

В. А. Кунах

## ГЕНОМНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СОМАТИЧЕСКИХ КЛЕТОК РАСТЕНИЙ.

### 1. ИЗМЕНЧИВОСТЬ В ОНТОГЕНЕЗЕ

*Сделан обзор литературных данных о геномной изменчивости соматических клеток в онтогенезе высших растений. Проанализированы явления эндоредупликации генома на разных стадиях развития растений, избирательной репликации и деамплификации, сходство, различия и механизмы геномной изменчивости у разных растений, функциональное значение и возможные причины геномной изменчивости, а также регуляции этой изменчивости. Особое внимание уделено возможной ключевой роли гормональной системы в регуляции геномной изменчивости в онтогенезе высших растений.*

**Введение.** Непостоянство, изменчивость генома — фундаментальное свойство организмов. Это явление, его причины и, особенно, механизмы вызывают неослабевающий интерес исследователей. В данной области имеется большой экспериментальный материал, опубликован ряд обзоров и монографий [1—5]. Есть и обобщающие работы, в которых освещаются особенности геномной изменчивости и соматических клеток растений [6—12].

Накопленные данные позволяют сегодня поставить вопрос о механизмах регуляции геномной изменчивости и, в ряде случаев, — о возможности экспериментального управления ею.

Бурно развивающаяся современная биотехнология растений основана на использовании результатов экспериментальных воздействий либо на целостный организм, либо на отдельные клетки. Такие воздействия приводят не только к получению прогнозируемых (заданных) свойств, но часто сопровождаются шлейфом разнообразных ненаправленных изменений, проявляющихся как при генетических, так и биохимических и молекулярно-биологических исследованиях. Это особенно характерно для клеток, культивируемых *in vitro*. Что является причиной и что лежит в основе повышения этой изменчивости? Можно ли ею управлять? Где ее истоки? Какова роль исходного материала и условий культивирования клеток? Эти и ряд других вопросов, относящихся к изменчивости растительных клеток, можно решить, по нашему мнению, учитывая особенности геномной изменчивости, протекающей в целостных растениях как в норме, так и после различных воздействий. Рассмотрим эти особенности в настоящем обзоре на примере геномной изменчивости в онтогенезе.

**Эндоредупликация генома.** В 30-х гг. нашего столетия было показано, что закон постоянства числа хромосом, установленный Бовери, для растений справедлив, как правило, лишь в отношении меристематических клеток. Искусственное вызывание митозов в дифференцированных клетках иглоукальванием, проведенное в это же время Графлем (цит. по [13]), показало, что разные ткани у различных видов растений состоят зачастую из полиплоидных клеток. Уже к середине 50-х гг. полиплоидизация тканей стебля и корня в онтогенезе растения была известна для более чем 130 видов 24 семейств [14]. На сегодня это явление описано для дифференцированных тканей подавляющего числа представителей высших растений [6, 9, 15—18]. Рассмотрим эндоредупликацию генома детальней в динамике развития растения.

Жизненный цикл растений начинается с момента образования зиготы, при этом у покрытосеменных в результате двойного оплодотворения одновременно с зиготой формируется и первичное ядро эндосперма.

**Эндосперм.** Первичное ядро эндосперма возникает после слияния спермия с ядром центральной клетки зародышевого мешка. Пloidность ядра центральной клетки может колебаться у разных растений от 1 до 14 х. Соответственно ploидность первичного ядра эндосперма варьирует у разных растений от 2 х (например, у *Oenothera* и *Melampyrum*) до 15 х (у *Peperomia hispidula*). Но все же у большинства видов оно содержит триплоидный набор хромосом [19—21].

В процессе развития эндосперма отмечается изменение ploидности ядер. Например, у *Erithronium japonicum* происходит выбрасывание хромосомного материала нижнего полярного ядра, и в результате эндосперм содержит диплоидный набор хромосом. Однако в подавляющем количестве описанных случаев все же наблюдаются процессы полиплоидизации эндосперма [19, 20].

Рассмотрим динамику этого явления на примере формирования нуклеарного эндосперма у некоторых, главным образом, однодольных растений [19, 22—27], учитывая при этом, что сходная картина отмечается и у двудольных, в том числе и у тех, у которых эндосперм в значительной мере редуцирован, например, у ряда представителей рода *Lathyrus* [28, 29].

В начале стадии свободных ядер развития эндосперма деление большинства ядер идет нормально и основная часть их остается триплоидной. В дальнейшем ядра начинают делиться аномально. При этом наблюдаются мосты, отставания хромосом, трехполюсные митозы, незавершенные митозы (подобные К-митозу), слияние интерфазных и профазных ядер, эндомитозы. Упомянутые процессы, а также слипание отдельных хромосом приводят к образованию реституционных ядер, а в дальнейшем — к возникновению высокоploидных ядер различной формы. Зона аномальных делений формируется вначале в непосредственной близости от халазы, распространяясь затем вверх. Это служит причиной различной степени ploидности ядер в верхней и нижней частях эндосперма. В зоне аномальных делений встречаются также мелкие ядра, образующиеся в результате неравномерного распределения хроматина и за счет отставших или слипшихся хромосом.

Одним из процессов, вызывающих полиплоидизацию эндосперма, является, как уже упоминалось, эндомитоз, в том числе его скрытая форма — эндоредупликация материнского и отцовского геномов. Это приводит не только к увеличению числа хромосом, но и к политенизации, которая обнаруживается как в виде политенизированного, но свободно организованного хроматина [30], так и в виде «политенных» хромосом. Такие хромосомы описаны для эндосперма многих растений, например, для разных видов лука, для кукурузы, ячменя, *Bryonia dioica*, гигантских ядер микропилярного и халазального гаустория эндосперма *Rhinanthus* и др. [19, 29, 31—37].

Число хромосом в эндосперме может регулироваться сменой процессов, ведущих как к увеличению, так и к уменьшению хромосомного материала. В частности, у некоторых представителей семейства *Ranunculaceae* в большинстве случаев в триплоидном после оплодотворения ядре (3 х, 6 С) наблюдается удвоение отцовского хроматина и ядро становится тетраплоидным (4 х, 8 С). В дальнейшем, в результате так называемого «мейондного» митоза, образуются четыре ядра с диплоидным числом хромосом (2 х, 2 С), при этом в ядро попадает один набор хромосом от материнской особи, второй — от отцовской. Иногда отмечалось появление диплоидных клеток после амитоза. Упомянутые процессы происходили на этапе превращения ядерного эндосперма в клеточный, и на конечной стадии развития эндосперма в нем преобладали диплоидные ядра, содержащие 2—4 С ДНК [38, 39]. В целом же для эндосперма многих покрытосеменных растений характерна полиплоиди-

зация независимо от типа его развития. Степень полиплоидизации особенно повышается при образовании гаусторий.

Таким образом, эндосперм, будучи типичной запасающей тканью, регулируя (вероятнее всего, гормональным путем) ранние стадии развития зиготы (см. например, [40, 41]), стимулируя в ряде случаев партеногенетическое развитие даже гаплоидных яйцеклеток [42], а в дальнейшем являясь источником питательных веществ для развивающегося зародыша [43], в процессе онтогенеза достигает высоких уровней плоидности. В результате эндомитозов, незавершенных митозов, приводящих к образованию реституционных ядер, слияния фигур деления и слияния ядер в эндосперме и, особенно, в эндоспермальных гаусториях обнаруживается степень плоидности, превышающая в ряде случаев  $384 \times$  вплоть до  $1280 \times$  [44]. Максимальный уровень плоидности, равный  $24\,576 \times$ , выявлен в ядре халазального гаустория *Arum maculatum* [19].

**Зигота.** Зигота возникает в результате оплодотворения яйцеклетки и представляет собой диплоидную клетку. Однако имеются данные о том, что это утверждение следует применять с оговорками. Например, для *Rudbeckia* и *Zephyranthes*, которым свойственна гемигамия, установлено, что ядра спермиев являются в основном гаплоидными, а ядра яйцеклеток — диплоидными [45]. Ядра спермиев и яйцеклетки не сливаются в зиготе, а делятся независимо. Обычно первое деление спермия проходит нормально, тогда как следующие — неправильны, в результате чего образуются анеуплоидные или реституционные диплоидные ядра. Мужское ядро может сливаться с женским и давать триплоидное. Следующее деление этого ядра обычно сильно нарушено, что приводит к формированию реституционных гексаплоидных ядер, которые затем делятся правильно. У этих растений может возникнуть мозаичный зародыш. Химерность проэмбрио сохраняется у зрелого зародыша и у взрослого растения.

У *Pinus sibirica*, по данным Ермакова и др. [46], созревание яйцеклетки сопровождается синтезом ДНК. В первых делениях проэмбрио количество ДНК, приходящееся на ядро, кратно уменьшается, достигая уровня  $16 \text{ C}$  на 4-ядерной стадии и  $4 \text{ C}$  — на стадии 16-клеточного проэмбрио. Авторы предполагают, что накопленная в ядре яйцеклетки ДНК последовательно распределяется между дочерними ядрами в ходе первых делений зиготы, которые происходят без фазы синтеза ДНК. У *Petunia hybrida* сразу после оплодотворения в зиготе синтезируется ДНК, количество которой резко возрастает, а затем уменьшается до диплоидного уровня в течение первых делений эмбриогенеза [47]. Еще более своеобразная картина установлена для ячменя: было показано, что пыльца, зиготы и терминальные клетки двухклеточного проэмбрио не ведут себя как типичные гаплоидные гаметы или диплоидные меристематические клетки [48]. При индуцировании мутаций на этих этапах онтогенеза они проявляются у ячменя, как правило, в химерном состоянии. По мнению авторов, это может быть результатом политепного строения хромосом в указанных выше клетках. Этот вывод сделан на основании того, что у сорта ячменя *Hannchen* зиготы содержат количество ДНК, равное или даже выше  $8 \text{ C}$ , и до 4-клеточной стадии проэмбрио сохраняется более  $4 \text{ C}$  ДНК. Ядра спермиев непосредственно перед оплодотворением включают уже  $2 \text{ C}$  ДНК (соответствующее диплоидному набору). Оплодотворенные и даже неоплодотворенные яйцеклетки имеют преимущественно  $6 \text{ C}$  ДНК. Таким образом, авторы установили, что количество ДНК в зиготах не представляет собой простой суммы содержания ДНК в мужской и женской половых клетках. Предполагается, что после оплодотворения происходит репликация только ДНК, полученной от спермия. Количество ДНК, равное  $6 \text{ C}$ , в зиготах бывает сразу после синтеза ДНК спермиев, а равное  $8 \text{ C}$ , — после второго цикла синтеза ДНК, когда содержание ДНК в мужской и женской наборах хромосом выравнивается. На уровне ДНК в половых клетках, зиготах и проэмбрио, по мнению авторов, могут влиять специфика сорта и условия внешней среды.

Безусловно, приведенные данные, хотя они получены для представителей голосеменных — сибирского кедра [46], двудольных — петунии [47] и однодольных — ячменя [48], требуют проверки и подтверждения. Сегодня достаточно уверенно можно утверждать лишь то, что в зиготе имеется диплоидный набор хромосом и соответствующее ему количество ДНК.

**Подвесок.** Первое деление зиготы вызывает образование двух физиологически и морфологически различных клеток — базальной и апикальной. Базальная клетка у ряда видов растений в дальнейшем образует подвесок.

Определение количества ДНК в ядрах подвесков свидетельствует об их полиплоидном состоянии. В частности, у *Sauromatum guttatum* плоидность клеток подвеска колеблется в пределах 2—8 х [49], значительно выше она в суспензоре пастушьей сумки, люцерны, кресса, брюквы, настурции [16, 50, 51]. Например, в некоторых клетках подвеска пастушьей сумки количество ДНК равняется 1024 С, а у настурции — достигает 2048 С. Даже в том случае, когда подвесок представлен лишь одной базальной клеткой, ее дифференциация связана с эндополиплоидией, достигающей, например, у *Alisma plantago-aquatica* уровня 1024 х [52].

В мощно развитых подвесках *Phaseolus coccineus*, *Ph. vulgaris* цитокинез прекращается рано и хромосомы становятся политенными [53—56]. Эти хромосомы значительно отличаются от политенных хромосом двукрылых, у них обычно отсутствует поперечная исчерченность. Однако идентификация всех 11 пар хромосом возможна по расположению гетерохроматиновых участков [55].

Политения имеет место и у ряда представителей *Papaveraceae*, например у *Hyposcium procumbens* [57], описана она у настурции *Tropaeolum majus*, где при диплоидном числе хромосом  $2n=28$  они были политенными, и количество ДНК на ядро достигало 2048 С [16], а у антитипа *Ranunculus baudotii* — 1024 С [9]. Еще более высоких уровней плоидности — до 8192 С при диплоидном числе хромосом  $2n=22$  достигают базальные клетки подвеска *Ph. coccineus* [16, 58—60]. На рис. 1 схематически изображена динамика развития подвеска зародыша у *Ph. coccineus* с указанием уровня плоидности клеточных ядер, которая взята из работы Нагла [59].

Таким образом, подвесок, обеспечивая благоприятные условия для питания и развития зародыша либо за счет проталкивания его вглубь зародышевого мешка, либо выполнения сосущей роли, и зачастую будучи источником ростовых веществ (см. например, [61, 62]), представляет собой полиплоидный орган развивающегося зародыша.

**Зародыш и проростки.** Из рис. 1 видно, что в процессе формирования собственно зародыша плоидность его клеток может изменяться. Предположение о том, что первые эндомитозы проходят на ранних этапах развития зародыша было высказано давно [63], однако прямые доказательства этого появились лишь в последнее время. В частности, было показано, что покоящиеся зародыши у трех изученных подвидов карибской сосны, различающихся между собой по абсолютному количеству ДНК на диплоидное ядро, содержат значительно больше ДНК, чем прорастающие сеянцы. Содержание ДНК в таких зародышах достигает 7 С. Однако при прорастании сеянцев количество ДНК быстро уменьшается и достигает уровня 2—4 С, типичного для диплоидных зародышей [64].

У *Achusa capensis* глобулярные зародыши размером до 125 мкм состояли только из диплоидных клеток. Полиплоидные ядра с содержанием ДНК 8 С и более появлялись в корневом апексе сердцевидного зародыша, в корешках покоящихся семян и молодых проростков. В дальнейшем число полиплоидных делений уменьшалось, и у проростков длиной 10 мм все делящиеся клетки были диплоидными [65]. В этой же работе [65] установлено, что в зародышах и покоящихся семенах *Spinacia oleraceae* все клеточные ядра диплоидны. Лишь через 3—4 дня

после замачивания, когда корешок выходит из семенной кожуры, появляются тетраплоидные и октоплоидные ядра, содержащие 8 и 16 С ДНК.

В созревшем покоящемся семени заложены основные органы растения: зачаточный корешок, стебель, почка, а также семядоли либо щиток (у злаков). На примере покоящихся эмбрионов ясеня было показано, что апекс побега, гипокотиль и корешок состоят из диплоидных клеток, находящихся либо в  $G_1$  ( $G_0$ ), либо (клетки корня) в  $G_2$  клеточного цикла [66]. Подобные данные были получены и при анализе содержания ДНК в ядрах корешков и побегов покоя-

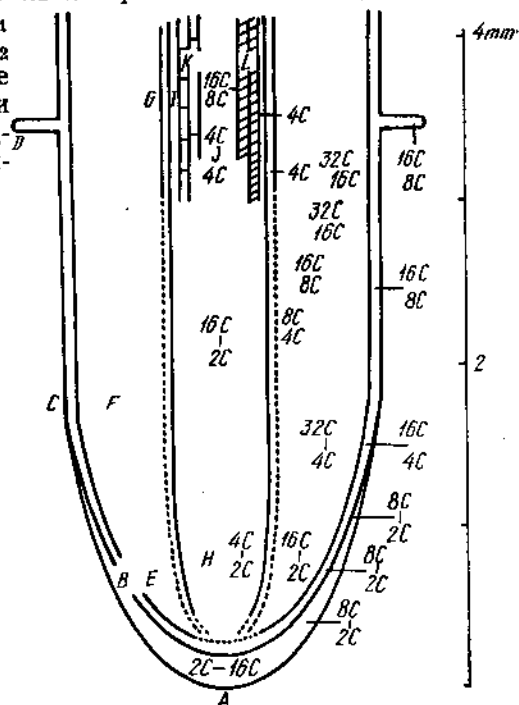
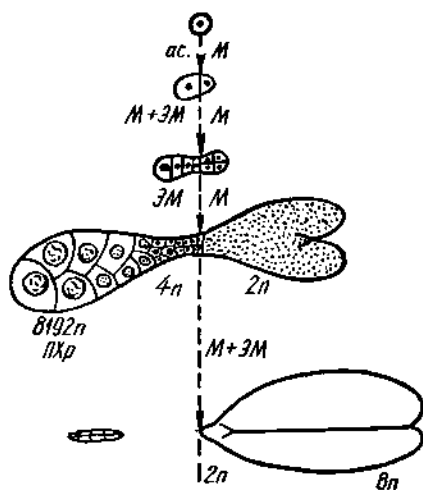


Рис. 1. Развитие, клеточные циклы и содержание ядерной ДНК в собственно зародыше (справа) и подвеске (слева); ас. М — асимметрический митоз зиготы; М — митозы; ЭМ — эндомитозы; ПХр — политенные хромосомы (по Наглу [59])

Рис. 2. Содержание ядерной ДНК в разных областях различных типов тканей кончика корня шпината *S. oleracea* L.: А — корневой чехлик, В — дерматоген; С — эпидермис; D — корневой волосок; E — периблема; F — кортекс; G — эндодерма; H — плерома; I — перицикл; J — паренхима; K — первичная флоэма; L — первичная ксилема (по Нишибаяши [89])

щихся и прорастающих (72-ч) зародышей *Festuca arundinacea* и *Dactylis glomerata* [67]. Однако в клетках покоящихся семядолей, например арахиса, более 70 % ядер содержали ДНК 8 С и более [68]. В мезофиле семядолей проростков *Allium cepa* и *Brassica oleracea* отмечались тетраплоидные митозы [63], в семядолях *Vicia hajastana* и *Helianthus annuus* обнаружены ядра, содержащие 4 и 8 С ДНК [69, 70], а в семядолях *Ph. coccineus* плоидность клеток равнялась 8 х [59]. Изучение амплификации генома в паренхиме семядолей фасоли сорта *Taylor's Horticultural* на разных стадиях развития семян показало, что содержание ДНК на стадии IV соответствует 2 С, начиная со стадии V повышается и на стадии VII соответствует 64—128 С. При этом в клетках оси зародышей содержание ДНК было постоянно на уровне 2 С [71].

