro-APZ генотипа *FFFFSSSS* → APZ генотипа \underline{SS} , а $4F$ и $2S$ теряются

Предложенная здесь гипотеза подтверждается данными, полученными при изучении зигот ячменя (*Hordeum disticum* cv. Nauchen) на начальных стадиях развития зародыша. Содержание ДНК в ядрах зигот *H. disticum* было $16C$, но оно постепенно снижалось в ядрах клеток проэмбрио до $2C$ [7]. Тот факт, что может происходить потеря генетического материала в течение первых делений эмбриогенеза, хорошо продемонстрирован на *Cyclopoidea* и *Ciliatae* [8, 9]. В наших экспериментах доказательством такой потери может быть наличие нулевых фенотипов в агамоспермных потомствах [10]. Такая потеря активности *ADH1* возможна в том случае, если теряется генетический материал аллелей локуса *Adh1* из всех хроматид.

В некоторых семенных потомствах, полученных агамоспермным путем, выявлялось только два фенотипических класса. Объяснить это можно, предположив, что у всех клеток, вступивших в эмбриогенез и внесших свой вклад в происхождение зародышей и образование семян, только один из двух аллелей был эндоредуплицирован. Возможность неравной редупликации гомологичных хромосом была показана ранее на бобах [11]. Например, возможно, что диморфизм в одном агамоспермном потомстве обусловлен тем, что материнское диплоидное растение было гетерозиготно и имело в тканях семяпочки эндоредуплицированные клетки с генотипом *FFFFFFSS* по маркерному локусу *Adh1*, а другое агамоспермное потомство могло быть получено от диплоидного растения, имевшего, соответственно, эндоредуплицированные клетки с генотипом *FFSSSSSS* по локусу *Adh1*. Возникновение

таких генотипов можно рассматривать как следствие того, что при каждом акте удвоения редуцируется только одна пара хроматид. Причиной этого может быть пространственное ограничение, при котором из всего набора хроматид контактировать с ядерной мембраной или ядерным матриксом могут только две хроматиды.

Процесс возникновения клеток такого генотипа может быть схематично представлен следующим образом:



Эмпирически выявленный диморфизм с соотношением фенотипов 1 : 1 можно объяснить, например, тем, что комбинировать могут также не отдельные хроматиды, а предварительно спаренные по две. У растения, имеющего генотип *FFFFFFSS* по локусу *Adh1* спаренные участки *FF* и *SS* хроматид можно обозначить как *F* и *S*, а генотип переобозначить как *FFFS*. Комбинаторный процесс при таком соотношении и количестве участвующих в нем элементов дает две равных по численности группы. Учитывая возможную роль прикрепления спаренных участков хроматид к ядерной мембране, процесс может быть представлен схематически следующим образом:

Pro-APZ генотипа *FFFS* → APZ генотипа *FF*, а *F* и *S* постепенно теряются

Pro-APZ генотипа *FFFS* → APZ генотипа *FS*, а *2F* постепенно теряются

Таким образом, агамоспермное потомство гетерозиготного растения, имеющего эндоредуплицированные клетки генотипа *FFFS*, при равной вероятности возникновения двух комбинаций будет состоять из двух равных по численности генотипических классов *FF* и *FS*.

Подобным образом возникает соотношение генотипов *FS* и *SS* у агамоспермных зародышей и семян, полученных от растений, у которых эндоредупликация приводит к появлению в археспории клеток генотипа *FSSS*. Необходимо обратить внимание на то, что формирование генотипа апозигот, возникающих из клеток *FFFS* и *FSSS* обусловлено взаимодействием с ядерной мембраной или ядерным матриксом уже не двух, а четырех хроматид.

