

УДК 576.311.342:633.63:511.137

ГАРМОНИЧЕСКИЕ ПРОПОРЦИИ ЧИСЛА ХЛОРОПЛАСТОВ В ПОПУЛЯЦИЯХ ЗАМЫКАЮЩИХ КЛЕТОК УСТЬИЦ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ (*BETA VULGARIS L.*)

© 2013 г. С.И. Малецкий, С.С. Юданова, Е.И. Малецкая

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт цитологии и генетики
Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия,
e-mail: stas@bionet.nsc.ru

Поступила в редакцию 10 сентября 2012 г. Принята к публикации 12 февраля 2013 г.

Исследована изменчивость числа хлоропластов и числа пластотипов в замыкающих клетках устьиц сахарной свеклы. В качестве материала использованы три типа растений свеклы: самоопыленные потомства, популяция и коммерческие гетерозисные гибриды. Число хлоропластов в замыкающих клетках устьиц варьирует: наименьшее число хлоропластов у гибридных растений, наибольшее число у инбредных линий и триплоидного гибрида. Наибольшее число пластотипов наблюдается у инбредных линий, наименьшее – у гибридов. В качестве интегральной характеристики ткани листа использована фрактальная размерность клеточной популяции, оценивающая в логарифмической шкале отношение среднего числа хлоропластов к числу пластотипов в клеточных популяциях. В экспериментальных выборках этот показатель варьировал от 1,17 до 1,23 у самоопыленных потомств и от 1,23 до 1,35 у гибридов (в среднем для гибридов он оказался равным 1,27).

Ключевые слова: замыкающие клетки устьиц, гармонические пропорции, пластотип, фрактальная размерность, числа Фибоначчи, хлоропласты.

Базовый компонент цитоплазмы растительной клетки – пластиды (хлоропласты, хромопласты, амилопласты) обладают собственным генетическим материалом и способностью к саморепродукции. Эти свойства пластид обуславливают их относительную автономию от других внутриклеточных структур. Хлоропласты встречаются в листьях, стеблях и зеленых плодах растений, а их число на клетку варьирует от нескольких штук до нескольких десятков (чаще 10–50 шт.) (Мокроносов, Федосеева, 1982).

Новый растительный эмбрион (семя) начинается с одной клетки (зиготы или апозиготы), содержащей ядро и цитоплазму с некоторым числом пропластид, из которых впоследствии формируются хлоропласты. Хлоропласты в клетках самоудваиваются и, как представляется, должны относительно равномерно распределяться между дочерними клетками в ходе цитокинеза (симметричное деление). Если бы

симметрия в распределении пластид сохранялась на протяжении всех циклов клеточных делений, то каждая клетка взрослого растения содержала бы столько же органелл, сколько их имела инициальная клетка. Однако в клеточных популяциях число хлоропластов варьирует не только в различных тканях, но даже в клетках одной и той же ткани (Мокроносов, Федосеева, 1982; Струк, Осипова, 1982).

Изменчивость числа органелл в клетках растений можно отнести к реализационной (или эпигенетической) изменчивости (Астауров, 1927; Струнников, 1989). Обозначим две вероятные причины вариации числа органелл в клетках. Во-первых, дочерние клетки получают неравное число органелл за счет асимметрии клеточных делений. Во-вторых, вариация числа хлоропластов в клетках связана с изменчивостью размеров (объема) клеточных ядер (эпигенетическая изменчивость) (D'Amato, 1985). О взаимозависимостях объемов ядра и цитоплазмы в

клетках известно давно, эта связь описывается правилом Р. Гертвига (Hertwig, 1903):

$$NP = \frac{V_n}{V_c - V_n}, \quad (1)$$

где NP – ядерно-плазменные отношения, V_n – объем ядра, V_c – объем цитоплазмы (Де Робертис и др., 1962).

Известно, что изменение объема ядра может быть связано с изменением числа геномов в ядрах клеток (эндоплоидия), что ведет и к изменению объема цитоплазмы клетки. Следствием этих внутриклеточных пертурбаций может стать увеличение или уменьшение числа органелл (хлоропластов) в цитоплазме. Иными словами, эпигеномная изменчивость в клеточных ядрах сопровождается эпипластомной изменчивостью числа хлоропластов в цитоплазме (Юданова и др., 2002, 2004). В ходе развития растений возможны различные варианты изменения плоидности ядер в клеточных популяциях: а) эндополиплоидия – кратное основному числу увеличение хромосомных наборов в ядре; б) эндогаплоидия – кратное основному числу уменьшение хромосомных наборов в ядре.