Однако полиплоидия клеток семядолей встречается далеко не у всех видов. Различия были показаны даже между видами одного и того же рода. Например, если в мезофиле семядолей *B. oleracea* отмечались тетраплоидные митозы [63], то в семядолях *B. napus* полиплоидия не была обнаружена [51]. В большом исследовании, выполненном на ряде представителей семейства *Leguminosae*, было установлено, что эндополиплоидия не встречается в клетках семядолей *Caesaleinioideae*, редко обнаруживается у *Mimosoideae* и достаточно часто встречается у *Papilinoideae*. Она широко распространена в трибах *Vicieae*, *Cicereae*,

в большинстве родов *Phaseoleae*, а также у родов *Arachis* (*Aeschynomeneae*), *Lupinus* (*Genisteae*). Авторы работы [72] заключают, что эндополиплоидия характерна для клеток семядолей, выполняющих запасающую функцию, в клетках листовых семядолей она не выявляется. По мнению ряда исследователей, описанное событие приводит к возрастанию уровня продуктов гена в клетках развивающихся семядолей [73]. Следует также отметить, что более детальный анализ ДНК клеток семядолей продемонстрировал, что высокое содержание в их ядрах ДНК и полиплоидия являются результатом многократной редупликации всего генома, а не отдельных его последовательностей [68, 71].

У проростков *V. hajastana* в гипокотиле, так же как и в семядолях, обнаружены ядра, содержащие 4 и 8 С ДНК, в то время как клетки корней включали 2 С ДНК [69]. У *H. annuus* в клетках гипокотилей молодых растений уровень плоидности ядер повышался до 8 и 16 С, при этом он был разным у разных сортов [70]. Отмечено резкое увеличение количества эндополиплоидных клеток в течение периода растяжения этнолированных гипокотилей *Sinapis alba* [74]. Одновременное с этим возрастанием количества ДНК в хромоцентрах позволило авторам предположить наличие процесса амплификации в гетерохроматиновых участках хромосом полиплоидных ядер.

В колеоптиле пшеницы непосредственно после стадии клеточных делений (через 60 ч с момента прорастания семени) количество ДНК на одну клетку увеличивается, что обусловлено процессами эндополиплоидизации [75]. Сваринская и Гаврилова [76] в периоде меристематического роста колеоптиля ячменя наряду с появлением тетраплоидных клеток наблюдали различные хромосомные нарушения: слияния хромосом, приводящие к образованию мостов и полиплоидных (до 8х) клеток, лизис хромосом, конъюгацию гомологичных хромосом в диплоидных и, особенно, в полиплоидных клетках. Количество полиплоидных клеток увеличивалось с возрастом колеоптиля и популяции его клеток. По мнению авторов, полиплоидизация вследствие слияния хромосом, развитие процесса слияния с возрастом, лизис хромосом, а также редукционное деление делают клетки не способными к митозу. Такая деструкция генетического материала служит источником накопления предшественников ДНК, используемых для ее синтеза в вытягивающихся клетках в процессе полиплоидизации и, возможно, для полипликации и/или амплификации отдельных участков хромосомы. Процесс деструкции хромосом в колеоптиле начинается еще на стадии меристематического роста последнего. По мнению авторов, это является одной из причин короткого жизненного цикла данного органа. В то же время в покоящемся первом листе ячменя до 98 % ядер содержали ДНК в количестве 2 С [77].

В основе удлинения эпикотилей проростков гороха лежит эндомитоз с формированием тетраплоидных клеток при освещении и с образованием октоплоидных клеток при его удлинении в темноте [78, 79]. При этом исходные клетки апикального участка междоузлия диплоидны, тогда как в нижней части — в основном тетраплоидны. На 8-й день большинство ядер клеток апикального участка становятся тетраплоидными на свету и октоплоидными — в темноте [80].

В корешках прорастающих семян у одних видов растений наблюдали только диплоидные клетки, у других — установлена эндорепликация ДНК, встречались также клетки с редуцированным числом хромосом. Например, у *Ph. vulgaris* количество ДНК в интерфазных и метафазных ядрах корневой меристемы варьирует от 1 до 16 С. Подсчет числа хромосом показал наличие тетраплоидных клеток, являющихся результатом митотической эндорепликации, гаплоидных и гипогаметоидных клеток, возникающих в результате редукционных митозов. Среди клеток с редуцированным числом хромосом гипогаметоидные клетки составляли до 30 % [81]. Авторы подчеркивают, что эндоредупликация происходит на ранних эмбриональных стадиях, гаплоидизация же наб-

людаются значительно позже, причем встречается со сходной частотой в меристеме корешков и побегов.

Полиплоидные клетки не обнаружены в корешках подсолнечника, *Levisticum officinale*, *Amaryllis belladonna*, *Haemanthus katherinae*, *V. hajastana*, однако дифференциация паренхимы сопровождалась эндорепликацией ДНК у проростков гороха, *Vicia faba minor* и *V. faba major* [69, 82, 83]. Эндополиплоидия в первичных корешках проростков отмечена и у многих других растений, обнаружена она также в зачатках боковых корешков (примордиях), где центральные клетки примордиев являются полиплоидными, а периферические — диплоидными, в самих вторичных корешках [84]. При этом частота аномальных митозов (слияние хромосом, образование редукционных групп, отставание и элиминация хромосом) может достигать, например у *Glycine max*, 25 % [85].

Таким образом, как в созревшем семени, так и в проростке некоторые ткани состоят в ряде случаев из полиплоидных клеток. Диплоидными являются клетки первичной почки зародыша, затем — стеблевой и, реже, — корневой меристемы проростков.

**К о р е н ь.** Полиплоидные клетки обнаружены, кроме первичных корешков проростков и вторичных корешков, также в меристематической зоне кончиков корней взрослых растений. Эндомитозы здесь чередуются с митозами. Наряду с эндомитозами в меристеме корешков наблюдается слияние ядер в двухъядерных клетках, которые чаще всего располагаются в переходной зоне между растущими частями и дифференцированными тканями. Слияние ядер в таких клетках достаточно убедительно было показано на примере ряда растений [84, 86]. Однако в норме в меристеме корня частота подобных клеток, как правило, небольшая. Например, у ряда сортов сорго доля полиплоидных (тетраплоидных) клеток не превышала 0,01 % [87], в то же время у гороха гиподиплоидные клетки в меристеме корня составляли 1,6 %, а гипердиплоидные — 6,5 % [88].

Полиплоидными являются чаще всего клетки периллемы, где содержание ДНК варьирует в пределах от 2 до 16 С [89], реже — дерматогена и плерома. В единичных случаях, например у *Beta vulgaris*, эндополиплоидия отмечается во всех частях первичной меристемы корня, а у ряда видов — в корневом чехлике. Число наборов хромосом в постэндомитотических митозах здесь обычно не превышает четырех, что соответствует одному циклу эндомитоза. В то же время в семействе *Cheporodiaceae* часто встречаются октоплоидные клетки, иногда, например у *Spinacia*, — и клетки с набором хромосом, равным 16 х. Такого же уровня плоидности достигают клетки корневого чехлика традесканции, ячменя, кукурузы: часто количество ДНК в них равняется 8 и 16 С [90, 91] (см. также [15]).

В дифференцированной части корня проростков и взрослых растений полиплоидные клетки встречаются в основном в зоне растяжения, являясь зачатками сосудов, клетками коровой паренхимы или центрального цилиндра. Уже в первичной ксилеме клетки содержат более 4 С ДНК из-за полиплоидизации [89]. В развивающейся метаксилеме нескольких видов растений Лист (цит. по [15]) обнаружил, что рост как клетки, так и ядра связан с увеличением содержания ДНК, которое в некоторых случаях достигало 64 С. У ячменя и в центральной, и в периферической метаксилемах выявлены ядра, содержащие 4—8 и 8—16 С ДНК, при этом в клетках периферической метаксилемы ДНК начинала синтезироваться позднее [92]. Сходные результаты были получены и при изучении пшеницы, где лишь часть клеток метаксилемы достигала содержания ДНК, соответствующего 16 С [93, 94].

Эпидермис корней шпината, ячменя, традесканции и хвоща состоит из клеток, ядра которых содержат более 4 С ДНК, в основном — 16 С [89, 91]. Однако чаще эпидермис (за исключением специализированных клеток и трихоцитов, из которых образуются волоски), а также перицикл и прокамбий состоят из диплоидных клеток.

На основании изложенных фактов, а также данных, приведенных в обзорах [6, 13—15, 18, 49, 63], специально посвященных полиплоидии в онтогенезе, и результатов, имеющих в других оригинальных работах и исследованиях [95—99], можно сделать следующее обобщение.

У подавляющего числа изученных видов многие клетки в корнях являются полиплоидными. Исключение составляют (с определенными оговорками) лишь апикальные меристемы и перикцикл. Наиболее полно это положение иллюстрируется схемой, представленной в работе [89], посвященной изучению содержания ядерной ДНК в клетках различных тканей корня *S. oleraceae* (рис. 2).

Лист. Как уже отмечалось, до 98 % ядер покоящегося первого листа ячменя содержит ДНК в количестве 2 С [77]. Первые полиплоидные (тетраплоидные) клетки были обнаружены здесь в проростках в меристеме пазухи листа в возрасте 22 ч на расстоянии 8 мм от основания [76]. Количество полиплоидных клеток увеличивалось с возрастом листа и возрастом популяции клеток. Их максимальная частота составляла 0,3 %. У пшеницы и эгилопсов на ранних этапах онтогенеза в листьях также установлено наличие клеточной полиплоидии, при этом уровень эндополиплоидии был выше у видов с низкой пloidностью генома [96].

Сравнительное изучение мезофилла листа нескольких видов растений показало, что количество ДНК у них увеличивается от первого к третьему ярусу листьев. Самое высокое содержание ДНК было во втором и третьем ярусах, здесь оно достигало 4 С у *V. faba*, 8 С — у *Nigella damascena* и *Pisum sativum*, 16 С — у *Ph. vulgaris*, *B. oleraceae* и *B. vulgaris*, 32 С — у *Raphanus sativus* [100]. Подобная картина обнаружена и в листьях *Solanum tuberosum* и *S. phureja*, где на долю полиплоидизированных ядер приходилось 49—77 % [101], а также во всех зонах мезофилла листа кукурузы и в дифференцированных клетках листьев гороха [102, 103]. При этом у кукурузы ядра содержали ДНК в количестве, значительно превышающем тетраплоидный уровень (8—18 С), а у гороха более высокая степень клеточной полиплоидии в листьях нижнего и среднего ярусов наблюдалась в дифференцированных клетках растений, характеризующихся высокой продуктивностью. Подобные данные для гороха получены и другими исследователями, показавшими, что уровень эндополиплоидии, выявляемый в клетках дифференцированных тканей как листьев, так и стеблей, коррелирует с продуктивностью сортов [104]. Однако, судя по некоторым результатам, доля недиплоидных клеток в листьях гороха может быть весьма незначительной [105], а в клетках мезофилла листа содержание ДНК, вероятнее всего, колеблется лишь в пределах 2—4 С [103].

Представляют несомненный интерес данные, полученные при изучении количества ДНК в листьях гетерозисных гибридов пшеницы и томатов [106]. Они свидетельствуют о том, что у томатов в онтогенезе увеличивается содержание ДНК в клетках за счет появления эндополиплоидных ядер, при этом количество полиплоидных ядер коррелирует с величиной гетерозисного эффекта. У пшеницы в гетерозисных гибридах количество ДНК также повышалось, однако это происходило за счет роста доли клеток, находящихся в постсинтетическом периоде.

Полиплоидизация тканей листа установлена также для гаплоидных и полиплоидных организмов. Например, полиплоидные клетки обнаружены в молодых зрелых листьях моногаплоидов картофеля *S. tuberosum* ( $2n=x=12$ ), где у разных моногаплоидных клонов доля полиплоидных клеток и уровень их пloidности были разными [107], в листьях гаплоидных, диплоидных и тетраплоидных растений табака *Nicotiana tabacum* [108], в диплоидных, триплоидных и тетраплоидных сортах сахарной свеклы [109]. У различных видов рода *Cerasus* (диплоидных — черешня, тетраплоидных — вишня степная и обыкновенная и др.) в клетках мезофилла формирующихся листьев выявлены как двухъядерные клетки, так и одноядерные с полиплоидным количеством ДНК [110].



В листьях некоторых растений эндополиплоидными (до 64 х) являются клетки эпидермиса, мезофилла, в частности, хлоренхимы и водонесной паренхимы (см., например, [111]).

Эндоредупликация тканей листа особенно свойственна листьям суккулентов. В частности, в суккулентных листьях *Lobularia maritima* при избытке солей в среде ядра содержали 64 С ДНК, а в несуккулентных листьях — 16 С. Уровень полиплоидии может зависеть у них от длины светового дня. Например, у *Kalanchoe blossfeldiana* в мезофилле листьев растений, выращенных в условиях длинного дня, число циклов эндоредупликации было меньшим, чем у растений, выращиваемых при коротком дне [112]. Подобное явление наблюдали также у *Bryophyllum crenatum*. В мезофилле листа растений этого вида, выращиваемых как при естественном длинном дне, так и в условиях короткого дня (8-ч фотопериод), выявлена высокая степень гетерогенности клеточных популяций: у растений длинного дня интерфазные ядра содержали от 2 до 32 С ДНК, у растений короткого дня — от 2 до 64 С ДНК. Уровень эндополиплоидии увеличивался с возрастом и на 36-й день, когда у листьев наступала зрелость, отмечали максимум содержания ДНК [113].

Эндомитотической полиплоидизации подвергаются клетки трихомов надземных органов целого ряда растений, причем в некоторых случаях они достигают высокого уровня пloidности. Например, в жгучих волосках *Urtica caudata* и *U. pilulifera* обнаружены ядра с набором хромосом, равным 256 х [63, 114]. Высокий уровень эндополиплоидии отмечен также в железистых волосках шалфея *Salvia officinalis* [115], в кристаллических идиобластах (каменистых клетках) листа *Vanilla planifolia* [116].

ДНК в количестве 2—4 С обнаружена в ядрах губчатой и палисадной паренхимы листьев молодых и цветущих растений *V. faba* [117], у *Crepis capillaris* листовые ткани состояли из диплоидных клеток [118]. Диплоидны, как правило, устьичные и околоустьичные клетки листа. Однако у *Avena sativa* при дифференцировке устьиц на ранних стадиях онтогенеза в клетках эпидермиса наблюдалось неравномерное распределение хромосом между дочерними клетками в результате асимметричных митозов [119].

У *Solanum nigrum*, по данным Ландрэ [120], онтогенез эпидермиса листа проходит три фазы. В первой (примордиальной) фазе молодые листочки имеют протодермальное покрытие из меристематических клеток. Вторая (промежуточная) фаза характеризуется дифференциацией клеток. Единственным примером пролиферации в этой фазе является образование материнских замыкающих клеток при помощи антиклинальных и неравных делений. Из-за значительного удлинения  $G_2$  в этой фазе превалируют тетраплоидные ядра. В третьей (конечной) фазе пролиферация прекращается совсем. Нарастает тетраплоидия ординарных эпидермальных и особенно замыкающих клеток. Удлиненные клетки, покрывающие сосуды, имеют пloidность от 4 до 14 С, клетки секторных головок волос — до 12 С.

Таким образом, в листьях как однодольных, так и двудольных высших растений в большинстве случаев обнаружено значительное количество полиплоидных клеток. Их доля и уровень полиплоидизации зависят от многих факторов — генотипа растения (сорт, уровень пloidности), условий выращивания (длина светового дня, уровень засоления почвы, естественные или тепличные условия роста и др.), — особенно повышаясь у растений, листья которых выполняют запасающую функцию.

