

На правах рукописи



КУЛИКОВА Алёна Игоревна

**ОСОБЕННОСТИ РЕПРОДУКТИВНОЙ БИОЛОГИИ
LONICERA CAERULEA S. L. В РАЗЛИЧНЫХ
ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ**

03.02.01 – «Ботаника»

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Новосибирск – 2017

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Центральном сибирском ботаническом саду Сибирского отделения Российской академии наук.

Научный руководитель — кандидат биологических наук, доцент
Боярских Ирина Георгиевна.

Официальные оппоненты: Новоселова Лариса Викторовна
доктор биологических наук, доцент,
ФГБОУ ВО «Пермский государственный
национальный исследовательский университет»,
профессор;
Мочалова Ольга Владимировна
доктор биологических наук,
старший научный сотрудник
ФГБНУ «Научно-исследовательский институт
садоводства Сибири им. М.А. Лисавенко»,
зав. лабораторией.

Ведущая организация — ФГБУН Ботанический институт им. В.Л. Комарова
Российской академии наук.

Защита состоится 2017 г. в _____ часов на заседании диссертаци-
онного совета Д 003.058.01 при ФГБУН Центральном сибирском ботаническом саду
СО РАН по адресу: 630090, Новосибирск-90, ул. Золотодолинская, 101.

Факс: (383) 330–19–86.

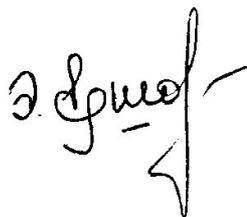
E-mail: botgard@ngs.ru.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте ФГБУН Центрального
сибирского ботанического сада СО РАН. Сайт в Интернете: <http://www.csbg.nsc.ru>.

Автореферат разослан

2017 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук



Ершова Эльвира Александровна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследований. В последние десятилетия проблема изучения действия экологических факторов на растительные организмы становится всё более актуальной. Стрессовое состояние растений приводит к функциональным расстройствам и нарушениям генеративных процессов. Под действием различных факторов в периоды микро- и макроспорогенеза происходят структурные физиологические нарушения, оказывающие сильное влияние на формирование гамет и последующее формирование зародыша. Устойчивое и эффективное семенное воспроизводство считается наиболее существенным условием стабильности природных популяций. Поэтому для сохранения биоразнообразия, а также для получения новых форм и сортов необходимо изучение репродуктивной способности растений и оценка влияния на нее различных факторов среды (Батыгина и др., 2010). Данное направление исследований приобретает особую актуальность в связи с выявлением механизмов воздействия внешних неблагоприятных факторов на репродуктивные структуры в аспекте общей проблемы сохранения биологического разнообразия.

Среди новых, нетрадиционных для Западной Сибири ягодных культур жимолость синяя – *Lonicera caerulea* L. семейство *Caprifoliaceae* Juss. занимает особое место из-за уникального сочетания хозяйственно-ценных биологических свойств. Ягоды жимолости синей отличаются высоким содержанием витамина С и биологически активных фенольных соединений (Palikova et al., 2008), которые взаимно усиливают действие друг друга, а также макро- и микроэлементов (Боярских и др., 2013). Изучение особенностей репродуктивной биологии *L. caerulea* необходимо для получения более продуктивных форм и будет способствовать познанию фундаментальных механизмов реакции растений на различные эколого-географические условия.

Цели и задачи исследований. Цель работы – сравнительный анализ морфогенеза репродуктивных структур *L. caerulea* в связи с эколого-географическим происхождением образцов и популяций.

Задачи исследований:

1. Изучить изменчивость признаков репродуктивных органов *L. caerulea* в условиях интродукции и в популяциях Горного Алтая, различающихся по условиям произрастания;
2. Провести оценку фертильности мужского гаметофита представителей *L. caerulea* различного эколого-географического происхождения;
3. Проанализировать особенности протекания микроспорогенеза у образцов *L. caerulea* с разными показателями фертильности для выявления нарушений, ведущих к стерильности пыльцы;
4. Оценить репродуктивную способность (размеры и масса плодов, семенная продуктивность, всхожесть и энергия прорастания семян) растений *L. caerulea*;
5. Провести сравнительный анализ митотической активности, а также частоты и спектра хромосомных aberrаций семенного потомства *L. caerulea* из контрастных условий произрастания.

