

Л.М. ЛАЗАРЕНКО, В.Ф. БЕЗРУКОВ

Киевский национальный университет им. Тараса Шевченко

E-mail: lml@univ.kiev.ua

ДИНАМИКА ХРОМОСОМНОЙ НЕСТАБИЛЬНОСТИ БАТУНА (*ALLIUM FISTULOSUM L.*): ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ ХРАНЕНИЯ СЕМЯН



*Исследована возрастная динамика хромосомной неустойчивости в клетках корневой меристемы проростков и всхожесть семян батуна (*Allium fistulosum L.*) при двух температурных режимах хранения в течение шести лет после сбора семян. Семена, хранившиеся при комнатной температуре (14–28 °С), через шесть лет хранения потеряли всхожесть. Частота aberrантных анафаз в этих семенах возросла от 2 % на первом месяце хранения семян до 80 % на 75-м месяце. Всхожесть семян, хранившихся при пониженной температуре (4–9 °С), на шестом году хранения составила 73–77 %, а частота aberrантных анафаз в этих семенах оставалась в пределах 2–4 % на протяжении шести лет. Таким образом, хранение семян батуна в течение шести лет при пониженной температуре способствует сохранению всхожести семян и препятствует развитию хромосомной неустойчивости в клетках корневой меристемы проростков в течение этого периода.*

© Л.М. ЛАЗАРЕНКО, В.Ф. БЕЗРУКОВ, 2008

Введение. Семена растений — удобный объект для изучения возрастных изменений генома. Хранение семян не сопровождается делением клеток. В то же время семена метаболизируют, жизнеспособность их уменьшается, а частота хромосомных aberrаций и других проявлений неустойчивости генома возрастает [1, 2]. Эти изменения удовлетворяют четырем критериям, определенным для старения, таким как разрушительность, универсальность, постепенность и эндогенность [3]. Поэтому стареющие семена можно рассматривать как модель для исследования механизмов старения, в которой влияние неустойчивости генома на процесс старения сведено к минимуму, а наблюдаемый рост частоты хромосомных aberrаций обусловлен возрастными изменениями метаболизма в чистом виде. При этом время (возраст семян) можно рассматривать как мутаген, материальной основой которого являются особенности метаболизма, зависящие от состава веществ, запасенных в эндосперме материнским растением (влияние условий вегетации), и условий хранения семян.

Оптимальными условиями хранения семян для большинства видов являются низкая температура и относительная влажность, содержание воды в семенах около 2–5 %, а также отсутствие света, низкий уровень кислорода и высокий уровень углекислоты [2, 4, 5]. Так, семена растений, теряющие всхожесть при обычной температуре и открытом хранении в течение 2–4 лет, при –4 °С сохраняют всхожесть в течение 8 лет (лук — *Allium cepa*), 12 лет (томаты) и даже 20 лет (салат-латук, перец) [4]. Семена лука (*A. cepa*), высушенные до влажности 1/2 от исходной, в запечатанном виде при обычной температуре хранения сохраняли всхожесть (32 %) в течение 12 лет, а при –4 °С — в течение 20 лет (93 %) [4]. Исследования жизнеспособности семян другого вида лука — батуна (*A. fistulosum*) показали, что в течение двух лет при комнатных условиях и даже при 6 °С происходит резкое снижение таких показателей жизнеспособности, как дегидрогеназная активность, энергия прорастания и всхожесть, тогда как при –6 °С жизнеспособность семян была выше 90 % даже после трех лет хранения [6].

Преобладающая часть работ по изучению условий хранения семян посвящена анализу всхожести, энергии прорастания и другим хозяйственным показателям качества семян.

