

УДК 575.153

С.И. МАЛЕЦКИЙ, С.С. ЮДАНОВА

Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск

E-mail: stas@bionet.nsc.ru, sonia@bionet.nsc.ru

ЗАРОДЫШЕВЫЙ ПУТЬ И СТВОЛОВЫЕ КЛЕТКИ У ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ



В историческом контексте рассмотрена концепция А. Вейсмана о зародышевом пути клеток и подчеркнуты фундаментальные отличия в способах формирования клеток зародышевого пути у животных и растений. У животных дифференциация клеток зародышевого пути осуществляется однократно в начале эмбриогенеза, тогда как у высших растений этот процесс реализуется многократно на протяжении всей жизни растений. Фундаментальные различия в морфо- и эмбриогенезе у животных и растений, а также различия в свойствах соматических и стволовых клеток обеспечивают растениям особые пути наследственной изменчивости и эволюции, которые отсутствуют у животных.

© С.И. МАЛЕЦКИЙ, С.С. ЮДАНОВА, 2007

ISSN 0564–3783. Цитология и генетика. 2007. № 5

«Когда мы пытаемся проследить историю какого-либо воззрения, мы почти всегда убеждаемся, что его начало тонет в глубине времен. ... Мы часто видим, как меняется фактический материал, из которого в разное время создается определенный строй понятий, а само построение, или идея, в своих существенных чертах остается все та же. История воззрений есть процесс преемственной передачи определенных идейных зачатков, процесс их различных сочетаний, их роста и развития, упадка и возрождения».

Введение. Под наследственностью понимается свойство живых систем (биосистем) обеспечивать материальную и функциональную преемственность между особями смежных поколений. Структурно-функциональной единицей любых биосистем является клетка, наследственная система которой включает как материальные (структурные), так и информационные (эпигенетические) компоненты. Наследственные свойства многоклеточных биосистем реализуются в ходе саморепродукции клеток в ряду последовательных поколений клеточных делений. Любые изменения в состоянии наследственной плазмы клеток (идиоплазмы) и их сохранение в ряду клеточных делений являются основой онтогенетической изменчивости морфогенетических признаков. Благодаря наследственной изменчивости биологические виды способны в течение длительного времени сохранять морфофизиологическую стабильность (идиостасис) и приспособленность в определенных условиях существования, а также трансформироваться во времени в новые разновидности или виды (микро- или макроэволюционные изменения).

В настоящей работе в историческом контексте рассмотрена проблема формирования зародышевого пути клеток у растений и животных. Несходство в формировании зародышевого пути клеток у растений и животных свидетельствует о том, что механизмы изменчивости и трансформации двух типов биосистем различны и, следовательно, различными должны быть схемы микро- и макроэволюционных преобразований у растений и животных. Различия в наследственных системах животных и растений связаны с различиями их морфогенетической организации, чему соответствует различие понятий «особь» и «организм».

Особь (индивидуум). Особь, или индивидуум, — неделимая единица жизни, наследствен-

ные свойства которой в онтогенезе сначала реализуются в ряду внутриклеточных процессов саморепродукции, затем в ряду клеточных делений, а лишь потом уже они конвертируются в морфофизиологические признаки. «Самый существенный признак особи – строгая взаимозависимость отдельных частей: разделить особь на части без потери «индивидуальности» невозможно. Понятие «особь» применимо лишь к высшим неколониальным организмам. Для колониальных, вегетативно размножающихся и симбиотических организмов понятие «особь» относительно» [2, с. 435]. Принимая во внимание многоклеточность, определим понятие «особь» как *самовоспроизводящуюся многоклеточную систему, состоящую из двух автономных, но взаимообусловленных клеточных подмножеств, представленных соматическими и генеративными клетками* (рис. 1). Из этого определения следует, что понятия «особь» и животный «индивидуум» синонимичны: животное невозможно расчленивать на две или большее число частей с условием, чтобы эти части сохраняли всю совокупность признаков, необходимых для воспроизводства потомков.

Организм (мультивидуум). Структурно более сложной биосистемой, нежели особь, является организм. «Организм – любая биологическая или биокосная целостная система, состоящая из взаимозависимых и соподчиненных элементов, взаимоотношения которых и особенности строения детерминированы их функционированием как целого. В этом смысле в понятие «организм» входят не только особи (индивиды), но и колонии, семьи (у общественных животных), популяции, биогеозы и т. д.» [2, с. 430]. В соответствии с этим определением все высшие растения – это организмы, составленные из множества субиндивидов или фитомеров. Растения можно расчленять на части или фитомеры, и каждый фитомер можно рассматривать как отдельный субиндивид (особь).

Термин «растительный организм» можно заменить термином «мультивидуум». *Мультивидуум* – это полисистема, составленная из множества повторяющихся единиц, реализующих собственные, включая эпигенетически измененные, программы индивидуального развития. Растительный мультивидуум состоит из множества фитомеров, в каждом из которых

реализуется программа индивидуального развития, формируется собственный зародышевый путь клеток. В рамках концепции зародышевого пути клеток у растений можно подчеркнуть, что каждый мультивидуум реализуют множество зародышевых путей. Растительный мультивидуум можно разделить на части, что обозначается терминами «черенкование», «клонирование» или «вегетативное размножение». Принципиальное различие растительных мультивидуумов от животных индивидуумов состоит в том, что у последних формируется лишь один зародышевый путь клеток, а у растений таких путей множество. У животных дифференциация клеток зародышевого пути осуществляется однократно и в самом начале эмбриогенеза, тогда как у высших растений этот процесс реализуется многократно на протяжении его онтогенеза.

Семантическое несоответствие понятий «особь» и «растение» было осознано ботаниками еще в XIX в. «Концепция фитона ... или фитомера ... является ... недостаточно оцененной концепцией эволюционной морфологии. ... Повторяющиеся структурные элементы побегов – листья с расположенными ниже междоузлиями получили название фитонов. ... К признанию колониальной природы особей высших растений склонялся и известный ботаник XIX в. А. Браун (Braun, 1853), который писал: «Уже одно внутреннее чувство подсказывает нам при взгляде на дерево с его многочисленными ветвями, что это не единое существо и жизненная единица, сравнимая с индивидуумами животных и человека, а, скорее, мир соединенных друг с другом индивидов, которые вырастают друг из друга в цепи поколений» [2, с. 297–298]. Известный русский физиолог К.А. Тимирязев писал: «В ходячем представлении дерево является особью, размножающейся своими семенами, между тем как на деле это сложный организм, отдельные побеги его – особи последовательных поколений. ... В этом случае новые особи происходят из почек, но еще поразительнее и ближе аналогия, когда на срубе старого дерева (например, тополя) отбивается молодая поросль, причем отдельные клеточки образовательной ткани (камбия), в течение веков производившие только определенные элементы коры и древесины,

дают начало целым новым особям» [4, с. 166].

