

Болтаг Альбина Хафизовна

ЦИТОЭМБРИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СИСТЕМЫ
РАЗМНОЖЕНИЯ РАСТЕНИЙ НЕКОТОРЫХ СОРТО- И ВИДООБРАЗЦОВ
РОДА *FESTUCA* L.

03.02.01 – ботаника

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Саратов - 2010

Работа выполнена в государственном образовательном учреждении высшего профессионального образования «Саратовский государственный университет имени Н.Г. Чернышевского» в Учебно-научном центре «Ботанический сад»

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор,
Кашин Александр Степанович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, с.н.с.
Сибикеев Сергей Николаевич

кандидат биологических наук, доцент
Лобанова Людмила Петровна

Ведущая организация Саратовский государственный аграрный университет им. Н.И. Вавилова

Защита состоится « 17 » февраля 2011 г. в 14.00 часов на заседании диссертационного совета Д 212.243.13 при государственном образовательном учреждении высшего профессионального образования «Саратовский государственный университет имени Н.Г. Чернышевского» по адресу: 410012, г. Саратов, ул. Астраханская, д. 83, E-mail: biosovet@sgu.ru.

С диссертацией можно ознакомиться в Зональной научной библиотеке имени В.А. Артисевич ГОУ ВПО «Саратовский государственный университет имени Н.Г. Чернышевского»

Автореферат разослан «___» _____ 2011 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета



С.А. Невский

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы. Известно, что размножающиеся апомиктично растения дают более однородное потомство матроклинного типа, потенциально способное сохранить эффект гетерозиса во многих поколениях. С помощью апомиксиса можно закреплять хозяйственно ценные признаки, что недостижимо при половом размножении вследствие расщепления гибридов (Петров, 1979; Gustafsson 1946, 1947; Koltunow et al., 1995; Vielle Calzada et al., 1996; Koltunow, 1998). В научной литературе всё более активно обсуждают перспективы, которые может открыть использование этого явления в селекции растений (Тырнов, 2010; Nogler, 1984; Hanna, Bashaw, 1987; Asker, Jerling, 1992; Savidan, 1995, 2001). Интерес к проблеме апомиксиса возрос в связи с тем, что генетический анализ показал относительно простую генетическую природу апомейоза, как одного из его элементов (Savidan, 1982; Nogler, 1984).

Однако способность к апомиктичному воспроизводству отсутствует у важнейших культурных растений, что делает вопрос об экспериментальном получении устойчивого апомиктичного размножения у таких растений очень актуальным (Петров, 1979; Toenniessen, 2001). Особенно это касается злаков, к которым относятся все основные хлебные и кормовые растения. Получить апомиктичные формы у них можно путём гибридизации с дикорастущими сородичами. Для этого необходимо изучение широкого спектра видов с целью обнаружения тех из них, которые обладают устойчивым апомиксисом и могут быть использованы в качестве доноров генов апомиксиса. Известные на сегодняшний день формы с устойчивым апомиксисом не удаётся успешно использовать для достижения этой цели. Поэтому знание закономерностей проявления апомиксиса в семействе злаков и обнаружение в семействе новых апомиктичных форм окажется полезным для поисков путей и способов использования различных форм апомиксиса в селекции и семеноводстве (Хохлов, Малышева, 1970). Важным подспорьем в этой работе является цитозэмбриологический метод исследования, являющийся на сегодняшний день самым доступным и эффективным приёмом выявления у растений способности к апомиксису.

Цель исследования. Оценка способности к гаметофитному апомиксису растений некоторых сорто- и видообразцов рода *Festuca* по цитозэмбриологическим особенностям развития мужской и женской генеративной сферы. Для достижения цели решались следующие задачи:

1. Оценить вероятность гаметофитного апомиксиса по структуре микрогаметофитов у исследуемых видов;
2. Выявить частоту встречаемости растений с признаками гаметофитного апомиксиса по структуре мегагаметофитов и семязачатков в популяциях этих видов.
3. Установить характер изменчивости частоты встречаемости растений с признаками гаметофитного апомиксиса в популяциях исследуемых видов.

Научная новизна. Впервые с целью выявления апомиктичных форм проведено детальное исследование популяций всех видов рода *Festuca*, широко

распространённых на территории Нижнего Поволжья. Гаметофитный апомиксис выявлен у растений 8 видов рода, а у 4-х из них (*F. regeliana*, *F. polesica*, *F. rupicola*, *F. altissima*) - установлен впервые. Показано, что у них имеет место существенная межвидовая, межпопуляционная, межсортовая и внутрипопуляционная изменчивость частоты встречаемости растений с признаками апоспоурии.

Научно-практическая значимость работы. Полученные данные могут быть использованы для сравнительного анализа при изучении других апомиксических видов. Полученные результаты могут иметь практическое значение, связанное с созданием апомиксических сортов овсяницы красной и введением других видов рода в культуру. Материалы диссертационной работы будут полезны при разработке спецкурсов по репродуктивной биологии, эмбриологии растений, биоразнообразию, современным методам селекции, экологии видов цветковых. Исследованные видо- и сортообразцы включены в уникальную коллекцию апомиксических видов ботанического сада СГУ.

Связь работы с научными программами, темами. Работа выполнялась в рамках проектов РФФИ № 05-04-49001, 08-04-00319, 09-04-10069, 10-04-10038.

Апробация работы. Результаты исследований были доложены на Международной конференции молодых ботаников (Санкт-Петербург, 2006); Всероссийской научной конференции «Ботанические исследования в Поволжье и на Урале», посвящённой 50-летию ботсада СГУ им. Н.Г. Чернышевского (Саратов, 2006); II Международной школе молодых учёных «Эмбриология, генетика и биотехнология» (Уфа, 2007); конференциях студентов и аспирантов биологического факультета СГУ им. Н.Г. Чернышевского (Саратов, 2006, 2007); Международной конференции «Современные проблемы морфологии и репродуктивной биологии семенных растений», посвящённой памяти Р. Е. Левиной (Ульяновск, 2008); XII съезде Русского ботанического общества (Петрозаводск, 2008); V Международной научной конференции «Факторы экспериментальной эволюции организмов» (Алушта, 2009); III Международной школе молодых учёных «Эмбриология, генетика и биотехнология» (Саратов, 2009); Всероссийской научной конференции, посвящённой 100-летию со дня рождения С.С. Хохлова (Саратов, 2010).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 17 работ, две из которых - в журналах, рекомендованных Перечнем ВАК РФ.

Декларация личного участия автора. Автор лично провёл в 2006 – 2010 гг. экспедиционные исследования по сбору материалов для изучения. Цитозембриологический анализ материала полностью осуществлён автором. Анализ полученных результатов проведён автором самостоятельно по плану, согласованному с научным руководителем. Доля личного участия автора в подготовке и написании совместных публикаций составляет 50 - 70 %.

Объём и структура диссертации. Диссертация состоит из введения, четырёх глав, заключения, выводов, списка литературы и приложения. Общий объём работы 184 страниц, содержит 41 таблицу, 28 рисунков. Список литературы включает 269 источников, в том числе 163 на иностранных языках.

Основные положения, выносимые на защиту:

- все виды рода *Festuca*, широко распространённые на территории Нижнего Поволжья, характеризуются факультативным апомиксисом. Преобладающей формой является псевдогамный апомиксис с апоспорическим формированием мегагаметофита;

- все клетки, подобные апоспоровым инициалам, в семязачатках растений видов рода *Festuca* реализуются во множественные зародышевые мешки. Это – стабильный признак, по которому на разных стадиях развития можно с большой долей достоверности обнаруживать апомиксис у видов рода;

- у растений видов рода *Festuca* имеет место существенная межвидовая, межпопуляционная, межсортовая и внутривидовая изменчивость частоты встречаемости растений с признаками апоспории.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. АПОМИКСИС КАК УНИКАЛЬНАЯ СИСТЕМА СЕМЕННОГО РАЗМНОЖЕНИЯ У ЦВЕТКОВЫХ (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ)

В главе дается обзор литературы по степени изученности цветковых, в том числе злаков, в отношении способа образования семян, закономерностям и широте распространения апомиксиса (Поддубная-Арнольди, 1976; Хохлов и др., 1978; Fryxell, 1957; Hanna, Bachaw, 1987, Asker, Jerling, 1992; Carman, 1995, 1997 и др.)

Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводили в 2006-2010 гг. Исследовали растения естественных популяций *Festuca pratensis* Huds. (325)¹ и *F. valesiaca* Gaund. (408) из Краснокутского р-на (Крк), *F. pratensis* из Аткарского р-на (454 Атк), *F. regeliana* (327), *F. rubra* L. (330) и *F. valesiaca* (463) из Озинского р-на (Оз) Саратовской обл., *F. polesica* Zapal. из Ростовской обл. (426 РСт) и из Волгоградской обл. (427 ВЛГ), *F. regeliana* Pavl. из Ростовской обл. (424 РСт) и окрестностей г. Саратова (537 Сар), *F. altissima* All. из г. Саратова (469 Сар), *F. valesiaca* из Воскресенского (413 ВСк), Пугачевского (411ПГЧ) р-нов, *F. valesiaca* (457) и *F. rupicola* Neuff. (458) из Алгайского р-на (АлГ), *F. rupicola* Neuff. (474) и *F. rubra ssp. rubra* из Татищевского р-на (Тат) Саратовской обл., *F. gigantea* (L.) Vill. из окрестностей г. Саратова (Сар), а также сортов и популяций *F. rubra*, выращенных на территории ботанического сада Саратовского государственного университета (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) *ssp. commutata* сорта

¹ Здесь и далее при упоминании популяций в скобках даны их условные номера по полевому журналу и сокращенные названия района или региона – места сбора

Bargreen. Определение видовой принадлежности растений осуществлено проф. М.А. Березуцким (СГУ). Видовые названия даны по С.К. Черепанову (1995).

Выбор объектов исследования в полевых условиях производили случайным образом. Число исследованных растений в выборке из популяции или сортообразца варьировало от 15 до 30. Соцветия для цитозэмбриологического анализа фиксировали в период массового цветения в фиксаторе Кларка на стадии перед выдвиганием пыльников.

В 2010 г. у растений, произрастающих на экспериментальном участке ботсада СГУ, были изучены особенности развития структур зародышевого мешка (ЗМ), а также развития зародыша и эндосперма в отсутствие опыления и оплодотворения у растений *F. regeliana* (424 РСт). Растения в 2007 г. были изъяты из естественной популяции и в течение трёх лет произрастали на экспериментальном участке. Цветки в соцветиях перед началом цветения кастрировали механическим способом и изолировали при помощи пергаментных изоляторов. Затем соцветия с кастрированными и изолированными цветками фиксировали в фиксаторе Кларка через 1, 2, 3, 4, 5, 7, 9, 11, 13 и 15 суток после кастрации.

Для анализа качества пыльцы использовали методику приготовления временных глицерин–желатиновых препаратов. На каждом препарате анализировали не менее 300 пыльцевых зёрен. К дефектным относили пыльцевые зёрна, остановившиеся на ранних стадиях развития, с признаками плазмолиза, с дегенерирующим содержимым и полностью пустые. Препараты зародышевых мешков (ЗМ) готовили по методике П.Г. Куприянова (1982, 1989) или методике просветления семязачатков (Негг, 1971) с модификацией (Юдакова, 1999). Анализ препаратов проводили под микроскопом Axiostar plus (Zeiss) в проходящем свете или при фазовом контрасте при увеличении $\times 400$.

Статистический анализ проводили с использованием программы Microsoft Office Excel 2007. Для каждого параметра определяли среднее арифметическое (\bar{x}); ошибку средней арифметической ($S_{\bar{x}}$); критерий Стьюдента (t), коэффициент корреляции r (Зайцев, 1973); для определения достоверности различий при попарном сравнении величин использовали модификацию критерия Стьюдента (Лакин, 1990). Обсуждаются результаты исследований, достоверно различающиеся при $p \leq 0.05$.

Глава 3. ОЦЕНКА ВЕРОЯТНОСТИ ГАМЕТОФИТНОГО АПОМИКСИСА В ПОПУЛЯЦИЯХ ВИДОВ РОДА *FESTUCA* ПО СТРУКТУРЕ МИКРОГАМЕТОФИТОВ

Проведена диагностика состояния мужской генеративной сферы растений 30 сорто- и видообразцов рода *Festuca*.

СДП у растений различных сортов *F. rubra* в 2006 г. варьировала в диапазоне от 3.7 до 69.7% (рис. 1). Ряд авторов предлагают исследуемые образцы при степени дефектности пыльцы (СДП) выше 11.7% относить к числу форм с высокой вероятностью апомиксиса (Хохлов и др., 1978; Куприянов, 1989). В наших исследованиях СДП ниже пороговой величины 11.7% отмечена у растений

популяции и 6 сорто- и видообразцов (сорта Salaspils, Выдубецкая славная, Areta, Jasper, Frida и видообразец *ssp. arenaria*). СДП, незначительно превышающая порог 11.7%, была обнаружена у 3 сортов (ГБС 116, ГБС 202 и Vitori II). Средний уровень СДП (23.5 – 39.2%) отмечен у растений популяций четырёх сортов (Киевлянка, Tamara, Bargreen и Franklin). Наконец, высокая СДП обнаружена у растений сортов Ирбитская и Свердловская, а также у видообразца из Татищевского района. Таким образом, к разряду образцов с большой вероятностью апомиксиса, в соответствии с представлениями С.С. Хохлова с соавт. (1978), должны быть отнесены растения естественной популяции из Татищевского района, а также сортов Ирбитская и Свердловская. С меньшей долей вероятности апомиксис, в соответствии с представлениями этих авторов, может быть обнаружен у сортов Киевлянка, Tamara, Bargreen и Franklin, с низкой вероятностью - у сортов ГБС 116, ГБС 202 и Vitori II. и не должен быть обнаружен - у сортов Salaspils, Выдубецкая славная, Areta, Jasper, Frida и видообразца *ssp. arenaria* и *ssp. rubra*.

Среди 12 исследованных в 2006 – 2009 гг. популяций видов *F. pratensis*, *F. valesiaca*, *F. polesica*, *F. regeliana*, *F. rupicola* СДП также варьировала в широких пределах (4.4 – 67.2%) (рис. 1, 2). Выявлено отсутствие достоверных различий уровня СДП в течение трех лет наблюдений в популяции *F. valesiaca* из Воскресенского района (около 40%). Однако в популяции *F. regeliana* из Ростовской области СДП в 2008 г. была достоверно ниже, чем в 2007 г. и в 2009 г. Аналогичная ситуация наблюдалась и в популяциях *F. valesiaca* из Пугачёвского и Алгайского районов. В популяции *F. polesica* из Волгоградской области, напротив, в 2008 г. СДП была выше в пять раз по сравнению с 2007 г., но в 2009 г. данные достоверно не различались от уровня 2007 г. В популяции *F. polesica* из Ростовской области СДП в 2007 – 2008 гг. достоверно не отлича-

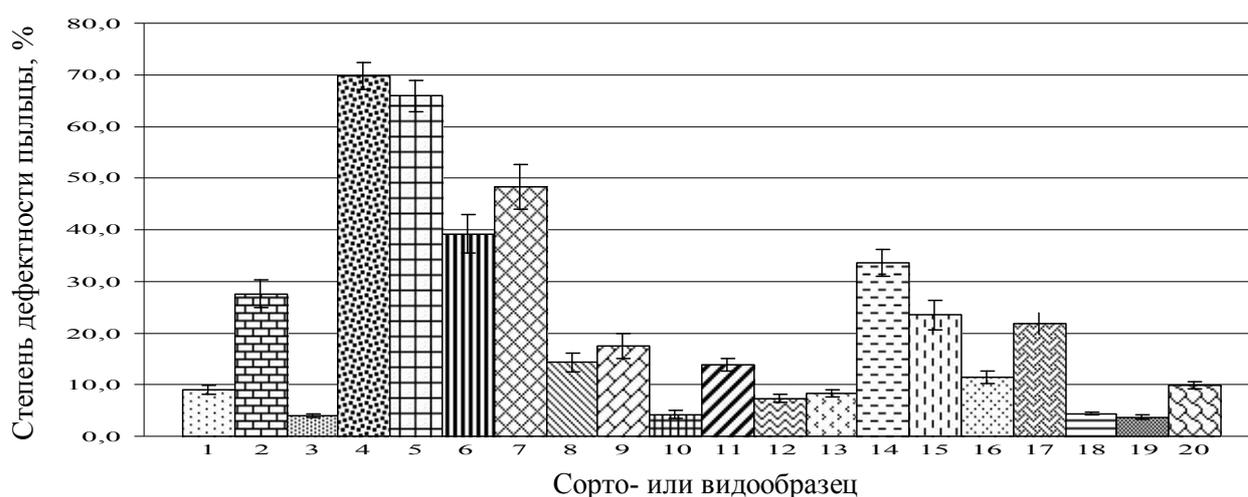


Рис. 1. Качество пыльцы у растений сортопопуляций и видообразцов *Festuca rubra*, *F. pratensis*, *F. arundinacea* в 2006 г.: 1 – Salaspils, 2 – Tamara, 3 – Areta, 4 – Свердловская, 5 – *F. rubra ssp. rubra*, 6 – Franklin, 7 – Ирбитская, 8 – ГБС-116, 9 – ГБС-202, 10 – Выдубецкая славная, 11 – Vitory II, 12 - *F. rubra ssp. arenaria*, 13 – Jasper, 14 – Bargreen, 15 – Киевлянка, 16 – Frida, 17 – *F. pratensis* (325 КрК), 18 – *F. regeliana* (327 Оз), 19 – *F. rubra* (330 Оз), 20 – *F. pratensis* (454 Атк).