Имеются также отдельные работы по анализу нарушений генома семян при их хранении в условиях низкой температуры. Так, в семенах озимой ржи, хранившихся при $-3\text{ }^{\circ}\text{C}$ в течение 6 мес, рост частоты хромосомных aberrаций не наблюдался [7]. Хранение семян *Crepis capillaris* при $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ в течение 98 сут также не сказалось на изменении частоты хромосомных aberrаций [8]. Структурные перестройки хромосом и всхожесть семян ржи с разной степенью влажности изучали после 14-летнего хранения в лабораторных условиях [9]. Частота aberrантных анафаз в клетках корневой меристемы проростков из герметически закрытых с исходной влажностью семян составила 8,87 % при всхожести 14 %, в то время как при открытом хранении (обычным лабораторным способом) семена не взошли. Всхожесть герметически закрытых семян ржи с влажностью 0,5 от исходной через 14 лет составляла 83 %, а частота aberrантных анафаз оставалась на уровне молодых семян открытого хранения — 0,35 и 0,17 % соответственно [9].

Семена лука батуна (*Allium fistulosum* L.) характеризуются высокой хромосомной нестабильностью. На втором году хранения семян частота aberrантных анафаз в меристеме проростков может составить 3,5 % [10] и даже 14 % [11], что, очевидно, зависит не только от сорта, но и от партии (места и года урожая) семян [11]. На третьем году хранения частота aberrантных анафаз в клетках корневой меристемы проростков в зависимости от степени антропогенного загрязнения мест произрастания материнских растений может достигать 10, 20 и 35 % [12]. Реакция генома семян батуна разного срока хранения на гамма-облучение показала, что наиболее уязвимым по всхожести и частоте aberrантных анафаз оказался третий год хранения семян [13]. Период жизни семян батуна по данным разных авторов составляет 3–6 лет, меньше 5 лет, 7 лет крайний предел (цит. по [11]), 5 лет (60–65 мес) [14], и не всегда падение всхожести семян батуна соответствует повышению частоты aberrантных анафаз [14], что также показано и для других видов растений [15, 16].

Возрастная динамика всхожести семян батуна в пределах продолжительности жизни семян, которые хранятся в лабораторных услови-

ях, имеет достаточно характерную, повторяющуюся из года в год картину. В течение первых месяцев после сбора семян всхожесть невысока, при дальнейшем хранении наблюдается нарастание всхожести семян — очевидно, происходит дозревание семян при сухом хранении. На втором-третьем году хранения всхожесть семян удерживается на каком-то определенном уровне, на третьем-четвертом году она начинает падать, на пятом году падение всхожести ускоряется. Это усредненная общая картина для нескольких партий семян батуна разных лет урожая, начиная с 1994 по 2001 гг. [14]. Период, в течение которого всхожесть семян еще сохраняется (но уже не на 3-и, а на 4-е или 5-е сутки после начала проращивания) и еще можно провести цитогенетический анализ, составляет в среднем 5 лет (60–65 мес).

Зависимость возрастной динамики хромосомной нестабильности от температуры хранения семян в течение всего периода жизнеспособности изучена весьма неполно. В настоящей работе изложены полученные нами экспериментальные данные по возрастной динамике всхожести и цитогенетических показателей хромосомной нестабильности семян *Allium fistulosum* L. с одной и той же исходной влажностью, которые хранились в течение шести лет при двух температурных режимах. Шесть лет — это период, в течение которого семена этой партии, хранившиеся при комнатной температуре, полностью потеряли всхожесть.

Материалы и методы. Использовали семена лука батуна (*Allium fistulosum* L.) сорта Майский, урожай 1997 г. Через 1 мес после сбора часть семян поместили в холодильник, где температура согласно периодическим измерениям изменялась от 4 до 9 $^{\circ}\text{C}$. Контрольные семена, помещенные в стеклянную негерметически закрытую посуду, хранили в темном шкафу при комнатной температуре, которая изменялась от 14 до 29 $^{\circ}\text{C}$ в зависимости от времени года. Хранившиеся при комнатной температуре семена проращивали, начиная с первого месяца хранения. Семена, хранившиеся в холодильнике, начали проращивать с 30-го месяца хранения.