Определим понятие «растительный организм» или мультивидуум как совокупность некоторого числа субиндивидов (фитомеров), каждый из которых состоит из двух (или трех) автономных клеточных подмножеств: соматических и генеративных клеток (♀ и ♂). В отличие от животных особей в растительном организме соматические и генеративные ткани, состоящие из этих двух типов клеток, многократно повторены (рис. 2).

Идиоплазма. Семантические различия понятий «особь (индивидуум)» и «организм (мультивидуум)» следует рассматривать в контексте двух других общебиологических понятий: «идиоплазма» и «зародышевый путь» (ЗП). Идиоплазма – наследственная плазма или материальная субстанция, определяющая совокупные наследственные свойства клеток. Термин «идиоплазма» впервые введен К. Негели в 1884 г. в монографии «Механико-физиологическая теория эволюции»: «Каждый видимый признак находится в идиоплазме в виде зачатка; имеется поэтому столько же родов идиоплазмы, сколько бывает комбинаций признаков» (цит. по [5, с. 156]). Дальнейшее развитие понятия «идиоплазма» принадлежит немецкому зоологу и эволюционисту А. Вейсману: «Я называю наследственное вещество клетки ее идиоплазмой, следуя примеру Негели, хотя он искал его в клеточном теле, а не в клеточном ядре. ... Он впервые уловил и обосновал понятие *идиоплазмы* как «зачаткового вещества», определяющего все строение организма, в противоположность обыкновенной *протоплазме*. Каждая клетка содержит идиоплазму, так как каждая содержит в своем ядре хроматин, но идиоплазму зародышевой клетки я называю зародышевой плазмой или зачатковым веществом для всего организма» [6, с. 423]. «Хотя Негели и представлял себе свою «идиоплазму» иначе, чем мы представляем теперь себе наследственное вещество, хотя он и помещал еще ее в клеточное вещество в форме пронизывающих его нитей, образующих непрерывную сеть через все тело, он все-таки вполне правильно понял, что есть две большие категории живого вещества: наследственное вещество или идиоплазма и «питательное вещество» или трофоплазма. ... При-



Рис. 1. Схематическое изображение особей (индивидуумов). Не окрашено – соматические клетки (особи); ▲▲ – генеративные клетки

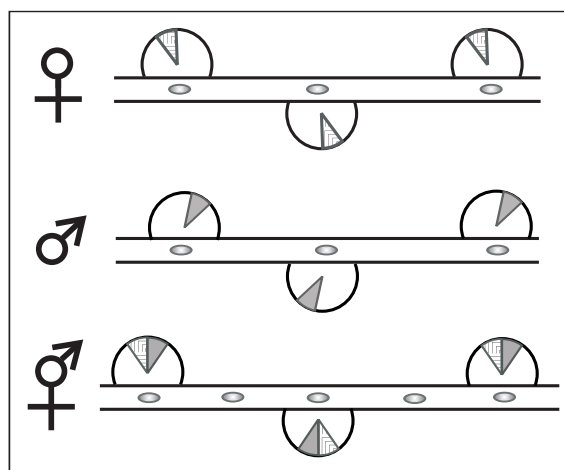


Рис. 2. Схематическое изображение растительных организмов (строение цветоносных побегов). Не окрашено – соматические клетки; ▲▲ – генеративные клетки; ■ – клетки образовательной ткани

бавим теперь к этому, что идиоплазму следует видеть в клеточном ядре, именно в хроматиновых зернах ядерной сети и хромосом» [6, с. 413]. «Таким образом, зародышевая плазма вида никогда не зарождается вновь, но лишь непрерывно растет и размножается, она продолжается из одного поколения в другое. Если смотреть на это только с точки зрения размножения, то зародышевые клетки являются в особи важнейшими элементами, потому что одни они сохраняют вид, а тело опускается до уровня простого питомника зародышевых клеток,

места, где они образуются, при благоприятных условиях питаются, размножаются и созревают» [6, с. 505].

Ныне под термином «идиоплазма» понимается совокупность всех идентично репродуцируемых элементов клетки, составляющих совокупное «вещество наследственности». Говоря другими словами, идиоплазма — это суммарная совокупность внутриклеточных *саморепродуцирующихся* единиц наследственности (молекул нуклеиновых кислот ядра и цитоплазмы, хромосом, внутриклеточных органелл), состоящая из двух базовых компонентов — *нуклеоплазмы* (или кариоплазмы) и *цитоплазмы*.

Эмбриогенез у животных и растений. Эмбриональное развитие животных условно делят на четыре стадии: 1) стадия дробления, в течение которой зигота путем ряда последовательных делений превращается в многоклеточное образование; 2) стадия образования зародышевых листков, во время которой определяется послойная структура тела; 3) стадия обособления закладок органов; 4) стадия гистологической дифференцировки клеток. По завершению эмбрионального развития никаких новых органов и тканей у животного в ходе дальнейшего онтогенеза уже не появляется.

Согласно представлениям Вейсмана, наследственный материал вида, его генеалогия непрерывны на протяжении всей истории его существования, а материальную связь между поколениями осуществляют клетки зародышевого пути. Онтогенетическая последовательность клеток, начиная от первоначальной клетки (зиготы) до генеративных клеток (путь от зиготы до гамет), была обозначена термином «*зародышевый или зачатковый путь*». Согласно этому представлению, «половые клетки образуются на самых ранних этапах развития зародыша и в своих ядрах содержат зародышевую плазму — носителя наследственных свойств организма, обеспечивая этим непрерывность ее передачи в смене поколений. Раннее образование половых клеток установлено для многих животных. Так, у аскариды, ракообразных, насекомых и земноводных первичные половые клетки (ППК) обособляются уже в процессе первых стадий дробления, у млекопитающих — в эпибласте. При уничтожении ППК УФ-облучением, прижиганием и т.д. ... половые железы

не формируются или, в случае их образования, они стерильны» [2, с. 210].

«Одноразовый» механизм дифференцировки генеративной ткани на самых первых этапах эмбриогенеза (формирования клеток зародышевого пути) присущ исключительно животным особям и, как будет показано ниже, не свойствен растительным организмам. Отсюда Вейсман логически заключил, что изменения в идиоплазме соматических (дифференцированных) клеток животных не могут передаваться следующему поколению. Наследственная изменчивость у животных передается только через идиоплазму клеток ЗП, тогда как изменчивость в идиоплазме соматических клеток (трофоплазме) не может быть передана особям дочернего поколения.

Хотя концепция зародышевого пути была сформулирована Вейсманом для животных, имплицитно она распространилась и на другие биосистемы, включая растения. Между тем, примерно в то же время, когда Вейсман выдвинул концепцию «зародышевого пути клеток» для животных, Г. де Фриз сформулировал представление о различии зародышевых путей у животных и растений, которые он обозначил как *главный и побочный зародышевые пути*. «Первый соответствует представлению Вейсмана и относится в основном к животным. Второй, побочный, представляет собой последовательность клеточных поколений, которая у растительных объектов ведет к зародышевым клеткам через адвентивные почки. Под адвентивными почками понимались точки роста, возникающие в участках уже дифференцированной ткани» [7, с. 150]. Как будет показано ниже, суть различий в способах формирования клеток ЗП у животных и растений де Фриз сформулировал правильно, хотя эта точка зрения не стала общепринятой.

