



УДК 581.331: 58.036

ОСОБЕННОСТИ ПРОЯВЛЕНИЯ ГАМЕТОФИТНЫХ МУТАЦИЙ ТАБАКА В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ТЕМПЕРАТУРЫ

Л. П. Лобанова, А. Ю. Колесова,
Т. А. Алаторцева, И. А. Нурушева



Лобанова Людмила Петровна, доцент кафедры генетики, Саратовский национальный исследовательский государственный университет имени Н. Г. Чернышевского, кандидат биологических наук. E-mail: lobanova-lp@yandex.ru

Колесова Алла Юрьевна, заведующий отделом генетики и репродуктивной биологии УНЦ «Ботанический сад», Саратовский национальный исследовательский государственный университет имени Н. Г. Чернышевского, кандидат биологических наук. E-mail: kolesovaau@yandex.ru

Алаторцева Татьяна Алексеевна, доцент кафедры генетики, Саратовский национальный исследовательский государственный университет имени Н. Г. Чернышевского, кандидат биологических наук. E-mail: alatorsevatat@mail.ru

Нурушева Ирина Асэльбековна, бакалавр кафедры генетики, Саратовский национальный исследовательский государственный университет имени Н. Г. Чернышевского. E-mail: ira.nurusheva76@gmail.com

Проведено исследование влияния экстремальных пониженной (10°C) и повышенной (37°C) температур в условиях *in vitro* на фенотипическое проявление трех мутаций *Nicotiana tabacum* L. с доминированием зародышевых мешков конкретного морфологического типа. Линия БГ-141.4 характеризуется образованием малоклеточных зародышевых мешков, у линии СГ-27/4 проявляется признак увеличенного числа ядер и клеток в зародышевых мешках, линия М-3 отличается высокой частотой ценоцитных малоядерных зародышевых мешков. У мутантов при культивировании завязей в нормальном температурном режиме (25°C) процесс формирования зародышевых мешков осуществлялся типичным для них образом и повторял фенотип, описанный для растений мутантных линий, произраставших на экспериментальном участке в условиях *in vivo*. Температурные условия в значительной степени модифицировали проявление гаметофитных мутаций, при этом действие экстремально низкой или экстремально высокой температур на развитие зародышевых мешков имело отчетливо выраженную специфику. У трех мутантных линий и у контрольной немутантной линии БГ-6 низкая температура в гаметогенезе угнетала митотические деления и цитокинез. В результате у всех линий при этом температурном режиме доминировали малоядерные ценоцитные зародышевые мешки. Действие высокой температуры в гаметогенезе преимущественно индуцировало дополнительные митозы. Такой эффект наиболее отчетливо наблюдается в контроле и у мутанта с увеличенным числом клеток в зародышевых мешках, однако у обоих малоядерных мутантов при 37°C также прослеживается тенденция к образованию многоядерных зародышевых мешков. Полученные данные показывают, что количественная выраженность модификаций зародышевых

мешков температурными условиями в значительной степени зависит от генотипа.

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

DOI: 10.18500/1816-9775-2017-17-4-420-427

Введение

Задача экспериментальной эмбриологии заключается в поиске закономерностей, лежащих в основе развития систем размножения, и выявлении фенотипической изменчивости генеративных структур. Анализ потенциальной изменчивости зародышевых мешков (ЗМ) открывает перспективы для понимания проблем морфогенеза, исторического развития, дискретности признаков, а также фактов, представляющих практический интерес. Прикладной аспект проблемы изменчивости ЗМ связан с поиском путей направленного изменения его структурно-функциональной организации с целью индукции некоторых генетических явлений, имеющих селекционное применение (гаплоидии, диплоидного апомиксиса, полиплоидии). Исследования ЗМ, связанные с масштабным скринингом изменчивости, весьма перспективны и способствуют получению принципиально новой информации.

При изучении изменчивости ЗМ важным направлением является получение и последующий анализ гаметофитных мутаций, позволяющий выделить ключевые цитологические события в развитии ЗМ.

В Саратовском университете Н. Х. Еналеевой экспериментально (на основе радиации, андроклинии и отбора) были получены гаметофитные мутанты табака [1]. У каждой мутантной линии преобладали ЗМ конкретного морфологического типа. Структурно-функциональные изменения женского гаметофита в этом случае определялись различными нарушениями в ходе его развития: увеличением или уменьшением числа делений, отсутствием клеткообразования, нарушением полляризации и дифференциации клеток [2, 3].