Семена проращивали в дистиллированной воде в термостате при $24 \pm 1,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ и фиксировали в смеси этанола и ледяной уксусной кислоты (3 : 1). Фиксацию производили одномо-

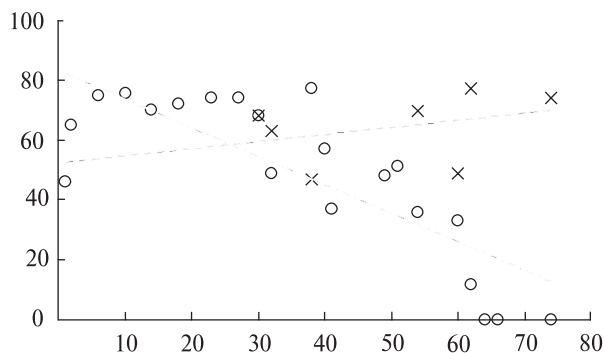


Рис. 1. Динамика всхожести семян батунa при двух температурных режимах хранения. Ноликами отмечены значения для комнатной температуры, крестиками — значения для пониженной температуры хранения (в холодильнике): по вертикали — всхожесть, %; по горизонтали — возраст, мес

ментно, когда не меньше половины проростков достигали 4–9 мл. Окрашивание ацеторсеином, приготовление давленных препаратов и анафазный анализ клеток корневой меристемы проростков производили стандартными методами [17].

Жизнеспособность семян оценивали по всхожести на 3-и сутки после замачивания. Об изменении стабильности генома судили по частоте aberrантных анафаз — доле анафаз с aberrациями от общего количества проанализированных анафаз, поврежденности aberrантной клетки — количеству aberrаций, приходящихся на одну aberrантную клетку, и частоте мультиaberrантных анафаз — доле мультиaberrантных анафаз от общего количества изученных анафаз в процентах. Анафазы с пятью и более aberrациями, а также с множественными aberrациями неопределенного вида относили к мультиaberrантным. Частоту мостов определяли как долю мостов (в процентах) от общего количества всех видов aberrаций. Частоту двойных мостов вычисляли как долю (в процентах) от общего количества мостов.

Статистическую обработку осуществляли общепринятыми методами [18].

Результаты исследований и их обсуждение. Полученные данные (средние значения и их погрешности) об изменении всех изученных параметров сведены в таблицу, которая позволяет проследить параллельность возрастной динамики этих параметров.

Всхожесть — главный параметр жизнеспособности семян — определяли в течение всей продолжительности жизни семян, хранившихся при комнатных температурных условиях, т.е. в течение более шести лет (75 мес). Возрастная динамика всхожести семян данной партии в целом не отличается от общей картины динамики всхожести семян батунa, за исключением пятого и шестого года хранения: падение всхожести в этот период происходит медленнее, хотя общее снижение всхожести семян начинается после третьего года хранения (таблица и рис. 1). На шестом году хранения семена начинали прорастать только на 4–5-е сутки. Всхожесть семян, хранившихся в течение того же периода при пониженной температуре, составляет на шестом году хранения 74 %.

Уравнение регрессии ($y = bx + a$) отражает линейную компоненту динамики всхожести, где коэффициент регрессии b соответствует средней скорости изменения всхожести. Обращает на себя внимание различие в средней скорости возрастных изменений всхожести разных по условиям хранения семян. Для семян, хранившихся при комнатной и пониженной температуре, уравнения регрессии следующие: $y = -0,86x + 80,31$ и $y = 0,24x + 52,13$ соответственно. Если сравнить всхожесть семян на третьем году хранения (27–38 мес, таблица), можно заметить, что всхожесть хранившихся при пониженной температуре семян даже несколько ниже, чем семян, хранившихся при комнатной температуре. Однако к пятому и шестому году хранения всхожесть этих же семян повышается, как бы повторяя картину нарастания всхожести молодых семян (1–1,5 года), хранившихся при комнатной температуре (рис. 1). Если после сбора семян батунa в течение некоторого времени происходит их дозревание (судя по всхожести молодых семян, так оно и есть), можно предположить, что пониженная температура не только отодвигает сроки снижения жизнеспособности семян, но и замедляет их дозревание после сбора.