Схемы эмбрионального развития у животных и растений отличаются радикально. Эмбриогенез у растений, в отличие от животных, идет на протяжении всей их жизни, что нашло отражение в понятии «рекуррентная эмбриония», введенном Д'Амато [8]. Действительно, при семенном размножении начало новому растению дает единичная клетка (зигота или апозигота), из которой формируется растительный зародыш. Сформированный за-

родыш семенного растения (побег и корешок) не похож по своему строению на взрослое растение. В этом отношении растения коренным образом отличаются от животных, у которых сформированный эмбрион представляет собой почти точную, но уменьшенную копию взрослой особи. Эмбрио генезис у растений осуществляется не только в структурах завязей цветков, но реализуется неоднократно в ходе индивидуального развития как у однолетних, так и у многолетних растений. Новообразование органов и тканей (новых фитомер) осуществляется следующим образом: при вегетативном росте на верхушках осевых органов растений локализуются эмбриональные клетки (апикальные меристемы), из которых в течение жизни растения постоянно образуются новые ткани и органы (побеги, корни, листья, цветки). Новообразованные ткани и органы добавляются к уже ранее сформированным, так что различные части растительного мультивидуума являются разновозрастными, а самим растениям и их сообществам присуща ярусность.

Зародышевый путь и стволовые клетки растений. Вейсмановская концепция зародышевого пути клеток позволила осознать необходимость деления всех клеток тела на две функционально различные группы: соматические и генеративные, что в итоге привело к концепции стволовых клеток. Термин «стволовые клетки» введен в научный оборот в 1908 г. известным русским гистологом, профессором Военно-медицинской академии в Санкт-Петербурге А.А. Максимовым [9], но особую популярность эта концепция получила в наше время. Этот термин относят не только к клеткам зародышевого пути животных, но и к аналогичным клеткам растений. Он заменил ранее существующий термин «инициальные клетки» [10, 11].

Живой интерес к проблеме стволовых клеток кроется в неожиданной универсальности стволовых клеток млекопитающих, которые должны расширить возможности лечения некоторых неврологических и нейродегенеративных заболеваний человека, но вместе с тем существуют этические барьеры, неизбежно возникающие на пути использования стволовых клеток в медицинской практике. Стволовые клетки — это клетки-родоначальники в расту-

щих (обновляющихся) тканях животных и растений. Потери специализированных клеток после их естественной или возрастной гибели у животных восстанавливаются размножением и дифференцировкой стволовых, обладающих уникальной способностью конвертироваться в дифференцированные клетки любых типов. Это свойство называют *тотипотентностью* (лат. *totus* — целый). В полной мере тотипотентными у большинства животных являются сама зиготическая клетка и многоклеточные эмбриональные структуры, получаемые от ее непосредственного деления. Однако большая часть стволовых клеток взрослого млекопитающего *плюрипотентна* (лат. *plures* — многие). Они дают начало только ограниченному спектру дифференцированных клеток, так как оказалось, что стволовые клетки индивидуальны для каждой ткани, но в ее пределах развиваются в разных направлениях. Например, в кроветворной ткани млекопитающих из них дифференцируются эритроциты, лейкоциты или мегакариоциты [12]. Стволовые клетки, в отличие от соматических, способны к самоклонированию: после деления одна из дочерних клеток остается в стволовой линии, а другая дифференцируется в специализированную клетку.

В отличие от плюрипотентных стволовых клеток животных, стволовые клетки у растений остаются тотипотентными в течение всей жизни растения, даже если речь идет о многолетниках. Известно, что новые растения можно воспроизвести из небольшого черенка или кусочка ткани (вегетативное размножение), а в культуре *in vitro* даже из одной клетки. Например: «У бегонии из надрезов листа, положенного на землю, вырастает целое растение, приносящее цветы и семена, т.е. смертная, телесная плазма родит бессмертную носительницу наследственности» [4, с. 166]. До недавнего времени было немного известно о стволовых клетках растений и о том, как поддерживается их перманентная тотипотентность. Изучение стволовых клеток растений в последние годы активно проводится на арабидопсисе (*Arabidopsis thaliana*), и весьма вероятно, что механизмы поддержания стволовых клеток у арабидопсиса и других видов растений сходны.

История исследования стволовых клеток растений. Проведем не-

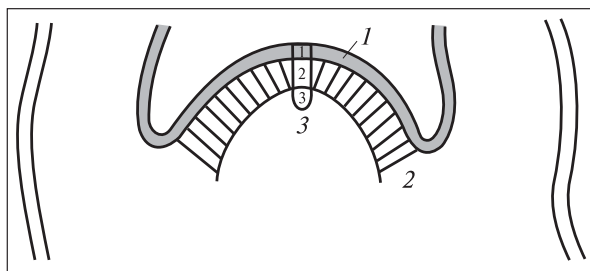


Рис. 3. Схематическое строение точки роста по Ганштейну: 1 – дерматоген, 2 – перилема, 3 – плерома (цит. по [13])

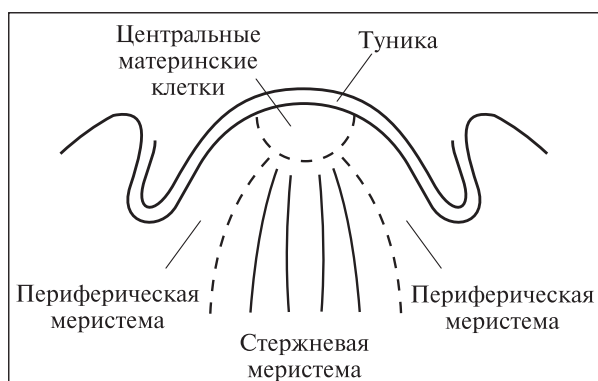


Рис. 4. Обобщенная схема распределения зон в апексе побега цветкового растения (цит. по [14])



Рис. 5. Схематическое изображение медиального среза корешка высших растений

большой экскурс в историю, поскольку в предыдущие два столетия вопросы морфо- и гистогенеза, т.е. инициации и формирования различных структур и тканей взрослого растения, вызывали повышенный интерес у исследователей. Еще в середине XIX в. была выдвинута гипотеза, согласно которой у высших растений начало росту всей оси побега дает лишь одна клетка – *инициальная*. Эта гипотеза оказалась

верной лишь для высших споровых и некоторых низших растений (теория Гофмейстера). Примерно в то же время Ганштейн установил, что у голо- и покрытосеменных растений в конусе нарастания активно делится не одна, а целая группа клеток [13, 14]. В 1868 г. им была выдвинута *теория гистогенов*, из которых состоит конус нарастания стебля (рис. 3): дерматоген – наружный гистоген, состоящий из одного слоя клеток и дающий начало эпидермису; перилема находится под дерматогеном, формирует кору и состоит из нескольких слоев клеток; плерома – внутренняя часть, создающая осевой цилиндр и сердцевину, где нет хорошо различимых слоев клеток [13, 15].

