

## Элиминация Генетического Материала в Полиплоидном Ряду Рода *Morus* L.

Н.С. Полухова <sup>1</sup>, Э.М. Ахундова <sup>2</sup>

<sup>1</sup>Институт генетических ресурсов НАН Азербайджана, пр. Азадлыг 155, Баку AZ 1106, Азербайджан

<sup>2</sup>Бакинский государственный университет, ул. Академика З.Халилова 23, Баку AZ 1048, Азербайджан

В настоящей работе представлены результаты исследований уровня клеточной ДНК у растений полиплоидного ряда шелковицы. При  $x=14$  растения условно разделены на три группы: низкоплоидные  $2n=2x=28$ ,  $2n=3x=42$ ,  $2n=4x=56$ ; среднеплоидные  $2n=6x=84$ ,  $2n=7x=98$ ,  $2n=8x=112$ ,  $2n=9x=126$ ; высокоплоидные  $2n=12x=168$ ,  $2n=13x=182$ ,  $2n=14x=196$ ,  $2n=15x=210$ ,  $2n=17x=238$ ,  $2n=22x=308$ . Исследование среднего звена полиплоидного ряда позволило установить порог, с которого начинается элиминация генетического материала при полиплоидизации у шелковицы. Изучение содержания клеточной ДНК в полиплоидном ряду шелковицы, показало кратное хромосомному набору увеличение уровня клеточной ДНК у низкоплоидов и некротное у среднеплоидов и высокоплоидов. Выявлена зависимость количественных показателей митохондриальной и хлоропластной ДНК от размера ядерного генома. Установлена положительная корреляционная зависимость между степенью плоидности и количеством ядерной, хлоропластной и митохондриальной ДНК у низкоплоидов. У высокоплоидов отмечалось некротное хромосомному набору возрастание показателей хлоропластной и митохондриальной ДНК, что свидетельствует о кооперации дискретных и комплементарных генетических систем ядра и цитоплазмы.

*Ключевые слова:* полиплоидия, шелковица, ДНК

### ВВЕДЕНИЕ

В природе существует множество растений, обладающих естественным полиплоидным рядом (земляника, роза, картофель, шелковица и другие). Большинство культурных растений (80%) также имеют полиплоидную структуру гено типа (Гриф, 2007).

Вследствии увеличения числа хромосом при полиплоидии и генетической дифференциации между ранее гомологичными хромосомами возникает возможность повышения индекса рекомбинации и изменчивости, что является одним из источников видообразования. Второй путь кариотипической эволюции достигается, вероятно, накоплением гетерохроматиновых районов. Этот путь может приводить к увеличению индекса рекомбинации между одними генами и к ограничению его между другими генами в зависимости от изменения междугенных расстояний в хромосоме (Bennett, 1998).

Существует ряд гипотез, объясняющих эво-

люцию растений при повторных кратных геномных мутациях. В монографии по видообразованию растений В.Грант (Grant, 1971) утверждал, что растения на высоком уровне плоидности могут эволюционировать только в том случае, если способны преодолевать какие-либо цитологические и физиологические затруднения, т.е. могут пройти путь диплоидизации. К.Мехра (Mehra, 1962) выдвигал гипотезу насыщения, согласно которой физиологическая система оптимально функционирует только при каком-то определенном числе геномов, в соответствии со спецификой цитоплазмы, и предполагает, что установление нормальных ядерно-плазменных отношений на новом уровне плоидности может происходить путем уменьшения размеров хромосом, как за счет спирализации, так и количества избыточной ДНК.

Вагнер отмечал, что полиплоидия, часто возникающая в течение эволюции, явление случайное, не имеющее значения для эволюционных преобразований (Wagner,

1970). Некоторые авторы считают, что эволюционная пластичность и эволюционный прогресс связаны с понижением уровня плоидности, предполагая, что детерминирующим фактором является уменьшение генетического материала за счет потери отдельных хромосом и за счет гаплоидизации.

Противоположного мнения придерживался С.Оно (1973), подробно изложивший свою точку зрения в книге «Генетические механизмы прогрессивной эволюции». Основная мысль автора заключается в том, что только избыточность генетического материала может способствовать появлению новых признаков. По его мнению, дубликация геномов является более совершенным способом, чем дубликация отдельных генов.