Для клеточных меристем свеклы присуща спонтанная миксоплоидность клеточных популяций (эпигеномная изменчивость) (Харечко-Савицкая, 1940; Lukaszewska, Sliwinska, 2007). Например, в меристеме диплоидного растения сахарной свеклы могут присутствовать клетки с различным набором хромосом в ядрах (гаплоидные, ди-, три- и тетраплоидные клетки), а уровень плоидности коррелирует с числом хлоропластов (Юданова и др., 2004). Впервые эта корреляция была выявлена японскими исследователями Н. Mochizuki и N. Sueoka в 1955 г. (коэффициент корреляции 0,9). По их данным, у диплоидных растений число хлоропластов в замыкающих клетках устьиц варьировало от 12 до 16, у триплоидных – от 17 до 22 и у тетраплоидных – от 22 до 28 шт. на клетку (Mochizuki, Sueoka, 1955. Цит. по: Savitsky, 1966). Этим методом пользовались при массовом получении три- и тетраплоидных форм сахарной свеклы в 1950-е гг. (Панин и др., 1962; Savitsky, 1966). Асимметрия клеточных делений и изменчивость числа геномов на ядро определяют варибельность числа пластид в клеточных популяциях, формируя феномен эпигенетической изменчивости числа органелл на клетку.

Рассматривая множество клеток с входящими в их состав органеллами, можно сказать, что в совокупности клетки листа или другого органа растения представляют сложную структуру, которую можно обозначить термином «пластидный фрактал, или цитофрактал». Фрактал – геометрическая фигура, состоящая из большого числа более или менее однородных частей, построенных по простым законам. Фракталы – удобная и наглядная абстракция, широко применяемая при моделировании естественных процессов. Как следует из литературы, эта абстракция позволяет описывать многие сложные природные системы, формируемые под действием очень небольшого числа простых закономерностей (Мандельброт, 2010).

Цитофрактал возникает и формируется вместе с возникновением и развитием ткани листа и представляет собой «генеалогическое древо», началом которому служит инициальная (примордиальная) клетка листа с определенным числом пластид (или пропластид) в цитоплазме (рис. 1). В ходе первого, а затем последующих клеточных делений (*генерирующее преобразование*) реализуется одна и та же итерационная процедура: клетка делится на две дочерние (цитокinesis) с равным или неравным числом пластид в них. После некоторого числа клеточных делений (поколений) формируется ткань листа, представленная множеством клеток с различным числом хлоропластов в цитоплазме, описываемых биномиальными распределениями.

Цель настоящей статьи – описать у самоопыленных потомств, межлинейных ди- и триплоидных гибридов и синтетической популяции сахарной свеклы следующие цитогенетические параметры: изменчивость числа хлоропластов в замыкающих клетках устьиц, числа пластидов в клеточных популяциях, размерность цитофрактала устьичных клеток, сформированного в тканях листа свеклы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для исследования были взяты диплоидные формы свеклы селекции лаборатории популяционной генетики растений ИЦиГ СО РАН: а) самоопыленные потомства: БЦ-49-п-п (37 растений), РНС-6 и РНС-10 (19 и 10 растений соответственно); б) синтетическая