Как следует из литературных данных и собственных наблюдений, структурная организация зародышевых мешков может быть изменена не только генетическими, но и внешними факторами, в частности, экстремальными температурами,



во время их формирования [4, 5]. Исследования взаимодействия генетических и паратипических факторов позволят конкретизировать такие понятия, как «генотип-средовое взаимодействие», «норма реакции генотипа», «модификационная изменчивость» применительно к эмбриологическим признакам, и тем самым способствовать развитию генетического направления в эмбриологии растений.

В настоящей работе представлены результаты изучения влияния экстремальных пониженной (10°C) и повышенной (37°C) температур на фенотипическое проявление мутаций, изменяющих структуру ЗМ табака.

Материалы и методы

Объектами исследования служили 3 мутантные линии *Nicotiana tabacum* L. с измененным числом элементов в ЗМ. Одна из них (линия БГ-141.4) характеризовалась образованием моно- или биполярных ЗМ с уменьшенным числом клеток и ядер. Частота появления таких ЗМ у разных растений линии варьирует от 0 до 72% [6, 7]. У линии СГ-27/4 проявляется признак увеличенного числа ядер и клеток в ЗМ за счет дополнительных митозов. Частота многоядерных ЗМ у разных растений также варьирует в широких пределах и может составлять более 70%. Третья линия М-3 отличается высокой частотой (до 90%) ценоцитных малоядерных ЗМ [2, 8]. Контролем служила гомозиготная линия БГ-6, характеризующаяся стабильным проявлением эмбриологических признаков.

В эксперименте исследовались особенности развития ЗМ мутантных линий при оптимальной (25°C) и экстремальных (10 и 37°C) температурах.

Сложность исследования влияния температуры на женский гаметофит растений связана с тем, что макрогаметофитогенез является цепью последовательных взаимосвязанных событий, включающих стадии материнской клетки макроспор, спорогенеза, гаметогенеза, зрелого ЗМ, каждая из которых обладает разной чувствительностью. Воздействие температурой на растение в период цветения и регистрация конечных результатов не позволяют вскрыть конкретные причины из-

менений и определить роль каждого из этапов развития.

Нами (на кафедре генетики Саратовского государственного университета) был предложен экспериментальный подход, открывающий возможность дискретного исследования реакции каждой стадии макрогаметофитогенеза на экспериментальные воздействия. Он состоит в изоляции завязей на любой стадии развития и культивировании их в условиях *in vitro* [9]. Это позволило создать строго контролируемые условия, в том числе температурные, и подвергать одновременно воздействию большое количество завязей на одинаковой стадии развития.

В данном исследовании изучалось влияние температурных условий на стадию гаметогенеза, которая включает 3 митотических деления, поляризацию, цитокинез и специализацию клеток ЗМ. Для этого завязи, содержащие ЗМ на 1-ядерной стадии развития, изолировали из бутонов и помещали в пробирки с твердой питательной средой. В качестве основной питательной среды использовали безгормональную среду Мурасиге и Скуга. Фиксация завязей проводилась через 3–5 суток культивирования ацетоалкоголем (1:3). Для приготовления препаратов зрелых ЗМ использовалась методика ферментативной мацерации семязачатков до клеточной суспензии с последующей окраской ацетокармином [10]. В каждом варианте исследовалась выборка из 100 ЗМ из 5–7 завязей.

Результаты и их обсуждение

Исследованию, определяющему влияние экстремальных температур на развитие зародышевых мешков у мутантных линий, предшествовала работа по изучению их развития в условиях *in vitro* при оптимальной температуре (таблица). У контрольной линии БГ-6 в основной части семязачатков осуществлялся нормальный гаметофитогенез, что приводило к образованию 96% биполярных 8-ядерных 7-клеточных ЗМ типичного строения (рис. 1, а). Единичные аномальные ЗМ имели разное строение, обусловленное, вероятно, случайными нарушениями развития. Эти данные полностью согласуются с полученными ранее [11, 12].

Частота зародышевых мешков аномального строения, гаметогенез которых проходил в условиях *in vitro* при температуре 25°C

Вариант	Всего аномальных ЗМ, %	Аномальные ЗМ с числом ядер, %					
		менее 7		7–8		более 8	
		клеточные	ценоцитные	клеточные	ценоцитные	клеточные	ценоцитные
БГ-6	4	1	1	1	0	1	0
БГ141-4	81	69	6	6	0	0	0
М-3	77	13	59	5	0	0	0
СГ-27/4	44	7	1	11	0	25	0