Научная новизна. Выявлены нарушения мейоза у низкофертильных образцов *L. caerulea*. Среди нарушений в микроспорогенезе у этого вида впервые отмечен цитомиксис. Показано увеличение уровней изменчивости признаков генеративной сферы и репродуктивной способности в зонах геологической неоднородности. Впервые изучены цитогенетические реакции *L. caerulea* на воздействие комплекса факторов, связанных с активными тектоническими процессами.

Теоретическая и практическая значимость. Проведенные исследования гетерогенности популяций *L. caerulea* по комплексу характеристик репродуктивной сферы в связи с их приуроченностью к контрастным по геолого-геофизическим характеристикам условиям местообитания важны для понимания закономерностей адаптивной реакции растений на воздействие факторов, связанных с активными тектоническими процессами. Полученные данные могут быть использованы для прогнозирования изменений, происходящих в растительных популяциях под воздействием природного и техногенного загрязнения среды.

Популяции, выявленные в тектонически активных зонах, могут быть источником ценных для введения в культуру генотипов. Результаты по биологии опыления могут быть использованы в селекции и подборе сортов для совместного выращивания.

Защищаемое положение:

Морфофункциональный ответ в популяциях *L. caerulea* на недифференцированный комплекс факторов, связанных с активными тектоническими процессами, проявляется в увеличении уровня изменчивости признаков репродуктивной сферы, семенной продуктивности, жизнеспособности семенного потомства и митотической активности корневых меристем проростков, а также ликвидации клеток с мутационным грузом.

Публикации и апробация работы. По теме диссертации опубликовано 17 печатных работ в отечественных изданиях, из них 4 статьи в рецензируемых журналах из перечня ВАК. Результаты работы представлены на следующих конференциях: XLIX Международной научной студенческой конференции «Студент и научно-технический прогресс» (Новосибирск, 2011); Международных ботанических конференциях молодых ученых в Санкт-Петербурге (2012, 2015); «Проблемы и перспективы исследований растительного мира» (Ялта, 2014); «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии» (Барнаул, 2015); V международной школе для молодых ученых «Эмбриология, генетика и биотехнология» (Санкт-Петербург, 2016); «Проблемы сохранения растительного мира Северной Азии и его генофонда» (Новосибирск, 2011); «Биологическое разнообразие Урала и сопредельных территорий» (Екатеринбург, 2012); «Растительный мир Северной Азии: проблемы изучения и сохранения биоразнообразия» (Новосибирск, 2013); «Карпология и репродуктивная биология высших растений» (Москва, 2014); «Перспективы развития и проблемы современной ботаники» (Новосибирск, 2014); «Совершенствование сортимента и технологий размножения и возделывания садовых культур для условий Сибири» (Барнаул, 2012); XIII съезде РБО (Тольятти, 2013).

Объём и структура диссертации. Диссертация состоит из введения, 5 глав, выводов и списка литературы. Текст работы изложен на 163 страницах, иллюстрирован 59 рисунками и 10 таблицами. Список литературы содержит 406 наименований, в том числе 77 – на иностранных языках.

Автор выражает глубокую признательность научному руководителю к.б.н. И.Г. Боярских за помощь и поддержку при выполнении работы, д.б.н. Н.И. Макуниной за помощь при геоботаническом описании растительных сообществ, А.И. Бакиянову за данные по геофизической съемке местности, д.б.н. А.И. Сысо и к.б.н. С.А. Худяеву за описания почв и данные геохимических анализов, к.б.н. С.Г. Платоновой и к.б.н. А.Р. Агатовой за геоморфологические данные.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Глава состоит из шести разделов, в которых рассматриваются: систематика и распространение *Lonicera* subsect. *Caeruleae*, кариология, морфология репродуктивных органов, морфогенез и изменчивость репродуктивных органов, микроспорогенез, семенная продуктивность и влияние изменения условий произрастания растений на цитогенетические характеристики.