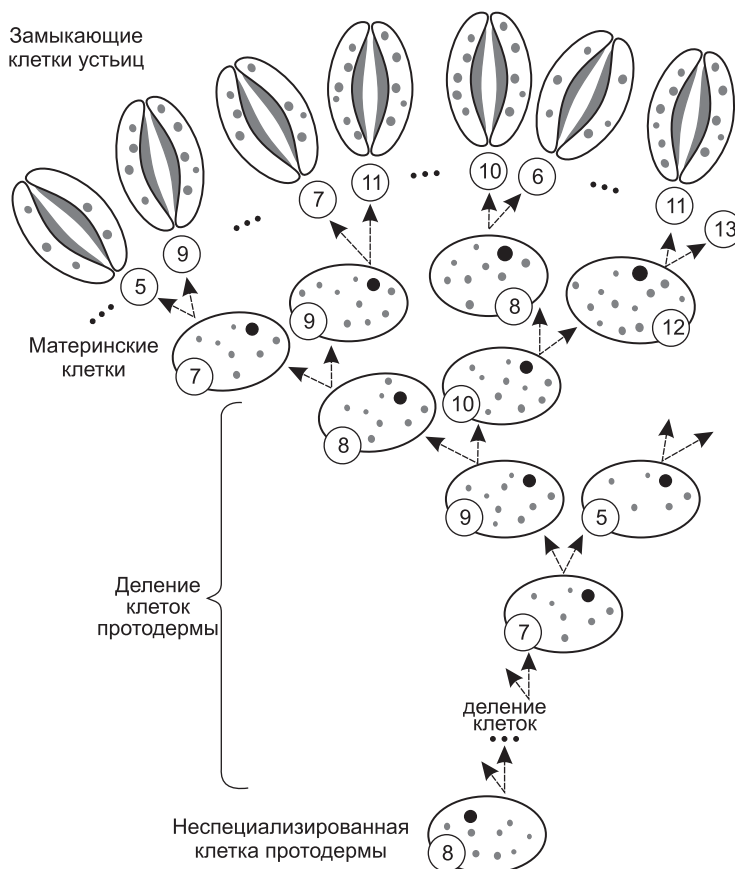


Рис. 1 Схематическое изображение формирования изменчивости числа хлоропластов в популяции замыкающих клеток устьиц.

Цифра означает число хлоропластов в клетке.

популяция РНС (18 растений). Кроме того, в исследование были включены коммерческие гибриды сахарной свеклы иностранной селекции (11 диплоидных и 1 триплоидный гибриды): «Crocodil», «Leopard» (SES Vanderhave); «Ventura», «Mandarin» (Maribo seeds); «Zolea», «Berny», «Modus» «Achat» (Strube); «Klarina» (KWS); «Sylvetta», «Boruta» «Florata», «Triada», «Sucreta» (3x) (Syngenta). От каждого гибридного образца для наблюдения за числом хлоропластов в замыкающих клетках устьиц выбрано от 4 до 7 растений (табл.).

Подсчет числа хлоропластов проводили на листьях растений свеклы второго года жизни: брали листья среднего размера и исследовали эпидерму с нижней стороны листа. Для окрашивания хлоропластов на снятую эпидерму наносили каплю раствора азотнокислого серебра (AgNO_3). По каждому препарату подсчитывали числа хлоропластов в 50 клетках (рис. 2). Общее

число исследованных клеток составило в целом по опыту 7550 шт. Всего число хлоропластов в замыкающих клетках устьиц и число пластотипов определены у 151 растения.

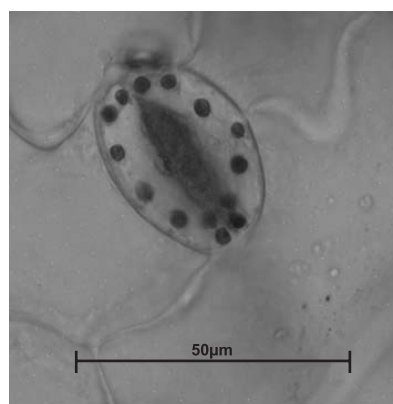


Рис. 2. Устьичная клетка с четырнадцатью хлоропластами.

Совокупное число пластид в отдельной клетке обозначается термином «пластотип». Любая клеточная ткань (популяция) представлена набором пластотипов. Величина Pt (plastotype) соответствует числу пластотипов в исследуемой ткани. Кроме числа пластотипов подсчитывали также среднее арифметическое число хлоропластов в каждой клеточной популяции (M). Процесс клеточных делений продолжается до завершения роста листовой пластинки. Два клеточных параметра листовой ткани – M и Pt – образуют пропорцию ($M : Pt$), которая динамически меняется в ходе онтогенеза. В итоге формируется клеточная ткань с определенным отношением числовых параметров M и Pt , которые характеризуют цитогенетический фрактал.