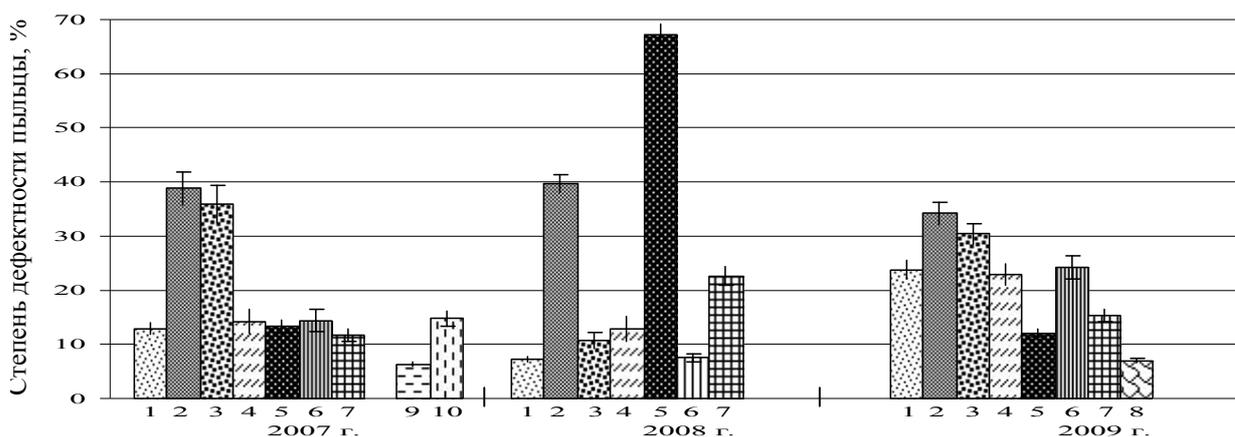


Рис. 2. Качество пыльцы у растений видообразцов рода *Festuca* L. в 2006 – 2009 гг.: 1 – *F. valesiaca* (411 ПГЧ), 2 – *F. valesiaca* (413 ВСК), 3 – *F. regeliana* (424 РСТ), 4 – *F. polesica* (426 РСТ), 5 – *F. polesica* (427 ВЛГ), 6 – *F. valesiaca* (457 АлГ), 7 – *F. valesiaca* (463 Оз), 8 – *F. valesiaca* (408 КрК), 9 – *F. rupicola* (458 АлГ), 10 – *F. rupicola* (474 Тат).

лась, а в 2009 г. этот показатель был достоверно выше. У растений *F. valesiaca* из Озинского района СДП в 2008 г. была почти в 2 раза выше, чем в 2007 г., а в 2009 г. данные достоверно не отличались от 2007 г. (рис. 2).

Таким образом, одни популяции, причём как с высоким уровнем СДП, так и с уровнем СДП, близким к пограничной величине демонстрировали стабильный уровень дефектности пыльцы, а другие – значительную динамику этого показателя по годам.

Глава 4. ЦИТОЭМБРИОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ПРИЗНАКОВ ГАМЕТОФИТНОГО АПОМИКСИСА У РАСТЕНИЙ ВИДОВ РОДА *FESTUCA*

Из 7322 исследованных зародышевых мешков (ЗМ) около 78 % оказались зрелыми, дифференцированными. Однако лишь около 1/2 из них имели типичное строение, соответствующее Polygonum-типу.

Были обнаружены ЗМ с различными отклонениями от типичного строения, связанные с нарушением их дифференциации. Это приводило к отсутствию отдельных элементов или наличию дополнительных элементов в ЗМ. Нами были отмечены ЗМ, в которых отсутствовали синергиды, яйцевой аппарат или антиподы, а в некоторых случаях яйцеклетки или весь яйцевой аппарат дегенерировали. У всех исследованных растений встречались полностью дегенерировавшие мегагаметофиты. В зрелых ЗМ в яйцевом аппарате наряду с яйцеклеткой находились остатки рано дегенерировавших синергид.

Существенную долю у всех исследованных растений составили ЗМ с признаками, которые, как считает ряд авторов (Хохлов и др., 1978; Куприянов, 1989; Шишкинская и др., 2004), косвенно указывают на возможность апомиксиса: наличие яйцеклетки и полярных ядер с двумя и более ядрышками в ядре, двухъядерной яйцеклетки, дополнительных яйцеклеток и полярных ядер, нарушение поляризации ЗМ на ранних стадиях развития, формирование ценоцит-

ных ЗМ, состоящих из клетки с многочисленными ядрами, расположенными в центре или разбросанными по цитоплазме.

Кроме признаков, косвенно указывающих на возможность гаметофитного апомиксиса, у растений выявлены прямые цитоэмбриологические признаки гаметофитного апомиксиса: а) развитие проэмбрио и/ или эндосперма без оплодотворения с преобладанием преждевременной эмбрионии; б) наличие в семязачатке дополнительных ЗМ (от 1 до 5) на разных стадиях развития; в) наличие клеток, подобных апоспорическим инициалам, или ценоцитных клеток, морфологически подобных двухъядерным и четырёхъядерным ЗМ в присутствии материнской клетки мегаспор, тетрады мегаспор или эуспорических ЗМ. При этом мы полагаем, что если в одном семязачатке находится более одного ЗМ, то только один из них имеет эуспорическое происхождение, в то время как остальные – апоспорическое, поскольку развитие мегагаметофитов не из халазальной, а из других клеток мегаспор мы не наблюдали (Болтаг, 2010).

У растений сортов и популяции *F. rubra* структура более половины ЗМ не соответствовала нормальной (рис. 3). Существенную долю у растений сортов Areta, Franklin и Salaspils составили ЗМ с признаками, косвенно указывающими на возможность апомиксиса (41.6 – 64.2%). Средний процент подобных ЗМ выявлен у растений остальных трех сортов Tamara, Ирбитская, Свердловская и популяции *F. rubra* (Тат) (22.5 - 29.2%). Развитие проэмбрио и/или эндосперма без оплодотворения с частотой встречаемости от 3.2 – 10.4% было отмечено у растений сортов Tamara, Salaspils, Areta. Семязачатки с развитием клеток, подобных апоспорическим инициалам, или дополнительных ЗМ отмечены у растений остальных сорто- и видообразцов (рис. 4).

Таким образом, результаты исследования подтвердили литературные данные (Шишкинская и др., 2004; Юдакова, 2009) о проявлении, по крайней мере, на цитоэмбриологическом уровне гаметофитного апомиксиса у *F. rubra*. Признаки гаметофитного апомиксиса обнаружены у всех исследованных образцов. Максимальная частота их была у сортообразцов Ирбитская и Salaspils, а во всех исследованных выборках находилась в интервале 3.2 – 13.8%.

У растений популяции *F. pratensis* из Краснокутского района лишь около 20% ЗМ были нормального строения, а 7% - дегенерирующими. Преобладали ранние стадии мегаспоро- или мегагаметофитогенеза (около 70%). ЗМ с гаметофитными аномалиями составили около 15% (рис. 3). В 3% семязачатков зарегистрировано присутствие клеток, морфологически подобных апоспорическим инициалам. Преждевременная эмбриония отмечена в одном, развитие эндосперма без оплодотворения - в двух ЗМ (рис. 4). Таким образом, по результатам исследования растения *F. pratensis* следует отнести к имеющим низкую частоту признаков гаметофитного апомиксиса.