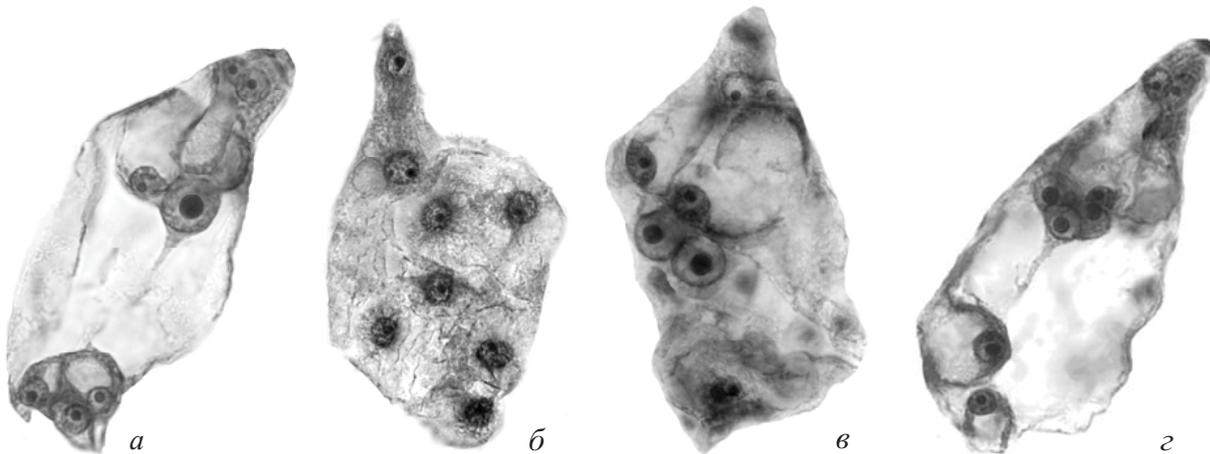


Рис. 1. Зародышевые мешки нормального и аномального строения с 7–8 ядрами: а – типичного строения; б – 8-ядерный ценоцитный; в – с дополнительной яйцеклеткой; з – с 3 полярными ядрами. Увеличение $\times 400$

У мутантов при культивировании завязей в нормальном температурном режиме (25°C) процесс формирования зародышевых мешков также осуществлялся типичным для них образом и повторял фенотип, описанный для растений мутантных линий, произрастающих на экспериментальном участке в условиях *in vivo* [1, 2]. У линии БГ-141.4 образовывались в основном мало-ядерные клеточные ЗМ (69%), у линии СГ-27/4 – многоядерные клеточные ЗМ (25%), а у линии М-3 – 1-4-ядерные ценоцитные ЗМ (59%). Таким образом, условия *in vitro* не оказывали существенного влияния на ход гаметофитогенеза мутантов.

В процессе массового анализа для удобства регистрации структурных изменений зародышевых мешков была использована классификация, в основу которой положены число ядер и наличие или отсутствие клеткообразования. У изученных линий встречались следующие группы аномальных ЗМ.

1. Зародышевые мешки с 7–8 ядрами ценоцитные или с аномальной клеточной дифференцировкой (см. рис. 1). В эту группу были отнесены зародышевые мешки, гаметогенез которых, как в норме, включал три митотических деления. Однако у образовавшихся в результате 8-ядерных ЗМ частично или полностью были нарушены процессы цитокинеза и/или дифференцировки клеток. Формировались 8-ядерные ценоцитные (см. рис. 1, б) или 8-ядерные (в случае слияния полярных ядер 7-ядерные) клеточные, но с измененной структурой ЗМ (см. рис. 1, в, з).

2. Зародышевые мешки с числом ядер меньше восьми ценоцитные или клеточные (рис. 2). В эту группу отнесены ЗМ, образование которых вызвано выпадением 1-2 митотических делений в гаметогенезе и, нередко, отсутствием цитокинеза и нарушением полярности. Аномальные ЗМ имели от 2 до 6 ядер, были ценоцитными (см. рис. 2, а, б) или содержали клетки (см. рис. 2, в, з).