**С т е б е л ь.** Наличие двухъядерных и многоядерных клеток, а также полиплоидных митозов в дифференцированных тканях стеблей взрослых растений было установлено еще в начале нашего столетия (см. например, [121, 122]).

В обзоре Захарьевой [63] приведены данные о том, что в верхушечной меристеме стебля отмечен только один достоверный случай эн-

дополиплоидии в проростках *Cucumis melo*. В дифференцированной части стебля она встречается довольно часто. Постэндомитотические полиплоидные митозы с 4, 8 и 16 х были вызваны у многих растений в коре, колленхиме, крахмалосных влагалищах, в эндодерме, флоэме, сердцевинных лучах и в сердцевине стебля. Клетки сердцевины обычно обнаруживают более высокую плоидность по сравнению с клетками коры и, например у *V. faba*, сердцевина содержит большее число полиплоидных клеток, чем междуузлия. Высокий уровень плоидности обнаружен в клетках водоносной паренхимы стволов многих видов кактусов (до 64 х), что связывают с их функцией — хранением воды и жидкой слизи. Интересно, что ассимиляционная паренхима, функция которой зависит не столько от размера клеток, сколько от общей верхней поверхности пластид, у этих растений остается диплоидной или относительно низкополиплоидной (4—8 х). Эпидермис, межпучковая паренхима, прокамбий и камбий в стебле остаются диплоидными.

Более поздние исследования в основном подтвердили эти данные. Например, для гороха было установлено, что делящиеся клетки точки роста стебля являются диплоидными, клетки у основания стебля — тетраплоидными, а ближе к верхушке стебля — октоплоидными [123]. У разных сортов гороха уровень эндополиплоидии клеток междуузлий может быть разным и в ряде случаев определять продуктивность сорта [104]. Показано, что рост побегов у гороха, так же как и у других растений, следует за повышением уровня ДНК в клетках [124].

У табака *N. tabacum* дифференциация сердцевинной паренхимы также сопровождается полиплоидизацией. Например, если в меристеме содержание ДНК колеблется в пределах от 2 до 4 С, то 8 С наблюдали уже на 300 мкм ниже меристемы, а в ядрах сердцевины на базальном конце метровых стеблей содержание ДНК варьировало от 4 до 32 С [125].

У сосны скипидарной *Pinus taeda* в молодых стеблях обнаружили, кроме диплоидных, значительную часть (до 40 %) триплоидных и около 10 % тетраплоидных клеток [126], в то время как в клетках вторичной флоэмы *Pinus nigra*, вторичной флоэмы и ксилемы *Abies balsamea* дифференциация клеток происходила без эндоредупликации [127, 128].

Полиплоидизация тканей стебля имеет место также у полиплоидных и гаплоидных организмов. Например, в верхушках побега гаплоидного растения пеларгонии все митозы были гаплоидными, однако в интерфазных ядрах точки роста содержание ДНК в 20 % изученных клеток превышало 2 С (до 4 С). В междуузлиях наряду с гаплоидными ядрами (содержание ДНК 1—2 С) встречались эндоредуплицированные ядра и ядра в процессе эндоредупликации: содержание ДНК достигало 8 С, а частота клеток выше гаплоидного уровня плоидности — 50 % [129].

Интересные данные получены при изучении танниновых ценоцитов у *Sambucus racemosa* [130]. Материнские клетки ценоцитов дифференцируются уже в первом междуузлии, а ценоциты возникают в ходе карокинезов без цитокинеза. При этом различают два типа ценоцитов: 1) равноплоидные с диплоидными ядрами и 2) имеющие одновременно полиплоидные и диплоидные ядра. Гигантские полиплоидные ядра образуются за счет слияния диплоидных ядер. Установлено также, что как диплоидные, так и полиплоидные ядра могут делиться митотически.

В результате наших опытов по получению культуры тканей из вегетативных надземных органов (точки роста, участков листовой пластинки и стебля) от диплоидных растений *Haplopappus gracilis* было отмечено следующее [131]. Независимо от возраста (использовали одно-, двух-, трех-, четырех- и шестимесячные растения) все участки надземных органов, вычлененных из верхней, средней и нижней частей растений, образовывали диплоидный первичный каллус (анализ проводили на 10—14-й день после визуально отмеченной инициации каллусообразования). Исключение составляла каллусная ткань, формирующаяся

участками гипокотыля («корневой шейки»), которая состояла преимущественно из полиплоидных клеток: частота диплоидных митозов в ней колебалась в пределах 10—14 %, тетраплоидных — 30—33 %, октоплоидных — 35—46 %. Исходя из этого можно высказать предположение о различном уровне пloidности клеток исходных тканей, т. е. у *H. gracilis* в гипокотыле, в отличие от остального стебля, его точки роста и листьев, преобладают тетра- и октоплоидные клетки.

По данным Нишибаиши [89], у *S. oleraceae* уровень содержания ДНК в гипокотыле в разных тканях был разным: у соматических замыкающих клеток он составлял 2С, у клеток эндодерма, перидерма, паренхимы и первичной флоэмы — в основном 4С, у клеток сердцевины — примерно равное количество клеток с 2 и 4С, у клеток эпидермиса и первичной ксилемы — более 4С из-за полиплоидизации (рис. 3). На основании этого

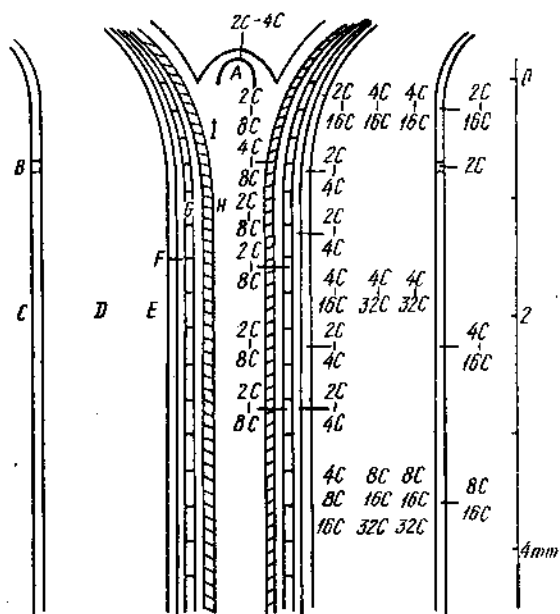


Рис. 3. Содержание ядерной ДНК в разных областях различных типов тканей гипокотыля шпината *S. oleraceae* L.: А — апикальная меристема; В — замыкающие клетки; С — эпидермальные клетки; D — кортекс; E — эндодерма; F — перидерма; G — первичная флоэма; H — первичная ксилема, I — сердцевина (по Нишибаиши [89])

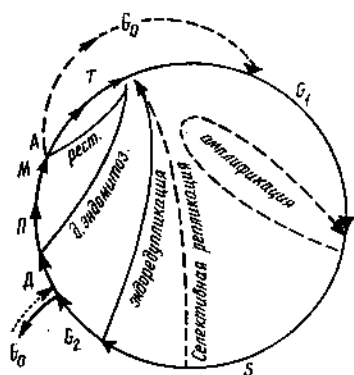


Рис. 4. Схематическое изображение митотического цикла клетки и его изменений (длина каждой фазы на кольце митотического цикла отражает ее относительную продолжительность):  $G_1$  — пресинтетический период; S — период синтеза ДНК;  $G_2$  — постсинтетический (премитотический период); D — дисперсная фаза, в течение которой гетерохроматин становится временно деконденсированным; П — профаза; М — метафаза; А — анафаза; Т — телофаза;  $G_0$  — неделяющиеся клетки, ядра которых характеризуются гетеросинтетической активностью. «Сокращенные (укороченные) клеточные циклы: рест. — реституционный цикл; д. эндомитоз — дисперсный тип эндомитоза, характерный для всех покрытосеменных. Пунктирными линиями обозначена дифференциальная репликация у ДНК: эндоциклы с селективной (избирательной) неполной репликацией и избирательная амплификация определенных последовательностей ДНК или генов (по Наглу [59])

автор делает вывод об отсутствии взаимосвязи между дифференцировкой клеток и тканей и эндополиплоидизацией.

Клубни. Клубни некоторых растений частично состоят из полиплоидных клеток, что многие исследователи связывают с их запасующей функцией. Уровень пloidности таких клеток не превышает, как правило, 16х. Особенно хорошо процессы эндополиплоидизации изучены в клубнях картофеля [132, 133] и *S. guttatum* (см. [111]).

Горощенко и Чуксанова [133] изучали клубни ряда сортов культурного вида картофеля и некоторых дикорастущих видов. При этом были взяты представители из всех групп полиплоидного рода *Solanum*: виды с  $2n=24$  — *S. gibberulosum*, *S. jamesii*, *S. balsii*, *S. berthauoldii*, *S. infundibuliforme*, *S. boergeri*, *S. rybinii*; с  $2n=36$  — *S. maglia*; с  $2n=48$  — *S. antipoviczii*; с  $2n=72$  — *S. demissum*, *S. stoloniferum*. Уста-

новлено, что увеличение размеров клубня в процессе его развития происходит, в основном, в результате митоза, повышающего количество клеток, и особенно эндомитоза, приводящего к возникновению полиплоидных больших клеток в запасной паренхиме клубня. Эндополиплоидия является одним из факторов увеличения размеров клубня картофеля в процессе видообразования в роде *Solanum* и достигла своего максимального развития у вида *S. tuberosum*, что, по мнению авторов, способствовало введению его в культуру.

Несомненный интерес представляют данные, полученные при анализе миниклубней моноплоидного ( $2n=x=12$ ) и диплоидного ( $2n=2x=24$ ) клонов, а также тетраплоидного сорта картофеля ( $2n=4x=48$ ). У подземных клубней тетраплоида и диплоидного клона уровень полиплоидизации составлял 8—16  $x$ , а в сердцевине миниклубней у моноплоидного клона плоидность клеток оказалась 1—2  $x$  [134].

Метаморфозы побегов встречаются не только у клубней ряда растений, но и у луковиц. Анализ эпидермальных и гиподермальных клеток у основания чешуй луковиц *A. sepa* показал, что эти клетки в основном диплоидны, частота эндополиплоидных клеток среди них составляет лишь 0,5 % [135].

Цветки и плоды. Цветок — это специальный, сложноустроенный орган размножения, в котором протекают процессы образования микро- и макроспор, гамет, оплодотворение, развитие зародыша, формирование семени и плода. Многочисленные и сложные функции цветка, разнообразие типов формирующих его тканей и клеток, редукция числа хромосом при образовании половых клеток и полиплоидизация многих других клеток и тканей обуславливают широчайший спектр наборов геномов клеток цветка. Рассмотрим на ряде примеров геномную изменчивость в некоторых тканях цветка детальной.

Наличие в тканях цветков полиплоидных клеток — давно установленный факт. По данным Захарьевой [63], эндополиплоидия свойственна клеткам стенки завязи и связника пыльников многих видов растений. У большинства покрытосеменных растений полиплоидным является тапетум пыльников [114, 136], содержание ДНК в ядрах которого достигает 32  $C$  [137, 138]. Наряду с эндомитозом в клетках тапетума существуют другие формы полиплоидизации: слияние ядер, объединение ахроматиновых фигур в двухъядерных клетках с образованием реституционных ядер и т. п. У многих видов, например, *Mercurialis perennis*, *Antirrhinum majus* и *V. faba* клетки тапетума остаются одноядерными, но их ядра становятся высокоэндополиплоидными. У других, таких как *Triticum aestivum* и родственные ему виды, тапетальные клетки оказываются двухъядерными, при этом каждое ядро сохраняется диплоидным. У третьих, например, у *B. vulgaris*, *Ranunculus fluitans* тапетальные клетки преимущественно (до 96 %) двухъядерные и оба ядра высокоплоидны [15, 139]. Полиплоидизация тапетума за счет образования многоядерных, в частности четырехъядерных, клеток с тенденцией к слиянию ядер была показана на примере многих норичниковых, а также лилейных [140—143]. По мере созревания пыльников ржи наблюдается увеличение плоидности ядер как выстилающего слоя, так и эпидермиса пыльника [144]. На примере табака продемонстрировано, что высокого уровня полиплоидизации достигают клетки тапетума не только диплоидных растений, но и гаплоидов [145].

Полиплоидными являются как стенки завязи, так и ткани семяпочки. Например, ядра клеток эпидермиса семяпочки хлопчатника, дифференцирующихся в волоконец, переходят в эндомитотический цикл. Эндомитотическая активность ядер может быть различной у разных видов и сортов хлопчатника, а также в разных участках поверхности одной семяпочки, чем, по мнению автора, и определяется различная длина волоконца семени [146]. Эндомитоз в ядрах волоконца наблюдается в течение 25 сут с момента их появления, пик эндомитозов отмечается в течение первых 3—4 сут [147]. Уровень полиплоидии ядер волоконца

хлопчатника *Gossypium hirsutum*, по данным Раджабовой [148], достигает 128—256 х.

Полиплоидными являются и базальные клетки клейких волосков на завязи и пыльниках у *B. dioica*, ядра которых включают политенные хромосомы [32] в количестве, соответствующем гаплоидному, а содержание ДНК в таких ядрах равняется 256 С [149]; полиплоидны также ткани интегумента и др. [19].

Эндомитотической полиплоидизации у многих растений подвергаются элементы зародышевого мешка. Например, у *Allium tuberosum* количество ДНК в ядре яйцеклетки равнялось 1 С, а в ядрах синергид варьировало от 3 до 16 С. Ядро центральной антиподальной клетки содержало 1 С ДНК, в ядрах дистальных антипод ее количество достигало 4 С [150].

Полиплоидизация синергид свойственна многим видам растений [13, 16, 63]. Не менее свойственна она и антиподам. Интересны в этом отношении антиподы *Aconitum* и других лютиковых, гигантский размер и своеобразная структура ядер которых давно привлекали внимание исследователей. Позже удалось показать, что здесь возникает эндомитотическая полиплоидизация [63].

Ядра антипод растут эндомитотически, достигая 64 или 128 х, причем хроматиновый материал либо равномерно распределяется по полости ядра, либо образуются гигантские «политенные» хромосомы. Эндополиплоидия с образованием подобных политенных хромосом отмечена для антипод ряда видов семейства *Papaveraceae* [57, 151, 152], *Liliaceae* [153], *Orchidaceae* [154], *Poaceae* [155—158], *Ranunculaceae* и некоторых других [14, 154].

По данным, приведенным в обзоре Беннета [15], эндополиплоидия, политения и многоядерность в антиподах разных видов могут проявляться по-разному. Например, у *Arum maculatum* зародышевый мешок содержит три антиподальные клетки, каждая с одним высокоплоидным ядром. Зародышевый мешок *Triticum sativum* содержит до 30 антиподальных клеток, преимущественно одноядерных, но во всех ядрах количество ДНК достигало 256 С. У *A. sativa* в каждой антиподальной клетке может сливаться несколько ядер, тогда как у *Callitha palustris* она сначала становится двухъядерной, затем оба ядра делятся вновь, но их веретена располагаются таким образом, что в результате получают снова два ядра. Этот процесс может повторяться, что приводит к образованию тетраплоидных и октоплоидных ядер.

Эндополиплоидия описана и для клеток плодов. Например, у бобовых (*V. faba*) рост плодов сопровождается двумя циклами эндорепродукции ДНК без митоза [159]. Мякоть других типов плодов также растет благодаря происходящим в ее клетках эндомитозам, где плоидность в мезокарпии может достигать 16 х. Например, полиплоидизация клеток обнаружена в перикарпие дыни, арбуза и других плодов *Cucurbitaceae* [160, 161], а в околоплоднике плодов абрикоса встречались 32-плоидные клетки [162]. При этом в плодах, как и в клубнях, степень плоидности возрастает от периферии внутрь. В то же время в паренхиме плодов яблони в клеточных ядрах установлено диплоидное содержание ДНК, но обнаружено большое количество двухъядерных клеток. Частота двухъядерных клеток у разных сортов была разной (от 1 до 33 %), при этом более высокий процент их обнаружен в перикарпии сортов, отличающихся высокой лежкоспособностью [163].

**Избирательная репликация и деамплификация.** Изменчивость количества ДНК не всегда коррелирует с таковой числа хромосом. У ряда растений увеличение числа хромосом приводит к некратному (более низкому) возрастанию количества ДНК. Это явление наблюдается как у естественных полиплоидов, так и у полиплоидных растений и клеток, полученных в эксперименте [164—168]. В некоторых случаях при неизменном числе хромосом количество ДНК может возрасти либо многократно за счет образования политенных хромосом, либо в меньшей степени, в частности, из-за амплификации. Например, для разных видов

полиплоидной пшеницы и ее диплоидных сородичей установлено, что ДНК клеток дифференцированных тканей отличается от ДНК эмбриональных по содержанию часто повторяющихся нуклеотидных последовательностей, в том числе цистронов сателлитной ДНК и рДНК [169].