Геометрическая модель клеточной популяции. В качестве геометрической модели клеточной популяции использован фрактал. С математической точки зрения «фракталом называется множество, размерность Хаусдорфа-Базикевича для которого строго больше его топологической размерности» (Мандельброт, 2010. С. 31). В евклидовой геометрии под размерностью понимают число координат, необходимых для определения положения точки в пространстве, и различают одно-, двух- и трехмерные объекты. Для одномерных объектов (отрезок) увеличение линейного размера в два раза увеличивает его длину также в два раза (2^1). Для двумерных объектов (прямоугольник) рост линейных размеров объекта в два раза приводит к увеличению его площади в четыре раза (2^2). Для трехмерных объектов (куб) увеличение линейных размеров объекта в 2 раза приводит к увеличению его объема в 8 раз (2^3).

Особенность фрактальных структур заключается в том, что их размерность не укладывается в привычные геометрические представления. Фракталы – это геометрические объекты с *дробной размерностью*, которые представляют собой фигуры, занимающие нишу между линией и поверхностью (*размерность от 1 до 2*) или поверхностью и трехмерной фигурой (*размерность варьирует от 2 до 3*). Иными словами, фракталы – это и не линия, и не поверхность, и не трехмерный объект, а нечто среднее между всеми ними (размерность таких объектов больше их топологической размерности – $D_f > Dt$) (Мандельброт, 2010).

Как уже отмечено выше, множество генеалогически связанных между собой клеток, из которых состоит ткань листа, характеризуются нами двумя параметрами: числом *пластотипов в ткани* (Pt) и *средним числом органелл на клетку* (M). Среднее число органелл на клетку и число пластотипов в ткани листа можно связать формулой (2):

$$M = Pt^D, \quad (2)$$

где D – фрактальная размерность клеточных популяций по числу органелл (Мандельброт, 2010). Тогда фрактальную размерность клеточных популяций можно найти по формуле (3):

$$D = \ln M / \ln Pt. \quad (3)$$

РЕЗУЛЬТАТЫ

Средние значения числа хлоропластов и пластотипов в замыкающих клетках устьиц по всем выборкам приведены в табл. Всего хлоропласты просмотрены у 17 различных образцов свеклы, представленных 151 растением. Из таблицы видно, что число хлоропластов на клетку зависит, с одной стороны, от уровня ploидности генома, а с другой – от системы репродукции растений (самоопыление или скрещивание). Так, у диплоидных гетерозисных гибридов (см. табл.) среднее число хлоропластов (M) варьировало от 12 до 15 шт. на клетку, тогда как у триплоидного гибрида («*Sucreta*») среднее число хлоропластов на клетку составило чуть более 18 шт. Найденные числа хлоропластов в клетках эпидермы листа у ди- и полиплоидных растений свеклы соответствуют данным, опубликованным ранее (Панин и др., 1962; Savitsky, 1966; Юданова и др., 2002, 2004). Отметим также, что при больших выборках различия между средними значениями числа хлоропластов у разных образцов свеклы всегда статистически достоверны и в настоящем сообщении из-за их громоздкости не приводятся.

Число пластотипов у 13 диплоидных гибридов в среднем варьировало от 7,4 до 8,6, тогда как у триплоидного гибрида это значение составило величину 9,4. Изменчивость числа хлоропластов и пластотипов зависит не только от ploидности ядер, но также и от состояния генома клеток, связанного со способами семенной репродукции. У синтетической популяции РНС (получена свободным переопылением

большого числа инбредных линий) среднее число хлоропластов на клетку составило 15,3, а число пластотипов – 11,7 (п/п 4) (табл.). У самоопыленных потомств, полученных после однократного самоопыления, отмечены большая изменчивость, чем у родительской популяции РНС (эффект инбридинга или инбредной депрессии), а также возрастание среднего числа хлоропластов на клетку – до 19–20 шт. (п/п 2–3). У инбредной линии БЦ-49-п-п среднее число хлоропластов (M) на клетку оказалось равным 18. Таким образом, увеличенное число хлоропластов в устьичных клетках эпидермы свеклы наблюдается: а) в инбредных потомствах

сахарной свеклы; б) у полиплоидного (триплоидного) гибрида.

