

4. Jones R. N., Viega W., Houben A. A Century of B Chromosomes in Plants: So What? //Annals of Botany – 2007. – P.1–9.
5. Muravenko O. V., Yurkevich O. Yu., Bolsheva N. L., Samatadze T. E., Nosova I. V., Zelenina D. A., Volkov A. A., Popov K. V., Zelenin A. V. Comparison of genomes of eight species of sections *Linum* and *Adenolinum* from the genus *Linum* based on chromosome banding, molecular markers and RAPD analysis // Genetica – 2009. – vol.135, P.245–255.
6. Schweizer D. Reverse fluorescent chromosome banding with chromomycin and DAPI //Chromosoma – 1976. – vol. 58, P.307-324.
7. Nosova I.V., Semenova O.Yu., Samatadze T.E., Amosova A.V., Bolsheva N.L., Zelenin A.V., Muravenko O.V. Investigation of karyotype structure and mapping of ribosomal genes on chromosomes of wild *Linum* species by FISH // Biological Membranes – 2005. – vol.22, - P.244-248.
8. Semenova O.Yu., Samatadze T.E., Zelenin A.V., and Muravenko, O.V. The Comparative Study of the Species of *Adenolinum* and *Stellerolinum* sections by Means of FISH Technique // Biological Membranes – 2006. - vol. 23, № 6, - P.453–460.
9. Agarwal M.L., Aldrich J., Agarwal A., Cullis C.A. The flax ribosomal RNA-encoding genes are arranged in tandem at a single locus interspersed by “non-rDNA” sequences // Gene, - 1992. - vol. 120, № 2, - P.151–156.

Резюме

В кариотипах *Linum flavum*, *L. capitatum*, *L. elegans*, *L.campanulatum*, *L. thracicum*, *L. tauricum* и *L. czernjajevii* выявлены маленькие, гетеропикнотичные В-хромосомы. Они содержат сайты 5S и 45S рДНК, интенсивно окрашиваются при С- и СМА-окрашивании, но не окрашиваются нитратом серебра. Установлено, что число хромосом у исследованных видов $2n=28A+0-6B$.

B-chromosomes were discovered in the karyotypes of *Linum flavum*, *L. capitatum*, *L. elegans*, *L.campanulatum*, *L. thracicum*, *L. tauricum* and *L. czernjajevii*. These B chromosomes are small and heteropicnotic, contain 5S and 45S rDNA, characterized by intensive C- and CMA staining, but they aren't stain with silver nitrate. It was determined that the chromosome number of these species is $2n=28A+0-6B$.

КАШИН А. С., МИНДУБАЕВА А. Х.

Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского, 410012 Саратов, ул. Астраханская, 83, e-mail: kashinas@sgu.ru

ДИАГНОСТИКА СПОСОБНОСТИ К АПОМИКСИСУ У НЕКОТОРЫХ СОРТОВ И ВИДООБРАЗЦОВ РОДА *FESTUCA* L.

Исследование биологии злаков, в особенности способа их размножения, имеет большое теоретическое и практическое значение, поскольку к злакам относятся все основные хлебные и многие кормовые растения. Знание закономерностей проявления апомиксиса в этом семействе может оказаться полезным для поисков путей и способов использования различных форм апомиксиса в селекции и семеноводстве [1-3].

Целью настоящего исследования было выявление возможности и динамики выраженности гаметофитного апомиксиса у растений ряда видов овсяниц (*Festuca* L.) семейства Poaceae. Изучение видов этого рода интересно как в прикладном, так и теоретическом аспектах.

В списке С.С. Хохлова с соавт. [4] в качестве апомиксичных указано три вида рода, а именно *F. arundinacea* Schreb., *F. pratensis* Huds. и *F. rubra* L.. Для них указана нерегулярная форма апомиксиса - споровая апомиксисия. Есть указания на то, что склонность к апомиксису проявляют и такие виды рода, как *F. valesiaca* Gaud. s. l. и *F.*

gigantea (L.) Vill. [5, 6]. В списке J. Carman [7, 8] нет ни одного вида данного рода, который бы указывался как апомиктический.

