

УДК 581.3

ВЛИЯНИЕ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ ФОТОПЕРИОДА НА ПРОЯВЛЕНИЕ АПОМИКСИСА У *POA PRATENSIS* L.

Э. И. Кайбелева, Т. Е. Куренная, О. И. Юдакова

*Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского
Россия, 410012, Саратов, ул. Астраханская, 83
E-mail: kaybeleva-elmira@mail.ru*

Поступила в редакцию: 24.09.2016 г.

Влияние продолжительности фотопериода на проявление апомиксиса у *Poa pratensis* L. – Кайбелева Э. И., Куренная Т. Е., Юдакова О. И. – В статье приводятся результаты исследования влияния различной продолжительности светового дня на эмбриологические особенности проявления апомиксиса у *Poa pratensis* L. (Poaceae). Растения выращивали в условиях разной продолжительности светового дня: 15 ч (контроль), 10 и 24 ч. Анализировали частоту встречаемости семязачатков с несколькими зародышевыми мешками, частоту развития партеногенетических проэмбрио, спектр и частоту гаметофитных аномалий. Установлено, что в наибольшей зависимости от длины светового дня находятся процессы индукции яйцеклеток к партеногенетическому развитию. При увеличении продолжительности фотопериода имела место достоверно более ранняя индукция развития партеногенетических проэмбрио по сравнению с контролем. В то же время продолжительность фотопериода не оказывала влияния на частоту заложения апоспорических инициалей.

Ключевые слова: апомиксис, фотопериод, *Poa pratensis* L.

The effect of photoperiod on the manifestation of apomixis in *Poa pratensis* L. – Kaybeleva E. I., Kurennaia T. E., Yudakova O. I. – The article presents the results of study the effect of the light day duration on the embryological features of apomixis in *Poa pratensis* L. (Poaceae). The plants were grown under different day length (15 (control), 10 and 24 hours). The some embryological characteristics (frequency of ovules with a few embryo sacs, frequency of the parthenogenetic proembryo and a frequency and range of the gametophyte anomalies) were analyzed. It was found that the photoperiod provided the most influence on the induction of the egg cells to parthenogenesis as compared to other embryological characteristics. The earlier induction of egg cells to parthenogenetic development was observed with increasing duration of photoperiod compared with the control. At the same time, the photoperiod did not change the number of aposporous initials.

Key words: apomixis, photoperiod, *Poa pratensis* L.

Развитие растений происходит при взаимодействии генетического потенциала и факторов внешней среды. Условия среды могут влиять на реализацию генетической информации и тем самым ускорять или замедлять наступление определенных этапов развития, например, переход растения к цветению. Основными сигнальными внешними факторами, запускающими процессы репродукции, являются температура и продолжительность светового дня. В связи с этим очевидно, что для успешного осуществления селекционно-генетических программ с использованием растений, адаптированных к разным географическим и климатическим условиям, необходимо учитывать те возможные изменения эмбриологических процессов, которые могут быть вызваны нетипичными для растения внешними условиями. Перспективным направлением в современной селекции является использование апомиктических дикорастущих растений в качестве селекционного материала. Изучение влияния внешних факторов на эмбриологические особенности проявления апомиксиса является актуальным.

Накопленные к настоящему времени данные о влиянии внешних условий на проявление апомиксиса немногочисленны и весьма противоречивы. Так, если результаты экспериментов, проведенных F. Matzk (1997) с коллегами, говорят о существенном влиянии внешних условий на уровень апомиксиса, то исследования A. Mazzucato et al. (1996) показали лишь небольшое варьирование степени проявления апомиксиса при изменении условий окружающей среды. По данным H. W. Novin et al. (1976), у растений *Poa pratensis* L., выращенных в регионах с коротким фотопериодом, наблюдается небольшой сдвиг в сторону сексуальности.

Целью данной работы явилось исследование влияния продолжительности фотопериода на проявление апомиксиса у мятлика лугового (*Poa pratensis* L., Poaceae) на эмбриологическом уровне.

Материал и методы

В качестве модельного объекта для настоящего исследования был использован хорошо изученный факультативно апомиктический вид *P. pratensis*, который широко распространен на территории Нижнего Поволжья и встречается в широком спектре биотопов. Растения мятлика лугового переносили из мест естественного произрастания (окрестности г. Саратова) в лабораторные условия на стадии формирования

ВЛИЯНИЕ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ ФОТОПЕРИОДА

цветочных зачатков. Далее растения выращивали в тепличных условиях при различной длине светового дня. В контрольном варианте длина светового дня составляла 15 ч, что соответствует фотопериоду в естественных условиях произрастания в Нижнем Поволжье в период цветения. Во втором варианте растения выращивали при круглосуточном освещении фитолюминесцентными лампами с двумя пиками светового излучения в красной и синей областях (Osram-77 FLUORA, Германия). В третьем варианте световой день сокращали до 10 ч. Во всех вариантах соцветия фиксировали в начале цветения и в его разгар ацеталкоголем (3:1). Цитоэмбриологические особенности проявления апомиксиса изучали на препаратах просветленных семязачатков (Юдакова и др., 2012) и анализировали на микроскопе «Axiostar Plus» (C. Zeiss, Германия).

Результаты и их обсуждение

Продолжительность светового дня оказала существенное влияние на скорость зацветания и процессы формирования цветков. Так, в контрольном варианте раскрытие цветков было зарегистрировано на три-четыре дня раньше, чем при коротком фотопериоде, и на один-два дня позже, чем при длинном. Кроме того, при коротком дне наблюдалась массовая дегенерация цветков. Также были выявлены существенные различия между вариантами и в эмбриологических показателях.