ГЛАВА 2. ОБЪЕКТЫ, УСЛОВИЯ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В качестве исходного материала использовали коллекционный фонд лаборатории интродукции пищевых растений Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (ЦСБС) в г. Новосибирске и материал экспедиционных сборов 2003-2014 гг. в Республике Алтай.

В условиях интродукции объектами исследования являлись 226 сортов и образцов *Lonicera caerulea*, относящихся к подвидам – subsp. *altaica*, subsp. *kamtschatika*, subsp. *pallasii*, subsp. *venulosa* и их гибридам, произрастающие на интродукционном участке ЦСБС. В нашей работе мы придерживаемся системы рода М.Н. Плехановой, которая выделяет 6 подвидов в полиморфном виде *L. caerulea*. Ареалы подвидов *L. caerulea* практически не пересекаются, их формирование связано с эколого-географическим происхождением и приспособлением к различным условиям произрастания (Плеханова, 2006). Образцы subsp. *altaica* – высокогорного алтайского происхождения; subsp. *kamtschatika* – камчатского, subsp. *venulosa* – приморского; subsp. *pallasii* – низинной темнохвойной тайги и нижнего пояса гор по берегам рек.

В природных популяциях исследования проводили на участках Семинского, Чергинского, Курайского, Катунского, Северо-Чуйского, Южно-Чуйского хребтов Горного Алтая, а также в долине р. Урсул (рис. 1).

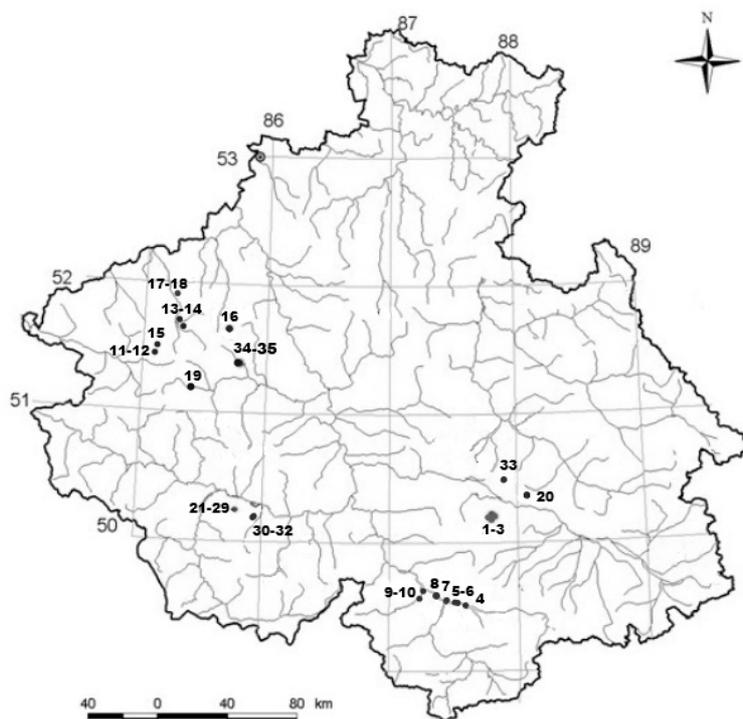


Рисунок 1 – Расположение изучаемых популяций на карте Республики Алтай. 1-3 – Актуру, 4-10 – долина р. Джазатор, 11-12 – Ябоган, 13-14 – Беш-Озек, 15 – Чакыр, 16 – Семинский, 17-18 – Белок Мукур-Черга, 19 – Урсул, 20 – Куектонар, 21-27 – Верх-Уймон, 28-29 – Щелкино, 30-32 – Мульты, 33 – Курайка, 34-35 – Туэкта.

Более детальное исследование было проведено в Усть-Коксинском р-не, в окр. с. Верх-Уймон, на северном склоне хр. Каменный белок – части Катунской горной системы, на восточном борте горного обрамления Окольской межгорной впадины («Молниебойный хребтик»), на высотах 990-1310 м над ур. м.