По некоторым данным, уровень амплификации определенных последовательностей ДНК может быть неодинаковым у разных сортов растений, она свойственна прежде всего гетерозисным гибридам [170]. В частности, у гороха различные сорта содержат в своих геномах разное количество рДНК. Сравнение содержания рДНК в корневых волосках, проростках, листьях и семядолях четырех сортов показало, что в трех из них нет разницы между тканями по этому показателю, в то время как в четвертом обнаружена амплификация генов рДНК в клетках с высоким содержанием ДНК, а именно: в семядолях и молодых листьях. В тканях гибридов между генотипами с низким и высоким уровнем содержания рДНК установлено наличие амплификации этих цистронов [171].

В клетках меристемы гибридных растений кукурузы и пшеницы количество рДНК является промежуточным по сравнению с родителями, а в клетках зоны растяжения корней и в целых 2—8-дневных гибридных растениях рДНК содержится больше, чем в исходных формах [172]. Авторы считают, что одной из причин различий в функциональной активности идентичных генных локусов родительских форм и гетерозисных гибридов является неодинаковое число повторов (копий) рДНК, возникшее в результате амплификации разной активности. Активность амплификации значительно выше у форм растений с относительно низким уровнем эндополиплоидии у дифференцированных тканях, и высокая активность рРНК у гетерозисных гибридов является следствием сочетания возрастания повторяемости цистронов в фазе растяжения клеток с высоким уровнем эндополиплоидии в клетках дифференцированных тканей [172—175]. Сходные данные были получены и другими исследователями как на гетерозисных гибридах пшеницы и кукурузы [170], так и для тритикале, при этом во флаговых листьях тритикале найдена значительно большая величина повторов рДНК, чем в зародышах зерновок [176].

Увеличение количества ДНК происходит не только за счет амплификации рибосомных цистронов, но и вследствие избирательной репликации других участков генома, которая встречается у ряда гетерозисных гибридов (см. например, [106, 170]) и особенно свойственна высокоспециализированным клеткам. Например, в момент функциональной активности железистых волосков паслена *S. nigrum* в них происходит амплификация части их генома [177], дифференциальная репликация генома (наряду с политенизацией хромосом) присуща и клеткам железистых волосков *Salvia officinalis* [115]. Относительное содержание различных семейств ДНК, в том числе цистронов рРНК, изменялось и в процессе онтогенетической дифференциации метаксилемы корня лука [178], селективная репликация определенных последовательностей ДНК в процессе развития свойственна различным сортам моркови [179], в эпидермальных и субэпидермальных тканях стебля табака в процессе развития на фоне снижения общего количества ДНК наблюдали амплификацию повторяющихся последовательностей [180].

Количество ДНК в ядре соматической клетки в процессе онтогенеза может не только увеличиваться, но, как уже отмечалось (см. [180]), и уменьшаться.

Рассмотрим это интересное явление детальней на ряде конкретных примеров. Оно было описано для колеоптиле пшеницы [75], где после стадии клеточных делений количество ДНК на одну клетку возрастает, а в дальнейшем уменьшается, что автор связывает с процессами старения клетки, которое сопровождается закономерным спадом количества ДНК, РНК и белка.

По данным Али-Заде с соавт. [167, 181], в ядрах листьев шелковицы через 25 дней роста, когда лист достигает окончательных разме-

ров, количество ДНК на ядро по сравнению с начальными периодами роста уменьшается у диплоидных форм в 2,0—2,5 раза, а у высокоплоидной — в 7—8 раз. У гороха на 21-й день опыта в ядрах было обнаружено в 2 раза меньше ДНК, чем в начале роста. У пихты бальзамической отмечены сезонные изменения содержания ДНК в клетках камбия и в дифференцирующихся клетках: при снижении камбиальной активности количество ДНК уменьшалось [128]. Имеются и другие данные, свидетельствующие о том, что уменьшение количества ДНК при старении тканей отнюдь не уникальное явление [11].

Итальянскими исследователями была установлена интересная особенность изменения ядерной ДНК в процессе онтогенеза у подсолнечника [182]. Изучая клетки линии подсолнечника, подвергнутой в течение 8 лет самоопылению, они показали, что содержание ДНК в ранних профазах зародышей на стадии сердечка значительно различалось, возрастая от зародышей, находящихся в центре корзинки, к зародышам, развивающимся на периферии. При последующем развитии и прорастании семян содержание ДНК не изменялось. Однако у проростков, полученных из семян, развившихся в различных частях корзинки, содержание ДНК увеличивалось или уменьшалось по сравнению с величинами, установленными для родительского растения в соответствии с градиентом расположения семян в корзинке. Обращает на себя внимание тот факт, что в это же время в профазе митоза клеток незрелых пыльников и в профазе I мейоза количество ДНК у различных цветков корзинки было одинаковым. Различия же, выявленные в уровне ядерной ДНК, включающей последовательности в гетерохроматиновых участках, не были связаны с изменением числа хромосом.

В основе описанных выше явлений лежат, видимо, разные механизмы, одним из которых может быть дифференциальная репликация повторяющихся последовательностей ДНК и гетерохроматина. Такое явление известно, например, для *Hedera helix*, где в процессе перехода от ювенильной ко взрослой стадии развития на фоне увеличения общего количества ДНК наблюдали относительное уменьшение гетерохроматина на ядро [183]. Недорепликация гетерохроматина установлена также в процессе дифференцировки клеток корней 15 видов бобовых растений [184]. Однако гетерохроматин может не только недореплицироваться, показана и его избыточная репликация, причем такое различие в его репликации отмечается у достаточно близких растений. Например, если *V. faba subsp. major* в ходе дифференцировки клеток корня свойственна недорепликация гетерохроматина, то *V. faba subsp. minor* — сверхрепликация [185, 186]. Сверхсинтез ДНК в различных гетерохроматиновых районах генома наблюдали и в политепных хромосомах клеток подвеска эмбриона *Ph. coccineus* [187]. Различное количество многократно повторяющихся нуклеотидных последовательностей ДНК (так называемых сателлитных ДНК) выявлено в процессе онтогенеза в разных органах пшеницы [188]. При этом эмбриональные ткани содержали 6,2—9,7 % такой ДНК, в процессе дифференциации тканей ее количество падало и в корнях ее доля составляла 3,9—4,2 %, а в листьях — вовсе не обнаруживалась. Исследования дифференциальной репликации ДНК в эпикотиле и дифференцирующейся почке прорастающих семян гороха показали умеренную недорепликацию повторяющейся фракции ДНК в клетках кожицы эпикотиля, растущих растяжением, и значительную недорепликацию повторяющихся последовательностей в клетках почек [189].

Следует, видимо, упомянуть и об известном явлении уменьшения размеров хромосом, наблюдаемом в ряде случаев в полиплоидных клетках по сравнению с диплоидными (см., например, [13]), а также в онтогенезе растений. Это явление детально описано в работе Чуксановой [190], где отмечается, что, например, уменьшение размеров метафазных хромосом в клетках верхушечной меристемы побегов или при первом митотическом делении микроспоры по отношению к размерам хромосом в клетках верхушечной меристемы корешков не связано с соот-

ветствующими изменениями содержания ДНК на ядро и, возможно, объясняется различной степенью их спирализации, изменениями физиологической активности хромосом, иным количеством РНК и белкового компонента либо замещением более крупных молекул гистонов более мелкими молекулами протаминов, что, в свою очередь, обуславливает разную степень спирализации.

Позже было установлено, что у проростков 12 линий *Cicer arietinum* содержание ядерной ДНК в клетках меристемы корня все же заметно превышает таковое в клетках меристемы стебля, однако корреляция между содержанием ДНК и общей длиной или объемом хромосом в меристемных клетках не была обнаружена [191]. У подсолнечника *H. annuus* различия в уровне содержания ДНК в клетках корневой меристемы проростков у изученных 31 сорта и линии превышали 58 %, однако они не были связаны с изменением числа хромосом или их структуры [192].

**Сходство, отличия и механизмы геномной изменчивости у разных растений.** Изложенный экспериментальный материал свидетельствует о том, что в процессе дифференциации и в дифференцированных тканях высших растений в большинстве случаев наблюдается увеличение хромосомного материала. У многих видов сильно выраженное варьирование числа хромосомных наборов в клетках одного и того же организма было установлено для немеристематических тканей стебля, корня, зародышевого мешка, тапетума пыльников и др. При этом плоидность ряда специализированных клеток может возрасти за счет повторной редупликации ДНК без последующего митоза до 32—64  $x$ , а иногда и до более высокого уровня. Например, в подвеске *Ph. coccineus* она достигает 8192  $x$  [59], а в ядре халазального гаустория *A. maculatum* — 24576  $x$  [20]. В некоторых тканях присутствуют хромосомы, подобные политенным хромосомам двукрылых. Чаще всего они обнаруживаются в зародышевых мешках — в антиподах, синергидах, эндосперме, подвеске (см. [16, 35, 62, 193, 194]). В процессе онтогенеза изменяется количество не только ядерной ДНК, но и уровень ДНК в пластидах. Например, в хлоропластах клеток мезофилла листьев *Spinacia oleracea* содержится вдвое больше ДНК, чем в хлоропластах клеток кожицы листа [195]. Сходная картина ранее была обнаружена и на примере *Brassica juncea* [196].

Резюмируя имеющиеся в литературе данные, Иванов [95] отмечает, что только у некоторых растений клетки после окончания деления не синтезируют ДНК, т. е. выходят из митотического цикла в периоде  $G_1$ . У большинства растений (но не во всех тканях) клетки, закончившие митоз и начавшие растягиваться, быстро переходят к синтезу ДНК, что приводит к образованию полиплоидных клеток.

По данным Эванса и Вант Гофа [197], у гороха полиплоидные клетки найдены в корнях, чашелистиках, бобах, пестиках и тычинках, однако не выявлены в лепестках и листьях. Полиплоидные клетки наблюдались в листьях пшеницы, но отсутствовали в зрелых корнях. То есть у ряда растений клетки и ткани дифференцируются и выполняют самые различные функции без умножения своего хромосомного набора. Рост тканей в одних случаях происходит из-за роста клеток в результате эндомитоза, в других — благодаря умножению их числа за счет митотического деления. В то же время целиком диплоидная сома у растений встречается редко. Согласно обзору Липаевой [13], она была найдена на то время у трех из многих десятков изученных видов: *S. capillaris*, *Ipomoea batatas* и *I. purpurea*. Полиплоидных клеток не было также выявлено в тканях корней, семядолей, стеблей, листьев, чашелистиков, лепестков и тычинок подсолнечника (см. [13]). Позже у разных сортов подсолнечника все же была обнаружена эндополиплоидия в клетках некоторых тканей. В клетках гипокотили молодых растений содержание ДНК в ядрах возрастало в зависимости от сорта до 8 и 16  $C$ . В семядолях созревающих семян были найдены клетки, содержащие 4 и 8  $C$  ДНК, а в оси соцветия у одного из сортов все клетки содержали 4  $C$



ДНК [70]. Однако проведенный другими исследователями анализ девяти сортов, гибридов и самоопыленных линий подсолнечника свидетельствует о том, что в клетках подавляющего большинства рассматриваемых тканей, за исключением эндосперма и тапетума пыльников, содержание ядерной ДНК близко к значению 2 С, характерному для меристематических клеток. И лишь в эндосперме и тапетуме уровень ДНК достигает в результате хромосомной эндоредупликации 24 и 32 С соответственно [137]. Определенную противоречивость данных, полученных для подсолнечника разными исследователями, можно объяснить тем, что не только у разных сортов, но даже у разных особей одного и того же сорта картина геномной изменчивости в онтогенезе может быть разной (см. например, [137, 198]).

Давно и успешно изучающие геномную изменчивость растений итальянские ученые из Ин-та генетики Университета в г. Пизе (школа исследователей проф. Д'Амато) считают, что для покрытосеменных характерна соматическая полиплоидия почти во всех типах тканей. Только около 20 % из всех проанализированных видов имеют диплоидные клетки. Не выявлено соматической полиплоидии, в частности, в семействах *Apiacea* и *Asteraceae*. Цитофотометрически показано, что во многих тканях стебля, корня, листьев и частей цветка этих растений эндополиплоидия отсутствует, и все ядра находятся в G<sub>1</sub>-фазе. Не обнаружено ее и у ряда видов рода *Lilium*. Например, у *Lilium rubrum*, *L. tigrinum* и *L. henryi* содержание ДНК никогда не превышало 4 С. В этих трех видах, в отличие от *L. longiflorum*, где различные клетки были в G<sub>2</sub>-периоде, количество ДНК соответствует 2 С или 4 С [199]. Более детальные данные об уровне ДНК в клетках различных дифференцированных тканей перечисленных видов лилии (в чашелистиках, плодolistиках, лепестках, тычинках, листьях, корнях, проксимальной и дистальной частях цветоноса), из которых следует, что клетки различных тканей могут находиться либо в стадии G<sub>1</sub>, либо в G<sub>2</sub>, но среди них не найдено эндополиплоидных клеток, приведены в работе [200].

Таким образом, эндополиплоидию нельзя считать причиной дифференциации, вероятнее всего, она является одним из ее многочисленных способов проявления. Это же можно отнести и к тем случаям, когда в онтогенезе число хромосом не меняется, но варьирует содержание ДНК или ее состав по количеству определенных последовательностей. При анализе этого явления было высказано предположение о том, что увеличение количества ДНК при постоянном числе хромосом, возможно, играет какую-то роль в инициации дифференцировки органов, а наименьшее количество ДНК, обнаруживаемое в меристеме ростков, отражает начальную стадию органогенеза [201]. Скорее же всего, решающее значение в изменчивости генома растений в течение их развития и репродукции имеют дифференциальная репликация ДНК, мобильные генетические элементы и другие факторы, ведущие к геномным изменениям как на хромосомном, так и на молекулярном уровнях [3, 9, 11, 12, 198, 202—205]. Не исключена возможность индуцирования геномных изменений на определенных стадиях онтогенеза благодаря активации запрограммированной мутаторной системы [206]. Однако на сегодня имеется еще недостаточно сведений об этих процессах, играющих большую роль в развитии.

Анализ изложенных выше и других имеющихся в литературе данных свидетельствует в пользу высказанного Магакяном [207] мнения о том, что распространенное понятие «соматическая полиплоидия» не соответствует совокупности явлений, которые им обозначались до настоящего времени. Представляется правомерным предложенный этим исследователем более общий термин — «гиперрепликация ДНК», включающий в себя весь комплекс событий, характеризующихся увеличением количества ДНК в ядрах клеток, в том числе и соматическую полиплоидию. Подобное предложение высказал позже и Шойерман [208], выступивший с детальной и аргументированной критикой гипотезы Пелька о наличии метаболически активной ДНК. Он считает, что вы-

ражение, предложенное Пельком, — «метаболическая» ДНК не должно использоваться в научной литературе во избежание неправильных толкований. Следует, как он считает, применять следующие термины: кратковременная амплификация, диспропорциональная репликация ДНК, экстра-синтез ДНК.

Современное понимание механизмов и типов геномной изменчивости в онтогенезе высших растений мало изменилось со времени публикации обзора Нагла [59], из которого и взята схема, представленная на рис. 4.

**Функциональное значение и возможные причины геномной изменчивости в онтогенезе.** В онтогенезе растения выявлены различные способы и типы геномной изменчивости: удвоение и дальнейшая мультипликация всего генома, изменение числа хромосом, изменение частоты определенных повторяющихся последовательностей ДНК. Детальный анализ изменчивости ядерной ДНК, в частности, изменчивости повторяющихся последовательностей в процессе развития растений показал, что вариации происходят при смене фаз роста и репродукции; сокращение количества ДНК в ядре наблюдается в процессе дифференциации клеток и, особенно, при старении тканей; при дедифференциации клеток, возникающей, например, после поранения, увеличивается частота многих последовательностей; количество ДНК наиболее значительно возрастает при высокой функциональной активности клеток [11].

Привязанность самых высоких уровней пloidности к наиболее дифференцированным, специализированным и интенсивно функционирующим клеткам и тканям (запасные, железистые и др. ткани), а также клеткам и тканям, которые непосредственно используются воспроизводящими элементами или развивающимся зародышем для их питания или служат средством подвода питательных веществ (антиподы, подвесок, тапетум, эндосперм и особенно гаустории), позволила сделать предположение о связи эндополиплоидии и дифференциальной репликации ДНК с выполнением клетками определенных функций, требующих высокой метаболической активности [9, 15, 20, 62, 63, 111, 114].

В основе феномена политения как частного случая эндополиплоидии лежит особенность протекания клеточного цикла. Отсутствие в политенном клеточном цикле М-фазы позволяет ядру клетки функционировать как перманентно интерфазному. Отсюда Пирсон [193] делает вывод о физиологическом значении политения: она характерна для дифференцированных клеток, функционирующих в условиях быстрого роста, а также позволяет совмещать физиологическую активность и быстрый рост. Вместе с тем функциональное значение политения еще недостаточно изучено и понято. Поскольку политенные хромосомы обнаруживаются у видов с малым размером генома, политению предлагают рассматривать в качестве выработанного в процессе эволюции способа компенсации отсутствия филогенетического увеличения количества ДНК (см., например, [194]).