У растений популяции *F. regeliana* из Озинского района в 84.6% из 298 исследованных семязачатков обнаружены материнские клетки мегаспор (МКМ), тетрады мегаспор либо недифференцированные ЗМ. Лишь в 4% семязачатков были зрелые дифференцированные мегагаметофиты, однако все они были либо с признаками дегенерации яйцевого аппарата, полярных ядер или

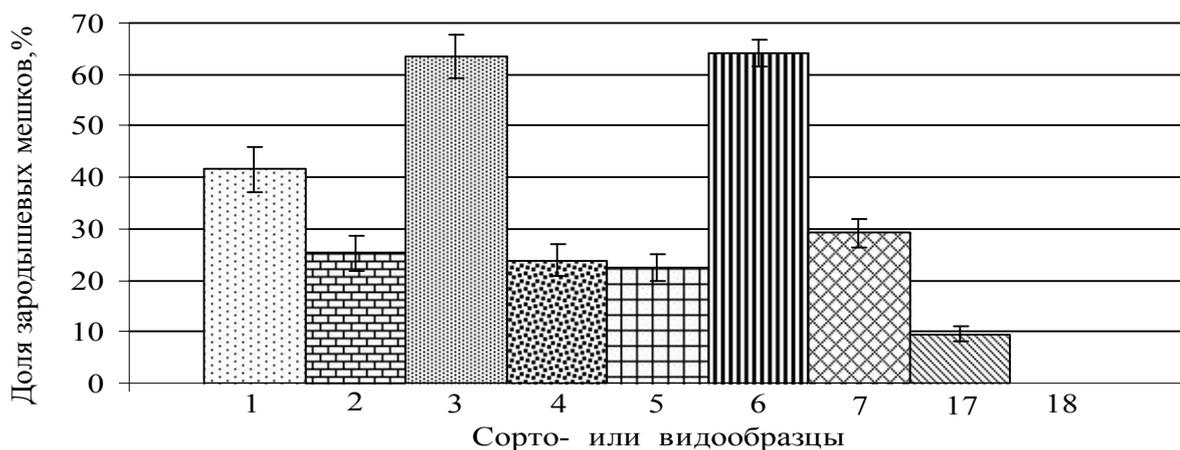


Рис. 3. Доля зародышевых мешков нетипичного строения у растений *Festuca rubra*, *F. pratensis*, *F. regeliana* в 2006 г.: 1 – Salaspils, 2 – Tamara, 3 – Areta, 4 – Свердловская, 5 – *F. rubra ssp. rubra*, 6 – Franklin, 7 – Ирбитская, 17 – *F. pratensis* (325 КрК), 18 – *F. regeliana* (327 Оз)

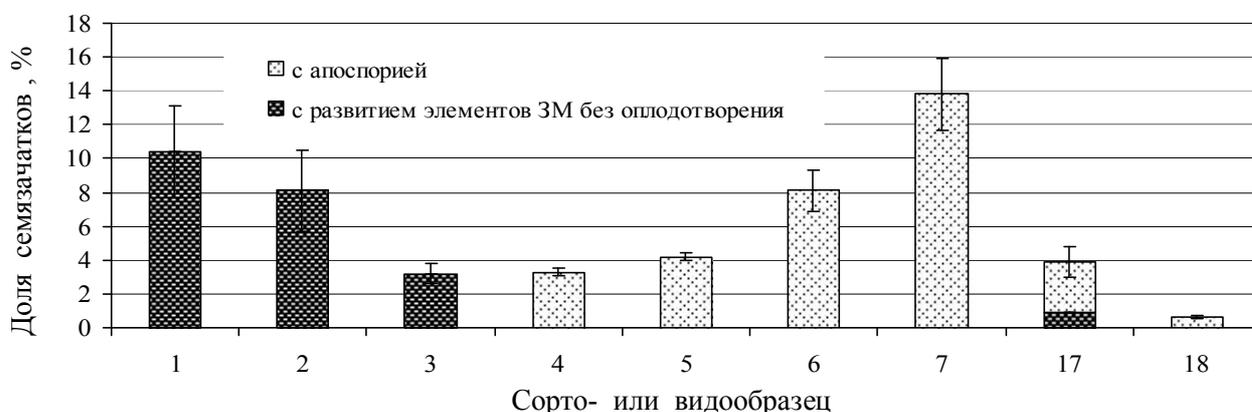


Рис. 4. Доля зародышевых мешков с признаками апомиксиса у растений *Festuca rubra*, *F. pratensis*, *F. regeliana* в 2006 г. 1 – Salaspils, 2 – Tamara, 3 – Areta, 4 – Свердловская, 5 – *F. rubra ssp. rubra*, 6 – Franklin, 7 – Ирбитская, 17 – *F. pratensis* (325 КрК), 18 – *F. regeliana* (327 Оз)

антипод, либо полностью дегенерировавшие. Клетки, подобные апоспорическим инициалам, в присутствии МКМ, тетрады мегаспор и одноядерного ЗМ обнаружены в четырёх семязачатках (рис. 4). Таким образом, также как в случае с растениями популяции *F. pratensis*, в популяции *F. regeliana* обнаружена имеющая низкая частота признаков гаметофитного апомиксиса.

Популяция растений *F. regeliana* из Ростовской области исследовалась в течение 3 лет. Структура более половины ЗМ не соответствовала нормальной. Доля ЗМ с признаками дегенерации или полностью дегенерировавших во все годы наблюдений не превышала 7%. Гаметофитные аномалии в 2007 г. наблюдали лишь в 6.3% семязачатков. В 2009 г. число ЗМ с аномалиями в структуре увеличилось в 4 раза. В 2010 г. доля ЗМ с подобными гаметофитными аномалиями несколько уменьшилась (11.4%) по сравнению с 2009 г., но все же была почти в 2 раза выше, чем в 2007 г. В популяции растений *F. regeliana* из Саратовской области общее количество ЗМ нетипичного строения составило 12.8%

(рис. 5). ЗМ с проэмбрио и/или эндоспермом в исследованной выборке растений *F. regeliana* из Ростовской обл.) в 2007 г. не обнаружены. В 2009 г. только в одном ЗМ заре гистрирована преждевременная эмбриония, а в 2010 г. общее число ЗМ с автономным проэмбрио и/или эндоспермом составило около 8.0%. Присутствие рядом с мегагаметофитами клеток, морфологически подобных апоспорическим инициалам, отмечено в годы наблюдений в 7.7, 8.6 и 3.3% семязачатков, соответственно, а одновременно 2-3 ЗМ на разных стадиях развития – в 10.4, 3.6 и 5.0% семязачатков, соответственно (рис. 6). Таким образом, в годы наблюдений была выявлена тенденция к увеличению количества мегагаметофитов с преждевременной эмбрионией и/или эндоспермогенезом без оплодотворения и, наоборот, к снижению количества семязачатков с апоспорическими инициалами. Семязачатки, содержащие ЗМ с развитием яйцеклетки и/или центральной клетки без оплодотворения, в популяции растений *F. regeliana* из Саратовской обл. не выявлены. В то же время семязачатки, в которых присутствовали клетки, морфологически подобные апоспорическим инициалам, а также с двумя ЗМ на разных стадиях развития в одном семязачатке зарегистрированы в 14.5 и 11.3% цветков, соответственно. Исходя из полученных данных, обе исследованные популяции *F. regeliana*, по крайней мере, на уровне цитоэмбриологического проявления имеют относительно высокую частоту признаков гаметофитного апомиксиса (до 15 – 25 %).

Доля ЗМ, морфологически соответствующих Polygonum-типу, варьировала в популяциях *F. valesiaca* в интервале 27.1 – 78.5%. Доля мегагаметофитов с признаками дегенерации или полностью дегенерировавших была на уровне 9.0 – 19.4%. ЗМ с аномалиями в структуре в популяции из Воскресенского р-на в 2007 – 2008 гг. отмечены в 13.4 и 2.0% семязачатков, соответственно, а в 2009 г. – в 30.9% семязачатков. В популяциях (408 КрК) в 2007 г., (411 Пгч) и (463 Оз) в 2009 г., а также (457 АлГ) во все годы исследований доля таких мегагаметофитов оставалась на относительно постоянном уровне - около 30– 40%. (рис. 5). Преждевременная эмбриония при интактных полярных ядрах зафиксирована во всех популяциях с частотой 0.3 – 5.1%. Одновременное развитие яйцеклетки и центральной клетки зарегистрировано в 2007 г. в популяции (408 КрК) (2.9%), а также в популяции (457 АлГ) в 2008 – 2009 гг. (1%). Присутствие клеток, морфологически подобных апоспорическим инициалам, рядом с ЗМ на различных стадиях развития, с разной частотой (0.4 – 4.7%) выявлено у растений всех популяций, кроме (408 КрК) и (457 АлГ) в 2009 г. Общая доля семязачатков с развитием двух (чаще всего) и большего числа ЗМ в одном семязачатке в 2007 и в 2009 гг. в популяции (457 АлГ) была в 2 – 4 раза выше (11.6 и 21.8%), чем в популяции (413 ВСк) (5.9 и 5.7%). Доля таких семязачатков в 2008 г. В популяции (413 ВСк) была в 5 раз, а в популяции (457 АлГ) - в 1.5 раз выше, чем в 2007 и 2009 гг., и находилась на уровне около 30%. При этом у растений популяции (413 ВСк) в 2008 г. было зафиксировано шесть (максимальное среди всех исследованных видов образцов количество) ЗМ в одном семязачатке. У растений популяции (463 Оз) в 15 семязачатках было обнаружено по два ЗМ, а в 3 – по три ЗМ. Доля ЗМ и семязачатков с эмбриологическими