В то же время необходимо отметить, что возникновение в археспории клеток с генетическим статусом *FSSS* и *FFFS* – процесс равновероятный. Следовательно, потомства и соотношения от обоих типов клеток (*1FF* : *1FS* от клеток *FFFS* и *1FS* : *1SS* от клеток *FSSS*) будут суммироваться и приводить к общему, получаемому от всего растения соотношению генотипов *1FF* : *2FS* : *1SS*. Действительно, такие соотношения часто наблюдаются в агамоспермных потомствах. Симметричность этого соотношения в агамоспермном потомстве обусловлена равным соотношением в археспориальной ткани материнского растения клеток генотипа *FFFS* и *FSSS*. На принадлежность таких потомств к агамоспермным указывает неслучайное распределение фенотипов семян на ветках растений [12]. Те случаи, при которых наблюдается диморфизм во всем потомстве, могут представлять собой проявление импринтинга, когда происхождение аллеля определяет его предрасположенность или непредрасположенность к эндоредупликации.

Экспериментально было обнаружено, что в одном из потомств, образовавшемся путем митотической агамоспермии, наблюдается полная гетерозиготность по ферменту ADH1 и диморфизм по другому ферменту IDH3, контролируемому локусом *Idh3*, сцепленным с локусом *Adh1*. Это указывало на то, что у материнского растения, давшего это агамоспермное потомство, аллели локуса *Adh1* не были эндоредуплицированы, а в локусе *Idh3* был эндоредуплицирован лишь аллель *Idh3-F*. Возможность такого явления подтверждается различиями в степени эндоредупликации различных областей одной и той же хромосомы у *Phaseolus cocineus* [11].

Предложено рассматривать генетическое кодирование, основанное на эндоредупликации, как кодирование во втором измерении (2D), а кодирование, записанное последовательностью нуклеотидов, рассматривать как кодирование в

первом измерении (1D) [4, 5]. В этих статьях было предложено также рассматривать специфическое расположение хромосом в клеточном ядре как кодирование в 3D измерении, и также было сделано предположение о существовании временного кодирования наследственной информации у растений.

Зависимость соотношений фенотипов в агамоспермных потомствах от воздействия колхицина или от вклада родителей материнского растения [10, 13] свидетельствует о том, что генетическое кодирование во втором измерении (2D) зависит от внутренних и внешних условий. Можно полагать, что кодирование в третьем (3D) и тем более кодирование во временном измерении также зависит от внутренних и внешних факторов, а также и от времени.

Модель многомерного кодирования наследственной информации может помочь преодолеть препятствия на пути понимания механизмов наследования приобретенных признаков. Известно, что обработка прорастающих семян пшеницы никотиновой кислотой [14] может вызывать сохраняющиеся в течение 57 поколений изменения морфологических признаков растений. Возникающие при этом признаки гигантизма сопровождались увеличением содержания ДНК в клетках [14]. Не исключено, что такое увеличение содержания ДНК было обусловлено эндоредупликацией хромосом в клетках измененных растений.

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

Литература

1. *Gustafsson A.* Apomixis in higher plants // *Lunds. Univ. Arsskz. N.S. Sect.2.* - 1946–1947. vol. 42, № 3. - P. 1–67; vol. 43, № 2. - P. 71–179; vol. 43, № 12. - P. 184–370.
2. *Хохлов С.С.* Апомиксис: классификация и распространение у покрытосеменных растений // *Усп. соврем. генетики.* - М.: Наука, 1967. - Т. 1. - С. 43–105.
3. *Levites E.V.* New classification of the reproduction modes in sugar beet // *Sugar Tech.* - 2002. - vol. 4, № 1/2. - P. 45–51.
4. *Levites E.V.* Sugarbeet plants produced by agamospermy as a model for studying genome structure and function in higher plants // *Sugar Tech.* - 2005. - vol. 7, № 2/3. - P. 67–70.
5. *Levites E.V.* Marker enzyme phenotype ratios in agamospermous sugarbeet progenies as a demonstration of multidimensional encoding of inherited information in plants // on-line 2007: <http://arxiv.org/abs/q-bio/0701027>
6. *Мосолов А.Н.* Новый подход к решению проблемы пространственного расположения хромосом в интерфазном ядре (полярная модель интерфазного ядра) // *Цитология.* - 1972. - т. 14, № 5. - С. 542–552.
7. *Mericle L.W., Mericle R.P.* Nuclear DNA complement in young proembryos of barley // *Mutat. Res.* - 1970. - vol. 10, № 10. - P. 508–518.
8. *Ammermann D.* Morphology and development of the macronuclei of the ciliates *Stylonychia mytilus* and *Euplotes aediculatus* // *Chromosoma.* - 1971. - vol. 33. - P. 209–238.
9. *Гришанин А.К., Акифьев А.П.* Межпопуляционная дифференциация внутри *C.kolensis* and *C. strenuus strenuus* (Crustacea: Copepoda): доказательство на основе цитогенетических методов // *Гидробиология.* - 1999. - т. 417. - С. 37–42.