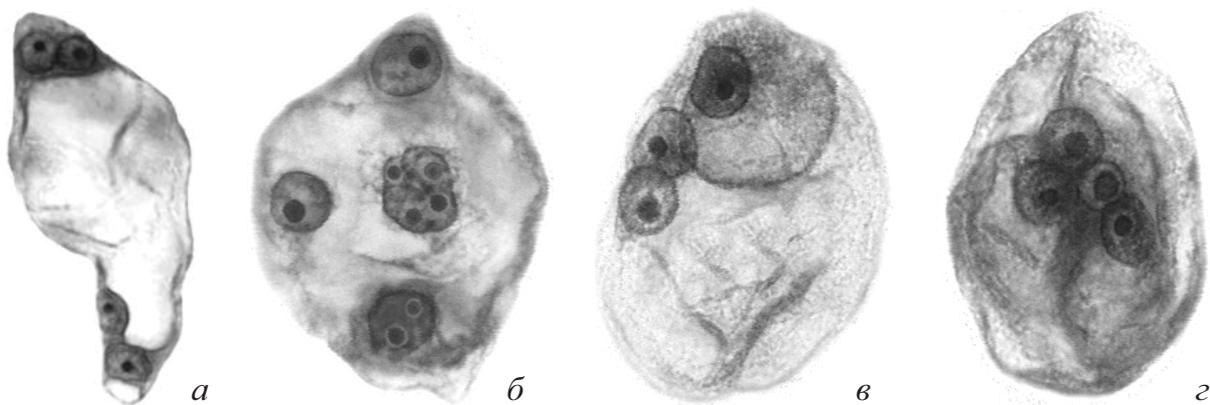


Рис. 2. Зародышевые мешки аномального строения с числом ядер менее 7: а – 4-ядерный ценоцитный; б – 4-ядерный ценоцитный с дополнительными ядрышками в ядрах; в, з – клеточные 3-ядерный и 4-ядерный. Увеличение $\times 400$



3. ЗМ с числом ядер больше восьми *ценоцитные* или *клеточные* (рис. 3). Особенностью образования ЗМ этой группы являются дополнительные митотические деления в гаметогенезе, при этом число ядер могло быть кратным 8 или нет, четным или нечетным. В ценоцитных ЗМ

ядра обычно располагались по всему объему (см. рис. 3, а). В ЗМ с клеточной дифференцировкой расположение клеток и свободных ядер могло быть беспорядочным (см. рис. 3, б) или биполярным с дополнительными клетками в яйцевом и антиподальном аппаратах (см. рис. 3, в, г).

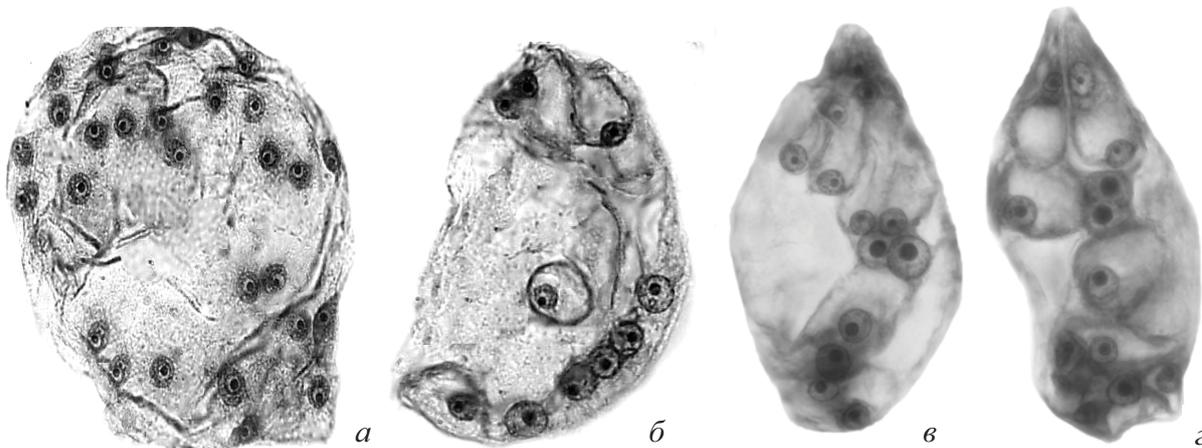
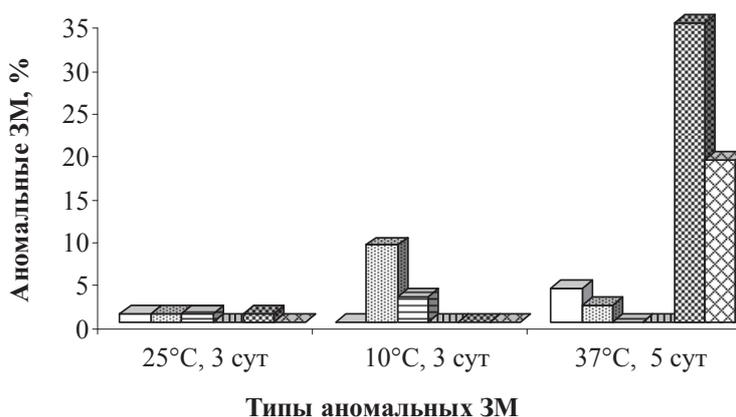


