

УДК 581.14

ЗАВИСИМОСТЬ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ ОТДЕЛЬНЫХ ПЕРИОДОВ МИТОТИЧЕСКОГО ЦИКЛА ОТ ГОЛОПЛОИДНОГО СОДЕРЖАНИЯ ДНК В АПИКАЛЬНЫХ МЕРИСТЕМАХ КОРНЕЙ

© 2022 г. Н. В. Жуковская^а, *, В. Б. Иванов^а, **^а Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, ул. Ботаническая, 35, Москва, 127276 Россия

*e-mail: nataliazhukovskaya@mail.ru

**e-mail: ivanov_vb@mail.ru

Поступила в редакцию 07.04.2022 г.

После доработки 22.06.2022 г.

Принята к публикации 01.07.2022 г.

Анализируется зависимость продолжительности отдельных периодов митотического цикла от голоплоидного содержания ДНК, числа хромосом и среднего количества ДНК на одну хромосому для 64 видов. У диплоидов продолжительность митотического цикла и его периодов T_S и T_{G1} возрастала с увеличением голоплоидного содержания ДНК, а слабое возрастание продолжительности митоза и периода T_{G2} было недостоверным. Продолжительность суммы длительностей периодов T_{G1} , T_{G2} и митоза T_M возрастала с увеличением голоплоидного содержания ДНК, но не так резко, как всего цикла. У представителей порядков Asparalales и Liliales, отличающихся от других видов значительно большим голоплоидным содержанием ДНК и продолжительностями митотических циклов, эти корреляции были более выраженными и у них это наблюдалось для продолжительностей митоза T_M и периода T_{G2} . У полиплоидов, не относящихся к порядкам Asparalales и Liliales, только продолжительность митоза T_M слабо зависела от голоплоидного содержания ДНК, тогда как зависимости продолжительности всего цикла и его периодов не наблюдалось. Для полиплоидов видов из Asparalales и Liliales нет данных.

Ключевые слова: митотический цикл, периоды, голоплоидное содержание ДНК, корень

DOI: 10.31857/S047514502205007X

ВВЕДЕНИЕ

При изучении разных видов было показано, что продолжительность митотических циклов (T_C) в апикальных меристемах корней возрастает с увеличением голоплоидного содержания ДНК (C_{val}). Впервые на это обратили внимание Van't Hof и Sparrow (1963), изучив корни 6 видов, что с увеличением C_{val} возрастает T_C . Потом это было подтверждено, как при изучении нескольких видов в одной лаборатории (Van't Hof, 1965; Evans, Rees, 1971; Nagl, 1974, 1978; Davies, Rees, 1975; Kidd et al. 1987; Olszewska et al., 1989), так и при сравнении результатов разных исследователей для отдельных видов при одной и той же температуре (Иванов 1978, 2011; Francis et al. 2008, Šimová, Herben, 2011). Такие исследования проводились на различных видах однодольных и двудольных травянистых покрытосеменных, среди которых следует выделить растения с преимущественно большим содержанием ДНК из порядков Asparagales и Liliales, у которых продолжительность митотических циклов значительно длиннее, чем у других растений.

Удлинение цикла с увеличением C_{val} рассматривается как одно из проявлений нуклеотипического эффекта, который выражается в том, что с увеличением C_{val} происходит удлинение митотических циклов, продолжительности митоза и мейоза, минимальной продолжительности генеративного периода и интенсивности различных физиологических процессов (Bennett, 1971, Иванов, 1978, Шереметьев и др., 2011, Greilhuber, Leitch, 2012).

Механизм удлинения митотического цикла с увеличением C_{val} нельзя считать выясненным, несмотря на предложенные гипотезы (Francis et al., 2008).

Остается мало изученным происходит ли удлинение цикла с увеличением C_{val} только ли в результате удлинения S -периода (T_S) периода или удлинения и других периодов митотического цикла (T_{G1} и T_{G2}). Решение этой задачи было целью данной статьи. Эта проблема остается пока еще мало изученной.

Van't Hof (1965) показал четкую зависимость от C_{val} продолжительности T_S периода в корнях

7 видов (*Allium cepa*, *Allium fistulosum*, *Allium tuberosum*, *Crepis capillaris*, *Impatiens balsamina*, *Lycopersicon esculentum*, *Tradescantia paludosa*). Анализ данных этой статьи показал, что продолжительность остальных периодов цикла слабее коррелировала с величиной C_{val} . Evans et al. (1972), изучив 17 видов (при этом сюда входили 5 видов, которые исследовал Van't Hof), показали, что с увеличением C_{val} , T_C возрастает резче, чем продолжительность периода T_S . Они не обнаружили корреляции между продолжительностями цикла и продолжительностью периода T_{G1} и T_S . Kidd et al. (1987) изучив циклы в корнях 8 видов (*Aegilops umbellulate*, *Hordeum vulgare*, *Oryza saliva*, *Pennisetum americanum*, *Secale cereale*, *Tulipa kaufmanniana*, *Trilicum monococcum*, *Zea mays*), показали, что продолжительность T_S периода коррелирует с C_{val} , а продолжительности T_{G1} и T_{G2} периодов не коррелируют. Однако, они обращают внимание на то, что у 7 из изученных видов, не относящихся к порядкам Asparagales и Liliales T_C были близки (10–14 ч) и значения C_{val} были от 0.4 до 8.6 пг. У них не было достоверной корреляции между продолжительностью T_S периодом и C_{val} . У одного вида, относящегося к порядку Asparagales, *Tulipa kaufmanniana* T_C была значительно длиннее (22.6 ч), а значение C_{val} 22.6 пг. Именно этот один вид обеспечивает наличие заметной корреляции между продолжительностью T_S и C_{val} . Однако, продолжительности периодов T_{G1} и T_{G2} даже для всех видов не зависели от C_{val} . Šímová и др. (2011) не обнаружили корреляций между T_{G1} и T_{G2} периодами, проанализировав опубликованные данные для 7 видов, но нашли корреляцию между T_S периодом и C_{val} , сопоставив опубликованные данные для 21 вида. Mickelson-Young и др. (2016) на нескольких видах показали, что длительность T_S периода возрастала с увеличением C_{val} , но не так резко, как содержание ДНК. Они предположили, репликация ДНК происходит в отдельных репликациях, многие из которых могут воспроизводиться одновременно. Поэтому продолжительность T_S периода может не сильно зависеть от размера генома.

Таким образом, опубликованные данные не многочисленны и не дают однозначного ответа на вопрос о том, как зависят продолжительности отдельных периодов митотического цикла от C_{val} .