Материал и методика

В качестве материала использовали растения естественных популяций *F. pratensis* (325)¹ и *F. valesiaca* (408) из Краснокутского района (КрК) Саратовской области, *F. pratensis* из Аткарского района (454 Атк) Саратовской области и из Ростовской области (426 РСт), *F. arundinacea* (327), *F. rubra* (330) и *F. valesiaca* (463) из Озинского района (Оз) Саратовской области, *F. polesica* Zapal. из Волгоградской области (427 ВЛГ), *F. regeliana* Pavl. из Ростовской области (424 РСт), *F. altissima* All. из г. Саратова (469 Сар), *F. valesiaca* (413) из Воскресенского района (ВСк), *F. valesiaca* (411) из Пугачевского района (ПГЧ), *F. valesiaca* (457) и *F. rupicola* Neuff. (458) из Александровогайского района (АлГ), *F. rupicola* (474) и *F. rubra ssp. rubra* из Татищевского района (Тат) Саратовской области, а также сортов и популяций *F. rubra*, выращенных на территории ботанического сада СГУ: 1) сортов *ssp. rubra* Areta, Выдубецкая славная, ГБС 202, Salaspils, Tamara, Frida, Свердловская, ГБС-202, Franklin, Jasper, Киевлянка, Vitori II, ГБС- 116, 2) сортопопуляции *ssp. arenaria*, 3) сорта *ssp. commutata* Bargreen. Выбор объектов исследования в полевых условиях производили случайным образом. Число исследованных растений каждой формы в выборке варьировало от 15 до 30. Соцветия фиксировали ацетоалкоголем (1 : 3) в период массового цветения на стадии перед выбрасыванием пыльников. Часть сорто- и видопопуляций исследовали в течение 2 лет.

Для анализа пыльцы использовали методику приготовления временных глицерин–желатиновых препаратов [4], для изучения зародышевых мешков – методику ускоренного приготовления препаратов после мацерации [9] или просветления семязачатков [10]. В общей сложности было выделено и исследовано более 4500 зародышевых мешков.

Результаты и их обсуждение

Ранее (Куприянов, 1989) [11] экспериментально установлено, что пороговым уровнем степени дефектности пыльцы (СДП), косвенно указывающим на возможность у образца апомиксиса, является СДП выше 11,7 %. В пределах исследованных нами 33 сорто- и видообразцов *F. rubra*, *F. pratensis*, *F. arundinacea*, *F. polesica*, *F. valesiaca*, *F. rupicola* и *F. regeliana* СДП варьировала в широких пределах (3,7 - 69,7 %). При этом СДП, ниже пороговой величины 11,7 %, отмечена у растений популяции *F. rubra* (330 Оз), *F. arundinacea* (327 Оз), *F. pratensis* (454 Атк), *F. rupicola* (458 АлГ) и 6 сорто- и видообразцов *F. rubra*: сорта Salaspils, Выдубецкая славная, Areta, Jasper, Frida и видообразец *ssp. arenaria*. СДП, незначительно превышающая порог 11,7 %, была обнаружена у 3 сортов *F. rubra* - ГБС 116, ГБС 202 и Vitori II - и 6 видообразцов: *F. valesiaca* (411 ПГЧ), *F. pratensis* (426 РСт), *F. polesica* (427 ВЛГ), *F. valesiaca* (457 АлГ), *F. valesiaca* (463 Оз) и *F. rupicola* (474 Тат). Средний уровень СДП (21,9 – 39,2 %) отмечен у растений популяций *F. pratensis* (325 КрК), *F. valesiaca* (413 ВСк), *F. regeliana* (424 РСт) и у 4-х сортов *F. rubra*: Киевлянка, Tamara, Bargreen и Franklin. Наконец, высокая СДП (48,3 – 69,7 %) обнаружена у растений *F. rubra* сортов Ирбитская и Свердловская, а также у видообразца, из Татищевского района.

При сравнительном исследовании СДП в одних и тех же популяциях в течение двух лет выявлено отсутствие достоверных различий в популяциях *F. valesiaca* (413 ВСк) из Воскресенского района (около 40 %) и *F. pratensis* (426 РСт) (около 13 %). В то же время в другой популяции *F. valesiaca* (457) из Александровогайского района СДП в 2008 г. была достоверно ниже, чем в 2007 г. ($7,51 \pm 0,67$ и $14,45 \pm 1,97$ %, соответственно), а в популяции *F. polesica* (427 ВЛГ), напротив, в 2008 году СДП была выше в пять раз по сравнению с 2007 годом ($67,21 \pm 1,90$ и $13,30 \pm 1,29$ %, соответственно).

¹ Здесь и далее при упоминании популяций в скобках даны их условные номера по полевому журналу и сокращение названия района или региона сборов

соответственно). Таким образом, одни популяции, причём как с высоким уровнем СДП (*F. valesiaca* (413 ВСк)), так и с уровнем СДП, близким к пограничной величине (*F. pratensis* (426 РСт)) демонстрировали стабильный уровень дефектности пыльцы, а другие – значительную динамику этого показателя по годам.