В дальнейшем были получены доказательства тому, что нет постоянной, применимой в отношении всех растений схемы взаимозависимости между «гистогенами» и возникающими из них тканями. Теория гистогенов Ганштейна была вытеснена теорией корпуса и туники Шмидта А. (1924 г.) [13], описывающей общий тип строения верхушки побега, согласно которой верхушечная меристема состоит из двух слоев – туники и корпуса. Туника (покров) – наружный слой, формирующий эпидерму и иногда еще 2–3 субэпидермальных слоя клеток первичной коры. Число слоев туники в пределах вида может меняться в зависимости от возраста растения, питания и других условий. Деления в ней происходят преимущественно антиклинально (перпендикулярно к плоскости). Клетки корпуса формируют частично первичную кору и весь центральный цилиндр, они делятся во всех плоскостях, т.е. как антиклинально, так и периклинально [15].

Позже классификацию меристематических зон стали осуществлять не по слоям или плоскостям деления, а по характеру расположения клеток в определенных зонах. На поверхности апекса расположено несколько слоев инициальных клеток, делящихся в основном антиклинально. Эта зона примерно соответствует тунике. Под инициальными расположена субапикальная зона материнских клеток, которые неоднородны по форме, вакуолизированы и имеют низкую частоту деления. Деление материнских клеток дает начало центральной и периферической зоне. Центральная зона дает начало стержневой меристеме – деления в этой

области идут в основном вдоль оси побега. Периферическая зона состоит из активно делящихся клеток и формирует периферическую меристему [14]. Схематическое изображение зонального распределения меристем представлено на рис. 4. Такое представление о структуре меристем с небольшими уточнениями сохраняется до сегодняшнего времени.

Что касается корня, то у высших растений верхушечные меристемы корня и побега имеют как черты сходства, так и различия. Во-первых, рост корня более единообразен, поскольку у корня не образуется боковых органов, и он не подразделяется на узлы и междоузлия; во-вторых, корень покрыт корневым чехликом, отсутствующим у апекса побега.

В середине XX в. исследователи обнаружили в кончике корня поперечный ряд активно делящихся инициальных клеток, из которых происходят все ткани корня и чехлика. Между этой активной зоной и корневым чехликом была найдена чашеобразная группа довольно инертных клеток – покоящийся центр (ПЦ) (рис. 5). Исследование этой группы клеток показало, что содержание ДНК у них низкое и синтез ДНК идет медленнее, чем в окружающих их клетках. Функция клеток ПЦ была в то время не ясна [13].

Появление меристем в раннем эмбриогенезе. Новое растение начинается с одной клетки (зиготы), которая растет в длину в соответствии с будущей апикально-базальной ориентацией зародыша. Первое деление зиготы всегда происходит в горизонтальной плоскости, в результате чего образуются апикальная (терминальная или дистальная) и базальная клетки (рис. 6, а). Из апикальной клетки впоследствии образуются основные части зародыша, а из базальной – подвесок (суспензор) [16]. На стадии 16-клеточного зародыша обнаруживается первый маркерный ген меристемы побега – ген WUSCHEL (WUS) (рис. 6, б). В дальнейшем клетки с экспрессией гена WUS участвуют в регуляции численности стволовых клеток и располагаются в небольшом регионе центральной части апикальной меристемы побега, называемой организационным центром (ОЦ) (рис. 6, в). На стадии 16-клеточного зародыша (рис. 4, б) выделяется гипофиз – крайняя клетка подвеска, дающая в

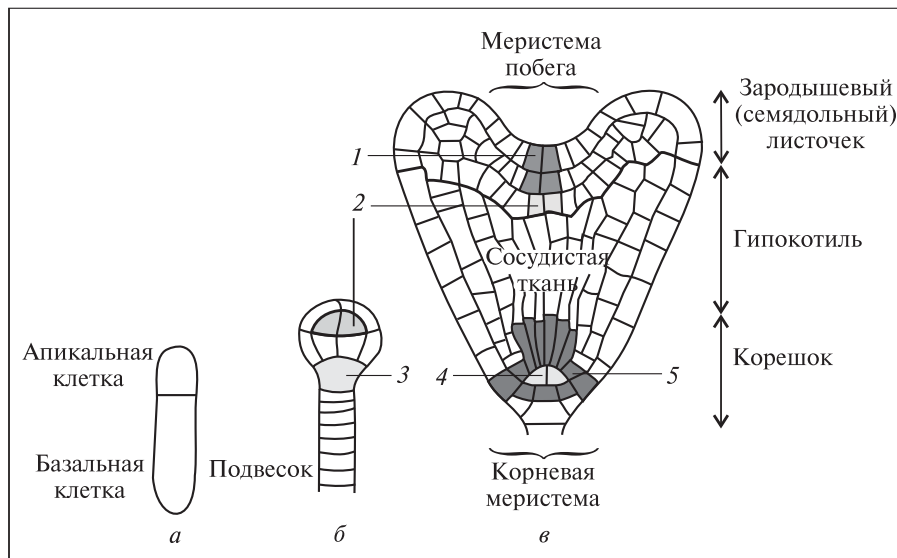
дальнейшем начало покоящемуся центру (ПЦ) корневой меристемы (аналог ОЦ у побега) (рис. 6, б, в). Полный план зародыша формируется к сердцевидной стадии. На этой стадии в меристеме побега начинает экспрессироваться ген CLAVATA 3 (CLV3) (рис. 6, в). Он является геном-маркером, хотя его функция несущественна для активности самих стволовых клеток [17].

Стволовые клетки в меристеме побега. Поддержание пула стволовых клеток внутри апикальной меристемы побега на протяжении всей жизни растения осуществляется сигналами, исходящими из нижележащих клеток (ОЦ) (рис. 6, в). Продукты активности генов CLV участвуют в подавлении транскрипции гена WUS в прилегающих клетках. Если число стволовых клеток становится слишком велико, то с помощью сигналов от CLV3 снижается экспрессия гена WUS в ОЦ, что приводит к сокращению числа стволовых клеток, снижению экспрессии гена CLV3 и увеличению экспрессии гена WUS. В итоге устанавливается отрицательная обратная связь между числом стволовых клеток и клетками ОЦ, которые динамично регулируют численность стволовых клеток [18]. Мутационные изменения генов CLV1, CLV2, CLV3 разрушают это равновесие, и в результате накапливается избыточное число стволовых клеток, что ведет к морфологическим изменениям: сокращается длина междоузлий, появляется фасциация побегов, возрастают число листьев и прилистников, число элементов в структурах цветков, размеры плодов и число семян [19].

В побегах стволовые клетки располагаются в верхней части центральной зоны (ЦЗ) верхушечной меристемы (рис. 7). Клетки, составляющие ЦЗ, слегка вакуолизированы и относительно редко делятся. Вокруг них расположена периферическая зона, состоящая из мелких, часто делящихся клеток. Ниже клеток ЦЗ находится защитная, или «риб»-зона (РЗ), клетки которой создают центральные ткани конуса нарастания [20].