Рядом исследований показано, что следствием полиплоидизации как растительных, так и животных клеток является возрастание продуктивности клеточного метаболизма: увеличиваются транскрипция, трансляция, секреторная активность и т. д. [9, 15, 18, 194].

Эта гипотеза детально изложена в работах Бродского и Урываевой [18, 209]. Авторы полагают, что полиплоидия — это результат редукции пролиферативной функции, происходящей вследствие того, что в окончательно дифференцированной клетке полноценно не обеспечивается одновременное протекание пролиферативных и тканеспецифических синтезов. При этом в полиплоидизирующихся тканях не наблюдается блокирования пролиферации по типу «все или ничего», что присуще диплоидным популяциям, а характерны градации в изменении хода митоза. Митоз начинается, но не доходит до естественного конца: например, не возникает перегородки, и в этом случае клетка продолжает свою жизнь с двумя ядрами; или же не образуется веретена и тогда в одном

ядре оказываются четыре набора хромосом. Одним из механизмов подавления репродуктивной функции, ведущего к полиплоидии, могут быть конкурентные отношения между синтезами, составляющими разные стороны жизнедеятельности клетки. Авторы приводят ряд примеров, подтверждающих схему развития полиплоидии на основе вытеснения пролиферативных синтезов тканеспецифическими.

Установлена неравноценность клеток, образующихся в некоторых случаях при разных формах их размножения, в том числе и митозом (см., например, [62, 210—216]). Вероятно, в этом и заключается одна из причин того, что иногда после митоза одна клетка продолжает делиться, сестринская же приступает к дифференциации и в ней, если исходить из вышеизложенной гипотезы Бродского — Урываевой, тканеспецифические синтезы вытесняют пролиферативные. Другими словами, не исключено, что на исход «борьбы между синтезами» в клетке может влиять характер деления родительской клетки.

Таким образом, геномную изменчивость соматических клеток можно рассматривать как результат реализации программы дифференцировки, а не как вариант основного процесса ауторепродукции. Следовательно, полиплоидизация клеток в онтогенезе — это итог нарастающей специализации и резкого усиления специфических синтезов в процессе реализации программы развития. При этом дифференциальная репликация ДНК (амплификация) и недорепликация ведут к нарушению равновесия между генами и контролирующими последовательностями, что может вызвать формирование новых соотношений между активностями разных генов [10]. Вместе с тем существует мнение, наиболее четко сформулированное Барлоу [217], о том, что значение эндополиплоидии заключается не столько в специализации функций клеток, поддерживаемых состоянием эндополиплоидии, сколько в том, что в подобном состоянии клетки приобретают особые свойства, которых нет у диплоидных. Он приходит к выводу о том, что наличие этих свойств открывает новые возможности для развития и действия факторов естественного отбора.

**Регуляция геномной изменчивости в онтогенезе.** Известно, что в процессе развития высшие растения подвергаются воздействию сигналов двух типов: сигналы изнутри (например, так называемый пластидный фактор), имеющие генетическое происхождение, и сигналы извне (свет, температура), относящиеся к средовым факторам (см. обзор [218]). Эти же две группы факторов существенно влияют и на геномную изменчивость в онтогенезе. Например, у ячменя количество ДНК в половых клетках, зиготах и молодых эмбрионах зависело от специфики сорта и условий внешней среды [48], политенные хромосомы растений обнаруживаются не только в некоторых ядрах определенной ткани, но и лишь в определенных годы [194], уровень клеточной полиплоидии в тканях вегетативных органов гороха и кукурузы различен у разных сортов и гибридов и особо высоким уровнем полиплоидии отличаются гетерозисные гибриды [219]. Условия внешней среды могут приводить и к весьма существенным генотипическим изменениям, имеющим в какой-то степени направленный характер и передающимся по наследству. Растения с такими изменениями были названы генотрофами (см. [8, 203, 220—223]). Для нас особый интерес представляет здесь то, что при выращивании одного поколения растений в неодинаковых условиях возникающие стабильные генотрофы различались друг от друга не только по ряду морфологических и биохимических признаков, но и по общему количеству ядерной ДНК, числу генов, кодирующих 25S, 18S и 5S рибосомные РНК, для них установлена амплификация повторяющихся последовательностей ДНК, причем разные семейства оказались не в равной мере чувствительными к воздействию, и при росте в отличающихся условиях явления имели различную степень выраженности. В результате условия внешней среды могут вызывать такие геномные изменения, при которых формируются органы, лучше приспособленные к данному окружению.

Показано, что процессы геномной изменчивости в онтогенезе регулируются генами (см. [18, 224—226]). Из вышеизложенного следует, что функционирование этих генов зависит, вероятно, как от внешних, так и от внутренних факторов (сигналов). Рассмотрим, каким путем может осуществляться эта регуляция.

Установлено, что в онтогенезе растений в различных органах и тканях содержание, состояние, а также соотношение фитогормонов и ингибиторов и компетентность клеток к ним изменяются, регулируя в них, а также в соседних органах и тканях процессы дифференцировки и морфогенеза, а влияние экзогенных фитогормонов зависит от стадии онтогенеза [227—238]. При этом органы и ткани, клетки которых подвергаются значительной геномной изменчивости в процессе их развития, особенно полиплоидизации, являются местом либо активного синтеза, либо накопления фитогормонов. Это показано, например, для тканей ряда репродуктивных органов [239], семян [235], плодов [240], клубней [241], подвеска [242, 243] и др.

На примере культивируемых клеток и тканей показано, что дедифференциация, дифференциация и соматический эмбриогенез индуцируются экзогенными фитогормонами (см., например, [244]). Изменяя соотношение между фитогормонами в условиях *in vitro*, можно либо длительно выращивать дедифференцированную ткань, либо вызывать формирование корневых и стеблевых зачатков или закладку эмбрионидных структур. В то же время известно, что экзогенные фитогормоны — цитокинины, ауксины, гибберелины и, особенно, их синтетические аналоги — существенно влияют на геномную изменчивость культивируемых клеток [245—254]. На примере каллусных тканей гаплоантуса было показано, что, варьируя соотношение между ауксином и цитокинином в питательной среде, можно получить клеточные штаммы с преобладанием клеток того или иного уровня плоидности — диплоидного, тетраплоидного, октоплоидного [255].

Анализируя ряд изложенных и других сходных результатов, мы предположили, что функциональная и геномная изменчивость клеток в онтогенезе растений в значительной мере регулируется гормональным путем [17]. Имеющиеся в литературе данные других исследователей, а также последние наши результаты подтверждают эту гипотезу. Здесь следует упомянуть некоторые из них. В частности, было высказано мнение о том, что уровни эндополиплоидии в дифференцированных клетках находятся под сильным генетическим и гормональным контролем [70, 200, 225], что дифференциация, управляемая гормонами, может быть опосредована изменениями ядерной организации [225], что соотношение ауксинов и цитокининов меняется по длине меристемы корня, переключая пролиферативную активность клеток на переход их к эндополиплоидии (см. [236]). Показано также, что экзогенные фитогормоны, такие как гибберелины, вызывают изменения ДНК, подобные наблюдаемым в онтогенезе растения [179], установлена способность гормонов оказывать влияние на качественный и количественный состав повторяющихся последовательностей ДНК [256], выявлено, что гормоны могут модулировать геномную изменчивость культивируемых клеток креписа, наблюдаемую как на хромосомном, так и на молекулярном уровнях [257]. Следует также отметить, что у животных онтогенетическая полиплоидия, как и уровень других геномных изменений, показывают гормональную зависимость [258, 259].

У растений морфогенез регулируется в ряде случаев фоторецепторами, в частности, фитохромной системой посредством дифференциальной экспрессии генов [260, 261]. Биохимически это может проявляться как сдвиг в соотношении фитогормонов и ингибиторов [229, 262—266]. Поэтому не исключено, что фитохромная система, управляя морфогенезом гормональным путем, имеет отношение и к управлению геномной изменчивостью в онтогенезе растения. Подтверждением этого предположения могут быть данные о различной плоидности дифференцирующихся клеток разных органов растений, в частности эпикотыля, выра-

щиваемых в темноте и на свету, и о различном влиянии света с разной длиной волны на уровень плоидности дифференцирующихся клеток [78, 79].

Действие других внешних факторов, модулирующих геномную изменчивость, как правило, также сопровождается изменениями в содержании и активности эндогенных гормонов. Эти факторы, по-видимому, являются триггерными механизмами, запускающими систему синтеза гормонов и, таким образом, стоящими у начала цепи регуляторных процессов (см., например, [267]). Наиболее показательны здесь результаты, полученные на примере подорожника при его выращивании в условиях, близких к тем, которые приводили к образованию «генотрофов», описанных выше. Например, растения, культивированные на разбавленной питательной среде, содержали меньше цитокининов, чем таковые, выращиваемые в стандартных условиях. Перенос растений с полной питательной среды на разбавленную также вызывал снижение уровня гормонов в стеблях и корнях на 40 и 50 % соответственно. Увеличение возраста растений, используемых в опытах, приводило к возрастанию уровня изменений содержания эндогенных цитокининов [268].

Исходя из того, что гормональная система, в частности, ауксины и цитокинины, является интегрирующим и системообразующим фактором, а также основой иерархической организации всех структурных уровней функционирования растительных организмов (см., например, обзор [269]), и опираясь на изложенные выше данные, мы не видим сегодня альтернативы высказанному нами предположению о том, что гормональная система регулирует геномную изменчивость клеток в онтогенезе растений. Вероятнее всего, гормональная регуляция этих процессов опосредована. Экспрессия генов, ответственных за геномную изменчивость в онтогенезе, является, видимо, гормонозависимой. Синтез же гормонов и их переход в активную форму находятся под контролем генов, регулируемых как внешними, так и внутренними факторами.

Для окончательного вывода о механизмах обсуждаемого явления имеющихся данных недостаточно. Поэтому здесь не может быть дан однозначный ответ на поставленный вопрос. И все же его постановка была необходима, поскольку обсуждение явления геномной изменчивости в онтогенезе растений, его возможных причин и механизмов приблизит нас к пониманию не только биологической значимости, но и особенностей геномной изменчивости, наблюдаемой в растительных клетках при различных экспериментальных воздействиях.

*В. А. Кунах*

## ГЕНОМНА МІНЛИВІСТЬ СОМАТИЧНИХ КЛІТИН РОСЛИН.

### 1. МІНЛИВІСТЬ В ОНТОГЕНЕЗІ

#### Резюме

Зроблено огляд літературних даних про геномну мінливість соматичних клітин в онтогенезі вищих рослин. Проаналізовано явища ендоредуплікації геному на різних стадіях розвитку рослин, вибіркової реплікації та деампліфікації, подібність, відмінності та механізми геномної мінливості у різних рослин, функціональне значення та можливі причини геномної мінливості, а також регуляція цієї мінливості. Особливу увагу звернено на можливу ключову роль гормональної системи в регуляції геномної мінливості в онтогенезі вищих рослин.

*V. A. Kunaĥ*

## GENOME VARIABILITY OF PLANT SOMATIC CELLS.

### 1. VARIABILITY DURING ONTOGENESIS

#### Summary

Literature data concerning genome variability of higher plant somatic cells during ontogenesis were reviewed. Genome endoreduplication to occur at various plant developmental steps, differential replication and deamplification events, parallels and differen-

ces of genome variability among various plants, functional implication and probable mechanisms and reasons underlying genome variability as well as its control were appreciated. Special emphasis was given to supposed key role of hormonal system in the genome variability control during higher plant ontogenesis.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Томилиш Н. В. Генетическая стабильность клетки.— Л.: Наука, 1983.—158 с.
2. Хесин Р. Б. Непостоянство генома.— М.: Наука, 1984.—472 с.
3. Папонов В. Д. Динамика генетического аппарата эукариотов (динамика генома) // Успехи соврем. биологии.—1981.—103, № 3.— С. 354—370.
4. Соловьян В. Т. Приспособление клеток к неблагоприятным факторам. Индукция геномных перестроек // Биополимеры и клетка.—1991.—7, № 1.— С. 50—54.
5. Акифьев А. П., Худойли Г. А. Мутагенез и генетический гомеостаз у высших организмов // Вестн. РАМН.—1993.—№ 1.— С. 3—9.
6. D'Amato F. Polyploidy in cell differentiation // Caryologia.—1989.—42, N 3—4.— P. 183—211.
7. Кунах В. А. Геномная изменчивость соматических клеток растений и факторы, регулирующие этот процесс // Цитология и генетика.—1980.—14, № 1.— С. 73—81.
8. Marx J. L. Instability in plants and the ghost of Lamarck // Science.—1984.—225, N 4656.— P. 1415—1416.
9. Nagl W. Genetics. I. Replication // Progr. Bot.—1987.—49.— P. 181—191.
10. Нагл В. Роль хромосом в дифференцировке // Соврем. достижения молекуляр. биологии хромосом и клеток.— Алма-Ата, 1989.— С. 97—134.
11. Cionini P. G. Nuclear DNA changes during plant development // G. bot. ital.—1989.—123, N 1—2.— P. 111—121.
12. Bassi P. Quantitative variations of nuclear DNA during plant development: a critical analysis // Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc.—1990.—64, N 3.— P. 185—225.
13. Липаева Л. И. Полиплоидизация тканей в онтогенезе растений // Полиплоидия у растений.— М.: Изд-во АН СССР, 1962.— С. 90—97.
14. Tschermak-Woess E. Karyologische Pflanzenanatomie. Ein kritischer Überblick // Protoplasma.—1956.—46, N 1—4.— S. 798—834.
15. Bennet M. D. Nuclear characters in plants // Basic mechanisms in plant morphogenesis: Brookhaven Symp. in Biology.— 1973.— N 25.— P. 344—366.
16. Nagl W. Endopolyploidy and polyteny in differentiation and evolution.— Amsterdam: North-Holland, 1978.
17. Кунах В. А. Изменчивость числа хромосом в онтогенезе высших растений // Цитология и генетика.—1978.—12, № 2.— С. 160—173.
18. Бродский В. Я., Урываева И. В. Клеточная полиплоидия, пролиферация и дифференцировка.— М.: Наука, 1981.—259 с.
19. Иоффе М. Д. Полиплоидия в эндосперме цветковых растений // Пробл. эмбриологии.— К.: Наук. думка, 1971.— С. 170—196.
20. Иоффе М. Д. Особенности двойного оплодотворения в роде *Melampyrum* L. (*Scrophulariaceae*) (в связи с формированием диплоидного эндосперма) // Бот. журн.—1976.—61, № 11.— С. 1515—1530.
21. Ригер Р., Михаэлис А. Генетический и цитогенетический словарь.— М.: Колос, 1967.—608 с.
22. Petrova T. F. L'agglutination de la chromatine au cours des mitoses dans l'albumen chez *Erythronium sibiricum* // Rev. cytol. et biol. végét.—1969.—32, N 3—4.— P. 391—396.
23. Соколов И. Д. Спонтанная агглютинация хроматина в зоне нормальных митозов эндосперма *Iris pseudacorus* L. // Цитология и генетика.—1973.—7, № 3.— С. 208—209.
24. Соколов И. Д., Бондаренко А. М. Аномальные митозы в эндосперме двух видов ирисов // Цитология.—1974.—16, № 12.— С. 1470—1474.
25. Stephen I. Cytological investigation on the endosperm of *Borassus flabellifer* // Cytologia.—1974.—39.— P. 195—207.
26. Syamasundar J., Panchaksharappa M. G. The formation of hypertrophied nuclei in the endosperm of *Allium cepa* L. // Caryologia.—1975.—28, N 2.— P. 157—162.
27. Stephen J. Mechanisms of endopolyploidization in *Datura* endosperm // Cytologia.—1980.—45, N 4.— P. 657—661.
28. Терзыйски Д., Думанова А. Цитозембриологическое исследование онтогенеза эндосперма у нескольких видов рода *Lathyrus* L. // Половой процесс и эмбриогенез растений: Материалы Весесоюз. симпоз.— М., 1973.— С. 231—232.
29. Баникова В. П. Цитозембриология межвидовой несовместимости у растений.— К.: Наук. думка, 1975.—284 с.
30. Kowles R. V., Srien F., Phillips R. L. Endoreduplication of nuclear DNA in the developing maize endosperm // Dev. Genet.—1990.—11, N 2. P. 125—132.
31. Tschermak-Woess E. Über die regelmässige Auftreten von «Riesenchromosomen» im Chalazahaustorium von *Rhinanthus* // Chromosoma.—1957.—8.— S. 523—544.
32. Hasitschka-Jenschke G. Das Längenverhältnis der eu- und heterochromatischen Abschnitte riesenchromosomenartiger Bildungen. Vergleichen mit dem der Prophase-Chromosomen bei *Bryonia dioica* // Ibid.—1961.—12.— S. 466—483.