В данной статье анализируется зависимость продолжительности отдельных периодов митотического цикла от C_{val} . Зависимость T_C от C_{val} изучена при анализе опубликованных данных для 64 видов, что позволяет более определенно оценить зависимость продолжительности отдельных периодов цикла от C_{val} . Кроме того, эти данные позволяют проанализировать корреляции между продолжительностью отдельных периодов митотического цикла в апикальных меристемах кор-

ней. В статье анализируется также, как зависят продолжительности отдельных периодов цикла от числа хромосом (N_{chr}) и среднего количества ДНК на одну хромосому (C_{val}/N_{chr}), что ранее не изучалось. Шереметьев и др. (2011) обратили внимание на то, что анализ зависимости T_C от C_{val} , как это было сделано Francis et al., 2008 не удачен, и более правильно искать корреляции между продолжительностью цикла и средним содержанием ДНК в хромосоме, что ранее никем не было сделано.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В статье анализируются опубликованные данные о продолжительности митотических циклов (T_C), полученных тимидиновым методом при анализе кривых меченых митозов, и их отдельных периодов в апикальных меристемах корней разных видов при температуре $22 \pm 2^\circ\text{C}$. Данные представлены в табл. 1. В нее включены данные для видов, у которых кроме T_C была бы определена продолжительность хотя бы одного периода цикла. Для некоторых видов имеются данные нескольких независимых определений. В этих случаях в табл. 1 даны средние значения. В подавляющем большинстве случаев результаты расходятся незначительно в пределах 10–15%, что близко к точности отдельных определений (анализ их разброса дан нами в статье Zhukovskaya et al., 2018). В табл. 1 также приведены также данные о C_{val} , числе хромосом и плоидности, которые были взяты из Plant Cvalue base data (Leitch et al., 2019), издаваемой Ботаническим садом Кью (Англия).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Продолжительность митотических циклов и их периодов. В табл. 2 представлены данные о том, как варьируют в апикальных меристемах корней разных видов продолжительности всего цикла (T_C), митоза (T_M) отдельных периодов цикла (T_{G1} , T_S , T_{G2}). Величины T_C и C_{val} существенно выше у изученных представителей порядков Asparagales и Liliales, чем у видов из других семейств. Об этом можно судить на основании всех опубликованных данных о T_C (Grif et al., 2002; Francis et al., 2008) и C_{val} (Leitch et al., 2019). Это подтверждают и наши неопубликованные данные. Кроме того, возрастание T_C и увеличением C_{val} происходит более резко при больших значениях C_{val} , чем при более низких, наблюдающихся у остальных изученных растений. Это видно и на рис. 1а, 1б в данной статье, о которых пойдет речь ниже. Поэтому мы будем отдельно анализировать данные для видов из порядков Asparagales и Liliales и других видов. T_C были значительно выше у представителей порядка Liliales (48.2 ± 12.5 ч (от 1.8 до 120 ч)), чем у остальных видов (13.4 ± 0.57 ч (от 6 до 27.4 ч)). Продол-

Таблица 1. Продолжительность митотического цикла (T_C) и отдельных его периодов (T_M, T_{G1}, T_S, T_{G2}), число хромосом (N_{chr}), количество ДНК на одну хромосому ($2C_{val}/N_{chr}$) и плоидность (n) у разных видов (64 вида) (по Grif V.G. et al. (2002) и Kuroki, Tanaka (1973) (*Rumex acetosa* L.))

Вид	Семейство	Плоид- ность n	C_{val} , n	Число хромосом N_{chr}	$2C_{val}/N_{chr}$	T_C , ч	T_M/T_C	T_{G1} , ч	T_{G1}/T_C	T_S , ч	T_S/T_C	T_{G2} , ч	T_{G2}/T_C	$T_C - T_M$
<i>Allium cepa</i> L.	Amaryllidaceae	2	17.9	16	2.24	15.82	0.12	2.73	0.18	8.19	0.51	3.36	0.22	7.63
<i>Allium fistulosum</i> L.	Amaryllidaceae	2	11.8	16	1.48	18.8				10.3	0.55			8.5
<i>Allium sativum</i> L.	Amaryllidaceae	2	16.2	16	2.03	21.8	0.15	3.65	0.15	10.9	0.51	5.5	0.23	10.9
<i>Bellevia romana</i> (L.) Swet	Asparagaceae	2	8.5	12	1.42	21	0.13	6	0.29	7.0	0.33	5.3	0.25	14.0
<i>Glycine max</i> (L.) Merr.	Fabaceae	2	1.14	40	0.06	8.6				2.8	0.33			5.8
<i>Lathyrus hirsutus</i> L.	Fabaceae	2	9.98	14	1.43	18.0		7.8	0.43	5.0	0.28			13.0
<i>Lathyrus angulatus</i> L.	Fabaceae	2	4.48	14	0.64	12.3		4.4	0.36	3.9	0.32			8.4
<i>Lathyrus articulatus</i> L.	Fabaceae	2	6.08	14	0.87	14.3		3.9	0.27	4.3	0.30			10.0
<i>Lathyrus latifolius</i> L.	Fabaceae	2	10.80	14	1.54	24.0				10.2	0.43			13.8
<i>Lathyrus odoratus</i> L.	Fabaceae	2	8.60	14	1.23	20.0				6.8	0.34			13.2
<i>Lathyrus tingitanus</i> L.	Fabaceae	2	9.05	14	1.29	16.8		6.3	0.38	5.3	0.32			11.5
<i>Pisum sativum</i> L.	Fabaceae	2	4.88	14	0.70	16.8	0.10	5.83	0.35	6.88	0.41	2.75	0.16	9.9
<i>Vicia faba</i> L.	Fabaceae	2	13.33	12	2.22	27.4	0.07	7.4	0.27	8.95	0.33	9	0.33	18.5
<i>Vicia faba</i> L. var. minor	Fabaceae	2	13.33	12	2.22	16.4		9	0.50	4.63	0.29	6	0.33	11.8
<i>Vicia sativa</i> L.	Fabaceae	2	2.25	12	0.38	13.2	0.08	2.3	0.17	4.62	0.34	5.23	0.43	8.6
<i>Coriandrum sativum</i> L.	Apiaceae	2	2.05	22	0.19	13.0				6.6	0.51			6.4
<i>Daucus carota</i> L.	Apiaceae	2	1.00	18	0.11	8.0	0.08	1.3	0.16	2.7	0.34	2.9	0.36	5.3
<i>Crepis capillaris</i> L.	Asteraceae	2	2.10	6	0.70	11.4		4	0.33	3.3	0.29	3	0.25	8.1
<i>Haploppappus gracilis</i> (Nutt.) D.R.Morgan & R.L.Hartm.	Asteraceae	2	2.05	4	1.03	11.8	0.13	1.9	0.17	5.25	0.44	2.6	0.21	6.6
<i>Helianthus annuus</i> L.	Asteraceae	2	2.43	34	0.14	12.0	0.14	4.5	0.36	5.95	0.51	1.5	0.12	6.1
<i>Lactuca sativa</i> L.	Asteraceae	2	2.43	18	0.29	10.0	0.15	1.7	0.17	4.9	0.49	1.9	0.19	5.1
<i>Impatiens balsamina</i> L.	Balsaminaceae	2	2.65	18	0.29	10.0	0.15			6.9	0.69			3.1
<i>Arabisopsis thaliana</i> (L.) Heynh.	Brassicaceae	2	0.17	10	0.03	8.5		1.7	0.20	2.8	0.33	4	0.47	5.7
<i>Melandrium album</i> (Mill.) Garcke	Caryophyllaceae	2	2.88	24	0.24	15.5				5.7	0.37			9.8
<i>Tradescantia paludosa</i> L.	Commelinaceae	2	18.05	12	3.44	19.1	0.13	3.62	0.18	10.7	0.56	2.56	0.14	8.4
<i>Luzula purpurea</i> Lowe	Juncaceae	2	4.30	6	1.43	22.0	0.14	6	0.27	4	0.18	9	0.41	18.0
<i>Tulipa kaufmiana</i> L.	Liliaceae	2	22.6	24	1.88	30.0	0.10	3	0.10	15.2	0.51	9	0.30	14.8
<i>Papaver nudicale</i> L.	Papaveraceae	2	1.75	14	0.25	10.0				5	0.50			5.0
<i>Papaver somniferum</i> L.	Papaveraceae	2	3.80	22	0.35	12.0				6	0.50			6.0
<i>Aegilops squarrosa</i> auct. (tauschii Coss.)	Poaceae	2	5.10	14	0.73	11.4	0.05	1.7	0.15	6.2	0.54	3	0.26	5.2
<i>Aegilops umbellulata</i> Zhuk.	Poaceae	2	5.05	14	0.72	10.7	0.04	2.5	0.23	4.2	0.39	3	0.28	6.5
<i>Avena pilosa</i> (Roem. & Schult.) Bieb.	Poaceae	2	4.74	14	0.68	8.9	0.19	0	0.00	4.3	0.48	2.9	0.33	4.6
<i>Avena strigosa</i> Schreb	Poaceae	2	4.00	14	0.57	9.8	0.18	2.5	0.26	3.6	0.37	2	0.20	6.2
<i>Festuca rubra</i> L.	Poaceae	2	4.73	42	0.23	16.2	0.15	3.5	0.22	6.6	0.41	3.4	0.21	9.6

