



27. Андреева И. С., Пилипенко А. С., Пучкова Л. И., Емельянова Е. К., Репин В. Е., Молодин В. И. Фенотипические и геномные признаки микроорганизмов,

изолированных при раскопках мерзлотных курганов Пазырыкской культуры Олон-Куриин-Гол // Междунар. науч.-исслед. журн. 2013. Вып. 7. С. 64–70.

Образец для цитирования:

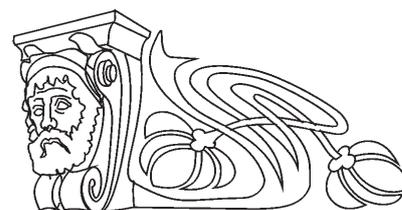
Мохамед Х., Петерсон А. М., Ткаченко Г. С. Антагонистическая активность бактерий-ассоциантов побегов яблонь по отношению к фитопатогенным грибам // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология. 2016. Т. 16, вып. 4. С. 420–425. DOI: 10.18500/1816-9775-2016-16-4-420-425.

УДК 581.331

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ЖЕНСКОГО ГАМЕТОФИТА ДВУХ МУТАНТНЫХ ЛИНИЙ *NICOTIANA TABACUM* L.

И. В. Парфирова, Л. П. Лобанова, А. Ю. Колесова

Саратовский национальный исследовательский государственный университет имени Н. Г. Чернышевского
E-mail: lobanova-lp@yandex.ru



Проведено исследование зародышевых мешков двух мутантных линий *Nicotiana tabacum* L. Установлено, что обе линии характеризуются нарушениями в ходе развития женского гаметофита. Мутация у линии М-3 подавляет митотическую активность ядер и заложение клеточных перегородок в зародышевых мешках, вследствие чего возникают малоядерные ценоцитные и клеточные гаметофиты. У растений линии М-2 доминируют клеточные зародышевые мешки с увеличенным числом клеток и ядер, что обусловлено увеличением числа митозов на стадии гаметофитогенеза. Обе линии могут использоваться для изучения генетического контроля и механизмов развития зародышевых мешков.

Ключевые слова: *Nicotiana tabacum* L., гаметофитные мутации, зародышевый мешок.

The Female Gametophyte Structure Features of Two *Nicotiana Tabacum* L. Mutant Lines

I. V. Parfirova, L. P. Lobanova, A. Yu. Kolesova

The embryo sacs structure in the two mutant lines of *Nicotiana tabacum* L. was investigated. The various disturbances in the megagametophyte structure were detected. In the M-3 line the gametophyte mutation suppresses the nucleus mitotic activity and cell walls initiation in embryo sacs. These disturbances lead to the formation of low-nuclear coenocytic or cellular gametophytes. In M-2 line the cellular gametophytes with increased number of cells and nucleus was dominated. The reason of this phenomenon is an increase of mitosis number during a gametophytogenesis. Tested lines can be used as the model for investigation of embryo sacs development mechanisms and its genetic control.

Key words: *Nicotiana tabacum* L., gametophyte mutations, embryo sac.

DOI: 10.18500/1816-9775-2016-16-4-425-428

Введение

Познание особенностей генетической регуляции размножения растений является одним из фундаментальных направлений современной

биологии. Женский гаметофит, или зародышевый мешок (ЗМ), является ключевым элементом системы размножения растений, в котором происходят процессы оплодотворения, развития зародыша и эндосперма. Осуществление этих событий и судьба следующего поколения зависят от структурно-функциональной организации ЗМ. Анализ гаметофитных мутаций позволяет выделить ключевые цитологические события, определяющие структуру зрелого ЗМ [1, 2].

Коллекция *Nicotiana tabacum* L. отдела генетики и цитологии Ботанического сада СГУ содержит уникальные мутанты, которые были получены Н. Х. Еналеевой с использованием методов культуры изолированных пыльников и рентгеновского облучения [3, 4]. Полученные мутантные линии характеризовались нарушениями развития женского гаметофита и, как следствие, изменением его структуры. У разных мутантных линий преобладали зрелые зародышевые мешки с характерным фенотипом. Некоторые мутанты четко отличались друг от друга образованием ЗМ с контрастными признаками: уменьшенным или увеличенным числом клеток и ядер, ценоцитным или клеточным состоянием, моно- или биполярностью. Данные линии являются носителями мутаций, влияющих на разные цитологические процессы формирования ЗМ (число митозов, цитокинез, поляризацию), могут использоваться для изучения генетического контроля развития женского гаметофита.