33. *Tschermak-Woess E., Hasitschka-Jenschke G.* Das Verhalten von B-Chromosomen besonderer Ausbildung in den endopolyploiden Riesekernen des chalazalen Endospermhaustoriums von *Rhnanthus* // *Osterr. bot. Z.*—1963.—110.— S. 468—480.
34. *Tschermak-Woess E., Enzenberg-Kunz U.* Die Struktur der hochendopolyploiden Kerne im Endosperm von *Zea mays*, das auffallende Verhalten ihrer Nukleolen und ihr Endopolyploidiegrad // *Planta*.—1965.—64, N 2.— S. 149—169.
35. *Geitler L.* Riesenchromosomen bei Pflanzen // *Forsch. und Fortschr.*—1965.—39, N 10.— S. 295—298.
36. *Ивановская Е. В.* Онтогенетическая полиплоидия в тканях зерновки злаков // *Изв. АН СССР, сер. биол.*—1968.—4.— С. 507—516.
37. *Stephen I.* Occurrence of polytene, endopolyploidy and numerical variation of nucleoli in maize endosperm // *Sci. and Cult.*—1973.—37.— P. 323—324.
38. *Guervin C., Le Coq C., Brouland M.* L'ontogénèse de l'albumen chez le *Delphinium ajacis* L.: le problème de la «régulation» du nombre des chromosomes et de la quantité d'ADN intranucleaire // *C. r. Acad. sci.*—1976.— N 12.— P. 1175—1178.
39. *Le Coq C., Brouland M., Guervin G.* Le problème de la régulation nucléaire au cours de l'ontogénèse de l'albumen, à la lumière de résultats obtenus chez les *Renuncula-cées* // *Bull. Soc. bot. France.*—1978.—125, N 1—2.— P. 261—265.
40. *Понтович В. Э.* Ранний эмбриогенез покрытосемянных и его гормональная регуляция // *Рост растений. Первич. механизмы.*—М., 1978.— С. 205—234.
41. *Smith A. R., Van Staden J.* Cytokinins in excised embryos and endosperm of *Zea mays* L. grown under aseptic conditions // *Z. Pflanzenphysiol.*—1979.—93, N 2.— P. 95—103.
42. *Канделаки Г. В.* Отдаленная гибридизация и явление псевдогамии // *Апомиксис и селекция.*—М.: Наука, 1970.— С. 171—182.
43. *Leung O. W. M., Reid J. S. G., Bewley J. D.* Degradation of the endosperm cell walls of *Lactuca sativa* L., cv. Grand Rapids in relation to the mobilization of proteins and the production of hydrolytic enzymes in the axis, cotyledons and endosperm // *Planta*.—1979.—146, N 3.— P. 335—341.
44. *Zagorcheva L., Molhova E.* Study on endosperm karyology of *Cucumis sativus* L. diploid and tetraploid forms and of their reciprocal crosses // *Докл. Болг. АН.*—1976.—29, N 7.— P. 1063—1066.
45. *Солнцева М. П.* Полиплоидизация ядер у гемигамных зародышей // *XIV Междунар. генет. конгр. (Москва, 21—30 авг., 1978 г.): Тез. докл.*—М., 1978.— Ч. 2.— С. 41.
46. *Ермаков И. П., Баранцева Л. М., Матвеева Н. П.* Цитохимическое изучение ДНК в процессе созревания яйцеклетки и в раннем эмбриогенезе у *Pinus sibirica* Du Tour. // *Онтогенез.*—1981.—12, № 4.— С. 339—345.
47. *Vallade J., Cornu A., Essad S., Alabouvette J.* Niveaux de DNA dans les noyaux zygotiques chez le *Petunia hybrida* hort // *Bull. Soc. bot. (France).*—1978.—125, N 1—2.— P. 253—258.
48. *Mericle L. W., Mericle R. P.* Confounding the quandary of zygotic DNA // *Barley Genet. Newsl.*—Colo: Fort Collins, 1973.— Vol. 3.— P. 39—42.
49. *Tschermak-Woess E.* Die DNS-Reproduktion in ihrer Beziehung zum endomitotischen Strukturwechsel // *Chromosoma.*—1959.—10, N 5.— S. 497—503.
50. *Viegi L., Cela R., Cela G.* Determinazione citofotometrica del contenuto in DNA nelle cellule del sospensore di alcune *Cruciferae* // *G. bot. ital.*—1977.—111, N 6.— P. 358—359.
51. *Silcock D. J., Francis D., Bryant J. A., Hughes S. G.* Changes in nuclear DNA content, cell and nuclear size, and frequency of cell division in the cotyledons of *Brassica napus* L. during embryogenesis // *J. Exp. Bot.*—1990.—41, N 225.— P. 401—407.
52. *Bohdanowicz J.* Karyological anatomy of the suspensor in *Alisma* L. 1. *Alisma plantago-aquatica* L. // *Acta biol. crac. Ser. bot.*—1973.—16, N 2.— P. 235—246.
53. *Nagl W.* Puffing of polytene chromosomes in a plant (*Phaseolus vulgaris*) // *Naturwissenschaften.*—1969.—56, N 4.— P. 221—222.
54. *Nagl W.* Inhibition of polytene chromosome formation in *Phaseolus* by polyploid mitoses // *Cytologia.*—1970.—35, N 2.— P. 252—258.
55. *Brady T.* Activities of polytene chromosomes in *Phaseolus* // *J. Cell. Biol.*—1970.—47, N 2.— P. 2, 23.
56. *Малышева Л. В., Банникова В. П., Глеба Ю. Ю.* Политенные хромосомы фасоли обыкновенной // *Цитология и генетика.*—1982.—22, № 3.— С. 47—48.
57. *Ильина Г. М.* О структуре гигантских ядер антипод и клеток подвеска *Nurcoum procumbens* L. // *Половой процесс и эмбриогенез растений: Материалы Всесоюз. симп.*—М., 1973.— С. 85—86.
58. *Brady T.* Feulgen cytophotometric determination of the DNA content of the embryo proper and suspensor cells of *Phaseolus coccineus* // *Cell Different.*—1973.—2.— P. 65—75.
59. *Nagl W.* DNA synthesis in tissue and cell cultures // *Tissue culture and plant science.*—New York: Acad. press, 1974.— P. 19—42.
60. *Ayanzi S., Cionini P. G., Cremonini R. et al.* I cromosomi politenici di *Phaseolus coccineus* L. // *Boll. zool.*—1975.—42, N 4.— P. 432—433.
61. *Yeung E. C., Sussex I. M.* Embryogeny of *Phaseolus coccineus*: the suspensor and the growth of the embryo-proper *in vitro* // *Z. Pflanzenphysiol.*—1979.—91, N 5.— P. 423—433.
62. *Ивановская Е. В.* Цитозембриологическое исследование дифференцировки клеток растений.—М.: Изд-во МГУ, 1983.—142 с.

63. Захарьева О. И. Полиплоидия в онтогенезе растений // Полиплоидия у растений: Тр. совещания по полиплоидии у растений.— М.: Изд-во АН СССР, 1962.— С. 98—109.
64. Berlyn G. P., Anoruo A. O., Beck R. C., Cheng J. DNA content polymorphism and tissue culture regeneration in Caribbean pine // Can. J. Bot.—1987.—65, N 5.— P. 954—961.
65. Del Nero-Buffalino L., Witkus R. The first appearance of polyploid nuclei in primary roots of two diploid angiosperms // Ann. Bot.—1984.—53, N 1.— P. 53—58.
66. Cottignies A. Dormance et arrêt du cycle cellulaire dans l'embryon de Frene // C. r. Acad. sci.—1983.—296, N 21.— P. 1019—1024.
67. Conger B. V., Carabia J. V. Proportions of 2C and 4C nuclei in the root and shoot of dormant and germinated embryos of *Festuca arundinacea* and *Dactylis glomerata* // Environ. and Exp. Bot.—1978.—18, N 1.— P. 55—59.
68. Dhilon S. S., Miksche J. P. DNA content and heterochromatin variations in various tissues of peanut (*Arachis hypogaea*) // Amer. J. Bot.—1982.—69, N 2.— P. 219—226.
69. Singh B. D. Occurrence of endopolyploidy in mature seeds of *Vicia hajastana* Grossh // Ind. J. Exp. Biol.—1974.—12, N 5.— P. 468—469.
70. Nagl W., Capesius J. Endopolyploidy in *Helianthus annuus* (Asteraceae), A. Scanning cytophotometric study // Plant Syst. and Evol.—1976.—125, N 4.— P. 261—268.
71. Johnson K. A., Sussex I. M. Genomic amplification in the cotyledon parenchyma of common bean // Chromosoma.—1991.—99, N 3.— P. 223—230.
72. Bryans C., Smith D. L. Endopolyploidy, cell volume and nuclear volume interrelationships in cotyledons of the Leguminosae // Ann. Bot.—1985.—56, N 2.— P. 225—237.
73. Broekaert D., Van Parijs R. The relationship between the endomitotic cell and the enhanced capacity for protein synthesis in *Leguminosae* embryogeny // Z. Pflanzenphysiol.—1978.—86, N 2.— P. 165—175.
74. Capesius J., Stöhr M. Endopolyploidisierung während des Streckungswachstums der Hypokotyle von *Sinapis alba* // Protoplasma.—1974.—82, N 1—2.— S. 147—153.
75. Wright G. S. Growth and cellular differentiation in the wheat coleoptile (*Triticum vulgare* L.). 1. Estimation of cell number cell volume and certain nitrogenous constituents // J. Exp. Bot.—1961.—12.— P. 303—318.
76. Сваринская Р. А., Гаврилова Н. С. Цитогенетический анализ действия гиббереллина на проростки ячменя // Генетика.—1976.—12, № 6.— С. 20—29.
77. Ahmed Z. U., Kamra O. P. DNA content of dormant barley leaf nuclei and the rate of cell entry into S-phase and mitosis // Caryologia.—1976.—29, N 2.— P. 187—193.
78. Boeken G., Van Oostveldt P., Van Parijs R., Fredericq H. Phytochrome controlled endomitosis during the process of cell elongation in the epicotyl of *Pisum sativum* seedlings // Arch. int. physiol. et biochim.—1975.—83, N 1.— P. 169—171.
79. Boeken G., Van Oostveldt P. Gibberellic-acid-induced cell elongation in pea epicotyls: effect on polyploidy and DNA content // Planta.—1977.—135, N 1.— P. 89—91.
80. Nougarede A., Rembur J. Extension cellulaire division cellulaire et niveaux de ploïdie des cellules corticales de l'épicotyle du pois en cours d'élongation // Can. J. Bot.—1980.—58, N 4.— P. 486—501.
81. Gavallini A., Cremonini R., Cionini G., Cionini P. G. Polysomaty and somatic reduction in *Phaseolus vulgaris* L. // Genome.—1988.—30, N 5.— P. 671—676.
82. Marciniak K., Bilecka A. Changes in nuclear, nucleolar and cytoplasmic RNA content during growth and differentiation of root parenchyma cells in plant species with different dynamics of DNA endoreplication // Folia histochem. et cytobiol.—1985.—23, N 4.— P. 239—245.
83. Levi M., Tarquini F., Sgorbati S., Sparvoli E. Determination of DNA content by static cytofluorimetry in nuclei released from fixed plant tissue // Protoplasma.—1986.—132, N 1—2.— P. 64—68.
84. Giménez-Martin G., Risueno M. C., López-Sáez I. F. Nuclear fusion in somatic cells. Observation with the electron microscope // Fyton.—1965.—22, N 2.— P. 173—175.
85. Vig B. K. Relationship between mitotic events and leaf spotting in *Glycine max* // Can. J. Genet. and Cytol.—1969.—11, N 1.— P. 147—152.
86. Атабекова А. И. О механизме возникновения полиплоидных ядер у растений // Полиплоидия и селекция: Тр. совещ. (14—18 янв., 1963).— М.; Л.: Наука, 1965.— С. 129—133.
87. Tang H., Liang G. H. An improved technique for cytological observations and occurrence of polysomaticism in sorghum root tips // J. Hered.—1987.—78, N 1.— P. 51—53.
88. Ahmed R., Gupta S. D., Ghosh P. D. The cytological status of plants regenerated from shoot-meristem culture of *Pisum sativum* L. // Plant Breed.—1987.—98, N 4.— P. 306—311.
89. Nishibayashi S. Microspectrophotometrical studies on the nuclear DNA content in the somatic tissues of *Spinacia oleracea* L. // J. Sci. Hiroshima Univ. Ser. B.—1983.— N 2.— P. 191—233.



90. Bartlow P. W. The time-course of endoreduplication of nuclear DNA in the root cap of *Zea mays* // *Cytobiologie*.—1977.—16, N 1.—P. 98—105.
91. Murry L. E., Christianson M. L. Phylogenetic comparison of large nuclear DNA contents of differentiated cells in the roots of *Equisetum*, *Tradescantia*, and *Hordeum* // *Amer. J. Bot.*—1987.—74, N 12.—P. 1772—1778.
92. Kubica S. Determination of the DNA content in the central and peripheral metaxylem of the barley root // *Biologia (CSSR)*.—1981.—36, N 6.—P. 413—417.
93. Демченко Н. П. Митотический и эндоредупликационный циклы в развитии линии клеток метаксилемы корня пшеницы // *Цитология*.—1984.—26, № 4.—С. 382—391.
94. Демченко Н. П. Зависимость последовательности ингибирования переходов клеток периклила и ксилемы к синтезу ДНК и делению от их локализации в корне пшеницы // Там же.—1990.—32, № 3.—С. 209—219.
95. Иванов В. Б. Клеточные основы роста растений.—М.: Наука, 1974.—224 с.
96. Вахитов В. А., Фархутдинова Р. А. Содержание ДНК в клетках листьев и разных зон корней ди- и полиплоидных видов пшеницы и эгилоидов // *Биохим. и физиол. генет. основы гетерозиса и гомеостаза растений*.—Уфа, 1986.—С. 3—14.
97. Демченко Н. П. Изменение содержания ДНК в клетках флэмной группы корня пшеницы в ходе их развития // *Цитология*.—1989.—31, № 6.—С. 664—676.
98. Hervás J. P. Mitotic activity of endopolyploid root cells in *Allium cepa* // *Experientia*.—1975.—31, N 10.—P. 1143—1144.
99. Kubica S., Baluška F., Gašparíková O. Pattern of nucleic acids synthesis in the root apex of *Zea mays* L. // *Biologia*.—1989.—44, N 3.—P. 201—207.
100. Damsz B., Luchniak P. Nuclear DNA endoreplication and plastid index in mesophyll of some dicotyledonous species // *Acta Soc. bot. pol.*—1988.—57, N 3.—P. 303—316.
101. Pijnacker L. P., Sree R. K., Dijkhuis P., Ferwerd M. A. Flow cytometric and karyological analysis of polysomaty and polyploidization during callus formation from leaf segments of various potato genotypes // *Theor. and Appl. Genet.*—1989.—77, N 1.—P. 102—110.
102. Трошина Н. Б., Арслангулова А. С. Содержание ДНК в клетках листьев разных форм гороха и кукурузы // *Генет.-селект. исследования на Урале*.—Инф. мат.—Свердловск, 1984.—С. 92—93.
103. Трошина Н. Б. Изменение содержания ДНК при дифференцировке и старении клеток мезофилла листьев растений кукурузы и гороха // *Физиология и биохимия культ. растений*.—1991.—23, № 1.—С. 88—91.
104. Княгина Н. Л., Ивлева Л. А., Фархутдинова Г. Ф., Куреева Т. А. Эндополиплоидия у *Pisum sativum* L. // 4-й Всесоюз. биохим. съезд: Тез. науч. сообщ.—М., 1979.—2.—С. 229.
105. Nandi S., Eriksson T. Nuclear behaviour of pea leaf protoplasts // *Hereditas*.—1977.—85, N 1.—P. 49—56.
106. Алиев Р. Т., Мамедова А. Д. О механизме повышения содержания ДНК в клеточных ядрах гетерозисных гибридов пшеницы и томатов // *С.-х. биология*.—1987.—№ 6.—С. 9—12.
107. Uijtewaal B. A. Ploidy variability in greenhouse cultured and *in vitro* propagated potato (*Solanum tuberosum*) monohaploids ( $2n=x=12$ ) as determined by flow cytometry // *Plant Cell Repts.*—1987.—6, N 3.—P. 252—255.
108. Brossard-Chriqui D. Origine et degrés de ploïdie des meristèmes racinaires régénérés *in vitro* sur des disques foliaires issus de plantes haploïdes, diploïdes et tétraploïdes de *Nicotiana tabacum* (variétés «Wisconsin 382» et «Xanth») // *Can. J. Bot.*—1980.—58, N 4.—P. 477—485.
109. Van Oostveldt P., Lemeur R., Van Parijs R., Schalck J. Genetic and somatic polyploidy in relation to photosynthesis in *Beta vulgaris* // *Meded. Fac. landbouwwetensch. Rijksunivers. Gent*.—1986.—51, N 2.—P. 499—508.
110. Назарова М. Н. Размер ядер и цитофотометрическое определение содержания ДНК в клетках формирующихся листьев видов рода *Cerasus* // *Бюл. основы селекции растений*.—Воронеж, 1985.—С. 85—94.
111. Щербаков В. К. Полиплоидизация и редукция наборов хромосом у растений под влиянием различных факторов и роль ядра и цитоплазмы в этих процессах // *Успехи соврем. биологии*.—1962.—54, № 2(5).—С. 146—157.
112. D'Amato F. Nuclear cytology in relation to development.—Cambridge: Univ. press, 1977.
113. Warden J., Catarino F. M. Endopolyploidy in *Bryophyllum crenatum*. The effect of leaf age and photoperiod on the nuclear DNA content. // *Part. acta biol.*—1977—1979.—A15, N 1—4.—P. 39—58.
114. Баранов П. А., Матвеева Т. С. Значение полиплоидии в экспериментальной ботанике // *Полиплоидия у растений*.—М.: Изд-во АН СССР, 1962.—С. 11—20.
115. Corsi G., Corsi R. Nuclear structure DNA content in glandular hairs of *Salvia officinalis* L. // *Hereditas*.—1988.—109, N 1.—P. 83—87.
116. Kausch A. P., Horner H. T. Increased nuclear DNA content in raphide crystal idoblasts during development in *Vanilla planifolia* L. (*Orchidaceae*) // *Eur. J. Cell. Biol.*—1984.—33, N 1.—P. 7—12.
117. Olszewska M. J., Damsz B., Kononovicz A. K. Cytochemical analysis of changes in nuclear DNA content in leaves from young and flowering plants of *Vicia faba* L. // *Biol. Zentralbl.*—1986.—105.—P. 57—68.