Таблица 1. Окончание

Вид	Семейство	Плод- ность n	$C_{вал, ПП}$	Число хромосом	$2C_{вал}/Nchr$	$T_{C, Ч}$	$T_{M, Ч}$	T_M/T_C	$T_{G1, Ч}$	T_{G1}/T_C	$T_{S, Ч}$	T_S/T_C	$T_{G2, Ч}$	T_{G2}/T_C	$T_C - T_M$
<i>Haynaldia vilosa</i> (L.) Schur black seeds	Poaceae	2	5.35	14	0.76	9.5	1.5	0.16	2.7	0.28	2.9	0.31	2.4	0.25	6.6
<i>Haynaldia vilosa</i> (L.) Schur brown seeds	Poaceae	2	5.35	14	0.76	12.8	1.3	0.10	1.8	0.14	4.9	0.38	4	0.31	7.9
<i>Hordeum vulgare</i> L.	Poaceae	2	5.50	14	0.79	12.5	0.93	0.07	1.9	0.15	4.8	0.38	4.56	0.37	7.7
<i>Lolium perenne</i> L.	Poaceae	2	2.09	14	0.30	8.1	0.45	0.04	0.5	0.06	4.2	0.52	5	0.40	3.9
<i>Pennisetum americanum</i> (L.) Leeke	Poaceae	2	2.40	14	0.34	12.4	1.6	0.11	2.7	0.19	4.5	0.36	6.8	0.47	7.9
<i>Phalaris canariensis</i> L.	Poaceae	2	3.83	12	0.64	14.5	1.5	0.11	1.6	0.13	3.4	0.23	3.33	0.26	11.1
<i>Secale cereale</i> L.	Poaceae	2	8.28	14	1.18	14.6	0.8	0.07	2.8	0.24	6.77	0.48	3	0.27	7.8
<i>Triticum monocoecum</i> L.	Poaceae	2	2.73	14	0.89	11.6	1.8	0.10	3.8	0.21	5.25	0.45	6	0.33	6.4
<i>Phalaris canaminor</i> Retz.	Poaceae	2	4.50	28	0.32	18.0	1.8	0.10	3.8	0.21	6.4	0.36	6	0.33	11.6
<i>Zea mays</i> l	Poaceae	2	2.73	20	0.27	10.5	1.67	0.16	1.05	0.10	4.25	0.41	3.82	0.36	6.3
<i>Fagopyrum esculentum</i> Moench.	Polygonaceae	2	1.44	16	0.18	6.0	1.8	0.11	1	0.17	2.5	0.42	2.5	0.42	3.5
<i>Rumex thyrsiflorus</i> Fingerh	Polygonaceae	2	3.90	14	0.56	16.0	1.8	0.11	2.4	0.15	8	0.50	3.5	0.22	8.0
<i>Rumex acetosa</i> L.	Polygonaceae	2	7.1	16	1.76	15.5	1.8	0.11	1.5	0.09	2.8	0.18	3.5	0.22	12.7
<i>Nigella damascena</i> L.	Ranunculaceae	2	10.55	12	0.42	16.5	1.8	0.11	1.5	0.09	10.5	0.64	3.4	0.31	6.0
<i>Nicotiana plumbaginifolia</i> Viv.	Solanaceae	2	4.15	20	0.42	11.0	1.8	0.11	1.5	0.09	5.7	0.52	3.4	0.31	5.3
<i>Solanum lycopersicum</i> L. ssp. Cultum	Solanaceae	2	2.55	12	0.43	12.6	1.8	0.11	1.5	0.09	5.8	0.46	3	0.24	6.8
<i>Antirrhinum majis</i> L.	Scrophulariaceae	2	0.65	16	0.08	10.0	1.8	0.11	4	0.40	4.5	0.45	4	0.45	5.5
<i>Paris quadrifolia</i> L.	Trilliaceae	2	50.5	10	10.10	56.0	6.5	0.12	6.5	0.12	32	0.57	11	0.20	24
<i>Trillium canadensis</i> Kerl-Gawl	Trilliaceae	2	71.0	10	10.41	71.0	8.2	0.12	4.2	0.06	40.5	0.57	18	0.25	30.5
<i>Trillium grandiflorum</i> Salish	Trilliaceae	2	52.03	10	10.41	120.0	8.2	0.12	4.2	0.06	30	0.25	18	0.25	90
<i>Allium porrum</i> L.	Amaryllidaceae	4	29.3	32	1.83	18.0	0.2	0.02	1.05	0.06	7.9	0.43	8.5	0.50	10.1
<i>Brassica juncea</i> (L.) Czern.	Brassicaceae	4	1.53	36	0.09	12.0	0.2	0.02	2.7	0.23	5.5	0.46	3.5	0.29	6.5
<i>Triticum dicoccoides</i> (Koern.) Aar- onsohn	Poaceae	4	12.28	28	0.88	15.5	0.77	0.05	2.7	0.17	7.6	0.49	4.4	0.28	7.9
<i>Triticum timopheevi</i> (Zhuk.) Zhuk.	Poaceae	4	11.30	28	0.81	15.0	0.83	0.06	1.3	0.09	7.5	0.50	5.4	0.36	7.5
<i>Triticum turgidum</i> (durum) Desf.	Poaceae	4	12.66	28	0.90	12.3	0.75	0.06	3.3	0.27	5.5	0.45	4.3	0.35	6.8
<i>Nicotiana tabacum</i> L.	Solanaceae	4	5.85	28	0.42	12.5	1.7	0.14	3.3	0.27	5.0	0.40	2.0	0.16	7.5
<i>Papaver orientale</i> L.	Papaveraceae	6	8.93	42	0.43	16.0	2.4	0.22	3.3	0.30	9	0.56	0.5	0.05	7.0
<i>Avena sativa</i> L.	Poaceae	6	13.23	42	0.63	11.0	2.4	0.22	3.3	0.30	4.8	0.44	0.5	0.05	6.2
<i>Triticum aestivum</i> L.	Poaceae	6	17.30	42	0.82	13.3	2	0.15	1.63	0.12	6.5	0.49	3.8	0.28	6.8
<i>Trillium rhombiflorum</i> Kom	Trilliaceae	6	111.5	30	7.43	110.0	2	0.15	25	0.23	53.3	0.48	22	0.20	56.7