Исследования полученных мутантных линий табака были начаты еще в 1992 г. Н. Х. Енале-



евои и продолжены другими [3, 5–7]. Однако до сих пор данные о стабильности и фенотипическом проявлении мутаций у некоторых линий недостаточны, а генетический механизм мутации выявлен только для линии БГ-141.4. Цель настоящей работы заключалась в исследовании диапазона изменчивости ЗМ у двух мутантных линий табака и выявлении специфики вариаций гаметофитов в зависимости от генотипа.

Материал и методы

Объектом исследования послужили мутантные линии табака М-2 и М-3. Линии были выделены в потомстве реституционных диплоидов, полученных с использованием рентгеновского облучения пыльников сортов Самсун 959 и Белолест. Всего было проанализировано 4 растения линии М-2 и 8 растений линии М-3. У каждого растения исследовалось по 100 ЗМ. В качестве контроля использовалась гомозотная линия

гаплоидного происхождения БГ-6, характеризующаяся высокой константностью в проявлении цитологических признаков ЗМ. Препараты для анализа зрелых ЗМ готовили методом ферментативной мацерации семязачатков до клеточной суспензии с последующей окраской ацетокармином [5].

Результаты и их обсуждение

Все изученные ЗМ были разделены на две основные группы: нормальные и аномальные. ЗМ табака нормального строения представляют собой 8-ядерную, 7-клеточную bipolarную структуру, включающую 3-клеточный яйцевой аппарат, центральную клетку и 3 антиподы (рис. 1, а). Аномальными являются ЗМ с нарушением типичного плана строения. Эта группа включает множество морфологических вариантов, основными критериями которых является число ядер и наличие или отсутствие клеточных перегородок (см. рис. 1, б–д).

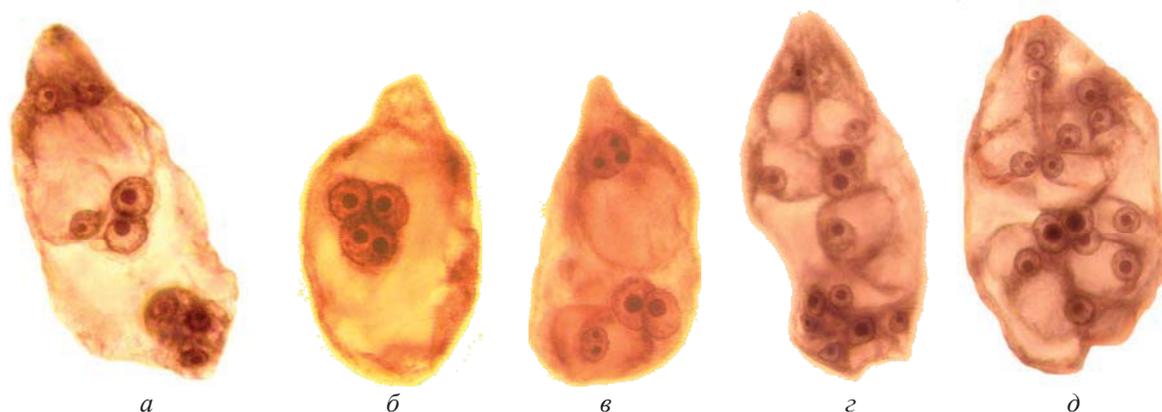


Рис. 1. Зародышевые мешки линий БГ-6, М2 и М3: а – нормального строения; б – ценоцитный 3-ядерный; в – клеточный 4-ядерный; з, д – многоклеточные bipolarные с дополнительными клетками в яйцевом и антиподальном аппаратах. Увеличение $\times 400$

В результате цитоэмбриологического анализа было показано, что у растений контрольной линии БГ-6 формируется от 1,4 до 2,4% ЗМ аномального строения. У мутантных линий количество ЗМ аномального строения резко увеличивается и в среднем составляет у линии М-2 42%, а у линии М-3 – 88,4% (табл. 1). Установлено, что все три линии достоверно различаются по

количеству ЗМ аномального строения. Изменчивость исследованных растений по содержанию аномальных гаметофитов была невысокой у контрольной линии и мутантной М-3. Наибольшая вариабельность зарегистрирована у линии М-2. На это указывает и размах изменчивости, и значение коэффициента вариации, который в этом варианте равен 28,8%.

Таблица 1

Частота зародышевых мешков аномального строения у трех линий табака

Линия	Выборка растений	Аномальные зародышевые мешки, %		Коэффициент вариации (V), %
		$x \pm m$	lim	
БГ-6	5	$1,8 \pm 0,2$	1,4 – 2,4	10,2
М-2	4	$42,0 \pm 6,0^*$	26,0 – 54,0	28,8
М-3	8	$88,4 \pm 1,3^*$	83,0 – 90,0	4,2

Примечание. *Различия с линией БГ-6 достоверны на уровне значимости 0,001.