118. *Brossard D.* Rootorganogenesis from foliar discs of *Crepis capillaris* L. Wallr. Cultured *in vitro*: cytochemical and microspectrophotometric analysis // *New Phytol.*—1977.—79, N 2.—P. 423—429.
119. *Kaufman P. B., Petering L. B., Soni S. L.* Ultrastructural studies on cellular differentiation in internodal epidermic of *Avena sativa* // *Phytomorphology*.—1970.—20, N 3.—P. 281—309.
120. *Landré P.* Teneurs en DNA nucléaire de quelques types cellulaires de l'épiderme de la morelle noire (*Solanum nigrum* L.) au cours du développement de la fenille. Etude histologique et cytophotométrique // *Ann. sci. natur. Bot. et biol. végét.*—1976.—17, N 1.—P. 5—104.
121. *Бородин И. П.* Курс анатомии растений.—С.-Петербург; Москва: Изд-во М. О. Вольф, 1910.—367 с.
122. *Winkler H.* Über die Experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen // *Zeit. f. Bot.*—1916.—8.—S. 417—431.
123. *Ермаков И. П., Кабанов В. В.* Цитофотометрическое определение количества ДНК в ядрах клеток различных частей растений гороха // *Биол. науки.*—1967.—8.—С. 99—102.
124. *Mohammed Y., Bopp M.* Distribution of polyploidy in elongating and non-elongating shoot axis of *Pisum sativum* // *Z. Pflanzenphysiol.*—1980.—98, N 1.—P. 25—33.
125. *Brossard D.* La néoformation de bourgeons végétatifs a partir de la molle du Tabac (*Nicotiana tabacum* L. var Wisconsin 38) cultivée *in vitro*. Analyse cytochimique, autoradiographique et cytophotométrique // *Ann. sci. natur. Bot. et biol. végét.*, 1975.—16, N 1.—P. 43—150.
126. *Franklin C. I., Mott R. L., Vuke T. M.* Stable ploidy levels in long-term callus cultures of loblolly pine // *Plant Cell Repts.*—1989.—8, N 2.—P. 101—104.
127. *Sauter J. J., Ulrich H.* Cytophotometric investigation of DNA and RNA content in nuclei of active Strasburger cells in *Pinus nigra* var. *austriaca* (Hoess) Badoux // *Planta.*—1977.—137, N 1.—P. 5—11.
128. *Mellerowicz E. J., Riding R. T.* Does DNA endoreduplication occur during differentiation of secondary xylem and phloem in *Abies balsamea*? // *Int. J. Plant Sci.*—1992.—153, N 1.—P. 26—30.
129. *Bennici A., Buiatti M., D'Amato F.* Nuclear conditions in haploid *Petargonium in vivo* and *in vitro* // *Chromosoma.*—1968.—24, N 2.—P. 194—201.
130. *Zobel A. M.* Mixoploidy of tannin coenocytes in *Sambucus racemosa* L. // *Acta Soc. bot. pol.*—1975.—44, N 4.—P. 491—500.
131. *Кумах В. А.* Полиплоидия в культуре клеток *in vitro* и ее возможные причины // Эксперим. полиплоидия у культур. растений.—Киев: Наук. думка, 1974.—С. 39—57.
132. *Прокофьева-Бельговская А. А.* Цикл ядра и дифференциация соматических клеток // *Вопр. цитологии и общей физиологии.*—М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960.—С. 215—253.
133. *Горощенко Ю. Л., Чуксанова Н. А.* Эндополиплоидия как фактор увеличения размеров клубня картофеля в процессе видообразования // Полиплоидия и селекция: Тр. совещ. (14—18 янв., 1963).—М.; Л.: Наука, 1965.—С. 285—289.
134. *Hovenkamp-Hermelink J. H. M., Jacobsen E., Pijnacker L. P. et al.* Cytological studies on adventitious shoots and minitubers of a monoploid potato clone // *Euphytica.*—1988.—39, N 3.—P. 213—219.
135. *Falavigna A., Hussey G.* Moltiplicazione *in vitro* della cipolla (*Allium cepa*) // *Genet. agr.*—1980.—34, N 1—2.—P. 165—166.
136. *Поддубная-Арнольди В. А.* Микроспорогенез и мужской гаметофит покрытосеменных растений // *Пробл. эмбриологии.*—К.: Наук. думка, 1971.—С. 26—72.
137. *Cavallini A., Cionini P. G.* Nuclear DNA content in differentiated tissues of sunflower (*Helianthus annuus* L.) // *Protoplasma.*—1986.—130, N 2—3.—P. 91—97.
138. *Castillo A. M.* Cytophotometry and cycle kinetics in tapetum of *Allium cepa* L. anthers // *Bull. Soc. bot. France.*—1988.—135, N 2.—P. 137—145.
139. *Turala-Szybowska K.* Inhibited prophase in the differentiation of the anthers tapetum in *Ranunculus fluitans* Lam // *Acta biol. crac. Sor. bot.*—1984.—26.—P. 33—42.
140. *Карлова А. А.* Развитие стенки пыльника, микроспорогенез и формирование мужского гаметофита у четырех видов рода *Digitalis* L. // *Биол. науки.*—1973.—8(116).—С. 55—57.
141. *Oksala T., Therman E.* Endomitosis in tapetal cells of *Eremurus* (*Liliaceae*) // *Amer. J. Bot.*—1977.—64, N 7.—P. 866—872.
142. *Sokolowska-Kulczycka A.* Kariologia tapetum pylnikowego *Lilium bulbiferum* L. // *Spraw. czyn. i pos. nauk LTN.*—1980.—34, N 3.—P. 1—6.
143. *Herich R.* Study of specific programmes of cytodifferentiation and degradation of tapetal cells // *Acta Fac. rerum natur. Univ. comen. Physiol. plant.*—1983.—19.—P. 1—7.
144. *Маханец И. А.* Возникновение полиплоидных клеток в генеративных органах ржи. Метаболизм клеточного ядра и ядерно-цитоплазматические отношения // III Всесоюз. симп. по структуре и функциям клеточного ядра: Тез. докл.—Киев: Наук. думка, 1970.—С. 143—146.
145. *Novák F. J., Vyskot B.* Cytology and pollen fertility of *Nicotiana tabacum* L. haploids derived from anther and tissue cultures // *Beitr. Biol. Pflanz.*—1978.—54, N 3.—P. 329—351.

146. Власова Н. А. Эндополиплоидия волоконец хлопчатника // Ботанич. журн.—1976.—61, № 1.—С. 99—105.
147. Раджабова Д. Х., Власова Н. А. Изменение плоидности ядер волоконец различных сортов хлопчатника // Узб. биол. журн.—1982.—№ 5.—С. 61—65.
148. Раджабова Д. Х. Изменение объема ядер волоконец хлопчатника в связи с их плоидностью // Там же.—1976.—№ 6.—С. 69—72.
149. Barclay J. R. High frequencies of haploid production in wheat (*Triticum aestivum*) by chromosome elimination // Nature.—1975.—256, N 5516.—P. 410—411.
150. Sato Shin-ichi. The nuclear DNA contents in the synergids and antipodal cells of the mature embryo sac of *Allium tuberosum* // Sci. Repts Hiroasaki Univ.—1990.—37, N 2.—P. 124—127.
151. Алексеева Т. В., Матвеевко Н. П., Ильина Г. М., Ермаков И. П. Цитохимическое изучение антиподального комплекса у *Papaver somniferum* L. // Биол. науки.—1976.—№ 6.—С. 97—102.
152. Hasitschka G. Bildung von Chromosomenbündeln nach Art der Speicheldrüsenchromosomen spiralisierte Ruhekerenschromosomen in den endopolyploiden Riesenkernen der Antipoden von *Papaver rhoeas* // Chromosoma.—1956.—8, N 2.—S. 87—113.
153. Hasitschka-Jenske G. Vergleichende karyologische Untersuchungen an Antipoden // Ibid.—1959.—10, N 3.—S. 229—267.
154. Geitler L., Tschermak-Woess E. Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Zelle // Fortschr. Bot.—1969.—N 32.—S. 1—17.
155. Odenbach W. Histologische und cytologische Untersuchungen der Entwicklungsvorgänge nach der Bestäubung von Gerste mit Roggen // Z. Pflanzenzücht.—1965.—53.—S. 1—52.
156. Ивановская Е. В., Прокофьева З. Д. Природа псевдофрагментации ядер с полнотенными хромосомами // Цитология и генетика.—1970.—4, № 5.—С. 392—396.
157. Ивановская Е. В. Функциональная морфология полнотенных хромосом антипод пшеницы // Цитология.—1973.—15, № 12.—С. 1445—1452.
158. Пушклина Н. Н., Аманьев Е. В., Барский В. Е., Яковлева Е. Ю. Светооптическое и электронно-микроскопическое исследование структуры и закономерностей формирования полнотенных хромосом в клетках антипод ячменя *Hordeum vulgare* // Там же.—1989.—31, № 9.—С. 1029—1033.
159. Mantuffel R., Mintz K., Puckel M., Scholz G. Phase dependent changes of DNA, RNA and protein accumulation during ontogenesis of broad bean seeds (*Vicia faba*) // Biochem. und Physiol. Pflanz.—1976.—169.—P. 595—605.
160. Данжар П. Цитология растений и общая цитология.—М., 1950.—289 с.
161. Newbury H. J., Sedgley M., Possingham J. V. Nucleic acid metabolism during early development of pollinated and auxin-induced Parthenocarpic watermelon fruits // J. Exp. Bot.—1978.—29, N 108.—P. 207—215.
162. Бредли М., Крейн Дж. Влияние 2,4,5-трихлорфеноксиуксусной кислоты на величину клеток и ядер и эндополиплоидию в паренхиме плодов абрикоса // Применение стимуляторов роста в плодоводстве.—М., 1958.—С. 170—191.
163. Колесникова Л. С. Двудядерность клеток перикарпия яблоно как результат сопряженности авто- и гетеросинтетических процессов // 2-й съезд Всесоюз. о-ва физиологов растений (Минск, 24—29 сент., 1990); Тез. докл.—М., 1992.—Ч. 2.—С. 104.
164. Grant W. F. Decreased DNA content of birch (*Betula*) chromosomes at high ploidy as determined by cytophotometry // Chromosoma.—1969.—26, N 3.—P. 326—336.
165. Али-Заде М. А., Ахундова Э. М. Содержание ДНК в соматических клетках у полиплоидных форм шелковицы *Morus L.* // Докл. АН СССР.—1970.—191, № 4.—С. 939—940.
166. Ахундова Э. М. Об изменении содержания ДНК в растительной клетке и хромосоме в связи с полиплоидизацией // Эксперим. мутагенез растений.—Баку: Элм, 1974.—Т. 2.—С. 143—145.
167. Али-Заде М. А., Ахундова Э. М., Гаджиева Ш. И. Уменьшение количества ДНК в ядре соматической клетки в процессе онтогенеза // Структура и функция клеточного ядра: Тез. сообщ.—Новосибирск, 1975.—С. 143—144.
168. Bennet M. D., Jellings A. J. DNA content of colchicine-induced endopolyploid nuclei in *Vicia faba* L. // Heredity.—1975.—35, N 2.—P. 261—272.
169. Вахитов В. А., Махлаева Р. Ф., Гилязетдинов Ш. Я., Конарев В. Г. Сравнительное изучение повторяющихся нуклеотидных последовательностей ДНК у аллоплоидов пшеницы и их диких сородичей // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. ВНИИ растениеводства.—1976.—58, № 1.—С. 57—68.
170. Алиев Р. Т. Изменения соотношения фракций повторяющихся последовательностей в геномах растений при тетерозисе // Генетика.—1993.—29, № 6.—С. 990—994.
171. Cullis C. A., Davies D. R. Ribosomal DNA amounts in *Pisum sativum* // Genetics.—1975.—81, N 3.—P. 485—492.
172. Гилязетдинов М. Я., Вахитов В. А., Яхин И. А. Повторяемость цистронов рРНК у гетерозисных гибридов растений // Цитология и генетика.—1976.—10, № 4.—С. 312—316.
173. Гилязетдинов Ш. Я., Яхин И. А., Камалетдинова М. А. и др. Изучение содержания рДНК в разных органах и тканях гетерозисных гибридов кукурузы и их родительских форм // Физиология растений.—1977.—24, № 3.—С. 513—520.
174. Гилязетдинов Ш. Я., Яхин И. А., Ивлева Л. А. Содержание нуклеиновых кислот и белка в клетках эмбриональных и дифференцированных тканей родительских

- форм гетерозисных гибридов кукурузы // Физиология и биохимия культ. растений.—1978.—10, № 6.— С. 601—607.
175. Гулязетдинов Ш. Я. Клеточная полиплоидия, содержание рДНК и продуктивность растений кукурузы и гороха // С.-х. биология.—1985.— № 1.— С. 57—62.
  176. Булко А. П., Гардзэй І. А. Колькасць ДНК і рДНК у клетках ліній трыікале і іх зыходных бадзькоўскіх сартоў на асобных этапах развіцця раслін // Весці АН БССР.—1989.— № 2.— С. 44—47.
  177. Landré P. Evolution of nuclear DNA content in secretory trichome cells of *Solanum nigum* L. during their formation // Caryologia.—1976.—29, N 2.— P. 235—245.
  178. Durante M., Cremonini R., Brunori A. et al. Differentiation of metaxylem cell line in the root of *Allium cepa*. I. DNA heterogeneity and ribosomal cistrons of two different stages of differentiation // Protoplasma.—1977.—93, N 2—3.— P. 289—303.
  179. Dührssen E., Schäfer A., Neumann K.-H. Qualitative differences in the DNA of some higher plants, and aspects of selective DNA replication during differentiation // Plant Syst. and Evol.—1979.— Suppl., N 2.— P. 95—103.
  180. Altamura M. M., Bassi P., Cavallini A. et al. Nuclear DNA changes during plant development and the morphogenetic response *in vitro* of *Nicotiana tabacum* tissues // Plant Sci.—1987.—53.— P. 73—79.
  181. Али-Заде М. А., Ахундова Э. М. Количественные изменения в содержании нуклеиновых кислот и белка в листьях шелковицы в связи с их возрастом // Изв. АН АзССР.—1976.—2.— С. 40—47.
  182. Cavallini A., Zolfino C., Natali L. et al. Nuclear DNA changes within *Helianthus annuus* L.: origin and control mechanism // Theor. and Appl. Genet.—1989.—77, N 11.— P. 12—16.
  183. Schäffner K.-H., Nagl W. Differential DNA replication involved in transition from juvenile to adult phase in *Hedera helix* (Araliaceae) // Plant Syst. and Evol.—1979.— Suppl., N 2.— P. 105—110.
  184. Patankar S., Ranjekar P. K. Condensed chromatin and its underreplication during root differentiation in *Leguminosae* // Plant Cell Repts.—1984.—3, N 6.— P. 250—253.
  185. Kononowicz A. K., Olszewska M. J., Waldoch E. Changes in heterochromatin content during differentiation of some root tissues in *Vicia faba* L. subsp. major and subsp. minor // Biol. Zbl.—1983.—102, N 6.— P. 675—684.
  186. Marciniak K., Maszewski J. Replicon size and the rate of DNA synthesis during root cell differentiation in *Vicia faba* subsp. minor and major // Ibid.—1988.—108, N 3.— P. 241—248.
  187. Cremonini R., Cionini P. G. Extra DNA synthesis in embryo suspensor cells of *Phaseolus coccineus* // Protoplasma.—1977.—91, N 3.— P. 303—315.
  188. Гулязетдинов Ш. Я., Вахитов В. А., Еркеев М. И. Повторяющиеся нуклеотидные последовательности в ДНК эмбриональных и дифференцированных тканей пшеницы // Физиология растений.—1976.—23, № 5.— С. 996—1002.
  189. Broekaert D., van Oostveldt P., van Parijs R. Differential DNA replication in *Pisum sativum* L. Seedlings at the onset of germination // Biochem. und Physiol. Pflanz.—1979.—174, N 8.— P. 629—640.
  190. Чуксанова Н. А. Об изменчивости величины и формы хромосом в эволюции покрытосемянных растений // Цитология.—1969.—11, № 7.— С. 785—795.
  191. Mukherjee S., Sharma A. K. *In situ* nuclear DNA quantitation in organs of different strains of *Cicer arietinum* // Cytobios.—1986.—48, N 194—195.— P. 151—156.
  192. Cavallini A., Zolfino C., Cionini P. G. et al. Nuclear DNA changes within *Helianthus annuus* L.: cytophotometric, karyological and biochemical analysis // Theor. and Appl. Genet.—1985.—73, N 1.— P. 20—26.
  193. Pearson M. J. Polyteny and the functional significance of the polytene cell cycle // J. Cell Sci.—1974.—15, N 2.— P. 457—479.
  194. Nagl W. Polytene chromosomes of plants // Int. Rev. Cytol.—1981.—73.— P. 21—53.
  195. Lawrence M. E., Possingham J. V. Direct measurement of femtogram amounts of DNA in cells and chloroplasts by quantitative microspectrofluorometry // J. Histochem. and Cytochem.—1986.—34, N 6.— P. 761—768.
  196. Kuroiwa T., Suzuki T., Ogawa K., Kawano S. Chloroplast nucleus: General occurrence, number, size, shape and a model for amplification of chloroplast genome during chloroplast development // Plant Cell Physiol.—1981.—22.— P. 381—396.
  197. Evans L. S., Vant H. J. Is polyploidy necessary for tissue differentiation in higher plants? // Amer. J. Bot.—1975.—62, N 10.— P. 1060—1064.
  198. Cullis C. A. Unstable genes in plants // Plast. Plants: Symp., (Durham, 3—6 Sept., 1985).—Cambridge, 1986.— P. 77—84.
  199. Boddì P., Gennai D., Bennici A. Differenziazione cellulare e contenuto di dna nei tessuti somatici di alcune Liliaceae // G. bot. ital.—1982.—116, Suppl., N 1.— P. 81—82.
  200. Bennici A., Gennai D. Cytophotometric DNA measurements on differentiated tissues in some *Lilium* species // Caryologia.—1985.—38, N 2.— P. 221—227.
  201. Banerjee M., Sharma A. K. Variations in DNA content // Experientia.—1979.—35, N 1.— P. 42—43.
  202. Nagl W. Differential DNA replication in plants: A critical review // Z. Pflanzenphysiol.—1979.—95, N 3.— P. 523—514.