Для оценки гетерогенности популяции *L. caerulea* subsp. *altaica* по комплексу характеристик репродуктивной сферы были выбраны пять площадок (размеры от 300 до 600 м²) на гребне и западном склоне верхней части хребтика, на участке 150×100 м. Площадки имеют сходный температурный и водный режимы, свойства горных лесных черноземовидных почв (гранулометрический состав, кислотность, содержание органического вещества) (Боярских и др., 2012). Вместе с тем, площадки различаются по геологическим, геохимическим и геофизическим характеристикам, прежде всего – по величине индукции геомагнитного поля. Площадка А+ расположена в зоне положительной магнитной аномалии (61-72 тыс. нТл), площадка А- – в зоне отрицательной магнитной аномалии (54-58 тыс. нТл), контрольная площадка (Контроль) – в зоне фоновых для этой территории значений индукции магнитного поля (60 тыс. нТл). Площадки Запад и Восток заложены в зоне локального разлома, границы зоны определялись по сниженным на 500-1000 нТл значениям индукции магнитного поля (рис. 2). У подножия хребтика была выделена микропопуляция Основание в зоне с пониженными значениями геомагнитного поля и повышенными эманациями радона (300-3200 Бк/м³) (Боярских, Сысо, Мажейка, 2015). На каждой площадке были выделены микропопуляции *L. caerulea* subsp. *altaica* и этикетированы все растения.

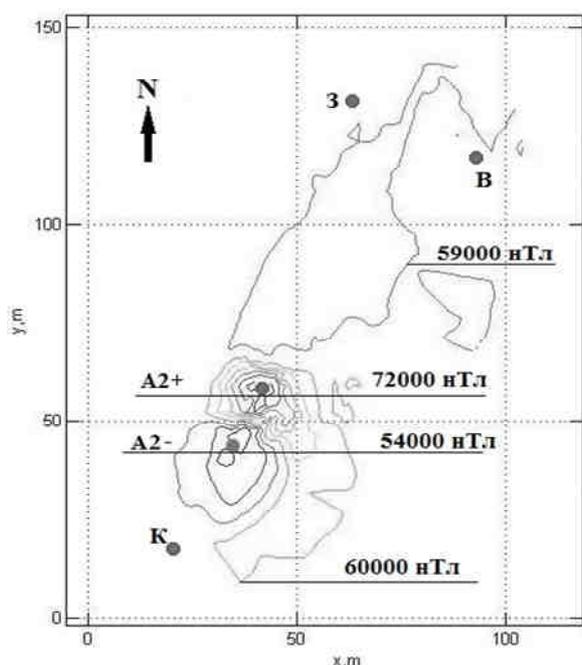


Рисунок 2 – Характеристика индукции магнитного поля на участке «Молниебойный хребтик» по данным И.Г. Боярских с соавторами (2012). Условные обозначения: К – Контроль, А- – зона отрицательной магнитной аномалии А-, А+ – зона положительной магнитной аномалии А+, З – Запад, В – Восток. Фоновое магнитное поле – F=60 000 нТл.

Изменчивость цветка исследовали по 12 признакам, согласно классификатору М.Н. Плехановой (1998), фертильность пыльцы определялась ацетокарминовым методом (Паушева, 1989), для изучения микроспорогенеза препараты окрашивали гематоксилином (Паушева, 1989) и спирто-солянокислым кармином (Абрамова, 1986). Размеры пыльцевых зерен рассчитывали при помощи программы SIAMS Photolab. В плодах оценивали реальную семенную продуктивность (РСП) – как число выполненных семян на 1 соплодие (Методические указания..., 1980), оценивали массу 1000 семян, всхожесть и энергию прорастания семян (ГОСТ 13056.6-97). Цитогенетический анализ проводили на временных пре-

паратах из меристематических тканей корешков проростков семян по общепринятой методике (Паушева, 1980; Singh, 2003). При изучении изменчивости репродуктивных характеристик высчитывали среднее значение (x), ошибку среднего значения (Sx), минимальное и максимальное значение (лимит) и коэффициент вариации (V) (Доспехов, 1985; Glantz, 2012). Для выявления достоверности различий использовали t -критерий Стьюдента, критерий Фишера и однофакторный анализ ANOVA, хи-квадрат Пирсона (Доспехов, 1985; Гланц, 1998). Статистический анализ полученных экспериментальных данных выполнялся с использованием пакетов прикладных программ «Statistica» и «Excel».