Рис. 3. Зародышевые мешки аномального строения с числом ядер более 8: а – 28-ядерный ценоцитный; б – с дополнительными полярными ядрами; в, г – с дополнительными клетками в яйцевом и антиподальном аппаратах. Увеличение $\times 400$

У контрольной линии БГ-6 максимальный морфогенетический эффект оказывала температура 37°C . Он выражался в резком повышении количества аномальных ЗМ (с 4% при 25°C до 60 %). Среди аномальных доминировали ЗМ с числом ядер больше восьми (рис. 4), количество которых составляло 54%. Число ядер в таких ЗМ варьировало от 9 до 28. По расположению ядер и клеток это могли быть би-, моно- и аполярные ЗМ. Соотношение клеток и свободных ядер было

разнообразным. Наибольший интерес представляли ЗМ с дополнительными клетками в яйцевом аппарате и с дополнительными полярными ядрами. 19% многоядерных ЗМ были ценоцитными с различным числом ядер и их расположением.

Основные типы обнаруженных у линии БГ-6 аномальных ЗМ представлены на рис. 3. Таким образом, действие высокой температуры вызывало стимуляцию митотических делений в гаметогенезе и, в меньшей степени, подавление цитокинеза.



- Типы аномальных ЗМ
- Клеточные ЗМ с числом ядер <7
 - ▤ Клеточные ЗМ с числом ядер 7-8
 - ▥ Клеточные ЗМ с числом ядер >8
 - ▧ Ценоцитные ЗМ с числом ядер <7
 - ▨ Ценоцитные ЗМ с числом ядер 7-8
 - ▩ Ценоцитные ЗМ с числом ядер >8

Рис. 4. Распределение типов аномальных зародышевых мешков у линии БГ-6, гаметогенез которых проходил при разных температурных условиях



В 6% случаев при температуре 37°C наблюдали появление ЗМ с числом ядер менее 7, в основном клеточного строения. Это указывало на возможность снижения числа митотических делений в гаметогенезе при высокой температуре.

При понижении температуры до 10°C у немутантной линии БГ-6 образуется 11% малоядерных ценоцитных ЗМ. При этом все другие типы аномальных ЗМ отсутствовали. Из этого следует, что цитологический эффект низкой температуры проявляется прежде всего в подавлении митозов. У большинства малоядерных аномальных ЗМ также было подавлено образование клеточных стенок.

У мутантной линии БГ-141.4 высокая и низкая температуры, прежде всего, подавляли цитокинез. В результате образовывались многочисленные ценоцитные ЗМ (рис. 5). Однако низкая температура оказывала более выраженное влияние на цитокинез и приводила практически к полной замене малоядерных клеточных ЗМ при 25°C на малоядерные ценоцитные. Следует также отметить значительное снижение митотической активности при низкой температуре, что подтверждается увеличением количества ЗМ с числом ядер менее семи с 75% при 25°C до 93% при 10°C. Высокая температура на стадии гаметогенеза у данного мутанта может индуцировать дополнительные митозы, что подтверждается образованием единичных ценоцитных ЗМ с числом ядер более восьми (см. рис. 5), а также малоядерных ЗМ с крупными ядрами неправильной формы, содержащими дополнительные ядрышки (см. рис. 2, б). Вероятно, в этом случае деления ядер осуществлялись аномально по типу эндомитозов.

Сходный морфогенетический эффект действия экстремальных температур на развитие ЗМ зарегистрирован и у мутантной линии М-3, а именно температура 10°C угнетала митотические деления и цитокинез, а температура 37°C индуцировала в 6% ЗМ дополнительные деления и практически не влияла на цитокинез. В обоих температурных вариантах увеличивается общее количество аномальных ЗМ, но при низкой температуре все они представлены малоядерными ценоцитными, а при высокой – различными типами (см. рис. 5).

У линии СГ-27/4 сохраняется специфика действия низкой температуры, обнаруженная для других генотипов. Низкая температура подавляет митозы и цитокинез. Это приводит к снижению количества многоядерных клеточных ЗМ с 25% до 5%. Уменьшается также количество и других

типов клеточных ЗМ аномального строения. При этом резко возрастает процент ценоцитных с числом ядер менее семи (см. рис. 5). Особенность действия высокой температуры на эту линию проявилась, прежде всего, в угнетении цитокинеза и появлении ценоцитных ЗМ с различным числом ядер. Следует также отметить некоторый эффект стимуляции митотических делений, поскольку процент многоядерных ЗМ увеличился при этой температуре с 25 до 33%.