Сходный тип изменчивости присущ и другому параметру – числу пластотипов (Pt) в ткани эпидермы листа. Среднее число пластотипов в клеточных популяциях диплоидных гибридов варьировало от 7,4 до 8,6, а у триплоидного («Sucreta») составило 9,4. У синтетической диплоидной популяции РНС это число составило 11,7, а у самоопыленных потомств (РНС-6 и РНС-9) – 12,3 и 12,9 соответственно. Большее число пластотипов характерно и для диплоидной линии БЦ-49-п-п – 11,1 на клетку. Таким образом, в инбредных потомствах наблюдается

Таблица

Характеристика популяций замыкающих клеток устьиц сахарной свеклы по числу хлоропластов, пластотипов и фрактальной размерности клеток

Обозначение образцов	Число исследованных растений	Характеристики популяций хлоропластов					
		Среднее число хлоропластов на клетку		Число пластотипов в популяции замыкающих клеток устьиц		Фрактальная размерность клеток	
		min – max	M	min – max	Pt	min – max	D
Самоопыленные потомства							
БЦ-49-п-п (2x)	37	13–22	18,0	8–14	11,1	1,07–1,41	1,23
РНС-6 (2x)	19	17–23	19,8	10–16	12,9	1,07–1,38	1,21
РНС-10 (2x)	12	14–22	18,8	11–15	12,3	1,21–1,25	1,17
Диплоидная популяция							
РНС (2x)	18	14–19	15,3	8–12	11,7	1,09–1,42	1,23
Диплоидные гибриды							
Sylvetta (2x)	5	11–17	13,0	7–9	8,0	1,13–1,36	1,23
Zolea (2x)	5	11–14	12,1	7–9	7,6	1,17–1,29	1,23
Crocodil (2x)	5	11–13	12,0	6–8	7,4	1,15–1,42	1,25
Mandarin (2x)	7	12–16	14,3	8–9	8,4	1,17–1,31	1,26
Leopard (2x)	4	14–17	14,9	7–10	8,5	1,13–1,45	1,27
Florata (2x)	5	12–15	13,0	7–8	7,4	1,24–1,32	1,28
Klarina (2x)	5	12–15	13,0	5–10	8,0	1,07–1,55	1,30
Berny (2x)	5	13–15	13,9	6–9	7,6	1,22–1,44	1,31
Triada (2x)	5	13–14	13,6	6–10	7,6	1,11–1,47	1,32
Modus (2x)	5	13–15	14,6	6–9	7,6	1,23–1,52	1,32
Ventura (2x)	4	13–16	14,4	7–9	7,5	1,20–1,41	1,33
Boruta(2x)	5	14–16	15,6	7–8	7,6	1,27–1,44	1,35
Гибрид (триплоидный)							
Sucreta (3x)	5	17–19	18,1	7–11	9,4	1,18–1,51	1,31
Итого	151						

большая изменчивость (нестабильность) числа пластотипов в клеточных популяциях, чем у гибридных растений (ди-, и триплоидных).

На основе цитогенетических параметров M и Pt подсчитана фрактальная размерность (D) генеалогического древа замыкающих клеток устьиц эпидермы листа по каждому образцу (формула 3; табл.). Суммарно у всех исследованных образцов показатель D варьирует от 1,17 до 1,35. Значение этого показателя различно у самоопыленных потомств и у гибридов. Наименьшее значение (1,17) параметра D отмечено у инбредных растений, наибольшее значение – у гибридов (1,31–1,35). В самоопыленных потомствах этот показатель варьировал от 1,17 до 1,23. Подсчитав средневзвешенное значение D для 3 самоопыленных потомств (68 растений), находим, что это значение близко к величине 1,21. Средневзвешенное значение D для 14 гибридных потомств (83 растения) составило 1,27. Размерность замыкающих клеток устьиц в ткани эпидермы листа, равная 1,27, вероятно, является одной из цитогенетических констант эпидермальной ткани листа у гибридов сахарной свеклы.

ОБСУЖДЕНИЕ

Изменчивость числа хлоропластов в клетках эпидермальной ткани (замыкающих клетках устьиц) генетически связана с изменчивостью числа этих органелл в меристемной ткани. «По происхождению эпидерма – первичная покровная ткань, поскольку развивается непосредственно из верхнего слоя апикальной меристемы – протодермы... Замыкающие клетки отличаются от обычных клеток эпидермы наличием хлоропластов... В процессе индивидуального развития замыкающие клетки образуются так. Одна из клеток протодермы становится материнской, в результате ее деления образуются две клетки – дочерние. Они и развиваются как замыкающие...» (Хржановский, 1976. С. 81–82). Эпидермальные клетки наследуют (фиксируют) свойства материнских (протодермальных) клеток – их линейные размеры, плоидность клеточных ядер и число внутриклеточных органелл в цитоплазме. Поэтому изменчивость числа хлоропластов в замыкающих клетках устьиц в точности соответствует

изменчивости этого числа в меристематических клетках листового апекса.