ГЛАВА 3. ИЗМЕНЧИВОСТЬ РЕПРОДУКТИВНЫХ ОРГАНОВ *L. CAERULEA*

3.1. Изменчивость репродуктивных органов жимолости синей различного эколого-географического происхождения в условиях интродукции правобережной лесостепи Приобья

У растений жимолости синей разного эколого-географического происхождения из коллекции ЦСБС показатели наименее вариабельных признаков средней длины венчика и средней длины трубки венчика различались незначительно (табл. 1), что совпадает с литературными данными (Плеханова, 1990) и подтверждает их принадлежность к одному виду.

Наибольший полиморфизм по форме венчика, его опушению и окраске наблюдался у *subsp. altaica*, а наименьшее разнообразие – у *subsp. pallasii*. Среди представителей изученных подвидов преобладают растения с полусомкнутыми венчиками и с разведенными в сторону лепестками. По форме прицветников выделяется *subsp. kamtschatika*, у которого чаще всего встречаются листовидные прицветники (около 65 %), для остальных подвидов характерны нитевидные прицветники. У всех изученных подвидов преобладает желтая окраска нераскрывшихся пыльников, у отдельных представителей, за исключением *subsp. pallasii*, встречаются желто-красные пыльники. По положению тычинок значительных различий между подвидами не обнаружено, у *subsp. venulosa* отсутствовали растения с тычинками, скрытыми в венчике.

Таблица 1 – Изменчивость признаков цветка в условиях интродукции ЦСБС

Подвид <i>L. caerulea</i>	Длина венчика			Длина трубки венчика			Диаметр воронки		
	$x \pm Sx$, мм	Лимит, мм	V , %	$x \pm Sx$, мм	Лимит, мм	V , %	$x \pm Sx$, мм	Лимит, мм	V , %
<i>altaica</i>	13,4±0,2	10,0-16,0	9	6,2±0,1	4,0-8,2	16	6,4±0,2	4,0-12,7	23
<i>kamtschatika</i>	14,4±0,4	12,2-17,6	11	6,3±0,3	4,5-8,7	16	7,3±0,3	6,0-9,6	14
<i>pallasii</i>	14,2±0,6	12,9-17,0	11	6,6±0,3	5,6-7,7	11	6,6±0,3	5,5-7,4	11
<i>venulosa</i>	13,6±0,3	11,7-15,4	7	6,1±0,2	4,5-7,0	12	6,3±0,3	4,5-8,4	16

Аномалии в строении соцветий среди представителей изученных подвидов отмечались очень редко. Единичные трехцветковые соцветия встречались только у *subsp. kamtschatika*. Среди сеянцев, полученных в результате скрещиваний разных подвидов, наблюдались массовые нарушения: одноцветковые, сросшиеся, трех- и четырехцветковые соцветия.

3.2. Изменчивость репродуктивных органов *L. caerulea subsp. altaica* в природных популяциях Горного Алтая

Во всех исследованных популяциях преобладали растения с венчиками трубчато-воронковидной и трубчатой формы, в некоторых популяциях значительную долю также занимают растения с трубчато-колокольчатой формой венчиков. Редкой является воронковидная форма, и только в одной популяции (Аргут) отмечена булавовидная форма венчика.

По окраске венчика преобладали растения с бледно-желтыми венчиками, что согласуется с литературными данными (Пояркова, 1958; Плеханова, 1990). В популяции на заболоченном участке у р. Коксу, отличающейся от других наибольшей увлажненностью, преобладали растения с зеленовато-желтыми венчиками. Растения с розовато-желтыми венчиками с большой частотой встречались в долинах рек Актуру и Тюнь. Наибольший полиморфизм по окраске венчика наблюдался в окрестностях с. Верх-Уймон и в долине р. Актуру, где в отдельных микропопуляциях отмечалось от 4 до 5 возможных вариантов окраски венчика.