Таблица 2. Средняя величина, ошибка, минимальное и максимальное значение продолжительности митотического цикла (T_C), его отдельных периодов (T_M , T_{G1} , T_S , T_{G2}), частей периодов (T_M/T_C , T_{G1}/T_C , T_S/T_C , T_{G2}/T_C), числа хромосом (N_{chr}), среднее количество ДНК на одну хромосому ($2C_{val}/N_{chr}$), среднее голоплоидное содержание ДНК (C_{val}) для числа видов (N)

Виды, кроме Asparagales и Liliales						Виды из порядка Asparagales и Liliales					
	N	среднее	ошибка	max	min		N	среднее	ошибка	max	min
T_C , ч	53	13.44	0.57	27.40	6.00	T_C , ч	10	48.24	12.54	120.0	15.82
T_M , ч	31	1.44	0.12	3.00	0.20	T_M , ч	6	4.26	1.03	8.2	1.63
T_M/T_C	31	0.11	0.01	0.22	0.02	T_M/T_C	6	0.12	0.01	0.15	0.10
T_{G1} , ч	40	3.10	0.32	9.00	0.00	T_{G1} , ч	8	6.52	2.71	25.0	1.05
T_{G1}/T_C	40	0.22	0.02	0.50	0.00	T_{G1}/T_C	8	0.15	0.03	0.29	0.06
T_S , ч	53	5.54	0.27	10.70	2.50	T_S , ч	10	21.53	5.17	53.3	7.00
T_S/T_C	53	0.42	0.01	0.69	0.18	T_S/T_C	10	0.47	0.03	0.57	0.25
T_{G2} , ч	36	3.79	0.31	9.00	0.50	T_{G2} , ч	8	10.33	2.31	22.00	3.36
T_{G2}/T_C	36	0.29	0.02	0.47	0.05	T_{G2}/T_C	8	0.27	0.04	0.50	0.20
N_{chr}	53	18.91	1.35	42.00	4.00	N_{chr}	9	18.44	2.76	32.00	10.00
$2C_{val}/N_{chr}$	53	0.36	0.04	1.72	0.02	$2C_{val}/N_{chr}$	9	2.16	0.64	5.20	0.71
$T_C - T_S$, ч	53	7.90	0.44	18.45	3.10	$T_C - T_S$, ч	0	26.71	8.47	90.00	7.63
$(T_C - T_S)/T_C$	53	0.58	0.01	0.82	0.31	$(T_C - T_S)/T_C$	0	0.53	0.03	0.75	0.43
C_{val} , пг	53	5.70	0.60	18.05	0.17	C_{val} , пг	9	35.59	10.84	111.50	8.50

жительности митоза T_M были также значительно выше у видов этих порядков, чем остальных растений (табл. 2). Однако, соотношения (T_M/T_C) продолжительностей митоза и всего цикла были одинаковыми у тех и других (0.12 ± 0.01 и 0.11 ± 0.01), хотя отношения T_M/T_C варьировали значительно меньше, чем у видов из порядков Asparagales и Liliales (табл. 2). Эти результаты показывают, что по различиям в величинах митотического индекса (отношения между T_C и T_M) нельзя судить о том, как отличаются T_C у сравниваемых объектов.

Самым длительным был T_S период, который составлял у видов порядков Asparagales и Liliales 0.47 ± 0.3 и 0.42 ± 0.01 ч у остальных видов. У Asparagales и Liliales также более длительными были и периоды T_{G1} и T_{G2} , которые составляли примерно половину длительности всего цикла (табл. 2).

Корреляции между продолжительностями отдельных периодов цикла и всего цикла. Корреляции между продолжительностями отдельных периодов цикла представлены в табл. 3. Среди изученных видов порядков Asparagales и Liliales есть данные только для одного тетраплоида и одного гексоплоида. Поэтому для них не анализировались отдельно диплоиды и тетраплоиды.

Наибольшее количество изученных видов относятся к диплоидам. У них четкие корреляции

между T_C и T_M и продолжительностями отдельных периодов T_{G1} , T_S , T_{G2} . Однако, доли продолжительностей отдельных периодов митотического цикла не коррелируют с ним. Аналогичные результаты получаются и для тетраплоидов, не относящихся к порядкам Asparagales и Liliales, и для видов из этих порядков. Однако, в этих группах есть данные для небольшого числа видов и поэтому данные о корреляциях между T_{G1} , T_{G2} и T_C для тетраплоидов не достоверны.

Из приведенных в табл. 2 данных следует, что нельзя делать выводы о различиях T_C у сравниваемых видов, определяя доли процента делящихся клеток или клеток на других стадиях цикла.

Кроме того, при увеличении T_S периода с возрастом C_{val} , удлиняется и продолжительность других фаз. Следовательно, удлинение цикла не происходит только за счет увеличения длительности T_S периода.

Корреляции между продолжительностями отдельных периодов цикла. У диплоидов, не относящихся к порядкам Asparagales и Liliales, заметная корреляция между T_{G1} и T_{G2} и отрезком цикла без продолжительности T_S периода.

Нет достоверных корреляций между числом хромосом и продолжительностью митоза и отдельных периодов цикла.