Стволовые клетки в корневой меристеме. Стволовые клетки корня непосредственно прилегают к группе слабо делящихся клеток, которые имеют название покоящийся центр (ПЦ) (рис. 8). Они предотвраща-

Рис. 6. Развитие первичных меристем в раннем эмбриогенезе высших растений (цит. по [17]): *а* – стадия двухклеточного зародыша; *б* – стадия 16-клеточного зародыша; *в* – стадия сердцевидного зародыша; 1 – клетки с экспрессией WUS (организационный центр меристемы побега); 2 – стволовые клетки меристемы побега; 3 – гипофиз; 4 – покоящийся центр в корневой меристеме; 5 – стволовые клетки меристемы корня



ют дифференциацию стволовых клеток корня, но процесс самообновления стволовых здесь отличается от аналогичного процесса в меристеме побегов: в результате асимметричного деления стволовой клетки одна из дочерних, граничащая с ПЦ, остается стволовой, а другая отделяется от него и дифференцируется [20]. Таким образом, ПЦ действует как индуктивная ниша для стволовых клеток. В случае его разрушения прилегающие клетки вступают на путь дифференциации. Впервые ПЦ корня был обнаружен еще в 1958 г., но функция этой группы клеток не была выяснена [13].

Стволовые клетки в цветочной меристеме. Растения обладают уникальным свойством генерировать цветочные меристемы, что можно сравнить с процессом инициации первичных меристем в период развития зародыша. Цветочная меристема специализируется из пазушных верхушечных меристем побегов, стволовые клетки которых дают начало ограниченному числу цветочных органов. Одна из стволовых клеток смещается на периферию меристемы побега, закладывая тем самым цветочную меристему: эта клетка потеряет состояние стволовой, если окажется вытесненной из пролиферативного центра развивающегося цветка [17]. Цветочные меристемы формируются непосредственно из первичной меристемы побега, но при этом экспрессия регуляторов числа стволовых клеток (WUS и CLV3) у них не одинакова. Сущест-

венное различие между меристемами цветков и побегов (как первичной, так и вторичной) проявляется в том, что цветок – это орган с конечным типом роста, а меристема побега потенциально может генерировать неограниченное число фитомер. Конечный тип роста цветочных меристем находит отражение в формуле цветка: у любого вида растений цветок представлен строго определенным числом частей (чашелистиков, лепестков, тычинок и плодolistиков). Эти различия отражаются и на экспрессии генов: в меристеме побегов экспрессия гена WUS поддерживается неограниченно, в цветочной меристеме экспрессия этого же гена происходит только ограниченное время. В процессах дифференцировки клеток цветочных меристем у семенных растений возникают группы археспориальных клеток, дающих начало спорогенным микро- и макроспорцитам, которые конвертируются в генеративные клетки цветков, передающие в ходе двойного оплодотворения наследственный материал семенному поколению.

Таким образом, у растений стволовые клетки формируются на разных этапах жизненного цикла и в различных органах. Их свойства зависят как от местоположения, так и от назначения [21].

Зародышевый путь у растений и концепция неodarвинизма А. Вейсмана. Из концепций «зародышевой плазмы» и «зародышевого пути клеток» Вейсмана следовало, что по наследству передаются лишь изменения, локализуемые в

идиоплазме клеток ЗП, тогда как аналогичные изменения, локализуемые в идиоплазме соматических клеток, не могут быть переданы следующему поколению. По мнению Вейсмана, именно изменения в идиоплазме клеток ЗП представляют собой материальный субстрат для естественного отбора. Это позволило ему выдвинуть новую эволюционную концепцию, получившую название «неодарвинизм» [6]. Различия между неодарвинизмом и дарвиновской концепцией эволюции сводятся к двум позициям:

1) отбору, по сути, подвергаются не отдельные особи внутри вида, как полагал Дарвин, а клетки зародышевого пути родительских особей, способные переносить наследственные изменения особям дочернего поколения;

2) любые изменения в идиоплазме, происходящие в соматических клетках (в трофоплазме по терминологии Вейсмана), не могут быть переданы клеткам зародышевого пути, а следовательно, и особям следующего поколения.

Таким образом, вклад Вейсмана в теорию эволюции видов состоял в том, что, приняв дарвиновское положение о трансформации видов во времени на основе принципа естественного отбора наиболее приспособленных, он полагал: естественный отбор реализуется на клеточном (через клетки ЗП), а не на организменном уровне.

Неодарвинизм Вейсмана отрицал всякую возможность наследования любых изменений, возникающих в соматических клетках как животных, так и растений, т.е. в категорической форме был отвергнут постулат Ламарка о возможности наследования в дочерних поколениях признаков, приобретенных в онтогенезе родительскими особями. Со второй половины XX в. неодарвинизмом стали называть и современную синтетическую теорию эволюции – СТЭ (синтез дарвинизма, менделевской и популяционной генетики), согласно которой наследование признаков, приобретенных родительскими особями в ходе онтогенеза, невозможно в дочерних поколениях, если не относить к таковым признаки, контролируемые мутациями генов в клетках зародышевого пути животных и растений.

Принимая во внимание структуру тела животных в онтогенезе (ранняя специализация

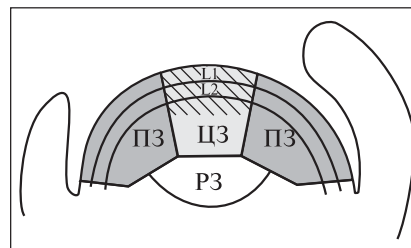


Рис. 7. Схематическое изображение верхушечной меристемы побега (цит. по [20]): ПЗ – периферическая зона, ЦЗ – центральная зона, РЗ – защитная или риб-зона; L1-L2 – гистогенные слои, дающие начало эпидермису и субэпидермальному слою; штриховкой обозначено примерное расположение стволовых клеток

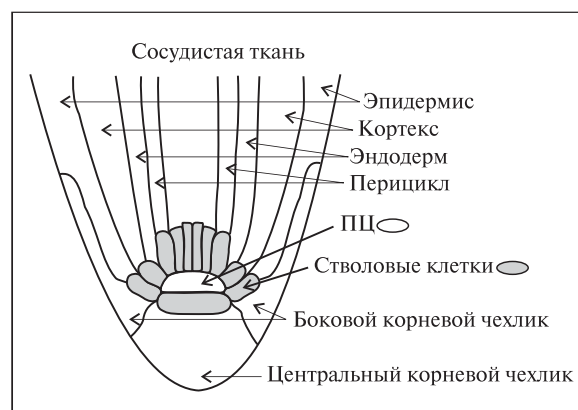


Рис. 8. Схематическое изображение строения кончика корешка высших растений (цит. по [20])

ция клеток зародышевого пути в эмбриогенезе), осуществить прямую передачу наследуемых изменений от соматических к половым клеткам у животных невозможно. Совершенно иная картина рисуется при рассмотрении наследования изменений, происходящих в идиоплазме соматических клеток у растений. Эти различия вытекают из архитектоники растительных организмов и свойств их соматических клеток: а) фитомерная организация растительных мультивидаумов (рис. 2); б) тотипотентность стволовых клеток в течение всей жизни растения; в) способность дифференцированных (соматических) клеток конвертироваться в стволовые и, таким путем, наследовать те изменения, которые были получены ими в их бытность соматическими клетками.