При полиплоидии увеличивается число всевозможных комбинаций генов в гаметах и зиготах. При равной концентрации доминантного и рецессивного генов ( $p=q=0,5$ ) у диплоидов частота гетерозигот возрастает до 0,82, у гексаплоидов до 0,97 от общего числа особей на благоприятную комбинацию аллелей.

Роль полиплоидии нельзя ограничивать и сводить только к полезным признакам и свойствам, которые предпочитают отбором. Полиплоидия может быть признаком, не дающим в настоящее время никаких преимуществ. Однако в определенных экологических условиях эти свойства могут оказаться очень важными и необходимыми для процветания или выживания особей (Brochmann et al., 2004).

Такое вероятное преимущество полиплоидной клетки Барлоу (Barlow, 1978) назвал «эволюционной стратегией», считая, что не обязательно, чтобы полиплоид в настоящем обладал явным преимуществом над диплоидом. Зачастую, в постоянно изменяющихся условиях внешней среды полиплоидный уровень оказывается более совершенным и приемлемым.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В природе наряду с диплоидами ( $2n=28$ ),

триплоидами ( $2n=42$ ), тетраплоидами ( $2n=56$ ) существует 308-ми хромосомная шелковица Хар-гут, являющаяся 22-плоидом (Yanaki Ammal, 1948). В природных популяциях шелковицы обнаружены также гексаплоидные и октоплоидные формы. С другой стороны, путем гибридизации и воздействием колхицина экспериментально созданы 42, 56, 70, 84, 98, 112, 126, 168, 182, 196, 210, 238-хромосомные и другие формы полиплоидной шелковицы (Джафаров и Турчанинова, 1979). Пробы были взяты у сортов и форм шелковицы, произрастающих на территории АЭБ Института генетических ресурсов Азербайджана и базы Фахралы Азербайджанского Научно-Исследовательского Института шелководства.

Содержание ДНК определялось по методу (Алексеев, 1973). Подсчёт клеток проводился по методу Брауна в модификации (Обручева, 1964). Пересчёт данных на одну хромосому производили путём деления показателей одной клетки на соответствующее число хромосом. Выделение митохондрий и хлоропластов и определение в них содержания нуклеиновых кислот проводилось по методике Овчинниковой и Яковлева (1978).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Возникновению полиплоидии способствуют три фактора: способность к вегетативному размножению и большая продолжительность жизни, первичное видообразование, сопровождающееся хромосомными перестройками, и высокая частота естественной межвидовой гибридизации. У рода *Morus* L. имеются все три вышеуказанных фактора. В условиях естественного роста шелковица отличается долговечностью (300 лет), прекрасно размножается вегетативным способом. Виды, отличающиеся различным уровнем плоидности скрещиваются между собой.

Цитологические исследования различных видов рода *Morus* L. показали, что они отличаются наличием очень мелких хромосом. Размер основной массы хромосом у видов *Morus* L. ко-

леблется в пределах 1.0-0.5 $\mu$ . По-видимому, именно эта особенность шелковицы является причиной образования у этого рода высокоплоидных форм и видов. Согласно мнению Дарлингтона и Ла Кора (Darlington and La Cour, 1942) между размером клеток, величиной хромосом и полиплоидией существует реципрокная зависимость.

Изучение особенностей генома 22-плоида, не обладающего признаками гигантизма, прекрасно скрещивающегося с низкоплоидами, с совершенно нормальными процессами мейоза и митоза, может внести ясность в понимание феномена полиплоидии. Появлению в роде *Morus* L. такого высокого уровня плоидности (рекордному среди цветковых растений), способствовал ряд причин: наличие у рода *Morus* L. диплоидных видов, несущих различные геномы, естественная гибридизация между этими видами, малый размер генома и тем самым возможности для многократных геномных мутаций, и наличие механизма коррекции против избыточного генетического материала.

Полиплоидия на высоком уровне плоидности сопровождается элиминацией избыточного генетического материала, что указывает на существование у растений механизма приспособительной коррекции, обеспечивающей уменьшение излишнего количества ДНК при сохранении большого числа хромосом (Akhundova and Ali-zade, 1970; He et al., 2003; Levy and Feldmen, 2004).

Эти данные свидетельствуют о том, что в процессе эволюции у рода *Morus* L. произошли коренные изменения, приведшие к пятикратному снижению содержания ДНК на клетку и двукратному снижению ДНК на хромосому у 22-плоидной шелковицы (Ахундова, 1999). Одной из основных задач данного исследования явилось выявление порога, с которого начинается коррекция размера генома и качественные преобразования генетического аппарата полиплоидной клетки. Механизм коррекции заключается не только в снижении содержания ДНК в клетке, ядре, хромосоме и структурных изменениях в геноме, а также особенностях функ-

ционирования полиплоидного организма по сравнению с диплоидным (Гришанин и др., 2006).