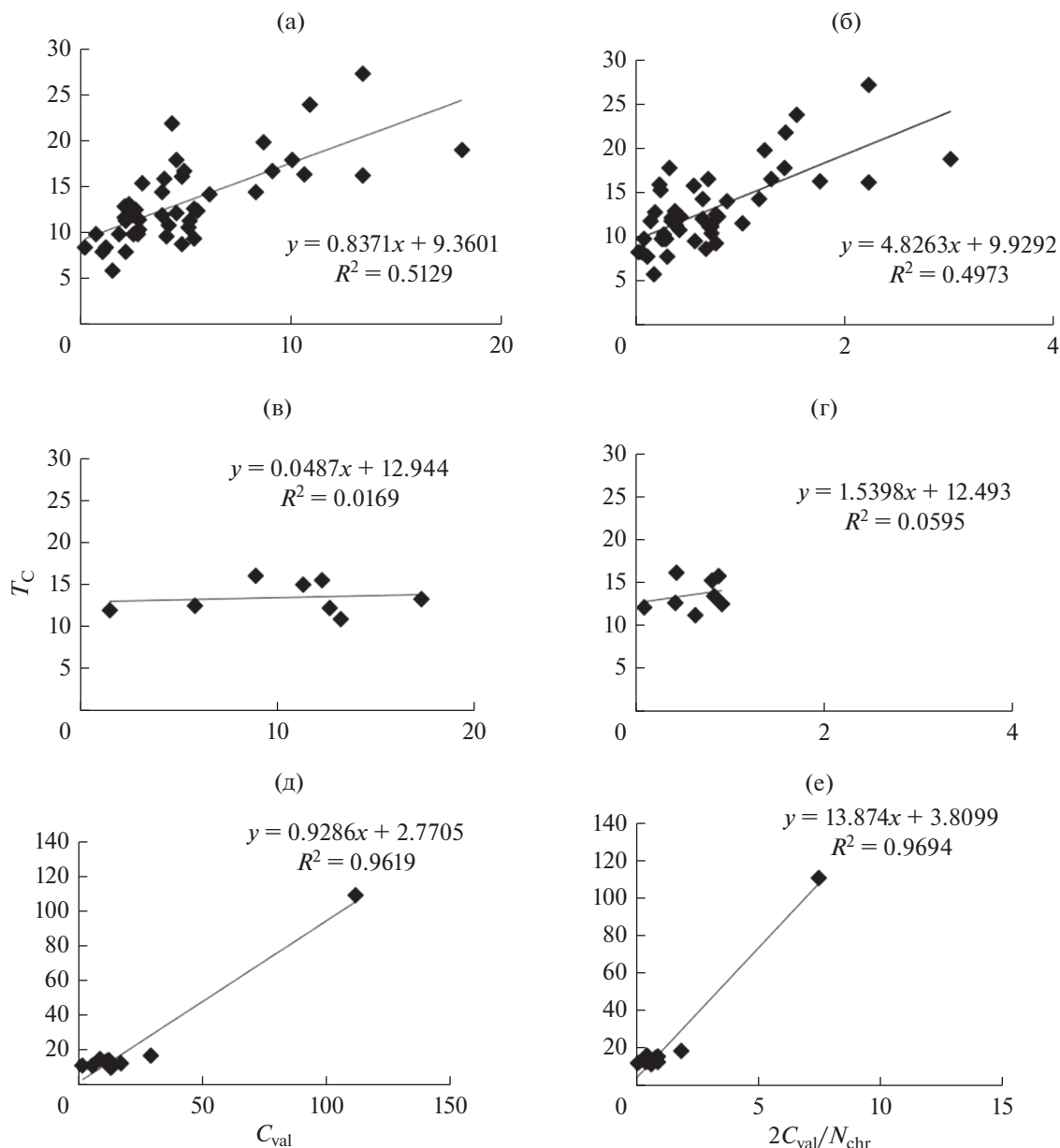


Рис. 1. Зависимость продолжительности митотического цикла (T_C) от голоплоидного содержания ДНК (C_{val}) и отношения количества ДНК на число хромосом ($2C_{val}/N_{chr}$) у диплоидов, не относящимся к порядкам Asparagales и Liliales (а, б); у полиплоидов не относящимся к порядкам Asparagales и Liliales (в, г) и у всех полиплоидов (д, е).

Зависимость продолжительности митотического цикла от голоплоидного содержания ДНК и среднего содержания ДНК в хромосоме. На рис. 1. показаны кривые зависимости T_C от C_{val} и среднего содержания ДНК в хромосоме ($2C_{val}/N_{chr}$). Величина T_C с увеличением C_{val} наиболее резко возрастает у Asparagales и Liliales (рис. 1в), и заметно слабее у диплоидов, не относящихся к этим порядкам (рис. 1а). У полиплоидов, не относящихся к Asparagales и Liliales T_C практически не меняется с увеличением C_{val} .

Таким образом, четкий нуклеотипический эффект (увеличение T_C с возрастанием C_{val}) наблюдается у видов, относящихся к порядкам Asparagales и Liliales, и диплоидов, не относящихся к этим порядкам. Для полиплоидов пока нет достаточно данных, чтобы сделать обоснованный вывод о зависимости T_C от C_{val} .

Полученные нами результаты противоречит выводу, сделанному Francis et al. (2008) в статье "A strong nucleotypic effect on cell cycle regardless ploidy level". Как видно на рис. 2, построенным по данным этой статьи, у полиплоидов есть только