Ограниченное количество помещенных в холодильник семян не позволило проследить дальнейшую динамику всхожести, поэтому крайний срок сохранения всхожести семян, хранившихся после уборки при пониженной температуре, остался невыясненным. Однако,

Параметры хромосомной нестабильности и всхожесть семян *Allium fistulosum* L. при комнатной (КТ) и пониженной (ПТ) температуре хранения

СХС, мес	Всхожесть, %		ЧММ (n)		ПАК		ЧМАА, %		ЧМ, %		ЧДМ	
	КТ	ПТ	КТ	ПТ	КТ	ПТ	КТ	ПТ	КТ	ПТ	КТ	ПТ
1	46 ± 3,5	—	1,9 ± 0,6 (529)	—	1,15 ± 0,11	—	0	—	41,7 ± 14,2	—	20,0 ± 17,9	—
2	65 ± 4,8	—	1,1 ± 0,4 (729)	—	1,17 ± 0,17	—	0	—	77,8 ± 13,9	—	0	—
6	75 ± 4,3	—	2,4 ± 0,6 (594)	—	1,16 ± 0,12	—	0	—	93,8 ± 0,6	—	6,7 ± 6,4	—
10	75,5 ± 3,2	—	1,6 ± 0,6 (441)	—	1,0 ± 0,0	—	0	—	100 ± 0,0	—	0	—
14	70 ± 2,7	—	8,5 ± 1,2 (539)	—	1,34 ± 0,14	—	0	—	57,5 ± 5,8	—	42,9 ± 7,6	—
18	72 ± 3,2	—	8,4 ± 1,3 (467)	—	1,41 ± 0,11	—	0,6 ± 0,36	—	40,4 ± 6,8	—	50,0 ± 10,2	—
23	74 ± 3,1	—	8,2 ± 0,8 (1055)	—	1,23 ± 0,07	—	0,3 ± 0,17	—	63,9 ± 4,6	79,2 ± 8,3	34,8 ± 5,7	—
27	74 ± 4,4	—	14,2 ± 1,4 (591)	—	1,33 ± 0,06	—	0,2 ± 0,18	—	56,6 ± 4,7	50,0 ± 9,4	46,9 ± 6,2	—
30	68,3 ± 2,7	68,3 ± 2,7 (25,9 ± 1,2 (1811))	2,2 ± 0,5 (953)	—	1,44 ± 0,06	1,26 ± 0,12	0,6 ± 0,18	0	37,3 ± 2,1	—	59,0 ± 3,4	10,5 ± 7,0
32	49 ± 5,0	63,5 ± 3,4	21,1 ± 1,8 (502)	2,6 ± 0,6 (785)	1,48 ± 0,14	1,20 ± 0,20	0,4 ± 0,28	0	53,6 ± 4,1	—	60,5 ± 5,4	42,9 ± 13,2
38	77 ± 4,2	47 ± 4,4	26,6 ± 1,7 (662)	3,4 ± 0,9 (439)	1,39 ± 0,09	1,23 ± 1,23	0,2 ± 0,17	0	67,1 ± 2,9	—	60,7 ± 3,7	15,4 ± 10,0
40	57 ± 5,0	—	44,4 ± 2,7 (329)	—	1,57 ± 0,09	—	2,7 ± 0,89	—	46,6 ± 3,4	57,8 ± 7,4	51,8 ± 4,8	—
41	37 ± 4,8	—	24,2 ± 2,5 (297)	—	1,41 ± 0,10	—	0,7 ± 0,48	—	57,5 ± 4,8	—	41,9 ± 6,3	—
49	48 ± 5,0	—	35,7 ± 3,0 (252)	—	1,39 ± 0,10	—	0,4 ± 0,4	—	60,4 ± 4,2	91,7 ± 5,6	46,9 ± 5,5	—
51	51 ± 3,5	73 ± 4,4	34,3 ± 4,6 (108)	—	1,56 ± 0,15	—	0,9 ± 0,9	—	43,1 ± 6,1	—	35,7 ± 9,1	—
54	36,5 ± 3,4	69,5 ± 3,2	54,9 ± 2,2 (488)	4,2 ± 0,7 (852)	1,44 ± 0,06	1,16 ± 0,10	1,6 ± 0,57	0	64,0 ± 2,4	56,3 ± 12,4	66,5 ± 3,1	30,8 ± 9,1
60	33 ± 2,7	49 ± 5,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
62	12 ± 1,90	77 ± 4,2	71,2 ± 2,3 (406)	3,3 ± 0,7 (601)	1,60 ± 0,08	1,25 ± 0,25	1,5 ± 0,6	0	66,6 ± 2,5	—	49,4 ± 3,7	13,6 ± 7,3
64	(16 ± 2,1)*0	—	75,8 ± 2,8 (231)	—	1,77 ± 0,11	—	6,5 ± 1,62	—	49,6 ± 3,0	—	60,6 ± 3,9	—
66	(7 ± 1,3)*0	—	45,2 ± 4,6 (115)	—	1,98 ± 0,19	—	4,3 ± 1,89	—	52,9 ± 5,4	—	60,0 ± 6,9	—
74	(5,6 ± 1,1)*0	73,9 ± 9,2	80,3 ± 2,7 (213)	2,0 ± 0,6 (562)	1,90 ± 0,14	1,38 ± 0,24	7,0 ± 1,75	0	52,6 ± 2,9	—	54,2 ± 3,7	33,3 ± 15,7
75	(8,8 ± 1,3)*	—	72,3 ± 3,4 (177)	—	1,69 ± 0,24	—	7,9 ± 2,02	—	60,8 ± 3,4	—	44,7 ± 3,95	—