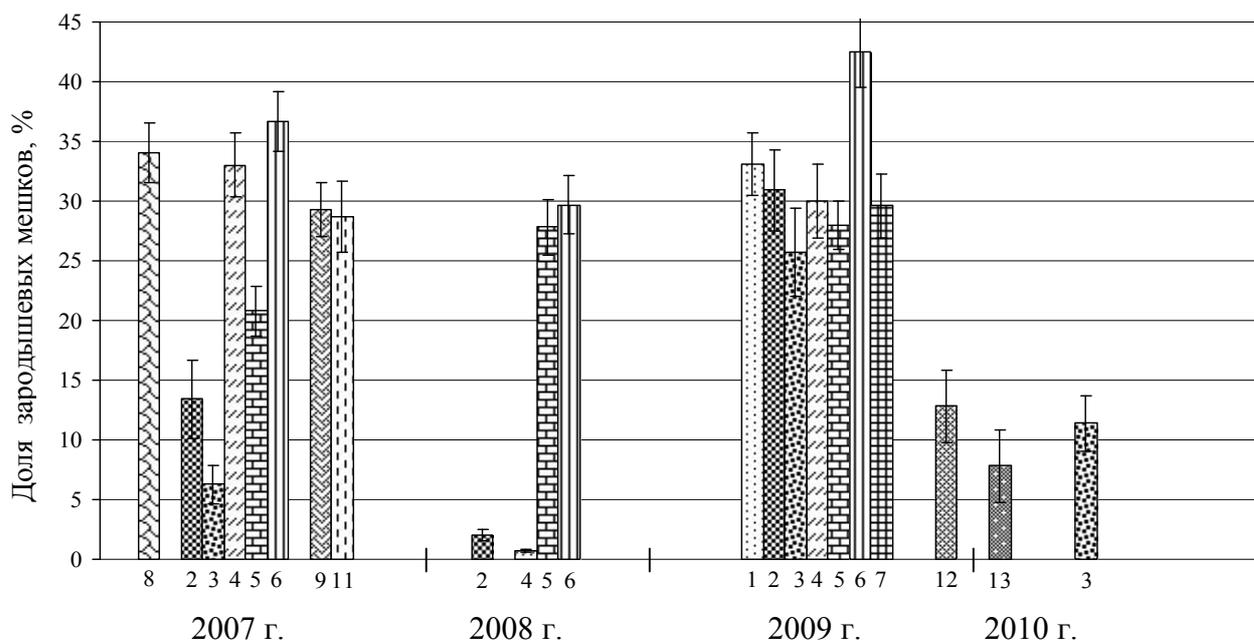


Рис. 5. Доля зародышевых мешков нетипичного строения у растений популяций *F. polesica*, *F. valesiaca*, *F. regeliana*, *F. rupicola*, *F. altissima*, *F. gigantea* в 2007 – 2010 гг.: 1 – *F. valesiaca* (411 ПГЧ), 2 – *F. valesiaca* (413 ВСк), 3 – *F. regeliana* (424 РСт), 4 – *F. polesica* (426 РСт), 5 – *F. polesica* (427 ВЛГ), 6 – *F. valesiaca* (457 АлГ), 7 – *F. valesiaca* (463 Оз), 8 – *F. valesiaca* (408 КрК), 9 – *F. rupicola* (458 АлГ), 10 – *F. rupicola* (474 Тат), 11 – *F. altissima* (469 Сап), 12 – *F. regeliana* (537 Сап), 13 – *F. gigantea* (Сап)

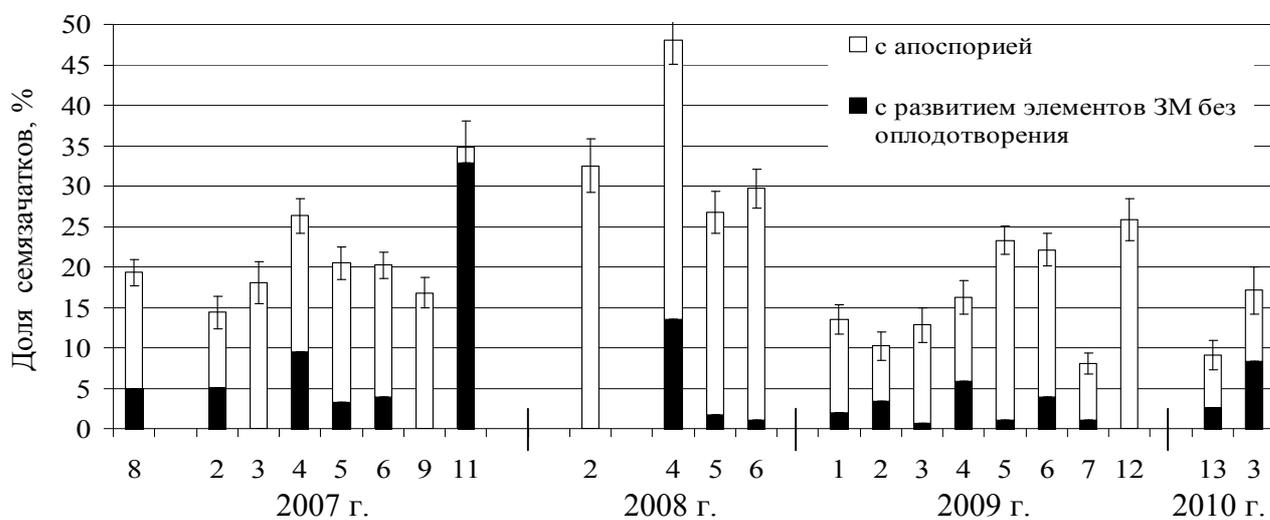


Рис. 6. Доля зародышевых мешков с признаками апомиксиса у растений популяций *F. polesica*, *F. valesiaca*, *F. regeliana*, *F. rupicola*, *F. altissima*, *F. gigantea* в 2007 – 2010 гг.: 1 – *F. valesiaca* (411 ПГЧ), 2 – *F. valesiaca* (413 ВСк), 3 – *F. regeliana* (424 РСт), 4 – *F. polesica* (426 РСт), 5 – *F. polesica* (427 ВЛГ), 6 – *F. valesiaca* (457 АлГ), 7 – *F. valesiaca* (463 Оз), 8 – *F. valesiaca* (408 КрК), 9 – *F. rupicola* (458 АлГ), 10 – *F. rupicola* (474 Тат), 11 – *F. altissima* (469 Сап), 12 – *F. regeliana* (537 Сап), 13 – *F. gigantea* (Сап)

признаками апомиксиса у растений популяции (457 АлГ) во все годы наблюдений была на относительно постоянном уровне (20 – 30%), а у растений популяции (413 ВСк) в 2008 г. была в 2 – 3 раза выше (32.5%), чем в 2007 и 2009 гг.

(14.4 и 10.2 %, соответственно) (рис. 6). Таким образом, во всех пяти популяциях *F. valesiaca* обнаружена высокая частота признаков апомиксиса с существенной динамикой проявления на межпопуляционном и внутривидовом уровнях. Результаты исследования подтвердили литературные данные (Шишкинская и др., 2004) о наличии, по крайней мере, на цитозембриологическом уровне, гаметофитного апомиксиса у данного вида.

Лишь 22.2 – 41.0% ЗМ у растений популяции *F. polesica* из Ростовской обл. и около половины ЗМ (47.6 – 55.3%) у растений популяции из Волгоградской обл. были нормального строения (рис. 5). Доля дегенерирующих мегagamетофитов в 2007 г. составила 21.2% и 13.6%, соответственно. В 2008 – 2009 гг. этот показатель был несколько ниже (15.9 – 12.7% и 11.7 – 7.7%, соответственно). У растений этих популяций уровень ЗМ с различными гаметофитными аномалиями в течение всех трёх лет наблюдений (кроме 2008 г. в популяции из Ростовской обл.) был на относительно постоянном уровне (около 20 – 30%) (рис. 5). В 5.8 – 13.5% и 1.0 – 3.2% семязачатков соответственно отмечено развитие проэмбрио или эндосперма без оплодотворения. Доля семязачатков с клетками, морфологически подобными апоспорическим инициалам, в присутствии эуспорических ЗМ варьировала по годам в пределах 0.4 – 3.2% в популяции из Волгоградской обл. и 0.5 – 22.8 % - в популяции из Ростовской обл.. При этом в последней популяции этот показатель был самым высоким среди всех исследованных образцов. В разные годы доля семязачатков с 2 и более ЗМ в этих популяциях составила 9.7 – 24.7%. Гаметофитные признаки апомиксиса у растений популяции из Волгоградской обл. присутствовали достаточно стабильно на протяжении всех трёх лет наблюдения, в то время как у растений второй популяции их доля существенно варьировала по годам: в 2008 г. была почти в два раза выше (48.0%), чем в 2007 г. (26.3%), а в 2009 г. - в три раза ниже (16.2%), чем в 2008 г. (рис. 6) Таким образом, у растений этих популяций частота цитозембриологических признаков гаметофитного апомиксиса варьирует от 10 до 50%, причём имеет место относительно стабильный уровень параметра в одной популяции, и существенная изменчивость его – в другой.