Изменение отношения между объемом ядра и цитоплазмы, а также рост числа хлоропластов в клетках полиплоидов описаны ранее у многих видов растений. «Полиплоидия <...> сопровождается нарушением свойственных нормальной клетке отношений между ядром и цитоплазмой. <...> Не только общая масса клетки возрастает непропорционально увеличению числа наборов хромосом, но и количество хлоропластов в клетке у полиплоидов увеличивается не в строгом соответствии с увеличением количества хромосом» (Рыжков, 1962. С. 34).

В тканях листа диплоидных растений свеклы наблюдается вариация числа хлоропластов в клетках, связанная как с асимметрией клеточных делений, так и с вариациями объемов ядер клеток. Объемы клеточных ядер, в свою очередь, определяются уровнем тканевой миксоплоидии, который у диплоидных растений может меняться спонтанно или экспериментально. «Уровень миксоплоидии можно увеличить, обработав растения раствором колхицина, блокирующего веретено деления при кариокинезе. В итоге в клеточных популяциях снизится доля диплоидных и возрастет доля тетраплоидных клеток, а среднее число хлоропластов в замыкающих клетках устьиц в миксоплоидном поколении C_0 возрастет примерно на 25–30 %» (Юданова и др., 2004. С. 931).

Как показано выше (табл.), изменчивость числа хлоропластов, с одной стороны, вероятно, определяется асимметричностью клеточных делений, что, в свою очередь, связано с цитогенетической нестабильностью клеток и вызвано гомозиготностью геномов, возникающей при самоопылении. У инбредных растений увеличено как среднее число органелл в цитоплазме клеток, так и среднее число пластотипов в клеточных популяциях. Увеличение этих параметров у инбредных форм свеклы приводит к снижению фрактальной размерности устьичной ткани, если сравнивать эти параметры у инбредных и гибридных растений. Эти показатели оказываются близкими у инбредных линий и триплоидного гибрида, что свидетельствует о нестабильности клеточных популяций инбредных линий.

Более высокий уровень изменчивости клеточных популяций по числу хлоропластов

и числу пластотипов в замыкающих клетках устьиц у инбредных растений по сравнению с аналогичной изменчивостью этого же признака у гибридов свидетельствует о том, что наблюдаемую изменчивость следует отнести к эпигенетической изменчивости или к так называемой «реализационной изменчивости» (Струнников, 1989). Наиболее интересной особенностью этого типа изменчивости является то, что она обязана не генотипу растений, и не условиям их выращивания, а реальным процессам, складывающимся в ходе онтогенеза. Гомозиготность растений вызывает большую нестабильность в развитии инбредных растений по сравнению с гибридными растениями, и эту нестабильность можно выявить при анализе не только количественных признаков растений, но и цитогенетических (число органелл в клетках листа). Этот тип изменчивости впервые исследован и описан Б.Л. Астауровым (1927, 1974) и получил в литературе название – «правило Астаурова» (Бабков, 1985).

У гибридных растений отмечено меньшее число органелл на клетку и меньшее число пластотипов в популяциях клеток. Фрактальная размерность (D) в популяциях устьичных клеток у различных образцов сахарной свеклы варьировала от 1,07 до 1,51, а средние значения показателя по 17 исследованным образцам менялись от 1,23 до 1,35. Отметим, что по этому показателю нет отличия диплоидных гибридов от триплоидного. В объединенной популяции гибридных растений среднее значение фрактальной размерности в популяции замыкающих клеток устьиц ($D = 1,27$) (табл.) находится в соответствии с трансцендентной величиной – 1,272: $\sqrt{\Phi} = \sqrt{1,618034 \dots} = 1,27202\dots$, или $4/\pi = 1,27202\dots$, где Φ – число «фи» (отношение Фибоначчи), π – трансцендентное число (отношение длины окружности к ее диаметру).