Отмеченная нами корреляция между числом хромосом и содержанием ДНК в клетке существует только у три- и тетраплоидов. Выше тетраплоидного уровня подобная закономерность не наблюдается. Несоответствие числу хромосом содержания клеточной ДНК отмечается, начиная с гексаплоидного уровня, что указывает на существование механизма коррекции генетического материала с определенного уровня плоидности. Нами было установлено, что у естественных и экспериментально полученных низкоплоидов наблюдается кратное хромосомному набору увеличение содержания клеточной ДНК (Табл. 1).

По содержанию ДНК на клетку триплоид в 1,5 раза, а тетраплоиды в среднем в 2 раза превосходят диплоиды. У высокоплоидов (12x, 13x, 14x, 15x, 17x) такой закономерности не наблюдается. У них содержание клеточной ДНК по сравнению с диплоидами увеличивается в 3-4,5 раза. У 22-плоида при одиннадцатикратном увеличении хромосомного набора содержание ДНК на клетку увеличивается в 5 раз. Изучение содержания ДНК у высокоплоидов шелковицы показало, что основным способом их адаптации является сброс «излишнего» генетического материала при повторных кратных геномных мутациях (Ахундова, 1998).

Исследование среднего звена, полиплоидного ряда шелковицы (6x, 7x, 8x, 9x) позволило установить порог, с которого начинается элиминация генетического материала в процессе полиплоидизации у шелковицы, названная впоследствии «полиплоидным сбросом». У гексаплоида при трехкратном увеличении набора хромосом содержание ДНК на клетку возрастает лишь в 2,4 раза по сравнению с диплоидом. Подобная закономерность, т.е. не кратное хромосомному набору увеличение содержания ДНК на клетку (2,5-2,8 раза) наблюдалась у остальных представителей среднего звена полиплоидного ряда шелковицы. В более значительной степени несоответствие плоидности содержания ДНК наблюдалось у высо-

КОПЛОИДОВ ШЕЛКОВИЦЫ.

Таблица 1. Содержание ДНК в листьях полиплоидных сортов и форм шелковицы *Morus L.*

| Варианты                                    | Плодность,<br>x | Число<br>хромосом | ДНК                            |  |                                     |
|---|-----------------|-------------------|--------------------------------|--|-------------------------------------|
|   |                 |                   | в 100 г<br>сырого веса<br>в мг | в одной<br>клетке<br>г·10 <sup>-12</sup> | на хромосому<br>г·10 <sup>-14</sup> |
| Кириу                                       | 2               | 28                | 12,41±0,3                      | 0,564                                    | 2,0                                 |
| Зариф-гут                                   | 2               | 28                | 11,75±0,4                      | 0,547                                    | 1,95                                |
| Ханлар-гут                                  | 3               | 42                | 11,70±0,2                      | 0,848                                    | 2,0                                 |
| Тегеран-гут                                 | 4               | 56                | 14,78±0,6                      | 1,089                                    | 1,95                                |
| Гексаплоид (FXT 1/6)                        | 6               | 84                | 19,20±0,9                      | 1,343                                    | 1,59                                |
| Гептаплоид (GXT 2/8)                        | 7               | 98                | 10,76±0,5                      | 1,330                                    | 1,36                                |
| Октоплоид (FXT 2/9)                         | 8               | 112               | 11,89±0,5                      | 1,423                                    | 1,27                                |
| Энеаплоид (GXT 2/5)                         | 9               | 126               | 11,79±0,3                      | 1,68                                     | 1,33                                |
| Хар-гут(22x) x Зариф-гут (2x), додекаплоид  | 12              | 168               | 13,38±1,2                      | 1,730                                    | 1,01                                |
| Хар-гут(22x) x Зариф-гут (4x), тридекаплоид | 13              | 182               | 14,53±0,8                      | 1,830                                    | 1,01                                |
| Тетрадекаплоид (GXT 2/2)                    | 14              | 196               | 16,18±0,4                      | 1,910                                    | 0,97                                |
| Пентадекаплоид (FXT 19/3)                   | 15              | 210               | 17,78±0,7                      | 2,07                                     | 0,99                                |
| Гептадекаплоид (FXT 1/20)                   | 17              | 238               | 15,93±0,6                      | 2,53                                     | 1,06                                |
| Докозанплоид Хар-гут                        | 22              | 308               | 16,78±0,5                      | 3,18                                     | 1,03                                |