Растения с сомкнутыми лепестками венчиков трубчатой и трубчато-колокольчатой формы чаще отмечаются в увлажненных местах: в болотистой местности на р. Коксу их частота встречаемости больше 80 %, в овраге в окрестностях с. Верх-Уймон – около 70 %. Редко отмечаются растения с закрученными вверх лепестками венчика (Актуру, Верх-Уймон, Беш-Озек и Кукта).

Во всех популяциях преобладает желтая окраска пыльников. Растения с редкой желто-красной и розово-желтой окраской пыльников часто отмечаются в долинах рек Актуру, Тюнь и Аргут. В популяциях Актуру, Верх-Уймон и Мульта встречаются растения с зелеными, нераскрывающимися пыльниками. Для *L. caerulea* характерна высокая степень геркогамии [пространственной изоляции тычинок и пестика для предотвращения самоопыления (Терехин, 1996)], в популяциях Верх-Уймон, Коксу, Тюнь и Мульта увеличивалась частота встречаемости растений с низкой степенью геркогамии. У растений с нарушением расположения андроцея и гинецея пестики находились на одном уровне или ниже пыльников. Для растений изученных популяций характерны шиловидные и нитевидные прицветники. Листовидные прицветники являются редкостью и встречаются в популяциях Актуру, Верх-Уймон и Мульта.

Растения с аномалиями строения соцветий: сросшиеся цветки, одинарные и трехцветковые соцветия – с большой частотой (до 30 %) отмечались в популяциях Актуру и Верх-Уймон. У одной из тератных форм из популяции Верх-Уймон было проведено более детальное морфологическое изучение строения соцветий.

В соцветии дихазий, характерном для подсекции *Caeruleae*, главная ось заканчивается верхушечным (терминальным) цветком, а супротивно расположенные боковые оси возрастающего порядка развиты одинаково и также заканчиваются верхушечным цветком (Troll, Weberling, 1966; Коровкин, 2007). В нормально развитых соцветиях *L. caerulea* терминальный цветок редуцирован, а процесс формирования дихазия ограничивается формированием боковых ветвей первого порядка.

Для всех соцветий тератного растения было характерно увеличение количества цветков – формировалось шесть и более цветков вместо двух. У аномальных соцветий наблюдался базипетальный порядок зацветания: терминальные цветки более развиты, быстрее распускаются и их завязи больше по размерам. Установлено, что аномальные соцветия представляют собой многоцветковые цимоиды, то есть многократно разветвившиеся дихазии (рис. 3), завязи которых срослись боковыми стенками.

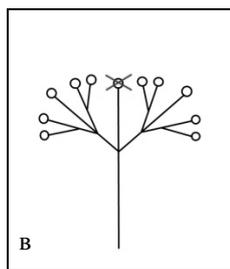
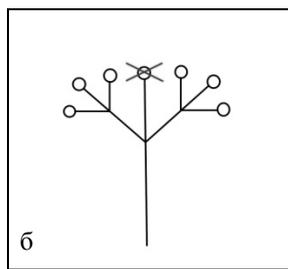
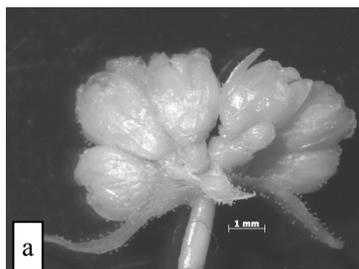


Рисунок 3 – Цветки тератной формы *L. caerulea* subsp. *altaica*. а – соцветие; б, в – схемы.

В целом можно отметить, что появление аномалий соцветий происходит в тех же популяциях, где увеличивается изменчивость и проявляются наиболее редкие варианты признаков цветка. Эти популяции связаны, как правило, с зонами геологической неоднородности (Боярских и др., 2012, 2015; Куликова, Боярских, 2014), и благодаря увеличению здесь полиморфизма могут быть источником ценных для введения в культуру генотипов. В этих зонах был собран материал для интродукции на участке ЦСБС и создана интродукционная популяция, в которой выделены 2 отборные формы с крупными неосыпающимися плодами десертного вкуса. Тератная форма была размножена микроклонально и интродуцирована для дальнейшего изучения ее развития и использования в качестве декоративного растения.