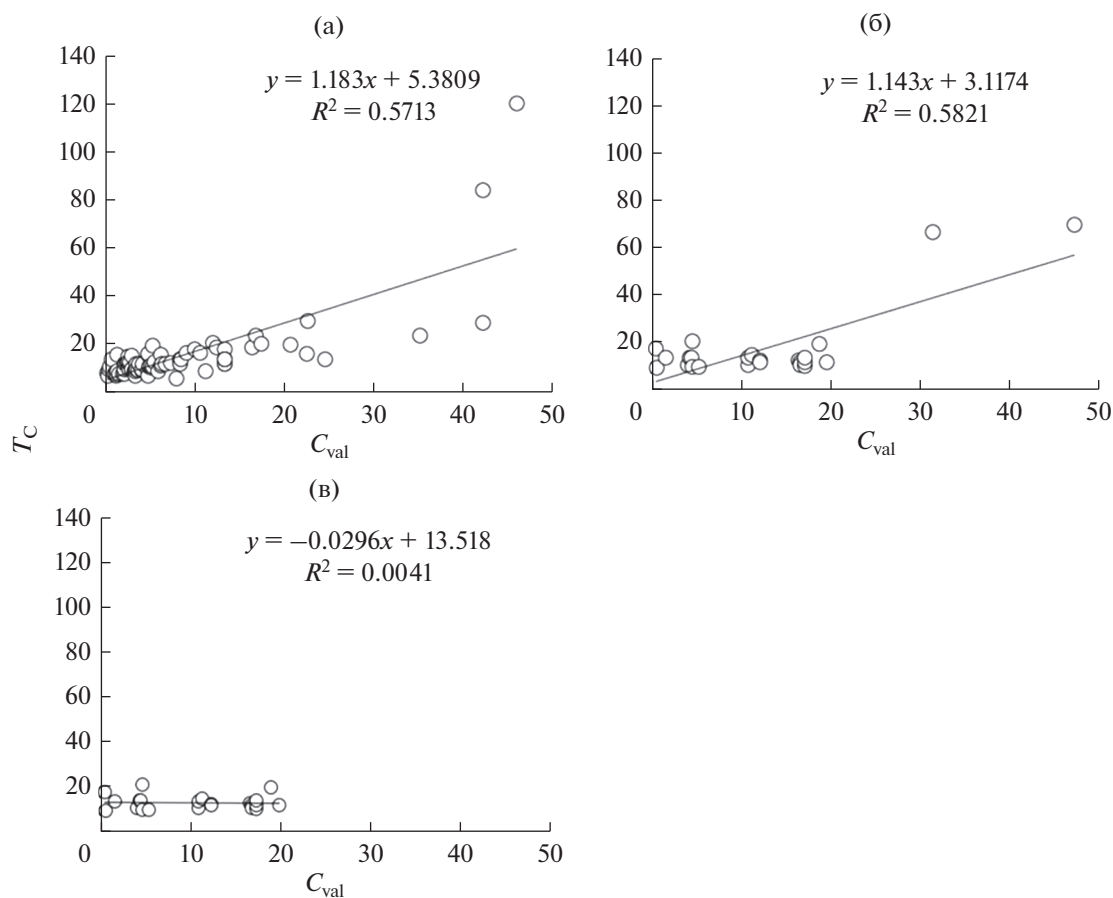


Рис. 2. Зависимость продолжительности митотического цикла (T_C) от голоплоидного содержания ДНК (C_{val}) согласно данным Francis et al. (2008) у диплоидов (а); полиплоидов (б) и полиплоидов не относящимся к порядкам Asparagales и Liliales (в).

две точки для триплоида и тетраплоида *Scilla sibirica*, относящихся к порядку Asparagales, из-за которых при линейном сглаживании получается заметное удлинение цикла и увеличением C_{val} у остальных видов. На самом деле четко видно, что эти результаты нельзя описывать линейной зависимостью, так как виды, относящиеся к порядкам Asparagales и Liliales, резко отличаются от других изученных растений и зависимость между T_C и C_{val} явно нелинейная. Зависимость T_C от C_{val} для растений, не относящихся к порядкам Asparagales и Liliales, проанализированных в статье Francis et al., (2008), такая же, как у видов, описываемых в этой статье.

Корреляции между голоплоидным содержанием ДНК и продолжительностью отдельных периодов митотического цикла. В табл. 3 и на рис. 3 показано, как зависит продолжительность отдельных периодов цикла от C_{val} у диплоидов, не относящихся к Asparagales и Liliales, для которых имеется наибольшее количество данных. У них наибольший коэффициент корреляции между C_{val} и продолжи-

тельностью T_S периода. Однако, коэффициент корреляции между T_{G1} и C_{val} только незначительно ниже. Между продолжительностью периода T_{G2} и C_{val} он недостоверен. По данным (Evans et al., 1972), полученным на небольшом числе видов, нет корреляции между T_{G1} и T . У полиплоидов, не относящихся к Asparagales и Liliales, нет достоверной корреляции между продолжительностями отдельных периодов и C_{val} . Также у Asparagales и Liliales высокий коэффициент корреляции между T_S и C_{val} и существенно более низкие между T_{G1} и T_{G2} . Заметная корреляция между T_M и C_{val} была только у полиплоидов и Asparagales и Liliales и заметно меньшая у диплоидов, не относящихся к ним.

Таким образом, хотя пока имеется относительно немного данных, тем не менее ясно, что с увеличением C_{val} удлиняется продолжительность T_S периода. Однако, это не является единственной причиной удлинения T_C , так как продолжительность других периодов, особенно T_{G1} , также увеличивается.

Таблица 3. Корреляции между продолжительностью митотического цикла (T_C), его отдельными периодами (T_M , T_{G1} , T_S , T_{G2}), частями периодов (T_M/T_C , T_{G1}/T_C , T_S/T_C , T_{G2}/T_C), голополидным содержанием ДНК (C_{val}), числом хромосом (N_{chr}) и голополидным содержанием ДНК на хромосому ($2C_{val}/N_{chr}$) у диплоидов ($N = 46$) (95% ≥ 0.30 ; 99% ≥ 0.38), полиплоидов ($N = 8$) (95% ≥ 0.71 ; 99% ≥ 0.83) не относящихся к порядкам Asparagales и Liliales и у видов из порядков Asparagales и Liliales ($N = 10$) (95% ≥ 0.67 ; 99% ≥ 0.80)

Диплоиды	C_{val}	T_C	T_M	T_M/T_C	T_{G1}	T_{G1}/T_C	T_S	T_S/T_C	T_{G2}	T_{G2}/T_C	N_{chr}	$2C_{val}/N_{chr}$	$T_C - T_S$
C_{val}	1.00												
T_C	0.72	1.00											
T_M	0.40	0.59	1.00										
T_M/T_C	-0.04	0.17	0.66	1.00									
T_{G1}	0.52	0.71	0.54	-0.11	1.00								
T_{G1}/T_C	0.21	0.32	0.27	-0.07	0.87	1.00							
T_S	0.64	0.67	0.38	-0.07	0.20	-0.09	1.00						
T_S/T_C	-0.01	0.24	0.12	0.16	0.49	-0.48	0.53	1.00					
T_{G2}	0.28	0.72	0.28	-0.28	0.52	0.15	0.10	-0.66	1.00				
T_{G2}/T_C	-0.26	0.07	0.25	-0.34	0.16	-0.27	0.52	-0.59	0.60	1.00			
N_{chr}	-0.21	0.12	0.20	0.21	0.02	0.02	0.01	0.14	-0.22	-0.27	1.00		
$2C_{val}/N_{chr}$	0.93	0.68	0.40	-0.05	0.49	0.19	0.57	-0.06	0.32	-0.22	-0.42	1.00	
$T_C - T_S$	0.55	0.90	0.53	-0.17	0.78	0.45	0.29	-0.61	0.88	0.18	-0.17	0.55	1.00
Полиплоиды	C_{val}	T_C	T_M	T_M/T_C	T_{G1}	T_{G1}/T_C	T_S	T_S/T_C	T_{G2}	T_{G2}/T_C	N_{chr}	$2C_{val}/N_{chr}$	$T_C - T_S$
C_{val}	1.00												
T_C	0.13	1.00											
T_M	0.53	0.37	1.00										
T_M/T_C	0.46	0.49	0.99	1.00									
T_{G1}	-0.20	0.60	0.02	0.14	1.00								
T_{G1}/T_C	-0.21	0.79	0.15	0.29	0.96	1.00							
T_S	0.16	0.96	0.37	-0.48	0.69	-0.85	1.00						
T_S/T_C	0.20	0.82	0.32	-0.40	0.87	-0.97	0.94	1.00					
T_{G2}	0.11	0.76	0.70	-0.78	0.58	-0.72	0.80	0.74	1.00				
T_{G2}/T_C	0.01	0.59	0.76	-0.83	0.47	-0.58	0.64	0.63	0.97	1.00			
N_{chr}	0.19	0.14	0.58	0.61	0.04	0.22	0.10	0.36	-0.52	-0.49	1.00		
$2C_{val}/N_{chr}$	0.88	0.24	0.20	0.13	0.17	-0.27	0.17	0.10	0.39	0.28	-0.29	1.00	
$T_C - T_S$	0.01	0.70	0.29	-0.39	0.43	-0.64	0.47	0.16	0.53	0.38	-0.69	0.33	1.00