Так, у додекаплоида (12x) против ожидаемого шестикратного увеличения ДНК повышалось лишь в 3,1, у тридекаплоида (13x) – 3,3, у тетрадекаплоида (14x) – 3,4 раза. Таким образом, увеличение числа хромосомного набора в 6-7 раз у 12x, 13x, 14x, 15x -плоидов сопровождалось повышением содержания ДНК на клетку в

3,1-3,7 раза. Более существенное различие между содержанием клеточной ДНК и набором хромосом наблюдалось у гептадекаплоида (17x) - 4,5 раза и докозанплоида (22x) - 5,6 раза.

В клетках высокоплоидной формы с 308-хромосомами, несмотря на одиннадцатикратное увеличение числа хромосом, количество

ДНК на одну клетку по сравнению с диплоидами, увеличивается только в 5 раз. 12- и 13-плоидный гибриды занимают промежуточное положение между низкоплоидами и 22-плоидом.

Особый интерес представляют данные по содержанию ДНК на хромосому. Так, если у низкоплоидов содержание ДНК на хромосому варьирует в пределах  $1,95 - 2,11 \text{ г} \cdot 10^{-14}$ , у гексаплоида этот показатель снижается до  $1,59 \text{ г} \cdot 10^{-14}$ . У 7x, 8x, 9x-плоидных форм шелковицы колеблется в пределах  $1,27-1,33 \text{ г} \cdot 10^{-14}$ . У всех высокоплоидных форм шелковицы (12x, 13x, 14x, 15x, 17x, 22x) отмечается двукратное снижение содержания ДНК на хромосому по сравнению с диплоидами. Основным выводом, вытекающим из наших работ, является закономерность кратного увеличения содержания ДНК на клетку до определённого уровня плоидности, в данном случае этот уровень, тетраплоидный. Начиная с гексаплоидного уровня, подобная закономерность нарушается. Это, по-видимому, способствует сохранению оптимального размера ядра полиплоидной клетки. Именно существование механизма коррекции генетического материала с определённого уровня плоидности определяет дальнейшие возможности для образования растений более высокого уровня плоидности.

Изучение структурно-функциональных особенностей генома *Morus L.*, доказывает, что полиплоидные виды этого рода прошли путь диплоидизации. Это заключение подтверждается экспериментальными данными, раскрывающими сущность тех преобразований, которые могли произойти в процессе эволюции *M.nigra*. Представители рода *Morus L.* обладают малым размером генома, что даёт возможность кратному дублированию генетического материала в процессе эволюции. С другой стороны, ядра полиплоидов содержат много дублированного материала и поэтому могут выдержать не только делетирование определённых участков хромосом, но и потерю одной или нескольких пар хромосом (Wolfe, 2001). Процессу диплоидизации вида *M.nigra* способствовала элиминация части генетического материала. Данные о близком размере геномов у диплоидных видов,

подобие кинетических кривых, характеризующих молекулярную организацию генома *Morus L.* и профилей термальной эволюции ДНК у диплоидных и полиплоидных форм, а также исследования ультраструктуры ядра и цитоплазматических органелл (Агаев, 1977) указывают на сходство их геномов. Дубликатные факторы, образующиеся при сложении родственных геномов, могут оказаться ненужными для функционирования организма и элиминировать в процессе эволюции. С другой стороны дубликация генов, происходящая при полиплоидизации, способствует функциональной дивергенции этих дубликатов и становится мощной эволюционной системой (Wendel, 2000). Крупногеномные виды, насыщенные ретроэлементами, плохо адаптируются и слабо представлены в экстремальной среде. Они склонны к медленной дивергенции, а со временем и к экстинкции. Таким образом, снижение размера геномов растений является одним из ведущих процессов в их эволюции (Фадеева и Иркаева, 1974; Зеленцов, 2004).