У растений популяции *F. rupicola* лишь 26.5% ЗМ имели нормальное строение. Дегенерирующие мегagamетофиты выявлены в 32.4% семязачатков. Доля ЗМ с гаметофитными аномалиями составляла около 30% (рис. 5). ЗМ с преждевременным развитием яйцеклетки и/или центральной клетки, а также одновременным развитием проэмбрио и эндосперма без оплодотворения в исследованной выборке не обнаружено. В 5.2% семязачатков отмечено наличие клеток, морфологически подобных апоспорическим инициалам, 11.6% семязачатков содержали по 2-3 ЗМ (рис. 6). Таким образом, для растений популяции *F. rupicola* также характерна относительно высокая частота цитозембриологических признаков гаметофитного апомиксиса.

У растений популяции *F. altissima* 33.9% ЗМ имели нормальное строение и только 3.8% были дегенерировавшими. В 29.3% случаев зарегистрированы различные гаметофитные аномалии (рис. 5). Высока была доля ЗМ с преждевременной эмбрионией (11.3%) и с одновременным развитием яйцеклетки и

центральной клетки (20.7%). В 1.9% семязачатках помимо эуспорических мегагаметофитов наблюдали апоспорические ЗМ на разных стадиях развития (рис. 6). Указанные особенности развития женских гаметофитов позволяют сделать вывод о том, что растениям данного вида характерна высокая частота цитоэмбриологических признаков гаметофитного апомиксиса.

У растений популяции *F. gigantea* 37.7% ЗМ имели нормальное строение. Мегагаметофиты с признаками дегенерации или полностью дегенерировавшие выявлены в 16.9% семязачатков. В исследованном материале преобладали ранние стадии развития женского гаметофита (40.2%). В части семязачатков (2.6%) наблюдали МКМ или тетраду мегаспор. ЗМ с гаметофитными аномалиями зарегистрированы в 7.8% семязачатков (рис. 5). Ранний эмбриогенез, а также одновременное развитие проэмбрио и эндосперма без оплодотворения в исследованной выборке растений выявлены нами в единичных случаях (рис. 6). В трёх семязачатках обнаружены клетки, морфологически подобные апоспорическим инициалам. Кроме того, выявлено два семязачатка с двумя ЗМ на ранних стадиях развития. Часть ЗМ (7 из 29), имевших нормальное строение, располагались в противоположной от микропиле части семязачатка, т.е. в не характерной для эуспорических мегагаметофитов зоне. Это позволяет предположить, что данные ЗМ, скорее всего, имеют апоспорическую природу. Кроме того, в двух семязачатках наряду с остатками 4 дегенерирующих мегаспор зафиксированы одно- и двухъядерный ЗМ апоспорического происхождения. Таким образом, у растений популяции *F. gigantea* обнаружены признаки гаметофитного апомиксиса. Это совпадает с мнением ряда авторов по поводу склонности к апомиксису растений данного вида (Шишкинская и др., 2004). Однако наши данные не подтверждают наличие у растений этого вида диплоспории.

Таким образом, обнаружены цитоэмбриологические признаки гаметофитного апомиксиса у растений всех исследованных видов, подтверждена способность к апомиксису у *F. gigantea*, *F. rubra*, *F. valesiaca*, *F. pratensis* (Хохлов и др., 1978; Шишкинская и др., 2001; Кашин и др., 2009), а у четырёх видов (*F. regeliana*, *F. polesica*, *F. rupicola* и *F. altissima*) такая способность обнаружена впервые.

Обращает на себя внимание существенная изменчивость структуры как микро- так и мегагаметофитов у растений исследованных сорто- и видообразцов, причём как на межвидовом, так и на внутривидовом уровнях. СДП у видообразцов варьировала в диапазоне 3.7 – 67.2 %, а у сортообразцов *F. rubra* – в диапазоне 4.0 – 70.0 %, т.е. при почти абсолютном совпадении диапазона её изменчивости на межвидовом и внутривидовом уровнях (рис. 1, 2). Доля растений с мегагаметофитами нетипичного строения варьировала на межвидовом уровне в диапазоне 0.7 – 42.5%, а на внутривидовом уровне у *F. rubra* – в диапазоне 22.5 - 64.2% (рис. 3, 5), т.е. изменчивость строения мегагаметофита у растений сортов одного вида была столь же существенна, как и его изменчивость у растений разных видов рода.

При изучении особенностей развития структур мегагаметофита при беспыльцевом режиме цветения у растений *F. regeliana* показано, что на 1-3 сутки

темпоральной фиксации в семязачатках преобладали МКМ, тетрады мегаспор и ЗМ на ранних стадиях развития, причём уже присутствовали клетки, подобные апоспорическим инициалам (табл. 1). На 4 сутки темпоральной фиксации были выявлены зрелые ЗМ (9.8%). Доля семязачатков с признаками апомиксиса в форме апоспории выросла (до 16.3%), как и доля семязачатков с 2 ЗМ в каждом (до 7.2%) (табл. 2, рис. 8). Однако доля дегенеровавших ЗМ, по сравнению с 1-3 сутками, снизилась до 4.6% (табл. 2).

На пятые сутки темпоральной фиксации почти в три раза увеличилось количество зрелых ЗМ нормального строения (27.5%), но при этом выявлены и ЗМ с характерными для апомиктов аномалиями в структуре. В этот период доля подобных ЗМ была максимальной (около 30%) (рис. 7). Кроме того обнаружены семязачатки с тремя ЗМ. Доля дегенерирующих ЗМ составила 11.6% (табл. 2).

На 7 сутки темпоральной фиксации примерно в 8% ЗМ впервые было зарегистрировано автономное развитие глобулярных зародышей и двухъядерного эндосперма без оплодотворения (рис. 8). К этому сроку была выявлена максимальная доля ЗМ нормального строения (39.4%), семязачатков с 2-3 ЗМ (10.6%), а также мегагаметофитов с различными гаметофитными аномалиями (21.2%), среди которых отмечены и мегагаметофиты с зиготоподобной яйцеклеткой (5.5%) (около 11.0%). Характерно, что на протяжении всех 7 суток имела место сходная доля цитозембриологических признаков апоспории (рис. 8). Это указывает на то, что частота встречаемости цитозембриологических признаков апоспории в семязачатках растений видов рода *Festuca* стабильна на протяжении всех стадий его развития и этот признак может быть использован в

Таблица 1

Частота встречаемости мегагаметофитов и предшествующих им структур различной природы у *Festuca regeliana* в различные сроки после изоляции

Срок фиксации (сутки после кастрации)	Всего исследовано семязачатков, шт	Частота встречаемости, %										
		МКМ	тетрада мегаспор		зародышевые мешки							
			без признаков дегенерации	с 2-мя дегенерирующими мегаспорами	эуспорические				апоспорические			
					однойядерный	двухъядерный	четырёхъядерный	восьмиядерный	два ЗМ	три ЗМ	инициаль и ЗМ или мегаспору	всего
1	140	13.6	30.0	10.7	15.7	5.0	4.3	-	-	-	11.4	11.4
2	155	9.7	21.3	13.5	19.3	9.7	6.4	0.6	-	-	12.3	12.3
3	155	5.8	16.8	11.6	20.0	11.0	9.7	2.6	3.2	-	7.1	10.3
4	153	3.3	7.8	3.9	17.0	17.6	13.7	15.7	7.2	-	9.1	16.3
5	138	-	2.2	2.9	3.6	5.1	3.6	11.6	2.2	1.4	6.5	10.1
7	127	-	0.8	0.8	4.7	8.7	6.3	-	9.4	0.8	3.9	14.1
9	160	-	-	-	2.5	5.6	4.4	5.6	3.7	-	2.5	6.2
11	158	-	-	-	1.3	3.2	4.4	8.2	1.3	-	3.2	4.5
13	163	-	-	-	-	-	-	-	1.2	0.6	-	1.8
15	178	-	-	-	-	-	-	-	0.6	-	-	0.6

Доля дегенерирующих генеративных структур и их элементов в семязачатках *Festuca regeliana* в различные сроки после изоляции

Срок фиксации (сутки после кастрации)	Доля мегагаметофитов, %									
	недегенерирующие	полностью дегенерировавшие	с признаками дегенерации						всего с признаками дегенерации	всего с дегенерацией
			зародыша	эндосперма	центральной клетки	антипод	во всех элементах			
1		9.3	-	-	-	-	-	-	-	9.3
2		7.1	-	-	-	-	-	-	-	7.1
3		9.0	-	-	-	-	-	-	-	9.0
4	9.8	4.6	-	-	-	-	-	-	-	4.6
5	27.5	9.4	-	-	-	-	-	-	-	9.4
7	39.4	11.0	-	-	-	-	-	-	-	11.0
9	26.9	11.2	-	-	-	-	-	-	-	11.2
11	25.3	6.3	-	-	-	-	-	-	-	6.3
13	23.3	17.8	5.5	8.0	3.7	1.2	4.9	23.3	41.1	
15	13.5	25.8	12.9	16.3	3.4	1.7	6.2	40.5	66.3	

качестве маркёрного признака при изучении способности к гаметофитному апомиксису видов данного рода.