Примечания. СХС — срок хранения семян, n — количество проанализированных клеток, ПАК — количество аберраций на одну поврежденную клетку, ЧМАА — частота мультиаберрантных анафаз, ЧМ — частота мостов, ЧДМ — частота двойных мостов. *В скобках указана всхожесть на 4–5-е сутки, на 3-и сутки всхожесть равна нулю.

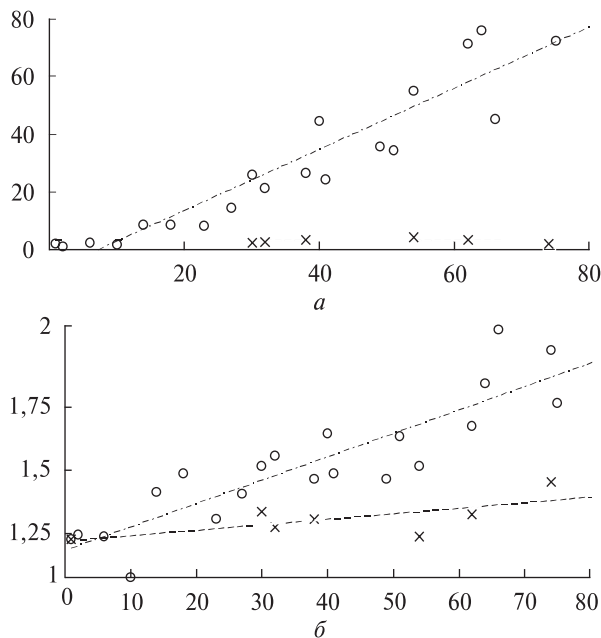


Рис. 2. Возрастные изменения частоты aberrантных анафаз (а) и поврежденности aberrантной клетки (б) при комнатной (нолики) и пониженной (крестики) температуре хранения: по вертикали – ЧАА (а) и ПАК (б), %; по горизонтали – возраст, мес