Можно думать, что найденное отношение (или фрактальный размер числа хлоропластов в популяции клеток листа сахарной свеклы) является одной из биологических констант (инвариантом), связанных с внутриклеточными пропорциями, обозначаемыми как «золотое сечение». Число 1,27 найдено у гибридных растений свеклы, тогда как у инбредных линий формируется иная пропорция. Как известно, первой группе растений (гибридам) присущ эффект гетерозиса

(гибридной мощности), а второй группе (инбредным растениям) – эффект депрессии.

Таким образом, показатели D , найденные у различных образцов клеточных популяций эпидермы листа, соответствует числам, обозначаемым в математике как p -числа, или числа Фибоначчи¹, которым соответствуют золотые p -пропорции² (Стахов, 2006). Золотые пропорции (геометрическое понятие) представляют собой деление целого на две неравные части (например деление отрезка в крайнем и среднем отношении). А.П. Стаховым описан общий принцип деления целого на части, который назван «обобщенным принципом золотого сечения». Согласно обобщенному принципу, деление целого на части содержит в себе в качестве частных случаев как «принцип дихотомии» ($p = 0$), так и «принцип золотого сечения» ($p = 1$), а также другие гармонические пропорции ($p \geq 2, 3, 4, \dots$) (Стахов, 2006), которые также наблюдаются в эксперименте.

Золотое сечение³ – один из инвариантов и один из принципов самоорганизации живой материи. «По словам М. Борна, «наука – это не что иное, как попытка конструировать инварианты там, где они не очевидны. ... Идея инвариантов является ключом к рациональному понятию реальности» (Сороко, 1984. С. 72). «Через все значения слова «устойчивость», – пишет У.Р. Эшби, – проходит основная идея «инвариантности». Эта идея состоит в том, что хотя система в целом претерпевает последовательные изменения, некоторые ее свойства («инварианты») сохраняются неизменными. Таким образом, некоторое высказывание о системе, несмотря на непрерывное изменение, будет неизменно истинным» (Там же. С. 71). Описанные выше гармонические пропорции D по

¹ Ряд чисел 0, 1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, 55, 89 и т. д. известен как ряд Фибоначчи. Каждый член числовой последовательности, начиная с третьего, равен сумме двух предыдущих $2 + 3 = 5$; $3 + 5 = 8$; $5 + 8 = 13$; $8 + 13 = 21$; $13 + 21 = 34$ и т. д., а отношение смежных чисел ряда (a_{n+1}/a_n) приближается к отношению золотого сечения (например, $89/55 = 1,618\dots = \Phi$).

² «Между числами 2 и 1 находится бесконечное число иррациональных чисел, золотых p -пропорций, которые выражают более сложные «гармонии», чем классическая золотая пропорция = 1,618... (Стахов, 2006. С. 188).

³ Золотое или гармоническое деление – это деление единичного отрезка в крайнем и среднем отношении. Термины «золотое деление, золотое сечение или божественная пропорция» ввел в конце XV в. Леонардо да Винчи».

числу органелл в клетках позволяют оценивать количественно реализационную изменчивость клеточных популяций растений.

Таким образом, число хлоропластов и пластотипов в замыкающих клетках устьиц варьирует как у гибридов, так и инбредных линий. Наибольшее число пластотипов наблюдается у инбредных линий, наименьшее – у гибридов. Фрактальная размерность, присущая клеточным популяциям, варьировала от 1,17 до 1,23 у самоопыленных потомств и от 1,23 до 1,35 у гибридов (в среднем для гибридов она оказалась равной 1,27).

Настоящая работа выполнялась при финансовой поддержке грантов РФФИ № 12-04-90000 Бел_а, № 13-04-00012_A и интеграционного гранта № 3 Президиумов СО РАН и НАН Беларуси.