На девятые сутки темпоральной фиксации заметно снизилась доля ЗМ на ранних стадиях развития (при этом половина из них относилась к числу семязачатков с 2 ЗМ), с различными гаметофитными аномалиями (16.8%) и нормального строения (26.9%). В то же время доля ЗМ, содержащих зиготоподобную яйцеклетку, напротив, увеличилась почти в два раза и была на уровне 9.4%. Возросло число женских гаметофитов с преждевременной эмбрионией (12.5%) (с развитием до глобулярной стадии) и/или эндоспермогенезом (13.1%), что в три раза было выше, чем на 7 сутки темпоральной фиксации (рис. 8).

На одиннадцатые сутки темпоральной фиксации было выявлено максимальное за всё время наблюдения количество ЗМ с зиготоподобной яйцеклеткой (10.8%), а также с преждевременной эмбрионией и/или развитием эндосперма (40.5%) (рис. 8). В мегагаметофитах подобного рода преобладала преждевременная эмбриония. При этом снизилась доля семязачатков, содержащих клетки, подобные апоспорическим инициалам (3.2%), и два ЗМ (4.5%) (рис. 8).

На тринадцатые и пятнадцатые сутки темпоральной фиксации преобладали процессы дегенерации ЗМ, причём как в отдельных его структурах, зародыше и эндосперме, так и во всем ЗМ в целом (41.1 и 66.2%) (табл. 2).

Таким образом, описанные особенности развития мегагаметофитов растений *F. regeliana* свидетельствуют о том, что для вида характерна апоспория с частотой около 20% и развитие зародыша и/или эндосперма без оплодотворения (до 20-40%) при нормальном начальном развитии зародыша до глобулярной стадии, дальнейшее развитие которого и формирование семян возможны только после оплодотворения центральной клетки. Дегенерационные процессы в ЗМ, затрагивающие и проэмбрио, к 13-15 суткам темпоральной фиксации,

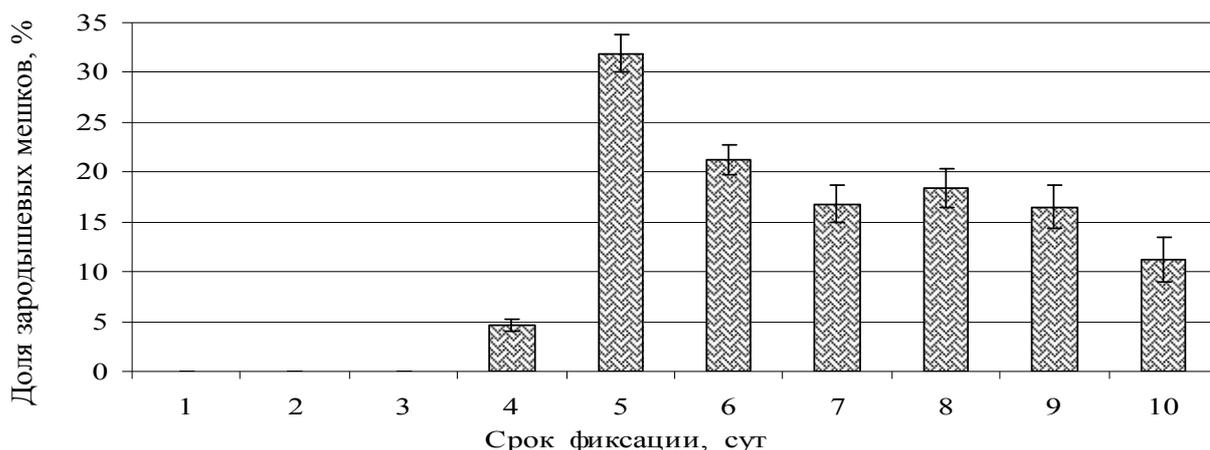


Рис. 7. Доля зародышевых мешков нетипичного строения у растений *Festuca regeliana* в зависимости от срока темпоральной фиксации

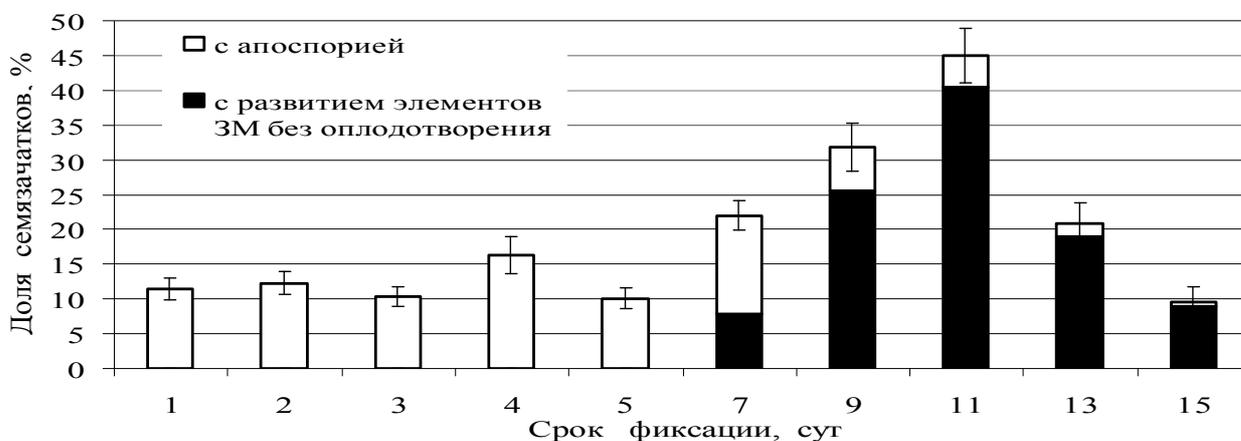


Рис. 8. Доля зародышевых мешков с признаками апомиксиса у растений *Festuca regeliana* в зависимости от срока темпоральной фиксации

связаны исключительно с невозможностью развития полноценного эндосперма без оплодотворения. В пользу этого говорит то, что до глобулярной стадии проэмбрио во всех случаях развивался нормально, а эндосперм, если и начинал формироваться, то, едва достигнув стадии нескольких ядер или клеток, начинал дегенерировать. По этой причине, несмотря на большую долю преждевременной эмбрионии и начального эндоспермогенеза в исследованном материале, формирования жизнеспособных семян не наблюдалось.

Диапазон межвидовой изменчивости частоты апоспории у исследованных видов наблюдали в интервале от 0 до 34.5%. Диапазон внутривидовой изменчивости данного параметра составил у *F. rubra* – от 0 до 13.8%, у *F. regeliana* – от 0.6 до 25.8%, у *F. valesiaca* – от 6.8 до 32.5%, у *F. polesica* – от 10.3 до 34.5%.

Из полученных результатов следует, что растения естественной популяции *F. rubra* имели более низкую частоту апоспории, чем растения таких исследованных видов, как *F. polesica*, *F. valesiaca*, *F. regeliana*, *F. rupicola*, но более высокую, чем у таких видов, как *F. gigantea*, *F. pratensis* и *F. altissima* (с по-

нижением частоты апоспории у перечисленных видов в указанной последовательности).

Низкая частота признаков апоспории у растений сорто- и видообразцов *F. rubra*, *F. pratensis* и *F. regeliana* в 2006 г. может быть связана с влиянием каких-то факторов внешней среды, специфически воздействовавших в данный год наблюдения. Она была значительно ниже, чем в исследованных популяциях других видов рода *Festuca*, в том числе *F. regeliana*, в последующие годы наблюдений.

В пользу возможности влияния условий года вегетации на частоту апоспории говорит и характер внутривидовой изменчивости признака по годам в популяциях *F. valesiaca* (413) (в 2007 г. – 8.3%, в 2008 г. – 28.6%, а в 2009 г. – лишь 6.8%), *F. valesiaca* (457) (в 2007 г. – 16.3%, в 2008 г. – 32.5%, а в 2009 г. – лишь 18.2%), *F. polesica* (426) (в 2007 г. – 16.8%, в 2008 г. – 34.5%, а в 2009 г. – лишь 10.3%) и *F. polesica* (427) (в 2007 г. – 17.3%, в 2008 г. – 25.5%, а в 2009 г. – 22.3%) при полутора - четырёхкратном диапазоне изменчивости и при сходной динамике по годам (рис. 6). При этом речь идёт о популяциях видов, пространственно значительно (на несколько сот километров) удалённых друг от друга. Однако во всех них максимальные значения частоты апоспории имели место в 2008 г., а в 2007 и 2009 г. они были существенно ниже.