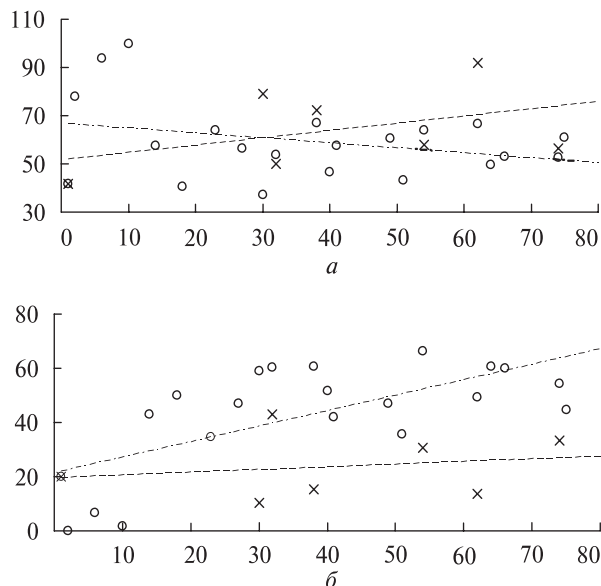


Рис. 3. Изменения частоты мостов (а) и частоты двойных мостов (б) во время хранения семян батуна при разной температуре. Ноликами отмечены значения для комнатной температуры, крестиками – значения для пониженной температуры хранения (в холодильнике); по вертикали – мосты (а) и двойные мосты (б), %

исходя из полученных данных, можно предположить, что хранящиеся при пониженной температуре семена батуна способны прорасти и после шести лет хранения.

Частота aberrантных анафаз (ЧАА) при старении семян при комнатной температуре увеличивается от 1,9 % у одномесечных семян до 75–80 % у старых (более пяти лет хранения) (таблица). Увеличение частоты aberrантных анафаз имеет характер нарастающих колебаний; с возрастом, по мере повышения ЧАА, амплитуда колебаний увеличивается (рис. 2, а). В семенах батуна, хранившихся при пониженной температуре, на третьем году (30 мес) частота aberrантных анафаз составила $2,20 \pm 0,45$ %, в то время как при комнатной температуре у семян этого возраста она была равна $20,54 \pm 0,97$ % (таблица). В течение последующего хранения в холодильнике частота aberrантных анафаз оставалась в пределах 2–4 % (рис. 2, а, таблица).

Для семян, хранившихся при комнатной и пониженной температуре, уравнения регрессии следующие: $y = 1,05x - 7,78$ и $y = 0,002x + 2,87$ соответственно, хотя различия в скорости нарастания ЧАА (%/мес) и без того очевидны.

Поврежденность aberrантной клетки (ПАК) в семенах, хранившихся при комнатной температуре, также выше, чем в семенах, которые хранились при 4–9 °С, даже с учетом того, что при вычислении поврежденности мультиaberrантные анафазы не учитывали. Поэтому реальная поврежденность aberrантной клетки гораздо выше. Скорость нарастания ПАК в семенах, хранившихся при комнатной температуре, в 4 раза выше (без учета мультиaberrантных анафаз), чем в семенах, хранившихся при пониженной температуре, о чем свидетельствуют коэффициенты регрессии из уравнений $y = 0,009x + 1,11$ и $y = 0,002x + 1,14$ соответственно.

Мультиaberrантные анафазы при комнатной температуре хранения семян стали появляться на втором году хранения (рис. 2, таблица). В семенах, хранившихся при пониженной температуре, мультиaberrантные анафазы не наблюдались в течение всего срока хранения. Это, впрочем, и неудивительно с учетом тех низких значений частоты aberrантных анафаз (2–4 %)

и поврежденности абберрантной клетки (не более 1,4 абберрации на клетку), которые при пониженной температуре хранения наблюдались в течение шести лет (таблица).

Повышение частоты абберрантных анафаз часто сопровождается снижением поврежденности абберрантной клетки и наоборот. Вполне вероятно, что это естественное явление для семян батуна и не только для батуна. При хранении семян повреждение новых (неповрежденных) клеток и дополнительное повреждение клеток уже поврежденных реализуется согласно разным механизмам. Динамики частоты абберрантных анафаз и поврежденности абберрантной клетки развиваются несколько независимо.

Спектр абберраций хромосом. Возрастные изменения хромосомной нестабильности касаются не только количественных показателей, но и качественных различий, отражающихся на спектре абберраций хромосом. Известно, что по мере старения семян *A. fistulosum* в клетках корневой меристемы проростков все больше появляется фрагментов, что снижает долю мостов в общем спектре абберраций. Кроме того, количество абберраций хромосомного типа (мостов и фрагментов) также увеличивается — повышается частота двойных мостов от общего количества [11, 19].