В результате проведенного исследования ЗМ генотипически разнообразного материала (гомозиготной линии БГ-6 и трех мутантных линий) показана степень структурной пластичности ЗМ вида *Nicotiana tabacum*. Изменения структуры ЗМ мутантов позволили четко наблюдать дискретные признаки, имеющие разную генетическую обусловленность и по-разному изменяющиеся под действием разных гаметофитных мутаций, а именно: число митотических делений и наличие или отсутствие клеткообразования. Поэтому разные мутации вызывали доминирование ЗМ конкретного морфологического типа: ценоцитного с уменьшенным числом ядер, клеточного с уменьшенным числом ядер, клеточного с увеличенным числом ядер.

Полученные результаты свидетельствуют, что температурные условия в значительной степени моделируют проявление гаметофитных мутаций и являются мощным модифицирующим фактором. Однако действие экстремально низкой или экстремально высокой температуры на развитие ЗМ имело отчетливо выраженную специфику. У всех четырех проанализированных генотипов низкая температура в гаметогенезе угнетала митотические деления и цитокинез. В результате у всех мутантных генотипов при этом температурном режиме доминировали малоядерные ценоцитные ЗМ, а у линии БГ-6 этот тип ЗМ преобладал среди аномалий. Действие высокой температуры в гаметогенезе преимущественно индуцировало дополнительные митозы. Такой эффект наиболее отчетливо наблюдается у немутантной линии БГ-6, а также у мутанта СГ-27/4. Однако и у малоядерных мутантов (БГ-141.4 и М-3) прослеживается тенденция к образованию многоядерных ЗМ. При этом совершенно очевидно, что количественная выраженность модификаций ЗМ температурными условиями зависит от генотипа.

Определенная универсальность морфогенетических эффектов пониженных и повышенных температур на развитие ЗМ подтверждается данными, полученными для представителей других