10. Levites E.V., Denisova F.Sh., Kirikovich S.S., Judanova S.S. (Maletskaya S.S.) Ratios of phenotypes at the *Adh1* locus in the apozygotic offspring in sugarbeet (C_1 generation) // Sugar Tech. - 2000. - vol. 2, № 4. - P. 26-30.
11. Cionini P.G., Cavallini A., Corsi R., Fogli M. Comparison of homologous polytene chromosome in *Phaseolus cocineus* embryo suspensor cells: morphological, autoradiographic and -cytophotometric analyses // Chromosoma. - 1982. - vol. 86. - P. 383–396.
12. Levites E.V., Kirikovich S.S. Natural genetic sampling: a new approach to the study of agamospermy in pollen-sterile sugar beet (*Beta vulgaris* L.) plants // Sugar Tech. - 2005. - vol. 7, № 4. - P.145–149.
13. Levites E.V., Kirikovich S.S., Denisova F.Sh. Expression of enzyme genes in agamospermous progenies of reciprocal hybrids of sugar beet // Sugar Tech. - 2001. - vol. 3, № 4. - P. 160–165.
14. Богданова Е.Д. Эпигенетическая изменчивость, индуцированная никотиновой кислотой у *Triticum aestivum* L. // Генетика. - 2003. - т. 39, № 9. - С. 1221–1227.
15. Barow M. Endopolyploidy in seed plants // BioEssays. - 2006. - vol. 28, № 3. - P. 271–281.

Резюме

На основании собственных и имеющихся в литературе данных обсуждаются соотношения фенотипических классов маркерных ферментов в агамоспермных потомствах сахарной свеклы и гипотеза о многомерности кодирования наследственной информации у растений.

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

ЛУЦИК А.П., КОЖУХОВА Н.Е., СИВОЛАП Ю.М.

Південний біотехнологічний центр в рослинництві УААН

Україна, 65036, Одеса, Овідіопольська дорога, 3, e-mail: lytsukandrey@ua.fm

ГЕНИ, ЩО КОДУЮТЬ БІЛКИ ТЕПЛООВОГО ШОКУ КУКУРУДЗИ: СТРУКТУРА ТА ПОЛІМОРФІЗМ

Одна із загальних властивостей клітин всіх типів живих організмів полягає в тому, що у відповідь на збільшення температури вони включають синтез специфічного набору білків, званих білками теплового шоку (БТШ, heat shock protein, hsp), які допомагають клітині вижити в умовах температурного стресу і повернутися після його припинення до нормального життя. Схожість амінокислотної послідовності (гомологія) деяких з них у різних організмів (від бактерій до людини) свідчить про їх високу консервативність в еволюції, яка характерна для життєво важливих білків. Все це зробило вивчення БТШ та генів, що їх кодують, однією з центральних біологічних проблем, відкрило перспективи до з'ясування молекулярних основ стійкості (резистентності) організмів до високотемпературного стресу [1].

БТШ у всіх організмів представлені великим набором поліпептидів, і їх прийнято іменувати відповідно до молекулярної маси, вираженої в кілодальтонах (кД). У рослин БТШ вперше виявлені в 1980 році. Як і у інших організмів, БТШ рослин множини та представлені групою високомолекулярних (110-60 кД) і низькомолекулярних (35-15 кД) білків [2].