ГЛАВА 4. ОСОБЕННОСТИ МИКРОСПОРОГЕНЕЗА *L. CAERULEA*

4.1. Фертильность мужского гаметофита *L. caerulea*

4.1.1. Фертильность пыльцевых зерен в интродукции. Изучение фертильности пыльцы сортов и отборных форм в условиях интродукции проводилось с 2011 по 2013 гг. У сортов и отборных форм *L. caerulea* subsp. *kamtschatica* и *L. caerulea* subsp. *venulosa* во все годы исследований наблюдалась пыльца высокого качества (фертильность 88,6-100,0 %), среди образцов *L. caerulea* subsp. *altaica* были и низкофертильные, и высокофертильные (0,3-98,5 %) (табл. 2).

Таблица 2 – Фертильность сортов и отборных форм, %

Сортообразцы	2011 г.	2012 г.	2013 г.
<i>L. caerulea</i> subsp. <i>altaica</i>			
№ 5-108-81	61,4	0,3	55,5
Салют	59,1	26,0	35,4
Сириус	2,6	1,5	1,3
№ 72	80,4	79,5	89,1
Огненный опал	88,7	85,3	3,4
№ 39	91,7	84,9	93,9
Селена	98,5	92,0	91,3
Галочка	20,6	15,5	35,8
<i>ssp. venulosa</i>			
Томичка	97,9	90,6	93,2
Памяти Гидзюка	99,4	89,7	96,3
<i>ssp. kamtschatica</i>			
Голубое веретено	100,0	96,0	88,6
Камчадалка	92,2	95,0	94,8
Золушка	100,0	95,0	100,0
Синяя птица	91,9	94,3	97,2
<i>ssp. altaica</i> × <i>ssp. kamtschatica</i>			
Берель	44,7	51,8	54,9
Царевна	92,1	96,8	95,7
Мармеладная	90,0	87,7	89,1

Ежегодно низкая фертильность отмечалась у сорта Берель, его родительской формы – сорта Сириус, а также у сортообразца Галочка, а в отдельные годы – у № 5-108-81, Салют и Огненный опал.

У гибридов, полученных с участием этих сортов, выявлено, что в случае, когда низкофертильные сорта выступали в качестве материнской формы: ♀Салют×♂Камчадалка,

♀Берель×♂Голубое веретено, ♀Берель×♂Памяти Гидзюка, ♀Берель×♂Золушка – в потомстве наблюдается расщепление на высоко- и низкофертильные образцы. В семьях, где в качестве материнской формы выступали высокофертильные сорта (♀Камчадалка×♂Салют и ♀Памяти Гидзюка×♂Берель), а также в семье, где обе родительские формы высокофертильны (♀Памяти Гидзюка×♂Золушка), потомство отличалось высокой фертильностью пыльцевых зерен. По всей видимости, снижение фертильности в гибридных семьях *L. caerulea*, как и у гибридов других культурных растений, обусловлено генетически.

4.1.2. Фертильность пыльцевых зерен в природных популяциях *L. caerulea*.

Изучение фертильности пыльцевых зерен, собранных за период 2003-2010 гг. в 21 популяции Горного Алтая показало, что растения всех изученных популяций характеризуются высокой (более 80 %) фертильностью пыльцы, и только в некоторых встречались образцы с большим количеством стерильных пыльцевых зерен.

Растения с низкой фертильностью пыльцы отмечены в популяциях в окрестности с. Верх-Уймон и в долине р. Актуру, находящихся в зонах геологической неоднородности под воздействием аномалий, связанных с активными тектоническими процессами (Boyarskikh, Shitov, 2010; Боярских и др., 2012).

4.2. Особенности мейоза у образцов с различным уровнем фертильности

4.2.1. Особенности мейоза у *L. caerulea* s.l. в условиях интродукции. В микроспоритах высокофертильных образцов мейоз проходил регулярно и с правильным расхождением хромосом к полюсам, по типичной для двудольных схеме.