Хромосомные и цитоплазматические детерминанты представляют собой комплементарные генетические системы клетки, тесное взаимодействие которых между собой и с окружающей средой определяют внутреннюю организацию и динамику процессов жизнедеятельности (De las Rivas et al., 2002; Shahmuradov et al., 2003). Общеизвестно, что полиплоидизация часто сопровождается изменением ядерно-плазменных соотношений в пользу ядра, что является лимитирующим фактором для дальнейшего повышения уровня плоидности. В связи с этим несомненный интерес представляет изучение особенностей ядерно-плазменных взаимоотношений в полиплоидной клетке. Представляет большой интерес изучение особенностей клеточных органелл, в частности выяснение, увеличивается ли количество митохондриальной и хлоропластной ДНК соответственно уровню плоидности или в данном случае также как и в отношении ядерной ДНК действует механизм коррекции (Brandvain and Michael, 2009).

Для более четкого представления об изменении хлоропластной ДНК мы пересчитали содержание ДНК на один хлоропласт, используя данные полученные Ю.М. Агасвым и А.А. Гуламовым (1976). В результате подсчета числа хлоропластов в листьях у разноплоидных форм шелковицы ими была установлена следующая закономерность: у тетраплоида число хлоропластов в 2 раза, 12-плоида – 3, у 22-плоида – 3,7 раза выше по сравнению с диплоидами.

Показатели хлоропластной ДНК у низкоплоидов и высокоплоидов шелковицы отражены в таблице 2. В качестве низкоплоидов использовались сорта Кинриу и Зариф-гут, а также полученные от них путем колхицинирования тетраплоиды. Согласно полученным данным тетраплоиды, почти в 2 раза превосходят исходные формы по содержанию хлоропластной ДНК на клетку.

Так, если у Зариф-гут содержание хлоропластной ДНК на клетку составляет  $4,08 \text{ г} \cdot 10^{-14}$ , то у тетраплоидной формы –  $7,79 \text{ г} \cdot 10^{-14}$ . Определение содержания хлоропластной ДНК на клетку 22-плоида и 12-, 13-плоидных гибридов выявило совершенно иную закономерность. 22-плоид по содержанию хлоропластной ДНК на клетку лишь в 4,5, 12-плоид – 2,8, 13-плоид – в 3 раза превосходит диплоид. Объяснение это-

му факту мы находим в цитологических исследованиях, согласно которым уровень плоидности сортов и форм шелковицы не оказывает существенного влияния, как на ультраструктуру, так и на размеры пластид и митохондрий.

Данные по численности хлоропластов у полиплоидов шелковицы коррелируют с данными по содержанию клеточной ДНК. Эти факты являются доказательством непосредственного участия клеточного ядра в формировании хлоропластов и других цитоплазматических органоидов. О регулирующем действии количества ядерной ДНК на деление пластид указывает Butterfas T. (1980). Согласно его данным, увеличение содержания ДНК в ядрах дифференцированных клеток влечет за собой увеличение числа пластид на 70%. Автор предполагает, что пластиды в клетках готовы к делению, но размеры их популяции лимитируются количеством ядерной ДНК. Биосинтез многих белков пластид и митохондрий контролируется ядерными генами (Юрина и др., 2005). Целью наших исследований было также выявление зависимости количественных показателей митохондриальной ДНК от размера ядерного генома в связи с полиплоидизацией. В таблице 3. представлены данные по диплоидам и полученным на их основе путем колхицинирования тетраплоидным формам.

Таблица 2. Содержание хлоропластной ДНК в листьях диплоидных и полиплоидных сортов и форм шелковицы

| Сорт, форма                   | Плоидность,<br>x | число<br>хлоропластов в<br>клетке | ДНК   |  |   |
|-------------------------------|------------------|-----------------------------------|---|--|---|
|                               |                  |                                   | на сухую массу<br>хлоропластов<br>в $\text{г} \cdot 10^{-12}$ | в одной<br>клетке<br>$\text{г} \cdot 10^{-12}$ | в одном<br>хлоропласте<br>$\text{г} \cdot 10^{-14}$ |
| Кинриу                        | 2                | 7,8                               | $293,7 \pm 3,14$  | 4,08   | 0,52  |
|                               | 4                | 14,40                             | $325,0 \pm 2,99$  | 8,11   | 0,56  |
| Зариф-гут                     | 2                | 7,8                               | $301,5 \pm 4,75$  | 4,12   | 0,53  |
|                               | 4                | 14,40                             | $356,8 \pm 3,55$  | 7,79   | 0,54  |
| Хар-гут(22x) x Зариф-гут (2x) | 12               | 21,26                             | $548,3 \pm 3,89$  | 11,7   | 0,56  |
| Хар-гут(22x) x Зариф-гут (4x) | 13               | -                                 | $518,0 \pm 6,33$  | 12,18  | -   |
| Хар-гут                       | 22               | 28,30                             | $585,7 \pm 5,14$  | 18,5   | 0,66  |