Как можно видеть из представленных в таблице данных, в клетках проростков из молодых семян (до 10 мес хранения) мосты не всегда являются единственным типом абберраций хромосом, но в преобладающем большинстве это мосты хроматидного типа.

По мере дальнейшего хранения семян частота мостов снижается, появляется все больше фрагментов.

На рис. 3 представлены графики возрастной динамики частоты мостов и двойных мостов при хранении семян при разной температуре. В семенах, хранившихся при комнатной температуре, наблюдается некоторое снижение частоты мостов. При пониженной температуре хранения возрастные изменения частоты мостов имели выраженно неравномерный характер, однако в целом этот показатель не только не снижался, но и имел тенденцию к нарастанию, о чем свидетельствуют коэффициенты регрессии уравнений частоты мостов

для семян, хранившихся при комнатной и пониженной температуре: $y = -0,22x + 67,03$ и $y = 0,31x + 51,42$ соответственно.

Частота двойных мостов в семенах, хранившихся при пониженной температуре, значительно ниже, чем в семенах при пониженной температуре в течение всего срока хранения. Об этом свидетельствуют не только коэффициенты регрессии из уравнений (для комнатной и пониженной температуры $y = 0,55x + 21,49$ и $y = 0,11x + 19,97$ соответственно), но и абсолютные значения этого показателя (таблица, рис. 3, б).

Температура — один из самых важных факторов воздействия на скорость биохимических реакций. В большинстве случаев температурный коэффициент (число, показывающее, во сколько раз меняется константа скорости реакции при изменении температуры на 10 °C) лежит в пределах от 2 до 4, однако встречаются и реакции с очень небольшим температурным коэффициентом (фотохимические превращения, ферментативные процессы и т.д.) [20]. К таким реакциям можно отнести и существенную часть метаболических превращений при хранении семян.

При пониженной температуре скорость метаболических реакций снижается, образование токсических и мутагенных метаболитов замедляется, что препятствует образованию потенциальных изменений хромосом и реализации их в абберрации.

Выводы. Хранение после уборки семян батуна в течение шести лет при пониженной температуре способствует не только сохранению всхожести семян, но и поддержанию стабильности хромосом в клетках корневой меристемы проростков на уровне молодых семян, что отражается не только на количестве абберраций хромосом, но и на спектре хромосомных абберраций. Это представляется особенно важным, поскольку семена батуна, как было сказано, характеризуются высокой хромосомной нестабильностью, а цитогенетические показатели хромосомной нестабильности привычно рассматриваются как показатели старения семян. Анализ закономерностей такого влияния пониженной температуры представляется достаточно интересным и будет представлен в последующих сообщениях.

L.M. Lazarenko, V.F. Bezrukov
 THE DYNAMICS OF CHROMOSOMAL
 INSTABILITY OF WELSH ONION
 (*ALLIUM FISTULOSUM* L.): THE INFLUENCE
 OF SEED STORAGE TEMPERATURE