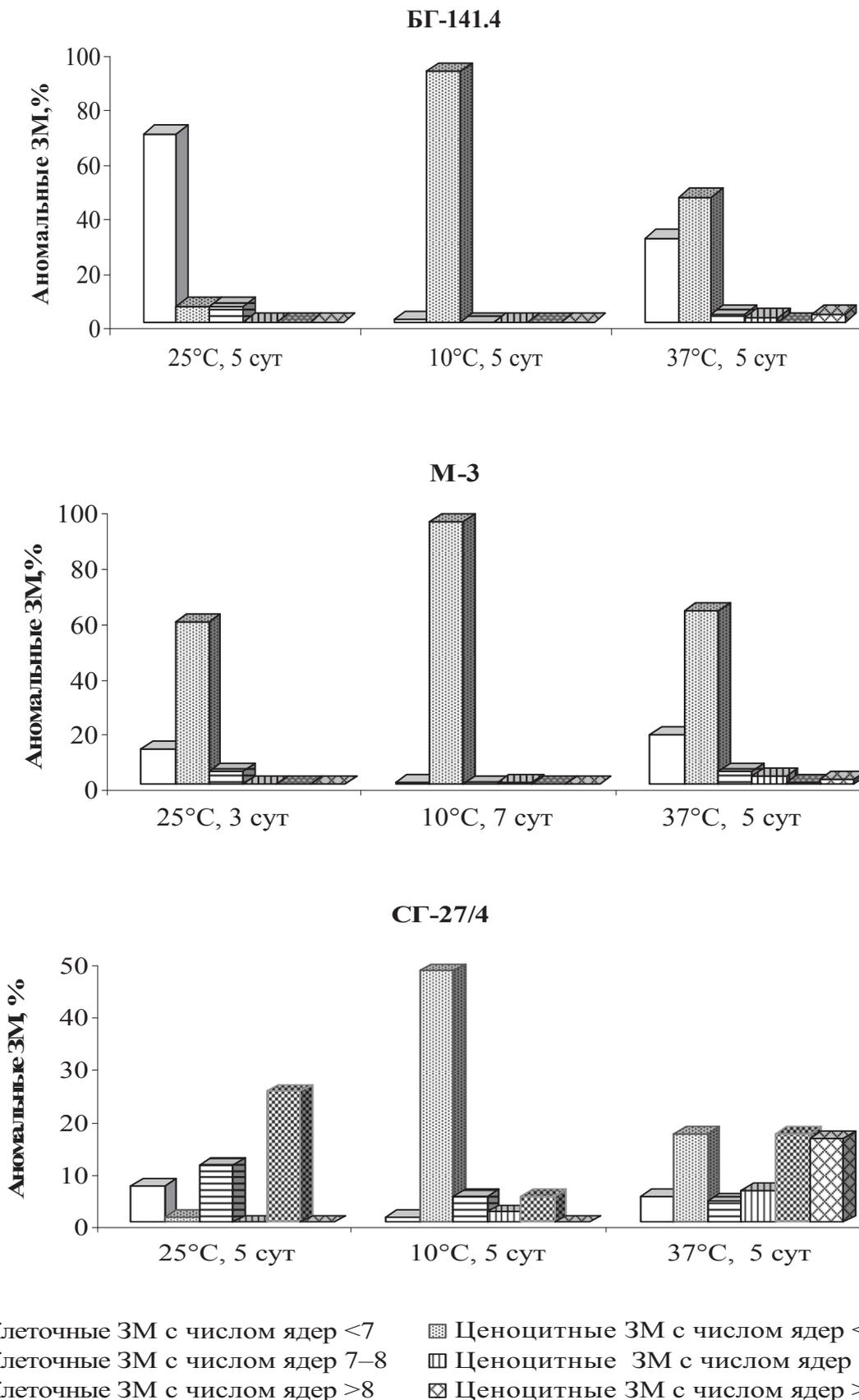


Рис. 5. Результаты анализа аномальных ЗМ, гаметонез которых проходил при разных температурах, у трех мутантных линий табака



систематических групп [13–17]. Не исключено, что, экспериментально изменяя температурные условия развития зародышевых мешков, можно активно вмешиваться в эмбриональные процессы и изменять их ход [18, 19].

Обращает на себя внимание то обстоятельство, что характер изменений ЗМ, индуцированных температурными воздействиями у немутантной линии БГ-6, имитирует некоторые гаметофитные мутации. Например, ЗМ с уменьшенным числом ядер, возникающие при низкой температуре, сходны с фенотипическими проявлениями мутации у линии М-3, а эффект повышенной температуры совпадает с проявлением мутации у линии СГ-27/4. Известно, что возникновение таких модификаций, фенотипически повторяющих мутации (фенокопий), определяют нарушения экспрессии генетической информации на различных стадиях – от транскрипции до ферментативной реакции белка – генного продукта и далее до нарушения морфогенетических процессов [20]. Это означает, что в основе значительного совпадения спектров двух типов изменчивости – генотипической и модификационной – лежат единые цитологические механизмы преобразования признаков зародышевого мешка. При этом количественная выраженность структурных вариаций женского гаметофита и соотношение их типов у разных форм определяются переплетением и взаимодействием генов и среды.

Проведенное исследование демонстрирует большие потенциальные возможности экспериментального подхода, основанного на комплексном изучении изменчивости ЗМ. Дальнейшая разработка этого направления может способствовать решению ряда проблем общей и частной эмбриологии растений и генетики систем размножения.

Список литературы

1. Enaleeva N. Ch. Experimental production of gametophyte mutants // Embryology and seed reproduction : Proc. of the XI Intern. symp. St. Petersburg, 1992. P. 143–144.
2. 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. 35 с.
3. Enaleeva H. X., Тырнов В. С. Гаметофитные мутации // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. Системы репродукции. СПб. : Мир и семья, 2000. С. 378–384.
4. Enaleeva N. Ch., Lobanova L. P. Structural modifications of the female gametophyte induced by temperature in *Nicotiana tabacum* // Biologia Plantarum. 2003/4. Vol. 47, № 1. P. 85–90.
5. Lobanova L. P., Enaleeva H. X. Модификационная изменчивость признаков гаметофита // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепция. Т. 3. Системы репродукции. СПб. : Мир и семья, 2000. С. 384–389.
6. Enaleeva N. A tobacco mutant with a reduced cell number in embryo sacs. 1. Expression of the mutation in plants of different generations at the mature gametophyte stage // Sex. Plant Reprod. 1997. № 10. P. 300–304.
7. 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.
8. Enaleeva H. X. Изменчивость цитологической структуры мегагаметофита *Nicotiana tabacum* L. // Физиология растений. 2003. Т. 50, № 3. С. 398–403.
9. Lobanova L. P., Enaleeva N. Ch. The development of embryo sacs in ovaries in vitro of *Nicotiana tabacum* // Plant Science. 1998. Vol. 132. P. 191–202.
10. 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.
11. Чеботарь А. А. Табак – *Nicotiana tabacum* L. // Эмбриология плодово-ягодных технических и стимулирующих возделываемых растений. Кишинев : Штиинца, 1987. С. 188–193.
12. Банникова В. П., Хведынич О. А. Основы эмбриологии растений. Киев : Наук. дум., 1982. 163 с.
13. Helmgvist H., Grazi F. Studies on variation in embryo sac development. Second part // Bot. Notiser. 1965. Vol. 118, № 4. P. 329–360.
14. Поддубная-Арнольди В. А., Стешина Н., Сосновец А. Материал к биологии цветения и размножения *Scorzonera tau-saghyz* Lipsh. et Boss // Бот. журн. 1934. Т. 19, № 4. С. 338–389.
15. Sokolowska-Kylczycka A. Poszukiwania przyczyn zmniejszenia rozwojowej gametofitow zenskich u Angiospermae // Wiad. Bot. 1988. Vol. 32, № 2. P. 81–93.
16. Huyghe C. La poliembryonie haploide-diploide chez le lin (*Linum usitatissimum* L.). Stude cytologique et physiologique // Agronomie. 1987. Vol. 7, № 8. P. 567–573.
17. Чеботарь А. А. Эмбриология кукурузы. Кишинев : Штиинца, 1972. 384 с.
18. Тырнов В. С. Эмбриогенетика растений // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. Системы репродукции. СПб. : Мир и семья, 2000. С. 389–392.
19. Ноглер Г. А. Гаметофитный апомиксис // Эмбриология растений : в 2 ч. Ч. 2. М. : Агропромиздат, 1990. С. 39–91.
20. Инге-Вечтомов С. Г. Генетика с основами селекции. М. : Высш. шк., 1989. 591 с.