В то же время по результатам исследования напрашивается вывод о достаточно незначительной межпопуляционной изменчивости частоты апоспории у растений одного и того же вида в естественных условиях произрастания в один год наблюдения. Так у растений популяций *F. valesiaca* в 2007 г. в популяции 413 из Воскресенского р-на (Правобережье Саратовской обл.) доля семян-зачатков с признаками апомиксиса составила 9.3%, а в Левобережье области в популяции 408 из Краснокутского р-на – 14.4 %, в популяции 457 из Алгайского р-на – 16.3 %; в 2008 г. в популяции 413 из Воскресенского р-на 32.5%, а в популяции 457 из Алгайского р-на – 28.6 %. Лишь в 2009 г. диапазон межпопуляционной изменчивости у *F. valesiaca* был шире - от 6.8-7.0% до 11.6-18.2%. Ещё более наглядно незначительность межпопуляционной изменчивости частоты апоспории в один год наблюдения прослеживается на примере *F. polesica* из Ростовской и Волгоградской областей (в 2007 г. - 16.8 и 17.3%; в 2008 г. – 34.5 и 25.5%, в 2009 г. – 10.3 – 22.3%, соответственно) (рис. 6). При этом также как в случае с растениями популяций *F. valesiaca* у данного вида, а также у растений популяции *F. regeliana*, лишь в 2009 г. диапазон межпопуляционной изменчивости был несколько шире. Следовательно, частота растений с признаками апоспории в одних и тех же популяциях видов рода *Festuca* по годам, варьирует в большей степени, нежели при произрастании их в различных биотопах или районах в один год наблюдений.

ВЫВОДЫ

1. Выявлена способность к гаметофитному апомиксису в форме апоспории и апозиготии у растений *F. rubra*, *F. valesiaca*, *F. gigantea*, *F. pratensis*,

F. regeliana, *F. polesica*, *F. rupicola*, *F. altissima*. Для 4 последних видов гаметофитный апомиксис отмечен впервые.

2. Показана существенная изменчивость структуры микро- и мегагаметофитов у растений исследованных сорто- и видообразцов на межвидовом и внутривидовом уровнях. Степень дефектности пыльцы у видообразцов варьировала в диапазоне 3.7 – 67.2 %, а у сортообразцов *F. rubra* – 4.0 – 70.0 %. Доля семязачатков с мегагаметофитами нетипичного строения варьировала на межвидовом уровне в диапазоне 0.7 – 42.5%, а на внутривидовом уровне у *F. rubra* – 22.5 - 64.2%.

3. Частота встречаемости цитозембриологических признаков апоспории у растений одной популяции стабильна на протяжении всех стадий развития их семязачатков от момента заложения археспориальной клетки до зрелого мегагаметофита.

4. Разные популяции одного и того же вида рода *Festuca* незначительно отличаются по частоте апоспории в один год наблюдения, но по годам даже в одной и той же популяции этот параметр существенно варьирует.

5. В годы наблюдений растения естественной популяции *F. rubra* имели более низкую частоту апоспории, чем растения таких исследованных видов, как *F. polesica*, *F. valesiaca*, *F. regeliana*, *F. rupicola*, но более высокую, чем у таких видов, как *F. gigantea*, *F. pratensis* и *F. altissima* (с понижением частоты апоспории у перечисленных видов в указанной последовательности).

6. На примере растений *F. regeliana* показано, что видам рода *Festuca* характерна высокая частота апоспории и партеногенетического развития зародыша, но для нормального развития зародышей и формирования семян необходимо опыление и оплодотворение центральной клетки, т.е. видам этого рода свойственен псевдогамный гаметофитный апомиксис.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

* публикации в изданиях, рекомендованных Перечнем ВАК РФ

1. Крайнов К.Е., Миндубаева (Болтаг) А.Х., Еналеева Н.Х. Исследование качества пыльцы у некоторых сортов овсяницы красной в условиях г. Саратова. // Бюллетень ботанического сада СГУ. Вып. 4. Саратов, 2005. С. 221-228.

2. Миндубаева (Болтаг) А.Х., Еналеева Н.Х., Кашин А.С. Исследование состояния мегагаметофита у некоторых сортов *Festuca rubra* L. в условиях г. Саратова. // Бюллетень ботанического сада СГУ. Вып. 5. Саратов, 2006. С. 327-333.

3. Миндубаева (Болтаг) А.Х., Еналеева Н.Х., Кашин А.С. Исследование микро- и мегагаметофита у ряда сортов *Festuca rubra* L. // Тезисы докл. I (IX) Международной конференции молодых ботаников. СПб., 2006. С. 172.

4. Миндубаева (Болтаг) А.Х., Демочко Ю.А., Кашин А.С. Степень дефектности пыльцы и кариотипическая изменчивость у некоторых сортов *Festuca rubra* L. в условиях г. Саратова. // Бюллетень ботанического сада СГУ. Вып. 6. Саратов, 2007. С.120-124.

5. Миндубаева (Болтаг) А.Х., Кашин А.С. Исследования микро- и мегагаметофита у некоторых сорто- и видообразцов *Festuca rubra* L. в условиях г. Саратова. // Эмбриология, генетика и биотехнология. Уфа, 2007. С.85-87.

6. Миндубаева (Болтаг) А.Х., Шакина Т.Н., Лисицкая Н.М., Кашин А.С. Исследование микро- и мегагаметофита у некоторых сорто- и видообразцов *Festuca rubra* L., *F. pratensis*

sis Huds. и *F arundinacea* Schreb. // Бюллетень ботанического сада СГУ. Вып. 7. Саратов, 2008. С.211-218.

7. **Миндубаева (Болтаг) А.Х.**, Шакина Т.Н., Кашин А.С. Исследования микро- и мегagamетофита у некоторых сорто- и видообразцов *Festuca rubra* L., *F pratensis* Huds. и *F arundinacea* Schreb. // Современные проблемы морфологии и репродуктивной биологии семенных растений. Ульяновск, 2008. С. 44-49.

8. Кашин А.С., Юдакова О.И., **Миндубаева (Болтаг) А.Х.** и др. Распространение гаметофитного апомиксиса в семействах *Asteraceae* и *Poaceae* (на примере видов флоры Саратовской области) // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века. Ч. 1. Петрозаводск, 2008. С. 269-272.

9. **Миндубаева (Болтаг) А.Х.**, Шакина Т.Н., Кашин А.С. Исследования микро- и мегagamетофита у некоторых видов *Festuca* L. в условиях г. Саратова // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века. Ч. 1. Петрозаводск, 2008. С. 283-285.

10. *Кашин А.С., Юдакова О.И., **Миндубаева (Болтаг) А.Х.**, и др. Распространение гаметофитного апомиксиса в семействах *Asteraceae* и *Poaceae* (на примере видов флоры Саратовской области) // Ботан. журн. 2009. Т. 94, № 5. С. 744-756.

11. Меренов А.М., **Миндубаева (Болтаг) А.Х.** Исследование микро- и мегagamетофита у некоторых видообразцов рода *Festuca* L. // Исследования молодых ученых в биологии и экологии. Вып. 7. Саратов, 2009. С. 75-80.

12. **Миндубаева (Болтаг) А.Х.**, Меренов А.М., Кашин А.С. Исследование мужской и женской генеративной сферы растений некоторых сорто- и видообразцов рода *Festuca* L. // Эмбриология, генетика и биотехнология. Саратов, 2009. С. 72-76.

13. **Миндубаева (Болтаг) А.Х.**, Меренов А.М., Кашин А.С. Исследование качества пыльцы у *Festuca rubra* L., *F pratensis* Huds., *F arundinacea* Schreb., *F. polesica* Zapal., *F. valesiaca* Gaund., *F. rupicola* Neuff. // Бюллетень ботанического сада СГУ. Вып. 8. Саратов, 2009. С. 242-249.

14. Кашин А.С., **Миндубаева (Болтаг) А.Х.** Диагностика способности к апомиксису у некоторых сорто- и видообразцов рода *Festuca* L. // Фактори експериментальної еволюції організмів: Збірник наукових праць. Т. 6. Киев, 2009. С. 35-39..

15. ***Миндубаева (Болтаг) А.Х.**, Кашин А.С. Состояние пыльцы и зародышевых мешков у растений некоторых сорто- и видообразцов рода *Festuca* L. // Ботан. журн. 2010. Т. 95, № 2. С. 58-70, 136-137.

16. **Болтаг А.Х.** Цитозембриологические особенности системы размножения растений некоторых сорто- и видообразцов рода *Festuca* L. // Исследования молодых ученых в биологии и экологии. Саратов. 2010. С. 21-25.

17. **Болтаг А.Х.** Исследование качества пыльцы и состояния женской генеративной сферы у растений некоторых сорто- и видообразцов рода *Festuca* L. // Матер. Всеросс. науч. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения С.С.Хохлова, Саратов, 29 сентября – 1 октября 2010 г. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2010. С. 127-130.