Для характеристики особенностей строения аномальных ЗМ использовали два основных критерия: количество ядер и наличие клеточных перегородок. Обнаружено, что исследованные линии четко различаются по данным критериям

и, следовательно, по качественному составу обнаруженных аномалий (табл. 2). Причем различия доминирующих классов аномальных ЗМ между обеими мутантными линиями и линией БГ-6 были достоверны при высоком уровне значимости 0,001.

Таблица 2

Соотношение типов аномальных зародышевых мешков у трех линий табака

Линия	Число проанализированных ЗМ	ЗМ с числом ядер, %					
		менее 8		8		более 8	
		ценоцитные	клеточные	ценоцитные	клеточные	ценоцитные	клеточные
БГ-6	1000	0,7	0,2	0	0,8	0	0,1
М-2	400	2,0	0	0	0,5	0	39,5*
М-3	800	62,3*	25,2*	0	0,1	0	0,8

Примечание. *Различия с линией БГ-6 достоверны на уровне значимости 0,001.

У линии М-3 наблюдается сокращение числа митозов при развитии ЗМ с трех в норме до одного-двух и подавление заложения клеточных перегородок. Поэтому у данной линии преобладали 2–4-ядерные ценоцитные ЗМ, количество которых в среднем составило 62,3% (см. рис. 1, б). Вторым по встречаемости классом были клеточные ЗМ с уменьшенным числом ядер (25,2%) (см. рис. 1, в). Количество ЗМ с числом ядер равным 8 и более не превышало 1%. У разных растений линии М-3 от 40 до 61% аномальных ЗМ содержали увеличенные ядра с дополнительными ядрышками, что свидетельствует о нарушениях при прохождении митозов или замене митотических делений эндомитозами. Вследствие этого в ЗМ мутанта М-3 возможно появления ядер разного уровня ploидности и с разным числом хромосом.

У линии М-2 при развитии ЗМ происходит стимуляция дополнительных митотических делений, что приводит к доминированию среди аномальных гаметофитов многоядерных клеточных ЗМ (см. рис. 1, з, д). В основном это биполярные ЗМ с числом ядер от 9 до 16, реже мультиполярные с беспорядочным расположением ядер в мешке. Важной особенностью таких ЗМ является увеличение числа клеток в яйцевом аппарате, морфологически сходных с яйцеклеткой, и числа полярных ядер.

Митотическая активность при развитии женского гаметофита является важным условием для формирования его нормальной или аномальной структуры. Обобщенные данные соотношения малоядерных и многоядерных ЗМ у мутантных линий наглядно отражают специфику вариаций аномальных гаметофитов по признаку «число ядер» в зависимости от генотипа (рис. 2).

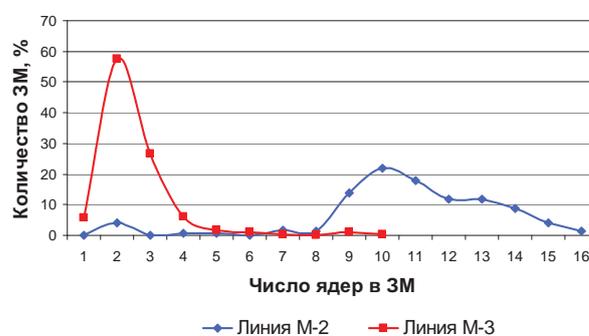


Рис. 2. Распределение аномальных ЗМ по числу ядер у линий М-2 и М-3

Полученные данные свидетельствуют, что изученные линии являются носителями гаметофитных мутаций, участвующих в контроле митотической активности ядер ЗМ. Мутация у линии М-3 подавляет митотические деления в ЗМ, а мутация у линии М-2, напротив, стимулирует деления. Данные мутации также влияют на процессы клеткообразования, поляризации и дифференциации клеток ЗМ. Нарушения в ходе основных цитологических событий развития ЗМ у мутантов М-2 и М-3 могут быть связаны с аномальным прохождением мейоза, как это было показано для мутантной линии табака БГ-141.4 [5]. Линии М-2 и М-3 могут служить модельными объектами для изучения генетического контроля и механизмов развития зародышевых мешков, также возможно их использование в прикладных целях. Особый интерес представляет мутация у линии М-2, вызывающая образование многоядерных ЗМ, поскольку наличие дополнительных клеток в яйцевом аппарате является предпосылкой для возникновения полиэмбрионов и гаплоидов.