Проиллюстрируем перечисленные свойства растительных организмов несколькими хорошо

известными примерами из области экспериментальной ботаники и генетики.

Нуцеллярная или интегументальная эмбриония. Многие виды растений относятся к категории агамных, у которых новые семена завязываются без участия отцовского родителя (однородительская форма семенной репродукции). Одна из форм агамоспермии – спорофитная, при которой зародыши семян образуются из соматических клеток тканей нуцеллуса или интегументов [22]. Очевидно, что изменчивость признаков в семенных потомствах таких видов растений должна быть связана только с изменчивостью, наблюдаемой в соматических клетках цветков. У агамных видов со спорофитной агамоспермией зародышевый путь клеток связан исключительно с соматическими клетками растений. Поэтому изменчивость, наблюдаемая в популяциях агамных видов растений со спорофитной агамоспермией, связана исключительно с изменчивостью соматических клеток, из которых формируются ткани цветков и семена.

Почковые вариации или спорты. Связь зародышевого пути клеток с соматическими клетками особенно наглядна у вегетативно размножаемых растений. Как свидетельствуют ботанические исследования, склонность к вегетативному способу репродукции выявлена у примерно 68 % видов растений умеренных широт [22]. Этот способ репродукции присущ и многим культурным растениям, по которым длительное время ведется селекция. «Растения, размножаемые посредством вегетативных структур, таких, как корневище или столоны, фенотипически и генетически идентичны как друг другу, так и своей родительской форме. ... Древние аграрии понимали преимущества точности воспроизведения потомков, репродуцируемых вегетативным способом, увековечив выдающиеся клоны ямса, бананов и других вегетативно размножаемых растений, которые были взяты для культивирования из природы. ... Превосходство клонального размножения, по сравнению с семенным, было очевидным для наших предков, и данные археологии это показывают – практика клонального размножения растений была обычной в юго-западной Азии в эпоху позднего палеолита, т.е. около 13 000 лет назад» [23, с. 2, пер. автора].

При вегетативном размножении, как и при половом, в растительных популяциях может наблюдаться наследуемая изменчивость. Наследственная изменчивость отдельных побегов растений была в свое время обозначена термином «почковые вариации». Суть ее сводится к тому, что с определенной частотой появляются побеги, имеющие резкие отличия по морфологии от других побегов того же самого растения, и эти изменения воспроизводятся в дочерних поколениях. «Истинной особью, новым поколением, является образующийся из почки побег. Дарвин указал, что изменчивость должна здесь обнаруживаться в появлении новых свойств у отдельных побегов. Это явление он назвал *почковой вариацией*, почковой изменчивостью, т.е. появление, например, на дереве отдельной ветки с темно-красными листьями (как, например, у кровавого бука) или появление на дереве персика ветви с гладкими, а не пушистыми, как это обычно для персика, плодами (нектарины) и т.д.» [4, с. 169].

Аналогичные наблюдения на большом ботаническом материале были в конце XIX в. обобщены русским ботаником С.И. Коржинским и обозначены термином «гетерогенезис» [24]. Так был назван способ происхождения новых форм растений или даже новых видов, возникающих не путем накопления мелких изменений в ходе филогенезиса вида, а сальтационным путем – одномоментно, резким скачком. При этом вся организация у вновь возникшей формы (вида) построена по новому образцу, более или менее резко отличающемуся от организации родительского(их) растения(й). Гетерогенетические изменения, как полагал автор, передаются потомству, давая начало новым расам растений. Описание большого числа примеров, отнесенных к феномену гетерогенетической изменчивости, позволили Коржинскому стать основоположником учения о наследственной или мутационной изменчивости признаков у растений. Два годами позже де Фризом предложен термин «мутация», обозначающий наследуемую изменчивость признаков у растений и распространенный позже и на почковые вариации (почковые мутации) [25]. «При половом размножении почковые мутации передаются потомству только в том случае, если изменение

затронуло не менее двух внешних слоев конуса нарастания почки» [7, с. 250]. В приведенных примерах возникновение новых морфотипов осуществляется за счет наследуемых изменений, возникающих не в идиоплазме генеративных, а в идиоплазме соматических клеток. Эти изменения наследуются как в вегетативных, так и генеративных поколениях растений.

Эндополиплоидия и стволовые клетки. Как следует из описания стволовых клеток растений, судьба отдельной клетки и ее роль в онтогенезе детерминируются ее топографией, т.е. реальным положением клетки в апикальной зоне растения, а не ее предшествующей «историей». Впервые это предположение было высказано Вохтингом (Vochting) еще в XIX в. [26]. Различные причины могут вызвать разрушение организационного центра побега или покоящегося центра в корне, что ведет к дедифференцировке прилегающих к этому центру соматических клеток. Нередко подобные деструктивные события не останавливают дальнейший рост побега, хотя именно стволовые клетки апикальных меристем обеспечивают непрерывность роста растения в целом. Утрата апексом стволовых клеток приводит к тому, что другие клетки меристем способны их заменить, и структура точки роста восстанавливается. Если разрушены все клетки точки роста, то из соседних клеток может возникнуть новая точка роста со всеми необходимыми элементами, включая и стволовые клетки.

Таким образом, растения обладают дополнительными (по сравнению с животными) источниками наследственной изменчивости. Это относится к превращению дифференцированных клеток стебля в стволовые, что может приводить в цветочные меристемы и семенные поколения такие наследственные изменения, которые первоначально возникли в идиоплазме соматических клетках. Например, если в цветочной меристеме стволовой клеткой случайно становится клетка с удвоенным числом хромосом в ядре, то это с неизбежностью приведет к появлению микро- или мегаспор с соматическим числом хромосом в ядрах. В этой связи уместно упомянуть такое широко распространенное у растений явление, каковым является эндополиплоидия клеточных популяций, обозначаемая терминами миксо-

плоидия [7], или «эпигеномная изменчивость» [27]. Термин «миксоплоидия» обозначает феномен, когда в клеточной популяции одновременно встречаются клетки разного уровня ploидности. Тетра- и полиплоидные клетки у растений возникают в норме из диплоидных клеток эндомитотическим путем: репродукция хромосом не сопровождается кариокинезом.