Таблица 3. Окончание

Виды из порядков Asparagales и Liliales	C_{val}	T_C	T_M	T_M/T_C	T_{G1}	T_{G1}/T_C	T_S	T_S/T_C	T_{G2}	T_{G2}/T_C	N_{chr}	$2C_{val}/N_{chr}$	$T_C - T_S$
C_{val}	1.00												
T_C	0.83	1.00											
T_M	0.88	0.98	1.00										
T_M/T_C	-0.36	-0.36	-0.18	1.00									
T_{G1}	0.92	0.85	0.41	0.09	1.00								
T_{G1}/T_C	0.14	0.07	-0.66	0.41	0.49	1.00							
T_S	0.97	0.87	0.97	-0.36	0.76	-0.04	1.00						
T_S/T_C	-0.03	-0.32	0.59	-0.26	-0.02	-0.61	0.13	1.00					
T_{G2}	0.97	0.96	0.94	-0.41	0.73	-0.13	0.96	0.35	1.00				
T_{G2}/T_C	-0.27	-0.41	-0.18	-0.44	-0.43	-0.49	0.43	-0.36	0.18	1.00			
N_{chr}	0.36	-0.03	-0.48	-0.42	0.32	-0.34	0.16	0.19	0.52	0.61	1.00		
$2C_{val}/N_{chr}$	0.70	0.86	0.91	-0.21	0.57	-0.02	0.79	-0.21	0.66	-0.47	0.29	1.00	
$T_C - T_S$	0.67	0.96	0.93	-0.34	0.98	0.34	0.71	-0.61	0.96	-0.38	0.13	0.80	1.00

Таблица 4. Зависимость продолжительности митотического цикла (T_C) и его периодов (T_M , T_{G1} , T_S , T_{G2}) от голоплоидного содержания ДНК (C_{val}), описанная линейным уравнением $T = aC_{val} + b$, где a , b – коэффициенты, R^2 – коэффициент детерминации

Периоды	Виды из порядков Asparagales и Liliales			Виды не из порядков Asparagales и Liliales					
				диплоиды			тетраплоиды		
	a	b	R^2	a	b	R^2	a	b	R^2
T_C	1.016	3.253	0.54	0.837	9.36	0.51	0.05	12.9	0.02
T_M	0.115	0.18	0.64	0.07	1.57	0.16	0.08	0.38	0.28
T_{G1}	0.21	-1.15	0.81	0.28	1.78	0.27	-0.03	2.85	0.04
T_S	0.48	0.89	0.81	0.34	3.75	0.64	0.05	5.43	0.02
T_{G2}	0.19	1.25	0.87	0.14	3.23	0.08	0.03	3.04	0.02
$T_C - T_S$	0.18	-0.27	0.58	0.14	3.23	0.08	0.03	3.04	0.02

Francis et al. (2008) предложили гипотезу, объясняющую причины удлинений T_C увеличением C_{val} . Однако, это не объясняет причины удлинения других периодов митотического цикла, так как одного удлинения T_S периода недостаточно для объяснения зависимости T_C от C_{val} .

До сих пор неясно, как объяснить отсутствие зависимости T_C от C_{val} у полиплоидов, не относящихся к порядкам Asparagales и Liliales. Дальнейшее изучение этого вопроса представляет большой интерес для выяснения механизмов регуляции продолжительности митотического цикла.

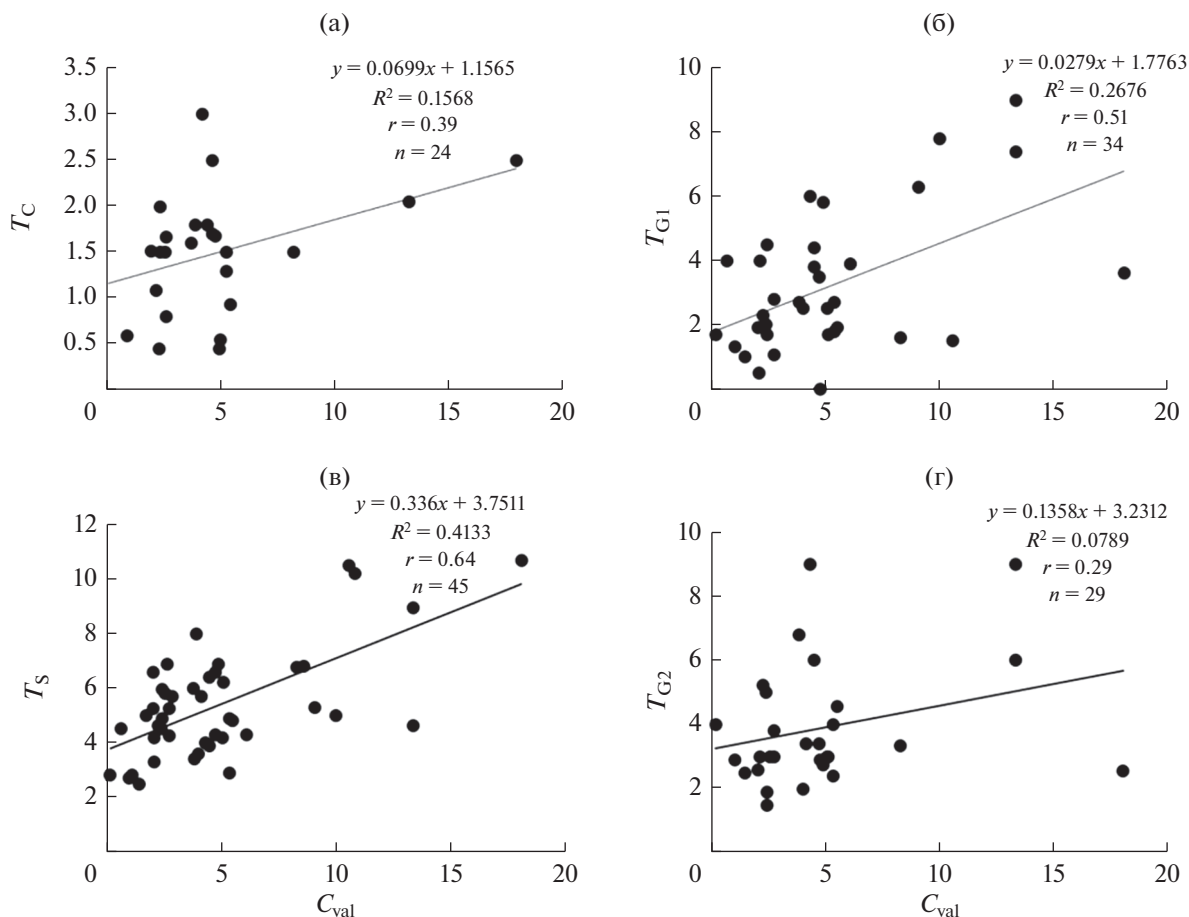


Рис. 3. Зависимость периодов (T_M (а), T_{G1} (б), T_S (в), T_{G2} (г) митотического цикла (T_C) от голоплоидного содержания ДНК (C_{val}) у диплоидов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы очень благодарны рецензентам за важные замечания и А.В. Носову за указание работ, которые нами были не использованы.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа частично поддержана Министерством науки и высшего образования РФ в рамках государственного задания (номер темы 122042700044-6).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит описания выполненных авторами исследований с участием людей или использованием животных в качестве объектов.