Список литературы

1. *Drews G. N., Lee D., Christensen C. A.* Genetic Analysis of Female Gametophyte Development and Function // *Plant Cell*. 1998. Vol. 10. P. 5–17.
2. *Yadegari R., Drews G. N.* Female gametophyte development // *Plant Cell*. 2004. Vol. 16. P. 133–141.
3. *Enaleeva N. Kh.* Experimental production of gametophyte mutants // *Proc. of the XI Intern. symp. «Embryology and seed reproduction»*. St.-Petersburg, 1992. P. 143–144.
4. *Enaleeva H. X.* Внутривидовая изменчивость зародышевых мешков покрытосеменных растений : Теоретические и прикладные аспекты на примере *Nicotiana tabacum* L. : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Саратов, 2000. 350 с.
5. *Колесова А. Ю.* Цитологический и генетический механизмы редукции числа элементов в зародышевых мешках гаметофитного мутанта *Nicotiana tabacum* L. : автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2000. 19 с.
6. *Николаева Н. Ю., Колесова А. Ю.* Характеристика женского гаметофита мутанта *Nicotiana tabacum* L. с увеличенным числом элементов в зародышевых мешках // *Бюл. Бот. сада Сарат. гос. ун-та*. 2006. № 5. С. 343–348.
7. *Enaleeva H. X., Тырнов В. С., Хохлов С. С.* Выделение зародышевых мешков покрытосеменных растений путем мацерации тканей // *Цитология и генетика*. 1972. Т. 6, № 5. С. 439–441.

Образец для цитирования:

Парфирова И. В., Лобанова Л. П., Колесова А. Ю. Особенности строения женского гаметофита двух мутантных линий *Nicotiana tabacum* L. // Изв. Сарат. ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология. 2016. Т. 16, вып. 4. С. 425–428. DOI: 10.18500/1816-9775-2016-16-4-425-428.

УДК 595.76; 595.796; 59.087; 57.024

АКУСТИЧЕСКИЕ СИГНАЛЫ ПРИ КОММУНИКАЦИИ МУРАВЬЁВ РОДА *FORMICA* (HYMENOPTERA: FORMICIDAE) И ЖУКОВ РОДА *SCYDMAENUS* (COLEOPTERA: STAPHYLINIDAE)

Е. Ю. Рига, В. В. Аникин

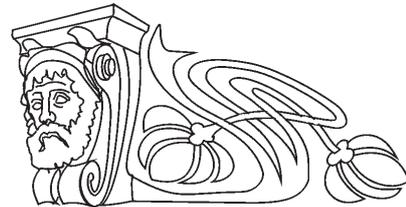
Саратовский национальный исследовательский государственный университет имени Н. Г. Чернышевского
E-mail: vasanikin@gmail.com

В статье приведены данные по классификации и кластеризации акустических сигналов при коммуникации мирмекофильных жесткокрылых (*Scydmaenus hellwigii*) с муравьями (*Formica rufa*). Впервые для представителей этих видов с помощью кластерного анализа было выявлено четыре кластера, каждому из которых соответствует своя команда от жука к муравью. Для каждой команды были определены специфические диапазоны доминирующих частот и диапазоны средних амплитуд (значения параметров R). **Ключевые слова:** жуки-мирмекофилы, муравьи, коммуникация, математическая кластеризация, математическая классификация.

Acoustic Communication Signals between Ants of the Genus *Formica* (Hymenoptera: Formicidae) and Myrmecophilous Beetles of the Genus *Scydmaenus* (Coleoptera: Staphylinidae)

E. Yu. RIGA, V. V. ANIKIN

In the article was given the mathematical approaches to classification and clustering of data of acoustic signals in communication between myrmecophilic beetles (*Scydmaenus hellwigii*) and ants (*Formica rufa*). For the first time for these species were used a cluster analysis which revealed four clusters, each of them has its own command from the



beetle to the ant. Each command was defined by specific ranges of dominant frequencies and a range of medium amplitudes (the values of the parameters R).

Key words: myrmecophilous beetles, ants, communication, mathematical clustering, mathematical classification.

DOI: 10.18500/1816-9775-2016-16-4-428-433

Введение

Муравейник – это сложный организм, взаимодействие внутри которого происходит благодаря химическому и акустическому сигналам. Существуют виды муравьёв и других беспозвоночных, которые, взаимодействуя друг с другом, образуют особые симбиотические отношения. Данный тип отношений получил название «мирмекофилия». Такие представители, как гусеницы бабочек рода *Maculinea* (сем. Lycaenidae), жуки рода *Lomechusa* (сем. Staphylinidae) – типичные обитатели муравейников [1, 2]. Успех их выживания заключается в том, что они научились подражать химическому сигналу