The Specifics of Tobacco Gametophyte Mutations Display Depending on Temperature

L. P. Lobanova, A. Yu. Kolesova,
T. A. Alatortseva, I. A. Nurusheva

Ludmila P. Lobanova, ORCID 0000-0001-7982-3621, Saratov State University, 83, Asrakhanskaya Str., Saratov, 410012, Russia, lobanova-lp@yandex.ru

Alla Yu. Kolesova, ORCID 0000-0002-6330-2052, Saratov State University, 83, Asrakhanskaya Str., Saratov, 410012, Russia, kolesova-au@yandex.ru

Tatyana A. Alatortseva, ORCID 0000-0001-5280-5933, Saratov State University, 83, Asrakhanskaya Str., Saratov, 410012, Russia, alatortsevata@mail.ru

Irina A. Nurusheva, ORCID 0000-0003-4063-5572, Saratov State University, 83, Asrakhanskaya Str., Saratov, 410012, Russia, ira.nurusheva76@gmail.com

The research of extreme low (10°C) and high (37°C) temperatures influence under *in vitro* conditions on phenotypic display of three mutations in *Nicotiana tabacum* L. with of a certain morphological

type domination was conducted. The BG-141.4 line is characterized by low-cellular embryo sacs formation, in the SG-27/4 line the trait of the increased number of nucleus and cells in embryo sacs exhibits, the line M-3 differs by high frequency of cenocyte low-cellular embryo sacs. In the mutants at ovary cultivation in a normal temperature conditions (25°C) the process of embryo sacs formation was realized by its typical mode and replicated a phenotype described for plants of mutant lines, grown on the experimental field under *in vivo* conditions. Temperature conditions substantially modified a gametophyte mutations display, thus extremely low or extremely high temperature on embryo sacs development had distinctly expressed specificity. In three mutant lines and in control non mutant line BG-6 a low temperature in the gametogenesis depressed a mitotic divisions and cytokinesis. As a result over all lines at this temperature mode the cenocyte low-cellular embryo sacs dominated. Action of a high temperature in a gametogenesis mainly induced additional mitoses. Such effect is most distinctly observed in control and in mutant with the increased number of cells in embryo sacs, however at both low-nuclei mutants at 37°C the tendency to multinuclear embryo sacs formation also is traced. Obtained data show, that quantitative expressiveness of embryo sacs modifications under the temperature conditions substantially depends on a genotype.

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

Образец для цитирования:

Лобанова Л. П., Колесова А. Ю., Алаторцева Т. А., Нурушева И. А. Особенности проявления гаметофитных мутаций табака в зависимости от температуры // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология. 2017. Т. 17, вып. 4. С. 420–427. DOI: 10.18500/1816-9775-2017-17-4-420-427.

Cite this article as:

Lobanova L. P., Kolesova A. Yu., Alatortseva T. A., Nurusheva I. A. The Specifics of Tobacco Gametophyte Mutations Display Depending on Temperature. *Izv. Saratov Univ. (N.S.), Ser. Chemistry. Biology. Ecology*, 2017, vol. 17, iss. 4, pp. 420–427 (in Russian). DOI: 10.18500/1816-9775-2017-17-4-420-427.