ИНФОРМАЦИЯ О ВКЛАДЕ АВТОРОВ

Авторы Жуковская Н.В. и Иванов В.Б. внесли одинаковый вклад в данное исследование и подготовку статьи.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов. Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Иванов В.Б. Содержание ДНК в ядре и скорость развития растений // Онтогенез. 1978. Т. 9. С. 39–53.
- Иванов В.Б. Клеточные механизмы роста растений. М.: Наука, 2011. 104 с.
- Лунькова Н.Ф., Жуковская Н.В., Иванов В.Б. Взаимосвязь голоплоидного содержания ДНК с жизненной формой и продолжительностью жизненного цикла растений // Онтогенез. 2020. Т. 51. С. 450–459.
- Шереметьев С.Н., Чеботарева К.Е. Современная и мел-кайнозойская диверсификация покрытосеменных // Журн. общей биологии. 2018. Т. 79. № 1. С. 28–54.
- Шереметьев С.Н., Гамалей Ю.В., Слемнев Н.Н. Направления эволюции генома покрытосеменных // Цитология. 2011. Т. 53. № 4. С. 295–312.

- Bennett M. Nuclear DNA content and minimum generation time // Proc. R. Soc. London, Ser. B. 1972. V. 181. P. 109.
- Davies P., Rees H. Mitotic cycle in Triticum species // Heredity. 1975. V. 35. P. 337–345.
- Evans G.M., Rees H. Mitotic cycles in Dicotyledons and Monocotyledons // Nature. 1971. V. 233. P. 350–351.
- Evans G.M., Rees H., Snell C.L., Sun S. The relationship between nuclear DNA amount and time duration of the mitotic cycle // Chromosome Today. 1972. V. 3. P. 24–31.
- Francis D., Davies M.S., Barlow P.W. A strong nucleotypic effect on the cell cycle regardless of ploidy level // Annals Bot. 2008. V. 101. P. 747–757.
- Greilhuber J., Leitch I.J. Genome Size and the Phenotype. 2013. V. 2. P. 323–344.
- Grif V.G., Ivanov V.B., Machs E.M. Cell cycle and its parameters in flowering plants // Cytologia. 2002. V. 44. P. 936–980.
- Ivanov V.B. Ambiguous dependence of minimal plant generation time on nuclear DNA content // Nat. Preced. 2010. <https://doi.org/10.1038/npre.2010.4943.1>
- Kidd A.D., Francis D., Bennett M.D. Replicon size, mean rate of DNA replication and the duration of the cell cycle and its component phases in eight monocotyledonous species of contrasting DNA C-values // Annals Bot. 1987. V. 59. P. 603–609.
- Kuroki Y., Tanaka R. Duration of mitotic cell cycle in root tip cells of male *Rumex acetosa* // Jpn. J. Genet. 1973. V. 48. P. 19–26.
- Leitch I.J., Johnston E., Pellicer J. et al. Plant DNA C-values Database (Release 7.1). 2019. <https://cvalues.science.kew.org/>.
- Mickelson-Young L., Wear E., Mulvaney P. et al. A flow cytometric method for estimating S-phase duration in plants // J. Experimental Botany. 2016. V. 67. P. 6077–6087.
- Nagl W. Mitotic cycle time in perennial and annual plants with various amount of DNA and heterochromatin // Developmental Biology. 1974. V. 39. P. 342–346.
- Nagl W. Endopolyploidy and polyteny in differentiation and evolution. Amsterdam: North-Holland Publishing Company. 1978.
- Olszewska M.J., Bilecka A., Kuran H. et al. The lack of correlation between the rate of rRNA transport from nucleoli into cytoplasm and the duration of G1 and G2 phases in root meristem cells // Folia Histochemica et Cytobiologica. 1989. V. 27. P. 107–119.
- Šimová I., Herben T. Geometrical constraints in the scaling relationships between genome size, cell size and cell cycle length in herbaceous plants // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 2012. V. 279. P. 867–875.
- Van't Hof J. Relationships between mitotic cycle duration, S period duration and the average rate of DNA synthesis in the root meristem cells of several plants. Experimental Cell Research. 1965. V. 39. P. 48–58.
- Van't Hof J., Sparrow A.H. A relationship between DNA content, nuclear volume, and minimum mitotic cycle time // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1963. V. 49. P. 897–902.
- Zhukovskaya N.V., Bystrova E.I., Dubrovsky J.G., Ivanov V.B. Global analysis of an exponential model of cell proliferation for estimation of cell cycle duration in the root apical meristem of angiosperms // Annals Bot. 2018. V. 122. P. 811–822.

Dependence of the Duration of Single Periods of the Mitotic Cycle on the Holoploid DNA Content in the Root Apical Meristems

N. V. Zhukovskaya^{1,*} and V. B. Ivanov^{1,**}

¹K.A. Timiryazev Institute of Plant Physiology RAS, ul. Botanicheskaya, 35, Moscow, 127276 Russia

*e-mail: nataliazhukovskaya@mail.ru

**e-mail: ivanov_vb@mail.ru

The dependence of the duration of individual periods of the mitotic cycle on the holoploid DNA content, the number of chromosomes, and the average amount of DNA per chromosome for 64 species was analyzed. In diploids, the durations of the mitotic cycle and durations of the T_S and T_{G1} periods increased with an increase in the holoploid DNA content, and a slight increase in the duration of mitosis (T_M) and T_{G2} period was insignificant. The duration of the sum of T_{G1} , T_{G2} and T_M durations increased with an increase in the holoploid DNA content, but not as sharply as the duration of the whole cycle. In representatives of the orders Asparalales and Liliales, which differ from other species in holoploid DNA content, which is significantly higher, and in the duration of mitotic cycles, these correlations were more pronounced and in them this was observed for the duration of mitosis and the T_{G2} period. In polyploid species not belonging to the orders Asparalales and Liliales, only the duration of mitosis T_M weakly depended on the holoploid DNA content, while no dependence was observed on the duration of the whole cycle and its periods. No data are available for the polyploid species from Asparalales and Liliales.

Keywords: mitotic cycle, periods, holoploid DNA content, root