**Таблица 3.** Содержание митохондриальной ДНК в листьях естественных и экспериментально полученных полиплоидных сортов и форм шелковицы

| Сорт, форма        | Плоидность, х | ДНК  |                                     |
|--------------------|---------------|--|-------------------------------------|
|                    |               | на сухую массу, митохондрий, в г·10 <sup>-12</sup> | в одной клетке, г·10 <sup>-14</sup> |
| Кинриу             | 2             | 151,3±5,14   | 1,46                                |
| Кинриу (58-6)      | 4             | 189,2±6,28   | 2,95                                |
| Победа             | 2             | 154,4±5,29   | 1,31                                |
| Победа (58-4)      | 4             | 194,3±6,1  | 3,22                                |
| Победа (58-7)      | 4             | 184,4±2,75   | 2,29                                |
| Сыхгез-гут         | 2             | 138,4±6,06   | 1,56                                |
| Сыхгез-гут(58-3)   | 4             | 180,9±6,18   | 3,18                                |
| Сыхгез-гут (58-35) | 4             | 151,1±4,4  | 2,99                                |
| Додекаплоид        | 12            | 158,2±7,6  | 3,79                                |
| Тридекаплоид       | 13            | 149,0±6,32   | 3,91                                |
| Докозаплоид        | 22            | 152,5±7,9  | 5,05                                |

У тетраплоидной формы сорта Кинриу содержание митохондриальной ДНК в листьях тетраплоида выше на 25%. У тетраплоида 1 сорта Победа содержание митохондриальной ДНК выше на 26%, у тетраплоида 2 соответственно –16%. У тетраплоида 1 сорта Сыхгез-гут содержание ДНК выше на 31%, у тетраплоида 2 на 9%.

Сравнение тетраплоидных форм шелковицы с исходными диплоидными сортами показывает явное превосходство тетраплоидов по показателям митохондриальной ДНК. Однако не было получено четкой закономерности в относительных показателях митохондриальной ДНК. Особенно ясно подобная картина проявляется у высокоплоидов. Относительные показатели митохондриальной ДНК высокоплоидов приближаются к данным низкоплоидных сортов и форм шелковицы.

Более четкая закономерность отмечается при пересчете относительных показателей митохондриальной ДНК на клетку. Так, клеточное содержание митохондриальной ДНК в листьях Кинриу равняется 1,46 г·10<sup>-14</sup>, у тетраплоида 2,95 г·10<sup>-14</sup>, т.е. повышается двукратно. Тетраплоидные формы сорта Победа также превосходят исходную форму: тетраплоид 1 по содержанию

митохондриальной ДНК на клетку в 2,4 раза, тетраплоид 2 соответственно на 75%. Подобная картина наблюдается и у сорта Сыхгез-гут. Интересная закономерность установлена при сравнительном изучении митохондриальной ДНК у высокоплоидов шелковицы. 22-плоид по содержанию ДНК превосходит диплоиды в 3,5 раза; у 12-плоида ДНК выше в 2,6 раза, у 13-плоида – в 2,7.

Эти данные свидетельствуют о том, что в процессе эволюции у рода *Morus* L. произошли коренные изменения, приведшие к пятикратному снижению содержания ДНК на клетку и двукратному снижению ДНК на хромосому у 22-плоидной шелковицы.

Суммируя результаты проведенных исследований, можно констатировать следующее: развитие и функциональная активность клеточных органелл контролируется тесной кооперацией дискретных и комплементарных генетических систем ядра и цитоплазмы. Двусидный генетический контроль биогенеза митохондрий и хлоропластов обуславливает интеграцию их функциональной деятельности в процессах метаболизма и дифференцировки клетки и организма. Выяснение механизмов ядерно - цитоплазматического взаимодействия позволяет по-