Миксоплоидия широко распространена в мире растений: в начале XX века она была описана в 20 ботанических родах, а впоследствии этот список постоянно расширялся и ныне, вероятно, трудно найти такие ботанические виды, где бы ее нельзя было встретить [8, 28–30]. Эндотетраплоидные клетки часто обнаруживаются в различных тканях диплоидных видов растений. Соматическая эндополиплоидия обычно встречается в клетках запасных тканей, но нередки случаи, что такие клетки (0–15 %) встречаются и в точках роста недифференцированных клеток (верхушечные меристемы) [8, 31, 32]. Эндополиплоидная клетка в зависимости от ее топологии в апексе может попасть в пролиферативный центр меристемы и получить свойства стволовой клетки. При этом можно получить полиплоидный побег или же в случае ее попадания в ткань цветочных меристем можно наблюдать образование у диплоидных растений микро- и мегаспор с соматическим числом хромосом. Гаметическая диплоидия — довольно распространенный феномен в мире растений и описана у большого числа ботанических видов [33–36].

Эндополиплоидия — эффективный метод создания исходного материала для селекции растений. Спонтанное возникновение эндополиплоидных клеток в апикальных точках роста использовал в 20-х годах прошлого столетия датский генетик Йоргенсен для получения побегов с удвоенным числом хромосом у растений рода *Solanum* [37]. С этой целью он удалял (прищипывал) верхушки и пазушные почки у молодых побегов и уже через некоторое время на месте повреждения возникали новые побеги, часть из которых оказывались тетраплоидными. Декапитация верхушек побегов и получение из миксоплоидных популяций клеток растений с удвоенным числом хромосом в 20–30-е годы получило название

«метод раневой полиплоидии». Вот как описывал этот метод Г.Д. Карпеченко: «Датский генетик Йоргенсен (Jørgensen) показал, что образование побегов с удвоенным набором хромосом у растений можно вызвать экспериментально. Он работал с томатами, черным пасленом и гибридом *Solanum nigrum* × *S. luteum*. У молодых растений, имеющих 4–6 листьев, обрезали верхушку стебля и удаляли пазушные почки; через некоторое время на месте среза стебля образовывался каллюс — наплыв, и закладывались придаточные почки, из которых развивались побеги, причем часть этих побегов, иногда до 10 %, оказывались тетраплоидными. С помощью этого метода он получил несколько десятков тетраплоидных томатов и пасленов и превратил стерильный диплоидный гибрид *Solanum nigrum* × *S. luteum* в плодовой и константный тетраплоидный» [38, с. 78].

Кроме декапитации побегов, в 30-е годы XIX в. проводили обработку растений различными физическими и химическими веществами, вызывающими эндополиплоидию в различных тканях растений. Г.Д. Карпеченко описывает опыты Де Моля: «Применяя воздействие температуры на гиацинты, тюльпаны (цветы выращивали при повышенной температуре) и вызывая быстрое развитие растений, он получал половые клетки с удвоенным или учетверенным набором хромосом» [38, с. 71]. Сотрудник ВИР А.И. Лусс в обзоре, посвященном вегетативным мутациям, писал: «На примере клеверины и гороха показано, что тетраплоидные клетки в массе возникают в растительных опухолях, вызываемых инъекцией разных химических веществ (муравьиная, молочная, виннокаменная, янтарная кислоты...). Подобное явление наблюдается в галлах и опухолях, вызываемых личинками насекомых и всякими паразитами. ... В частности, *Bacterium tumefaciens* вызывает образование тетраплоидных клеток у сахарной свеклы ... табака ... помидора. Метод заражения *Bacterium tumefaciens* оказался настолько эффективным, что в настоящее время он начинает применяться для получения 4-х рас у самых различных растений» [28, с. 269].

Метод «раневой полиплоидии» в течение целого десятилетия оставался наиболее эффек-

тивным экспериментальным методом получения автополиплоидов для селекционных целей. Только после открытия в конце 30-х годов XIX в. колхицина, для получения растений с удвоенным числом хромосом стали использовать этот растительный алкалоид [39]. С тех пор и поныне колхицин широко используется для получения экспериментальных авто- и аллополиплоидных форм растений.

Если предыдущие примеры свидетельствовали о распространенности эндополиплоидии у растений *in vivo*, то введение растительных тканей в культуру *in vitro* показало, что каллусные ткани изначально представляют собой миксоплоидную популяцию клеток. Различная плоидность клеток в каллусах соответствует миксоплоидности клеточных популяций в исходных тканях растений, вводимых в культуру [30, 40]. Миксоплоидными являются не только культивируемые клетки каллусных тканей, но и регенерируемые из культуры растения. В культуре *in vitro*, так же как и *in vivo*, ствольные клетки формируются из пула соматических клеток, давая растения-регенеранты с различным средним числом хромосом в ядрах (эпигеномная изменчивость).

Заключение. Современной концепции ствольных клеток предшествовали концепции зародышевого пути А. Вейсмана для животных и Г. де Фриза для растений, позволившие разделить клетки тела на две функциональные группы — соматические и генеративные. Схемы зародышевых путей клеток животных и растений отличаются радикально: животным особям присущ одноразовый механизм дифференцировки генеративных тканей, тогда как растительным мультивидуумам присущ многообразный механизм формирования этих тканей. Судьба отдельной клетки и ее роль в онтогенезе растения детерминируются ее топографией в апикальной зоне, а не ее предшествующей историей, поэтому любая соматическая клетка, оказавшаяся в апикальной зоне роста, может приобрести статус ствольной. Существенным различием между животными и растениями является то, что у растений ствольные клетки остаются тотипотентными в течение всей жизни растения, тогда как у животных большинство ствольных клеток плюрипотентны. У растений они участвуют в формировании не толь-

ко различных типов тканей и органов мультивидуума, но и новых организмов. Растениям присущ дополнительный источник наследственной изменчивости по сравнению с животными: «превращение» дифференцированных клеток в стволовые. Это привносит в цветочные меристемы и семенные поколения наследственные изменения, которые первоначально возникли в идиоплазме соматических клеток.

Работа финансировалась программой фундаментальных исследований РАН «Динамика генофондов растений, животных и человека».

SUMMARY. The Weisman's conception of germ track is considered in historical context focusing on fundamental differences among germ tracks in animals and plants. Differentiation of animal germ track cells occurs once whereas in plant ontogenesis this process is multiply realizing (a concept of recurrent embryony). Fundamental differences in morphogenesis and embryogenesis of animals and plants as well as the differences in the properties of somatic and stem cells provide plants with special and additional modes of variability and evolution which are absent in animals.