Для исследования состояния женской генеративной сферы в 2006 г. были выбраны растения популяций видов *F. pratensis* (325 КрК), *F. arundinacea* (327 Оз), *F. rubra* (Тат) и шести сортообразцов *F. rubra* (Tamara, Salaspils, Areta, Ирбитская, Свердловская, Franklin), в 2007 году – *F. valesiaca* (408 КрК), *F. valesiaca* (413 ВСк), *F. regeliana* (424 РСт), *F. pratensis* (426 РСт), *F. polesica* (427 ВЛГ), *F. valesiaca* (457 АлГ), *F. rupicola* (458 АлГ), *F. altissima* (469 Сап), в 2008 году – *F. pratensis* (426 РСт) и *F. valesiaca* (413 ВСк). Из 4534 выделенных и исследованных зародышевых мешков (ЗМ) примерно 75 % оказались зрелыми, дифференцированными. Но лишь около 1/3 из них имели типичное строение, соответствующее Polygonum-типу.

Отклонения от типичного строения ЗМ были связаны с нарушением их дифференциации, что приводило к отсутствию отдельных элементов ЗМ, ранней дегенерации тех или иных элементов или, наоборот, к наличию дополнительных элементов. Нами были отмечены ЗМ, в которых отсутствовали синергиды, яйцевой аппарат или антиподы, а в некоторых случаях происходила дегенерация яйцеклетки или всего яйцевого аппарата.

Существенную долю у растений *F. rubra* трех сортов (Areta – 62,7 %, Franklin – 63,6 % и Salaspils – 39,2 %) в 2006 – 2007 гг. составили ЗМ с признаками, которые косвенно могут указывать на возможность апомиксиса. В мегагаметофите таких растений отмечались различные отклонения от типичного строения: наличие двух яйцеклеток, двудерной яйцеклетки, яйцеклетки и полярных ядер с двумя и более ядрышками в ядре или нарушение поляризации ЗМ на ранних стадиях развития. Средний процент подобных ЗМ выявлен у растений *F. rubra* остальных трех исследованных сортообразцов (Tamara – 22,9 %, Ирбитская – 26,9 %, Свердловская – 23,8 %), а также видообразцов *F. valesiaca* (408 КрК) (33,1 %), *F. pratensis* (426 РСт) (33,0 %), *F. polesica* (427 ВЛГ) (20,8 %), *F. valesiaca* (457 АлГ) (36,1 %), *F. rupicola* (458 АлГ) (27,4 %), *F. altissima* (469 Сап) (27,7 %) и *F. rubra* (Тат) (20,9 %). Более низкий процент таких ЗМ отмечен у видообразцов *F. pratensis* (325 КрК) (9,2 %), *F. valesiaca* (413 ВСк) (13,4 %) и *F. regeliana* (424 РСт) (4,9 %). У растений двух исследованных в 2008 году видообразцов этот показатель несколько изменился по отношению к результатам исследования в 2007 г., так, у *F. valesiaca* (413 ВСк) он снизился до 1,5 %, а у *F. pratensis* (426 РСт) - до 0,7 %.

Кроме признаков, косвенно указывающих на возможность гаметофитного апомиксиса, у растений исследованных сорто и видообразцов обнаружены цитозембриологические признаки, однозначно говорящие в пользу способности этих форм к апомиктичному воспроизводству. Так развитие проэмбрио без оплодотворения (преждевременная эмбриония) с частотой встречаемости от 2,4 до 11,3 % было отмечено у растений шести видообразцов, - *F. valesiaca* (408 КрК), *F. valesiaca* (413 ВСк), *F. pratensis* (426 РСт), *F. polesica* (427 ВЛГ.), *F. valesiaca* (457 АлГ), *F. altissima* (469 Сап), - а также у растений *F. rubra* трёх сортообразцов (Tamara, Salaspils, Areta). Развитие эндосперма без оплодотворения отмечено у растений *F. rubra* сорта Salaspils (1,6 %). Развитие без оплодотворения одновременно и проэмбрио, и эндосперма отмечено у растений *F. rubra* сортов Tamara (3,2 %) и Areta (0,8 %), а также у растений сортообразцов *F. valesiaca* (413 ВСк) (2,9 %) и *F. altissima* (469 Сап) (20,7 %).