знать фундаментальную природу регуляции процессов жизнедеятельности полиплоидной клетки.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агаев Ю.М.** (1977) Ультраструктура клеток диплоидных и полиплоидных форм шелковицы. Баку, Элм: 107 с.
- Агаев Ю.М., Гуламов А.А.** (1976 а) Закономерности клеточного морфогенетического эффекта полиплоидии (на примере рода *Morus* L.) В кн.: Экспериментальная полиплоидия у шелковицы. Баку, Элм II: 232-255.
- Ахундова Э.М.** (1998) Роль полиплоидии в карiotипической эволюции растений. Вестник БГУ (4): 77-83.
- Ахундова Э.М.** (1999) Генетические и функциональные особенности процесса диплоидизации на примере 22-плоидной шелковицы *M.nigra* L. Вестник БГУ (3): 70-76.
- Гришанин А.К., Шеховцев А.К., Бойкова Т.В., Акифьев А.П., Жимулев И.Ф.** (2006) Проблема диминуции хроматина на рубеже XX и XXI веков. Цитология 48(5): 376-397.
- Гриф В.Г.** (2007) Мутагенез и филогенез растений. Цитология 49(6): 433-441.
- Джафаров Н.А., Турчанинова Л.В.** (1979) Искусственное звено полиплоидного ряда шелковицы. Генетика и селекция в Азербайджане, Баку (3): 104-107.
- Зеленцов С.В.** (2004) Роль полиплоидной рекомбинации генома в расширении признаков полиморфизма высших растений. Вестник Том. ГУ (10): 29-34.
- Оно С.** (1973) Генетические механизмы прогрессивной эволюции. М., Мир: 227 с.
- Обручева Н.В.** (1964) Определение числа клеток методом Брауна. Физиол. раст. II(3): 551-552.
- Овчинникова М.Ф., Яковлев А.П.** (1978) Комплементация хлоропластов и прогнозирование. Селекция и семеноводство (2): 77 с.
- Фадеева Т.С., Иркаева Н.М.** (1974) Генетические механизмы, определяющие особенности полиплоидов и эволюционное значение полиплоидов. В кн.: Теоретические и практические проблемы полиплоидии. М., Наука: 104-114.
- Юрина Н.П., Погульская Е.Н., Одинцова М.С.** (2005) Влияние хлоропластов на экспрессию ядерных генов пластидных белков. Труды Дубна: 231-238.
- Akhundova E.M., Ali-zade M.A.** (1970) The variation of the DNA content in the cell and the chromosome of polyploid form of the mulberry (*Morus* L.). Caryologia 23(3): 317-320.
- Barlow P.W.** (1978) Endopolyploidy towards an understanding of its biological significance. Acta biotheor. 27: 11-18.
- Bennett M.D.** (1998) Plant genome values how much do we know? Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 95: 2011-2016.
- Brochmann C., Brysting A.K., Alsos L.G. et al.** (2004) Polyploidy in Arctic plants. Biol. J. Linn. Soc. 82(4): 521-536.
- Butterfas T.** (1980) The continuity of plastids and the differentiation of plastid population. Chloroplasts. Results and problems in cell differentiation. Berlin etc. (10): 28-44.
- Darlington C.D., La Cour L.F.** (1942) The handling of chromosomes. London, George Allen and Unwin.: 180 p.
- De las Rivas, Lozalo J., Ortiz A.** (2002) Comparative analysis of chloroplast genomes: functional annotation, genome based phylogeny and deduced evolutionary patterns. Genome Res. 12: 567-583.
- Grant V.** (1971) Plant speciation. Columbia University Press, New York: 435.
- He P.H., Friebe B.R., Gill B.S.** (2003) Allopolyploidy alters gene expression in the highly stable hexaploid wheat. Plant Mol. Biol. 52(20): 401-414.
- Levy A.A., Feldmen M.** (2004) Genetic and epigenetic reprogramming of the wheat genome upon allopolyploidization. Boil. J. Linn. Soc. 82(4): 607-613.
- Mehra K.** (1962) Natural hybridization between *Eleusine coracana* and *E. afrikana* in Uganda. J. Ind. Bot. Soc. 41: 531-539.
- Shahmuradov I.A., Akbarova Y.Yu., Solovyev**



- V.V., Aliyev J.A.** (2003) Abundance of plastid DNA insertions in nuclear genomes of rice and Arabidopsis. *Plant Mol. Biol.* **52(5)**: 923-934.
- Wagner W.H.** (1970) Biosystematics and evolutionary noise. *Taxon* **19(2)**: 146-151.
- Wendel J.F.** (2000) Genome evolution in polyploids. *Plant Mol. Biol.* **42**: 225-249.
- Wolfe K.H.** (2001) Yesterday's polyploids and the mystery of diploidization. *Nature Reviews Genet.* **(2)**: 333-341.
- Brandvain Y., Michael J.** (2009) Wade the functional transfer of genes from the mitochondria to the nucleus: the effects of selection, mutation, population size and rate of self-fertilization. *Genetics* **182**: 1129-1139.
- Yanaki Ammal Z.K.** (1948) The origin of the black mulberry. *S. of the Royal Horticultural Society.* **73(4)**: 90-93.