У контрольных растений, соцветия которых были зафиксированы в начале цветения, в 20% семязачатков зарегистрировано развитие двух зародышевых мешков, в 10% – трех (таблица). Большинство зародышевых мешков были зрелыми, семиклеточными и восьмиядерными, т. е. морфологически соответствовали *Polygonum*-типу. В части неоплодотворенных зародышевых мешков присутствовал проэмбрио при интактных полярных ядрах, что свидетельствует о партеногенетическом развитии яйцеклетки. В 21.4% зародышевых мешков отмечены такие гаметофитные аномалии, как образование трех полярных ядер и нетипичное расположение элементов мегагаметофита. У растений, соцветия которых были зафиксированы в разгар цветения, количество зародышевых мешков с партеногенетическим проэмбрио увеличилось до 72.7%, с гаметофитными аномалиями – до 30.2%. Кроме описанных выше аномалий, были обнаружены также случаи образования дополнительных зародышевых мешков вместо антипод.

Структура семязачатков и зародышевых мешков растений *P. pratensis*, выращенных при разной продолжительности светового дня

Длина светового дня, ч	Стадия развития	Количество семязачатков		Количество зародышевых мешков		
		всего	с несколькими зародышевыми мешками, %	всего	Аномального строения, %	с проэмбрио и интактными полярными ядрами, %
15 (контроль)	Закрытые цветки	100	30.0	140	21.4	21.2
	Разгар цветения	240	37.5	330	24.2	72.7
24	Закрытые цветки	380	15.8	460	13.0	87.0*
	Разгар цветения	370	10.8	410	2.4	73.1
10	Закрытые цветки	90	0.0	90	0.0	0.0
	Разгар цветения	40	50.0	60	33.3	66.7

Примечание: * – достоверность различий с контрольным вариантом по критерию Фишера при $p < 0.01$.

В опытном варианте при выращивании растений в условиях короткого фотопериода (10 ч) наблюдалась массовая дегенерация цветков в начале цветения. Количество проанализированных завязей в этом варианте оказалось значительно меньше, чем в других изученных вариантах. В нераскрытых зрелых цветках семязачатки содержали по одному зародышевому мешку (см. таблицу) В одном мегагаметофите наблюдалось нарушение поляризации элементов. Партеногенетического развития яйцеклеток не зарегистрировано. В зрелых раскрытых цветках в 66.7% присутствовал проэмбрио при полярных ядрах, 33.3% зародышевых мешков содержали по два зародыша.

В условиях круглосуточного освещения у исследованных растений множественные зародышевые мешки были зарегистрированы как в семязачатках, зафиксированных до начала цветения, так и в разгар цветения с частотой 15.8 и 10.8%, соответственно (см. таблицу). В по-

ВЛИЯНИЕ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ ФОТОПЕРИОДА

давляющем большинстве семязачатков присутствовал проэмбрио при интактных полярных ядрах. Гаметофитные аномалии были представлены только формированием трех полярных ядер (см. таблицу).

Характерной особенностью развития зародыша у псевдогамных апомиктов, к которым относится *Poa pratensis*, является временная остановка эмбриогенеза на стадии глобулы. Данная специфика развития, на наш взгляд, является причиной того, что в разгар цветения количество зародышевых мешков с партеногенетическим проэмбрио было практически одинаковым во всех вариантах эксперимента. Проэмбрио, которые начали развиваться раньше, «замирают» на стадии глобулы, и таким образом зародыши, индуцированные к развитию позднее, «догоняют» их.

Во всех вариантах зарегистрировано формирование семязачатков с несколькими мегагаметофитами. Их образование в семязачатках является результатом заложения в нуцеллусе более одной апоспорической инициали. Попарное сравнение частоты образования множественных зародышевых мешков в опытных вариантах и в контроле по критерию Фишера не выявило достоверных отличий.

Выводы

Таким образом, результаты проведенного эксперимента позволяют констатировать, что в наибольшей зависимости от длины светового дня находятся процессы индукции яйцеклеток к партеногенетическому развитию. Увеличение продолжительности фотопериода достоверно ускоряло активацию яйцеклеток к партеногенетическому развитию, не увеличивая при этом общую долю зародышевых мешков с партеногенетическим проэмбрио на более поздних стадиях развития мегагаметофита. В то же время продолжительность фотопериода не оказывала влияния на частоту заложения апоспорических инициалей.

Список литературы

Юдакова О. И., Гуторова О. В., Беляченко Ю. А. Методы исследования репродуктивных структур и органов растений: учеб.-метод. пособие. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2012. 38 с.

Matzk F., Oertel C., Altenhofer P. et al. Manipulation of reproductive systems in Poaceae to increase the efficiency in crop breeding and production // Trends in Agronomy. 1997. Vol. 1, № 1. P. 19 – 34.

Э. И. Кайбелева, Т. Е. Куренная, О. И. Юдакова

Mazzucato A., Falcinelli M., Veronesi F. Evolution and adaptedness in a facultatively apomictic grass *Poa pratensis* L. // *Euphytica*. 1996. Vol. 92, № 13. P. 19 – 13.

Hovin H. W., Berg C. C., Bashaw E. C. et al. Effects of geographic origin and seed production environments on apomixis in Kentucky bluegrass // *Crop Sci.* 1976. Vol. 16. P. 635 – 638.