203. *Walbot V., Cullis C. A.* Rapid genomic change in higher plants // *Annu. Rev. Plant Physiol.*—1985.—36.—P. 367—396.
204. *Flavell R. B.* Repetitive DNA and chromosome evolution in plants // *Phil. Trans. Roy. Soc. London.*—1986.—312, N 1154.—P. 227—242.
205. *Ананьев Е. В., Чернышев А. И.* Молекулярная организация генома растений // *Организация генома.*—М., 1989.—С. 218—236.
206. *Robertson D. S.* Mutator activity maize: timing of its activation in oncogeny // *Science.*—1981.—213.—P. 1515—1516.
207. *Магакян Ю. А.* Соматическая полиплоидия в эмбриогенезе животных // *Цитология.*—1976.—18, № 3.—С. 243—254.
208. *Scheuermann W.* Überprüfung der cytologischen Phänomene bei *Vicia faba*, die zu Pelc's Hypothese einer «metabolischen» DNA beitragen // *Cytobiologie.*—1978.—17, N 1.—S. 232—245.
209. *Бродский В. Я., Урываева И. В.* Соматическая полиплоидия в развитии тканей // *Онтогенез.*—1974.—5, № 6.—С. 594—605.
210. *Кренке Н. П.* Химеры растений.—М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947.—386 с.
211. *Иванов В. Б., Филиппенко В. Н.* О роли асимметричного митоза в дифференцировке клеток ризодермы злаков-фестукоидов // *Докл. АН СССР.*—1976.—230, № 3.—С. 712—715.
212. *Newell J.* Immortality at the price of one daughter cell // *Nucl.*—1975.—13, N 8—9.—P. 11—12.
213. *Dyer A. F.* Modifications and errors of mitotic cell division in relation to differentiation // *Cell. Div. Higher Plants.*—1976.—P. 199—249.
214. *Davidson D., Pertens E., Eastman M. A.* Nuclear and cell sizes in different regions of root meristems of *Zea mays* L. // *Ann. Bot.*—1978.—42, N 182.—P. 1429—1438.
215. *Wareing P. F.* Determination in plant development // *Bot. Mag. Tokyo.*—1978.—Spec. Issue, N 1.—P. 3—17.
216. *Portelli C.* The L-cell and D-cell of mitosis // *J. Theor. Biol.*—1983.—101, N 2.—P. 241—246.
217. *Barlow P. W.* Endopolyploidy: towards an understanding of its biological significance // *Acta biotheor.*—1978.—27, N 1—2.—P. 1—18.
218. *Mohr H.* Control of plant development: signals from without — signals from within // *Bot. Mag. Tokyo.*—1988.—100, N 1061.—P. 79—101.
219. *Трошина Н. Б., Арслангулова А. С.* Изучение уровня клеточной полиплоидии у разных форм гороха и кукурузы // *Биохим. и физиол.-генет. основы гетерозиса и гомеостаза растений.*—1986.—С. 111—118.
220. *Щербаков В. К.* Формы эпигеномной изменчивости и наследственные изменения, вызываемые условиями выращивания растений // *Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции ВНИИ растениеводства.*—1976.—58, № 1.—С. 110—123.
221. *Walbot V.* Rapid genomic change in maize. Is this a new form of developmental plasticity? // *J. Embryol. and Exp. Morphol.*—1984.—82, Suppl.—P. 5.
222. *Cullis C. A.* The generation of somatic and heritable variation in response to stress // *Amer. Natur.*—1987.—130, Suppl.—P. 62—73.
223. *Cebrot S.* Kierunkowość rekombinacyjnych zmian wew--natrzgenomowych // *Kosmos.*—1987.—36, N 3.—P. 593—605.
224. *Оленов Ю. М.* Клеточная наследственность, дифференцировка клеток и канцерогенез как проблемы эволюционной генетики.—Л.: Наука, 1967.—310 с.
225. *Nagl W.* Nuclear organization // *Ann. Rev. Plant Physiol.*—1976.—27.—P. 39—69.
226. *Patra N. K., Chauhan S. P.* Genetic components of chromosome behaviour in *Paraver somniferum* L. // *Genome.*—1988.—30, N 5.—P. 677—679.
227. *Лилов Д., Андонова Т.* Изменение на цитокинините в лозата винограда // *Физиология растений (Болгария).*—1975.—1, № 4.—С. 3—11.
228. *Рибичка Х., Энгельбрехт Л., Микулович Т. П., Кулаева О. И.* Исследование эндогенных веществ с цитокининовой активностью в семядолях тыквы в связи с особенностями действия на них экзогенных цитокининов // *Физиология растений.*—1977.—24, № 2.—С. 371—379.
229. *Кефели В. И.* Рост растений и фотоморфогенез // *Там же.*—1987.—34, № 4.—С. 685—697.
230. *Кефели В. И.* Фитогормоны и поиск новых регуляторов продуктивности растений // *С.-х. биология.*—1987.—№ 12.—С. 81—85.
231. *Кефели В. И., Власов П. В., Прусакова Л. Д. и др.* Природные и синтетические регуляторы онтогенеза растений // *Итоги науки и техники.*—М.: ВИНТИ, 1990.—С. 158.—(С. Физиология растений; Т. 7).
232. *Чайлахян М. Х., Негрецкий В. А., Ложникова В. Н.* Динамика активности цитокининов в онтогенезе растений табака различной фотопериодической чувствительности // *С.-х. биология.*—1987.—№ 6.—С. 8—13.
233. *Julin-Tegetman A.* The changes in endogenous cytokininlike substances in *Zea mays* seeds during germination // *Plant Sci. Lett.*—1979.—14, N 3.—P. 259—262.
234. *Guern J.* Regulation from within: The hormone dilemma // *Ann. Bot.*—1987.—60, Suppl. 4.—P. 72—102.
235. *Nandi S. K., Palni L. M. S., Letham D. S., Knypf J. S.* The biosynthesis of cytokinins in germinating lupin seeds // *J. Exp. Bot.*—1988.—39, N 209.—P. 1649—1665.
236. *Иванов В. Б.* Проллиферация клеток в растениях // *Итоги науки и техники.*—М.: ВИНТИ, 1987.—220 с.—(С. Цитология; Т. 5).

237. Москалева О. В. Влияние фитогормонов на митотическую активность органов проростков кукурузы // Вестн. ЛГУ.—1987.— № 2.— С. 118—121.
238. Москалева О. В., Каравайко Н. Н. Динамика эндогенных фитогормонов в развивающихся проростках кукурузы // Физиология растений.—1990.—37, № 6.— С. 1113—1120.
239. Понтович В. Э. Тканевые и гормональные взаимодействия при раннем эмбриогенезе *in vitro* // Тканев. и клеточ. культуры в селекции растений.—М.: Колос, 1979.— С. 104—114.
240. Miller A. N., Walsh C. S., Cohen J. D. Measurement of indole-3-acetic acid in peach fruits (*Prunus persica* L. *Bathsch cv Redhaven*) during development // Plant Physiol.—1987.—84, N 2.— P. 491—494.
241. McWha J. A., Jameson P. E. Are cytokinins implicated in tuberisation in potato (*Solanum tuberosum* L.)? // Acta Univ. agr.—1985.—A33, N 3.— P. 467—470.
242. Cionini P. G., Bennici A., D'Amato F. Suspensor, gibberellin and *in vitro* development of *Phaseolus coccineus* embryos // Planta.—1976.—131.— P. 115—117.
243. Lorenzi R., Bennici A., Cionini P. G. et al. Embryo-suspensor relations in *Phaseolus coccineus*: cytokinins during seed development // Ibid.—1978.—143, N 1.— P. 59—62.
244. Калинин Ф. Л., Сарнацкая В. А., Полищук В. Е. Методы культуры тканей в физиологии и биохимии растений.— Киев: Наук. думка, 1980.—488 с.
245. Каллак Х., Каарен Ю. Цитогенетическая характеристика действия 2,4-Д на каллусные ткани *Haplorappus gracilis* // Tartu Ülikooli toimetised: Уч. записки Тартус. ун-та.—1976.— Вып. 383.— С. 32—51.
246. Кунах В. А., Зосимович В. П. Влияние кинетина на уровень и типы аббераций хромосом в культуре тканей *Haplorappus gracilis* // Генетика.—1977.—13, № 8.— С. 1355—1365.
247. Кунах В. А., Сидоренко П. Г., Зосимович В. П. Влияние кинетина на репродукцию клеток различной плоидности // Успехи полиплоидии.— Киев: Наук. думка, 1977.— С. 203—215.
248. Кунах В. А., Алпатова Л. К. Роль фитогормонов в изменчивости числа хромосом в культуре тканей *Haplorappus gracilis* // Докл. АН СССР.—1979.—245, № 4.— С. 967—970.
249. Захленюк О. В., Алексеева И. В., Чернецкий В. П., Кунах В. А. Влияние кинетина и глицерина на культуру тканей табака // Культура клеток растений и биотехнология.— М., 1986.— С. 37—41.
250. Захленюк О. В., Кунах В. А. Цитофизиологические и цитогенетические эффекты производных аденина в культуре тканей *Haplorappus gracilis* // Физиология растений.—1987.—34, № 3.— С. 584—594.
251. Ogura H. Studies on the genetic instability of cultured tissues and the regenerated plants — effects of auxins and cytokinins on mitosis of *Vicia faba* cells // Proc. 5 Int. Congr. Plant Tissue and Cell. Cult. (Tokyo and Lake Yamanaka, July 11—16, 1982).— Tokyo, 1982.— P. 433—434.
252. Singh B. D. Effects of IAA and 2,4-D on cytogenetic behaviour of *Haplorappus gracilis* (Nutt) gray callus cultures // Caryologia.—1976.—29, N 4.— P. 447—455.
253. Singh B. D. Variation in chromosome number and structure in plant cells during *in vitro* culture // Plant tissue and cell culture. Application to crop improvement: Proc. Int. symp.— Prague, 1984.— P. 305—314.
254. Oono K. Rice tissue cultures // Annu. Rept. Nat. Inst. Agrobiol. Resour.—1985.— N 1.— P. 27—28.
255. Bennici A., Buiatti M., D'Amato F., Pagliari M. Nuclear behaviour in *Haplorappus gracilis* callus grown *in vitro* on different culture media // Colloq. int. CNRS.—1970.— N 193.— P. 245—250.
256. Grisvard J., Tuffet-Anghileri A. Variation in the satellite DNA content of *Cucumis melo* in relation to dedifferentiation and hormone concentration // Nucl. Acids Res.—1980.—8, N 12.— P. 2843—2850.
257. Соловьян В. Т., Попович В. А., Кунах В. А. Переустройство генома культивируемых клеток *Crepis capillaris* L. (Wallr) // Генетика.—1989.—25, № 6.— С. 1768—1775.
258. Kerkis J. Some problems of spontaneous and induced mutagenesis in mammals and man // Mutat. Res.—1975.—29, N 2.— P. 271—277.
259. Paulini K., Mohr W. Hormone-dependent polyploidy in the *Glandula orbitalis* externa and *Glandula infraorbitalis* of animals of different age // Beitr. Pathol.—1975.—156, N 1.— P. 65—74.
260. Jordan B. R., Thomas B., Partis M. D. Light activated genes: prospects for modifying them to increase crop productivity // Biotechnol. and Crop Impr. and Prot.: Proc. symp. (Cambridge, 24th—26th March, 1986).—Thornton Heath, 1986.— P. 49—59.
261. Willmitzer L. Functional analysis of genes in transgenic plants // Biochem. Soc.—1987.— P. 31.
262. Мовсисян Г. С. Влияние длины дня на активность ауксинов и ингибиторов в корнях гречихи // Тр. Ботан. ин-та АН Арм. ССР.—1977.—20.— С. 61—67.
263. Константинова Т. Н., Аксенова Н. П., Сергеева Л. И., Чайлахян М. Х. Взаимное влияние света и гормонов на регуляцию морфогенетических процессов в культуре *in vitro* // Физиология растений.—1987.—34, № 4.— С. 795—802.

264. Карначук Р. А., Протасова Н. Н., Головацкая И. Ф. Рост растений и содержание гормонов в зависимости от спектрального состава света // Рост и устойчивость растений.—Новосибирск, 1988.—С. 71—81.
265. Saugy M., Mayor G., Pilet P.-E. Endogenous ABA in growing maize roots: light effects // Plant Physiol.—1989.—89, N 2.—P. 622—627.
266. Борисова Т. А., Махачкова И., Кефели В. И. Влияние света на ростовые и фитогормональные характеристики проростков генетически различающихся форм пшеницы // Докл. РАН.—1993.—332, № 6.—С. 797—798.
267. Петровская-Баранова Т. П. Физиология адаптации и интродукция растений.—М.: Наука, 1983.—152 с.
268. Kuiper D., Kuiper P. J. C., Lambers H. et al. Cytokinin concentration in relation to mineral nutrition and benzyladenine treatment in *Plantago major* ssp. pleiosperma // Physiol. plant.—1989.—75, N 4.—P. 511—517.
269. Bartlow P. W. The hierarchical organization of plants and the transfer of information during their development // Post. biol. Komórki.—1987.—14, N 2.—P. 63—81.

Ин-т молекуляр. биологии и генетики НАН Украины, Киев

Получено 25.04.94

ВИДАВНИЦТВО «НАУКОВА ДУМКА» У 1994 РОЦІ ВИПУСТИТЬ У СВІТ КНИГУ:

Гродзіньський Д. М., Коломієць К. Д., Дмитрієв О. П. та ін. РОСЛИННІ ТЕСТ-СИСТЕМИ В ОЦІНЦІ ТА ПРОГНОЗУВАННІ БІОЛОГІЧНИХ НАСЛІДКІВ ЯДЕРНИХ АВАРІЙ.—К.: Наук. думка, 1994.—20 арк.: іл.—ISBN 5—12—004639—8.

Монографію присвячено розгляду рослинних тест-систем, за допомогою яких за швидкий час і з високою точністю можна вивчати радіобіологічні і радіоекологічні наслідки ядерної аварії, що супроводжуються радіонуклідним забрудненням екосистем та встановленням режиму хронічного опромінення. Використанням певних рослинних тест-систем досягається комплексна характеристика ситуації після аварії, ця характеристика може використовуватися для прогнозу віддалених радіобіологічних та радіоекологічних наслідків.

Для науковців, лікарів, викладачів вузів, студентів.