В 2008 году доля мегагаметофитов с развитием проэмбрио или эндосперма у растений *F. pratensis* (426 РСт) несколько увеличилась с 9,5 % до 13,5 %. В то же время у растений видообразца *F. valesiaca* (413 ВСк) случаев развития мегагамет без оплодотворения в этот год наблюдений не было обнаружено, а в 2007 г. доля зародышевых мешков с преждевременной эмбрионией составила 5,1 %.

Ещё одним признаком, прямо указывающим на способность растений к апомиктичному воспроизводству, является наличие в семязачатке дополнительных ЗМ разных стадий развития или апоспорических инициальных клеток.

Семязачатки с развитием апоспорических инициалей или дополнительных ЗМ отмечены у растений практически всех исследованных в 2006 – 2007 гг. сорто- и видов образцов, за исключением *F. rubra* сортов Tamara, Salaspils и Areta. При этом наблюдали: а) одновременное развитие двух ЗМ, один из которых имел эуспорическую, а второй - апоспорическую природу - у *F. rubra* сортов Ирбитская (3,8 %), Свердловская (1,1 %), Franklin (3,9 %), *F. valesiaca* (408 КрК) (4,7 %), *F. valesiaca* (413 ВСк) (8,6 %), *F. regeliana* (424 РСт) (10,4 %), *F. pratensis* (426 РСт) (9,7 %), *F. polesica* (427 ВЛГ) (11,8 %), *F. valesiaca* (457 АлГ) (8,3 %), *F. rupicola* (458 АлГ) (9,7 %), *F. altissima* (469 Сар) (1,9 %); б) наличие одной апоспорической инициальной клетки в присутствии материнской клетки мегаспор (МКМ) или тетрады мегаспор - у *F. pratensis* (325 КрК) (2,7 %), *F. arundinacea* (327 Оз) (0,6 %), *F. rupicola* (458 АлГ) (1,1 %), *F. rubra* сортов Ирбитская (8,1 %) и Свердловская (1,1 %); в) наличие апоспорических инициальных клеток в присутствии одно-, дву- или четырёхядерного ЗМ эуспорической природы - у *F. regeliana* (424 РСт) (7,7 %); г) наличие апоспорических инициальных клеток в присутствии зрелых, дифференцированных ЗМ - у *F. valesiaca* (408 КрК) (3,1 %), *F. pratensis* (426 РСт) (7,1 %), *F. polesica* (427 ВЛГ) (3,2 %), *F. valesiaca* (457 АлГ) (4,7 %), *F. rupicola* (458 АлГ) (4,1 %), *F. rubra* у видов образца из Татищевского района (3,8 %) и сортов Ирбитская (1,9 %), Свердловская (1,1 %), Franklin (4,2 %).

В 2008 году у растений двух видов *F. valesiaca* (413 ВСк) и *F. pratensis* (426 РСт) отмечено увеличение в 1,5 – 3 раза доли растений с развитием в семязачатках апоспорических инициалей и ЗМ. Например, у видов образца *F. valesiaca* (413 ВСк) доля таких семязачатков в 2007 г. составила 9,3 %, а в 2008 г. - 32,5 %. В некоторых случаях наблюдали наличие четырех, пяти и даже шести ЗМ в одной семяпочке.

По результатам исследования нет оснований говорить о том, что СДП или доля отклонений в строении мегагаметофита могут указывать на склонность формы к гаметофитному апомиксису, так как в целом: а) между показателями СДП и цитозембриологическими признаками апомиксиса, напротив, имеется хоть и слабая, но обратная корреляция ($r = -0,207$); б) между долей мегагаметофитов нетипичного строения у растений сорто- или видов образца и цитозембриологическими признаками апомиксиса, также имеется слабая обратная корреляция ($r = -0,296$).

Полученные данные в значительной степени совпадают с известными в литературе сведениями о внутривидовой изменчивости генеративных признаков *F. rubra* L. и однозначно указывают на склонность растений данного и других исследованных видов рода *Festuca* к апомиктичному размножению. При этом для *F. regeliana*, *F. polesica*, *F. rupicola*, *F. altissima* способность к гаметофитному апомиксису отмечена впервые.

Обращает на себя внимание существенная изменчивость состояния как микро- так и мегагаметофита у растений исследованных сорто- и видов образцов *Festuca*, причём как на межвидовом, так и на внутривидовом уровнях.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 08-00-00319).

Литература

1. Хохлов С.С. Апомиксис: классификация и распространение у покрытосеменных растений // Успехи современной генетики. Вып. 1. - М., 1967. - С. 43-105.
2. Vielle Calzada J.-Ph., Crane Ch.F., Stelly D.M. Apomixis: the asexual revolution // Science. - 1996. - Vol. 274, N 5291. - P. 1322-1323.