The age-related dynamics of chromosomal instability and germination capacity of welsh onion (*Allium fistulosum* L.) seeds have been studied under two different storage temperatures during six years after harvesting. Seeds that were kept at the room temperature (14–28 °C) during 6 years of storage have lost their germination capacity. The frequencies of aberrant anaphases grew from 2 % on the first month of storage up to 80 % on the 75th month of storage. The germination capacity of seeds kept at the lower temperature (4–9 °C) was 73–77 % on the 6th year of storage and the frequency of aberrant anaphases remained within the limits of 2–4 %. Thus, storage of welsh onion seeds during 6 years at the lower temperature allows to retain germination capacity and restrains the augmentation of chromosomal instability in root meristem cells of seedlings during this period.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. *Физиология и биохимия покоя и прорастания семян*: Пер. с англ. / Под ред. М.Г. Николаевой и Н.В. Обручевой. – М.: Колос, 1982. – 495 с.
2. *Эмбриология растений*: Пер. с англ. / Под ред. И.П. Ермакова. – М.: Агропромиздат, 1990. – Т. 2. – 463 с.
3. *Стреллер Б.* Время, клетки и старение: Пер. с англ. – М.: Мир, 1964. – 251 с.
4. *Бартон Л.* Хранение семян и их долговечность: Пер. с англ. – М.: Колос, 1964. – 239 с.
5. *Робертс Е.Г.* Цитологические, генетические и метаболические изменения, связанные с потерей жизнеспособности // *Жизнеспособность семян*: Пер. с англ. – М.: Колос, 1978. – С. 244–259.
6. *Yanping Y., Rongqi G., Qingquan S., Shengfu L.* Vigour of Welsh onion seeds in relation to storage temperature and seed moisture content // *Seed sci. technol.* – 2000. – **28**, № 3. – P. 817–823.
7. *Помогайбо В.М.* Влияние температуры хранения облученных семян на частоту хромосомных aberrаций // *Цитология и генетика.* – 1970. – **4**, № 3. – С. 275–277.
8. *Дубинин Н.П.* Потенциальные изменения в ДНК и мутации. Молекулярная цитогенетика. – М.: Наука, 1978. – С. 86–89.
9. *Слесаревичус А.К.* Изменение числа хромосомных aberrаций и некоторых биохимических процессов в семенах разного возраста. 3. Частота хромосомных aberrаций в семенах ржи при разных условиях хранения // *Тр. АН ЛитССР. Сер. В.* – 1969. – **1** (48). – С. 183–186.
10. *Орлова Н.Н., Ежова Т.А.* Влияние ингибитора синтеза ДНК 5-аминурацила на возникновение структурных мутаций хромосом в семенах лука-батуна разного возраста // *Генетика.* – 1974. – **10**, № 12. – С. 19–25.
11. *Орлова Н.Н.* Естественный мутационный процесс в семенах при их хранении // *Усп. соврем. генетики.* – 1972. – **4**. – С. 206–228.
12. *Bezrukov V. F., Lazarenko L.M.* Environmental impact on age-related dynamics of karyotypical instability in plants // *Mutat. Res.* – 2002. – **520**, № 1/2. – P. 113–118.
13. *Лазаренко Л.М., Безруков В.Ф.* Динамика хромосомной нестабильности батуна (*Allium fistulosum* L.): гамма-облучение семян разного срока хранения // *Цитология и генетика.* – 2006. – **40**, № 4. – С. 31–36.
14. *Лазаренко Л.М., Безруков В.Ф.* Модифікація вікової динаміки хромосомної нестабільності в насінні батуна (*Allium fistulosum* L.) під впливом перманганату калію // *Фактори експериментальної еволюції організмів*: 36. наук. пр. – Київ: Логос, 2006. – **3**. – С. 359–363.
15. *Орлова Н.Н., Солдатова О.П.* Цитогенетическое изучение мутационного процесса в семенах популяций и чистых линий ржи (*Secale cereale* L.) при хранении // *Генетика.* – 1975. – **11**, № 11. – С. 9–14.
16. *Задорожная О.А., Рябчун В.К., Богуславский Р.Л.* Цитогенетический эффект старения семян пшеницы // *Цитология и генетика.* – 1997. – **31**, № 3. – С. 49–54.
17. *Гостимский С.А., Дьякова М.И., Ивановская Е.В., Монахова М.А.* Практикум по цитогенетике: Метод. пособие. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1974. – 171 с.
18. *Лакин Г.Ф.* Биометрия. – М.: Высш. шк., 1990. – 349 с.
19. *Лазаренко Л.М.* Цитогенетична оцінка мутабельності *Allium fistulosum* L. (*Liliacea, Magnoliophyta*) при старінні насіння: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. – Київ, 1999. – 19 с.
20. *Николаев Л.А., Фадеев Г.Н.* Молекула, скорость, реакция. – М.: Просвещение, 1975. – 175 с.

Поступила 07.03.07