РЕЗЮМЕ. В історичному контексті розглянуто концепцію А. Вейсмана щодо зародкового шляху у тварин і рослин та підкреслено фундаментальні відмінності у способах формування клітин зародкового шляху у тварин та рослин. У тварин диференціація клітин зародкового шляху здійснюється одноразово на початку ембріогенезу, тоді як у вищих рослин цей процес реалізується багаторазово протягом всього життя рослин. Фундаментальні відмінності у морфоті ембріогенезі у тварин і рослин, а також відмінності у властивостях соматичних та стовбурових клітин забезпечують рослинам особливі шляхи спадкової мінливості і еволюції, які відсутні у тварин.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Соболев Д.Н.* Начала исторической биогенетики. — Киев : Гос. изд-во Украины, 1924. — 204 с.
2. *Биологический энциклопедический словарь.* — М.: Сов. энцикл., 1989. — 864 с.
3. *Цвелев Н.Н.* О концепции фитонизма и ее значении для морфологии растений // Бот. журн. — 2005. — **90**, № 3. — С. 297–303.
4. *Тимирязев К.А.* Исторический метод в биологии. Соч. Т. 6. — М.: Сельхозгиз, 1939. — 238 с.
5. *Гайсинович А.Е.* Зарождение и развитие генетики. — М.: Наука, 1988. — 424 с.
6. *Вейсман А.* Лекции по эволюционной теории. — М.: Издание М. и С. Собашниковых, 1905. — 506 с.
7. *Ригер Р., Михаэлис А.* Генетический и цитогенетический словарь. — М.: Колос, 1967. — 607 с.
8. *D'Amato F.* Cytogenetics of plant cell and tissue culture and their regenerates // CRC Crit. Rev. Plant Sci. — 1985. — **3**, № 1. — P. 73–112.
9. *Хлопин Н.Г.* Профессор А.А. Максимов (некролог) // Рус. арх. анатомии, гистологии и эмбриологии. — 1929. — **8**, вып. 1. — С. 3–6.
10. *Дудка И.А., Вассер С.П., Голубинский И.Н., Шеляг-Сосонко Ю.Р., Блюм О.Б. и др.* Словарь ботанических терминов. — Киев : Наук. думка, 1984. — 308 с.
11. *Stewart R.N., Denmen H.* Determination of number and mitotic activity of shoot apical initial cells by analysis of mericlinal chimeres // Amer. J. Bot. — 1970. — **57**. — P. 816–826.
12. *McKay R.* Stem cells — hype hope // Nature. — 2000. — **406**. — P. 361–364.
13. *Синнот Э.* Морфогенез растений. — М: Изд-во иностр. лит-ры, 1963. — 603 с.
14. *Уоринг Ф., Филлипс И.* Рост растений и дифференцировка. — М.: Мир, 1984. — 512 с.
15. *Хржановский В.С.* Органография и размножение // Курс общей ботаники. — М.: Высш. шк., 1976. — С. 111–243.
16. *Поддубная-Арнольди В.А.* Цитоэмбриология покрытосеменных растений. Основы и перспективы. — М.: Наука, 1976. — 508 с.
17. *Weigel D., Jurgens G.* Stem cells that make stems // Nature. — 2002. — **415**. — P. 751–753.
18. *Gross-Hardt R., Laux T.* Stem cell regulation in shoot meristems // J. Cell Sci. — 2003. — **116**, № 9. — P. 1659–1666.
19. *Мартынов В.В., Цветков И.Л., Хавкин Э.Е.* Ортологи гена арабидопсиса CLAVATA1 у культурных форм *Brassicaceae* // Онтогенез. — 2004. — **35**, № 1. — С. 41–46.
20. *Bdurlle I., Laux T.* Apical meristem: the plant's fountain of youth // Bioessays. — 2003. — **25**, № 10. — P. 961–970.
21. *Батыгина Т.Б., Рудский И.В.* Роль стволовых клеток в морфогенезе растений // Докл. Академии наук. Общая биология. — 2006. — **410**, № 5. — С. 702–704.
22. *Richards A.J.* Plant Breeding Systems. — London : George Allen & Unwin (Publishers) Ltd., 1986. — 530 p.
23. *Allard R.W.* History of plant population genetics // Ann. Rev. Genet. — 1999. — **33**. — P. 1–27.
24. *Коржинский С.И.* Гетерогенезис и эволюция. К теории происхождения видов // Зап. Императ. Академии наук. — 1899. — Сер. VIII, Т. IX, № 2. — С. 1–94.
25. *Vries H.* Die Mutationstheorie. Bd. 1. Die Entstehung der Arten durch Mutation. — Leipzig, 1901. — 648 p.
26. *Poethig S.* Genetic mosaics and cell lineage analysis in plants // Trends in Genet. — 1989. — **5**, № 8. — P. 273–277.
27. *Оленов Ю.М.* Эпигеномная изменчивость // Онтогенез. — 1970. — **1**, № 1. — С. 10–16.
28. *Лусс А.И.* Вегетативные мутации // Теоретические основы селекции растений. Общая селекция. Т.1. — М.; Л.: Госсельхозиздат, 1935. — С. 215–292.

29. *Pantulu J.V., Narasimha Rao G.L.* Genetically controlled chromosome numerical mosaicism in pearl millet // Proc. Ind. Acad.Sci. – 1977. – **86** B(1). – P. 15–22.
30. *Кунах В.А.* Геномная изменчивость соматических клеток растений и факторы, регулирующие этот процесс // Цитология и генетика. – 1980. – **14**, № 1. – С. 73–81.
31. *Maletskaya S.S., Kolodiazhnaya J.S.* Influence of the mode of plant reproduction on the polysomaty level of cell population on the example of sugar beet // Biodiversity and Dynamics of Ecosystems in North Eurasia : Proc. First International conf. – Novosibirsk, 2000. – P. 60–62.
32. *Юданова С.С.* Миксоплоидия клеточных популяций сахарной свеклы и ее связь с репродуктивными признаками : Дис. ... канд. биол. наук. – С.–Петербург, ВИР, 2004. – 108 с.
33. *Сухарева Н.Б.* Значение нередукции гамет у *Fragaria* // Апомиксис у растений и животных. – Новосибирск : Наука, 1978. – С. 158–170.
34. *Малюта Э.Н.* Получение мейотических тетраплоидов сахарной свеклы с помощью мутации, приводящей к образованию нередуцированных гамет // Генетика сахарной свеклы. – Новосибирск : Наука, 1984. – С. 161–170.
35. *Veronesi F., Mariani A., Bingham T.* Unreduced gametes in diploid *Medicago* and their importance in alfalfa breeding // Theor. Appl. Genet. – 1986. – **72**. – P. 37–41.
36. *Малецкий С.И., Колодяжная Я.С.* Генетическая изменчивость в популяциях соматических клеток и ее влияние на репродуктивные признаки растений // Усп. соврем. биологии. – 1999. – **119**, № 2. – С. 128–143.
37. *Jurgensen C.* The experimental formation of heteroploid plants in the genus *Solanum* // J. Genet. – 1928. – **19**. – P. 133–211.
38. *Карпеченко Г.Д.* Успехи генетики в области формообразования // Достижения и перспективы в области прикладной ботаники, генетики и селекции. – Л.: Изд-во ВИР, 1929. – С. 71–86.
39. *Blakeslee A.F., Avery A. G.* Methods of inducing chromosome doubling in plants // J. Heredity. – 1937. – **28**, № 6. – P. 393–411.
40. *Левенко Б.А.* Культура клеток и тканей в исследованиях по полиплоидии // Теоретические и практические проблемы полиплоидии. – М.: Наука, 1974. – С. 115–123.

Поступила 26.06.06