ЛИТЕРАТУРА

- Астауров Б.Л. Исследование наследственного изменения галтеров у *Drosophila melanogaster* // Журн. эксперим. биологии. 1927. Т. 3. Вып. 1/2. С. 1–61; вып. 3/4. С. 199–201.
- Астауров Б.Л. Исследование наследственных нарушений билатеральной симметрии в связи с изменчивостью одинаковых структур в пределах организма // Наследственность и развитие. Избр. тр. М.: Наука, 1974. С. 54–109.
- Бабков В.В. Принцип Астаурова: автономная изменчивость признаков // Московская школа эволюционной генетики. М.: Наука, 1985. С. 59–72.
- Де Робертис Е., Новинский В., Саз Ф. Общая цитология. М.: Иностран. лит-ра, 1962. Гл. XII. С. 262–279.
- Мандельброт Б. Фрактальная геометрия природы. М.; Ижевск: Ижевский ин-т компьютерных исследований, НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», 2010. 656 с.
- Мокронос А.Т., Федосеева Г.П. Структурно-функциональные изменения фотосинтетического аппарата при полиплоидии // Популяционно-генетические аспекты продуктивности растений. Новосибирск: Наука, 1982. С. 45–62.
- Панин В.А., Панина Е.Б., Зосимович В.П., Лутков А.Н. Методика массового получения и отборов тетраплоидных форм сахарной свеклы. Киев: Изд-во АН УССР, 1962. 41 с.
- Рыжков В.Л. Полиплоидия и количественно-качественные отношения в генетике // Полиплоидия у растений. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 33–38.
- Сороко Э.М. Структурная гармония систем. Минск: Наука и техника, 1984. 284 с.
- Стахов А.П. Золотое сечение, священная геометрия и математика гармонии // Метафизика. Век XXI: Сб. тр. М.: БИНОМ. Лаборатория знаний, 2006. С. 174–215.
- Струк Т.И., Осипова З.А. Влияние гибридизации и полиплоидии на структурную организацию листа у сахарной свеклы // Популяционно-генетические аспекты продуктивности растений. Новосибирск: Наука, 1982. С. 77–87.
- Струнников В.А. Третья изменчивость // Природа. 1989. № 2. С. 17–27.
- Харечко-Савицкая Е.И. Цитология и эмбриология сахарной свеклы // Свекловодство. Киев: Госсельхозиздат, 1940. Т. 1. С. 453–550.
- Хржановский В.С. Система покровных тканей // Курс общей ботаники. М.: Высш. шк., 1976. С. 81–88.
- Юданова С.С., Малецкая Е.И., Малецкий С.С. Изменчивость числа хлоропластов в популяциях замыкающих клеток устьиц у сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.) // Генетика. 2002. Т. 38. № 1. С. 72–78.
- Юданова С.С., Малецкая Е.И., Малецкий С.И. Эпипластомная изменчивость числа хлоропластов в замыкающих клетках устьиц сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.) // Генетика. 2004. Т. 40. № 7. С. 930–939.
- D'Amato F. Cytogenetics of plant cell and tissue cultures and their regenerants // CRC Crit. Rev. Plant Sci. 1985. V. 3. No. 1. P. 73–112.
- Hertwig R. Über das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma // Sitzungsber. Ges. München, 1903. Bd. 18. H. 1. S. 77–100.
- Lukaszewska E., Sliwinska E. Most organs of sugar-beet (*Beta vulgaris* L.) plants at the vegetative and reproductive stages of development are polysomatic // Sex. Plant Reproduction. 2007. V. 20. P. 99–107.
- Savitsky H.I. Effectiveness of selection for tetraploids plants in C₀ generation on the basis of the number of chloroplasts in stomata // Amer. Soc. Sugar Beet Technol. 1966. V. 13. No. 8. P. 655–661.

**HARMONIC PROPORTIONS OF CHLOROPLAST NUMBER
IN STOMATA OF GUARD CELL POPULATIONS IN SUGAR BEET
(*BETA VULGARIS L.*)**

S.I. Maletskii, S.S. Yudanova, E.I. Maletskaya

Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk, Russia,
e-mail: stas@bionet.nsc.ru

Summary

The variability of chloroplast number and plastotype number in stomata guard cell populations was analyzed. Experiments were done with three types of plants: inbred lines, a synthetic population and commercial heterosis hybrids. Chloroplast numbers in stomata guard cells of different plant groups are different: the greatest chloroplast number was recorded in inbred lines and triploid hybrid, and the smallest, in commercial hybrids. The greatest number of plastotypes was observed in inbred lines, and the smallest, in hybrids. The fractal dimension of stomata guard cell populations was used for characterization of tissue cells in sugar beet. It estimates in a logarithmic scale the ratio between the chloroplast number and plastotype number. In the samples studied, it varied from 1,17 to 1,23 in inbred lines and from 1,23 to 1,35 in commercial hybrids (average 1,272).

Key words: guard cells, harmonic proportions, plastotype, fractal dimension, Fibonacci numbers, chloroplasts.