**N.S. Poluxova, E.M. Axundova**

#### ***Morus L.* Cinsinin Poliploid Sırasında Genetik Materialın Eliminasiyası**

Göstərilən işdə tutun poliploid sırasına daxil olan bitkilərdə hüceyrə DNT-sin səviyyəsinin tədqiqatının nəticələri təqdim edilmişdir. Bitkilər şərti olaraq üç qrupa bölünmüşdür: aşağı ploidli  $2n=2x=28$ ,  $2n=3x=42$ ,  $2n=4x=56$ ; orta ploidli  $2n=6x=84$ ,  $2n=7x=98$ ,  $2n=8x=112$ ,  $2n=9x=126$  və yüksək ploidli  $2n=12x=168$ ,  $2n=13x=182$ ,  $2n=14x=196$ ,  $2n=15x=210$ ,  $2n=17x=238$ ,  $2n=22x=308$ . Tut bitkisinin poliploid sırasının aralıq nümunələrinin tədqiqi, poliploidizasiya zamanı genetik materialın eliminasiyasının hansı səviyyədə başlanmasının təyin edilməsinə imkan vermişdir. Müəyyən olunmuşdur ki, heksaploid bitkilərdə xromosom sayı 3 qat artanda DNT-nin bir hüceyrədə miqdarı diploidlə müqayisədə yalnız 2,4 dəfə artır. Tut bitkisinin poliploid sırasında nüvə DNT-nin miqdarının öyrənilməsi, aşağıploidlərdə hüceyrə DNT-sinin səviyyəsinin xromosom sayına bölünə bilən, ortaploidlərdə və yüksəkploidlərdə xromosom sayına bölünə bilməyən artmasını göstərdi. Bizim tədqiqatın məqsədi həmçinin poliploidizasiya ilə bağlı xloroplast və mitoxondri DNT-nin kəmiyyət göstəricilərinin nüvə genomunun ölçüsündən asılılığının aşkara çıxardılması idi. Aşağıploidlərdə xloroplast və mitoxondri DNT-si ilə nüvə DNT-nin miqdarı arasında müsbət korrelyasiya təyin olunmuşdur. Yüksəkploidlərdə xloroplast və mitoxondri DNT-sinin göstəricilərinin xromosom sayına bölünə bilməyən artması qeyd edilmişdir, bu da nüvə və sitoplazmanın diskret və komplementar sistemlərinin kooperasiyası haqqında sübut edir.

N.S.Poluxova, E.M.Akhundova

**Elimination of Genetic Material in Polyploid Series of Genus *Morus* L.**

In the present work are presented the results of researches of level of cellular DNA at plants of polyploid series of mulberry. Plants are conditionally divided into three groups: lowploidy  $2n=2x=28$ ,  $2n=3x=42$ ,  $2n=4x=56$ ; middleploidy  $2n=6x=84$ ,  $2n=7x=98$ ,  $2n=8x=112$ ,  $2n=9x=126$  and highploidy  $2n=12x=168$ ,  $2n=13x=182$ ,  $2n=14x=196$ ,  $2n=15x=210$ ,  $2n=17x=238$ ,  $2n=22x=308$ . Research of an average link polyploid series has allowed to establish a threshold with which begins elimination of genetic material at poliploidization at a mulberry. It is established that at hexaploid at triple increase in the set of chromosomes DNA maintenance on a cage increases only in 2,4 times in comparison with a diploid. Studying of the maintenance of cellular DNA in polyploid series of mulberry has shown multiple to a chromosomal complement increase in level of cellular DNA at lowploidy and not multiple at middleploidy and highploidy. Also the purpose of our researches was the revealing of dependence of quantity mitochondrial and chloroplast DNA indicators from the size of nuclear genome in connection with poliploidization. Positive correlation dependence between nuclear, chloroplast and mitochondrial DNA at lowploidy is established. At highploidy increase of chloroplast and mitochondrial DNA indicators that testifies about discrete cooperation and complementary systems of kernel and cytoplasm was noticed not multiple to a chromosomal complement.