3. *Savidan Y.H.* Transfer of apomixis through wide crosses // *The Flowering of Apomixis: From Mechanisms to Genetic Engineering.* - Mexico: CIMMYT, IRS, Eur. Comm., 2001. - P. 153-167.
4. *Хохлов С.С., Зайцева М.И., Куприянов П.Г.* Выявление апомиктических форм во флоре цветковых растений СССР. - Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1978. - 224 с.
5. *Шишкинская Н.А., Юдакова О.И.* Репродуктивная биология дикорастущих злаков // *Известия Саратов. ун-та. Сер. Биол.* - Саратов, 2001. - С. 166 – 176.
6. *Кашин А.С., Юдакова О.И., Кочанова И.С., Полянская М.В., Миндубаева А.Х.* Распространение гаметофитного апомиксиса в семействах Asteraceae и Poaceae (на примере видов флоры Саратовской области) // *Ботан. журн.* - 2009. - Т. 94, № 5. - С. 120-132.
7. *Carman J.G.* Gametophytic angiosperm apomicts and the occurrence of polyspory and polyembryony among their relatives // *Apomixis Newsletter.* - 1995. - № 8. - P. 39-53.
8. *Carman J.G.* Asynchronous expression of duplicate genes in angiosperms may cause apomixis, bispory, tetraspory, and polyembryony // *Biol. J. Linn. Soc.* - 1997. - Vol. 61. - P. 51-94.
9. *Куприянов П.Г.* Способ приготовления препаратов зародышевых мешков. А.с. № 919636 // *Бюл. изобр.* - 1982. - № 7. - С. 14.
10. *Herr J.M.* A new clearing-squash technique for the study of ovule development in angiosperms // *Amer. J. Bot.* - 1971. - Vol. 58. - P. 785-790.
11. *Куприянов П.Г.* Диагностика систем семенного размножения в популяциях цветковых растений. - Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1989. - 160 с.

Резюме

При исследовании 33 сорто- и видообразцов рода *Festuca* L. (*F. rubra*, *F. pratensis*, *F. arundinacea*, *F. polesica*, *F. valesiaca*, *F. rupicola*, *F. regeliana* и *F. altissima*) показано, что наибольшую склонность к гаметофитному апомиксису проявляют растения видов *F. pratensis*, *F. valesiaca*, *F. altissima*. Для *F. regeliana*, *F. polesica*, *F. rupicola*, *F. altissima* способность к гаметофитному апомиксису отмечена впервые.

Peculiarities of 33 variety and species accessions of the genus *Festuca* L. (*F. rubra*, *F. pratensis*, *F. arundinacea*, *F. polesica*, *F. valesiaca*, *F. rupicola*, *F. regeliana* и *F. altissima*). It has been shown that the largest inclination to gametophytic apomixis manifest the plants of the species *F. pratensis*, *F. valesiaca*, *F. altissima*. For such species as *F. regeliana*, *F. polesica*, *F. rupicola*, *F. altissima* ability for gametophytic apomixis has been revealed for the first time.

При дослідженні 33-х сортових та видових зразків роду *Festuca* L. (*F. rubra*, *F. pratensis*, *F. arundinacea*, *F. polesica*, *F. valesiaca*, *F. rupicola*, *F. regeliana* и *F. altissima*) було встановлено, що найбільшу схильність до гаметофітного апоміксису виявляють рослини видів *F. pratensis*, *F. valesiaca*, *F. altissima*. Для *F. regeliana*, *F. polesica*, *F. rupicola*, *F. altissima* схильність до гаметофітного апоміксису було виявлено вперше.

КРАВЕЦ Е.А., ЗЕЛЕНАЯ Л.Б., ЗАБАРА Е.П., НЕЧИСТИК В.В.

*Институт клеточной биологии и генетической инженерии НАНУ,
Украина, 03680, Киев, ГСП-22, ул. акад. Заболотного, 148, e-mail: elkrav@online.ua*

ФОРМИРОВАНИЕ ПЕРЕКРЕСТНОЙ АДАПТАЦИИ РАСТЕНИЙ К УЛЬТРАФИОЛЕТУ ПУТЕМ ЗАКАЛИВАНИЯ СЕМЯН

Закаливание растений определяется как приобретение неспецифичной стойкости к неблагоприятным факторам среды. Одним из способов повышения устойчивости к