У сортов и отборных форм алтайского подвида с большим количеством стерильной пыльцы (см. гл. 4.1.1) были обнаружены нарушения в процессе микроспорогенеза на разных стадиях мейоза (рис. 4): формирование трех телофазных групп хромосом в конце первого деления мейоза, формирование аномальных веретен во втором делении, слияние двух групп хромосом в одну в конце анафазы II – начале телофазы II, неправильное расхождение хромосом в анафазе во втором делении, асинхронность деления в одной клетке с формированием трех телофазных групп из одной метафазной пластинки, образование диад, триад, неоднородных по размеру микроспор в тетрадах, пентад.

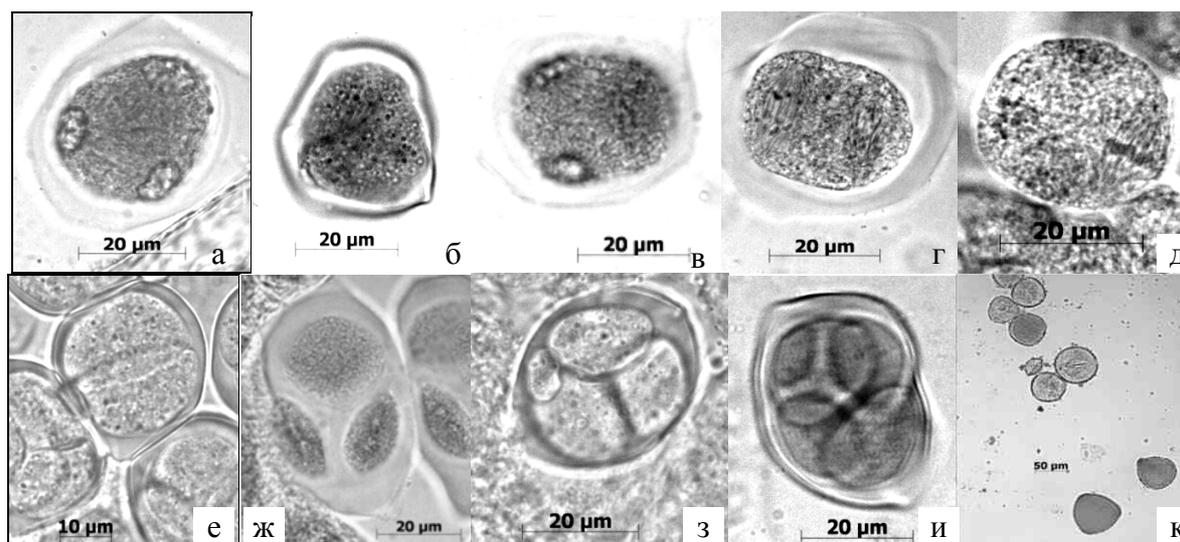


Рисунок 4 – Нарушения мейоза у низкофертильных образцов *L. caerulea*. а – трехгрупповая телофаза, б – аномальное веретено деления, в – слияние двух групп хромосом, г – неправильное расхождение хромосом, д – асинхронность деления в одной клетке, е – диада, ж – триада, з – неоднородные по размеру микроспоры в тетраде, и – пентада, к – стерильная и фертильная пыльца.

Все отмеченные нарушения в конечном итоге оказывали влияние на формирование стерильных пыльцевых зерен у этих сортов и отборных форм (Боярских, Куликова, 2011).

4.2.2. Особенности микроспорогенеза у *L. caerulea* subsp. *altaica* с нарушениями строения соцветий. У тератного образца *L. caerulea* subsp. *altaica* (см. гл. 3.2), отобранного в зоне с повышенным радиационным фоном (Боярских, Сысо, Мажейка, 2015), был изучен процесс микроспорогенеза и выявлены аномалии на разных его стадиях (рис. 5).

Первое нарушение, обнаруживаемое в профазе мейоза, представляет собой массовый цитомиксис. Цитомиксис – это миграция ядерного материала из одного мейоцита в другой по цитомиктическим каналам, соединяющим эти клетки. У *L. caerulea* цитомиксис был отмечен впервые. У изучаемого нами образца процесс цитомиксиса в большинстве случаев происходил в профазе первого деления (у 15 % клеток), однако были зарегистрированы единичные случаи цитомиксиса и после распада тетрад на стадии микроспор.

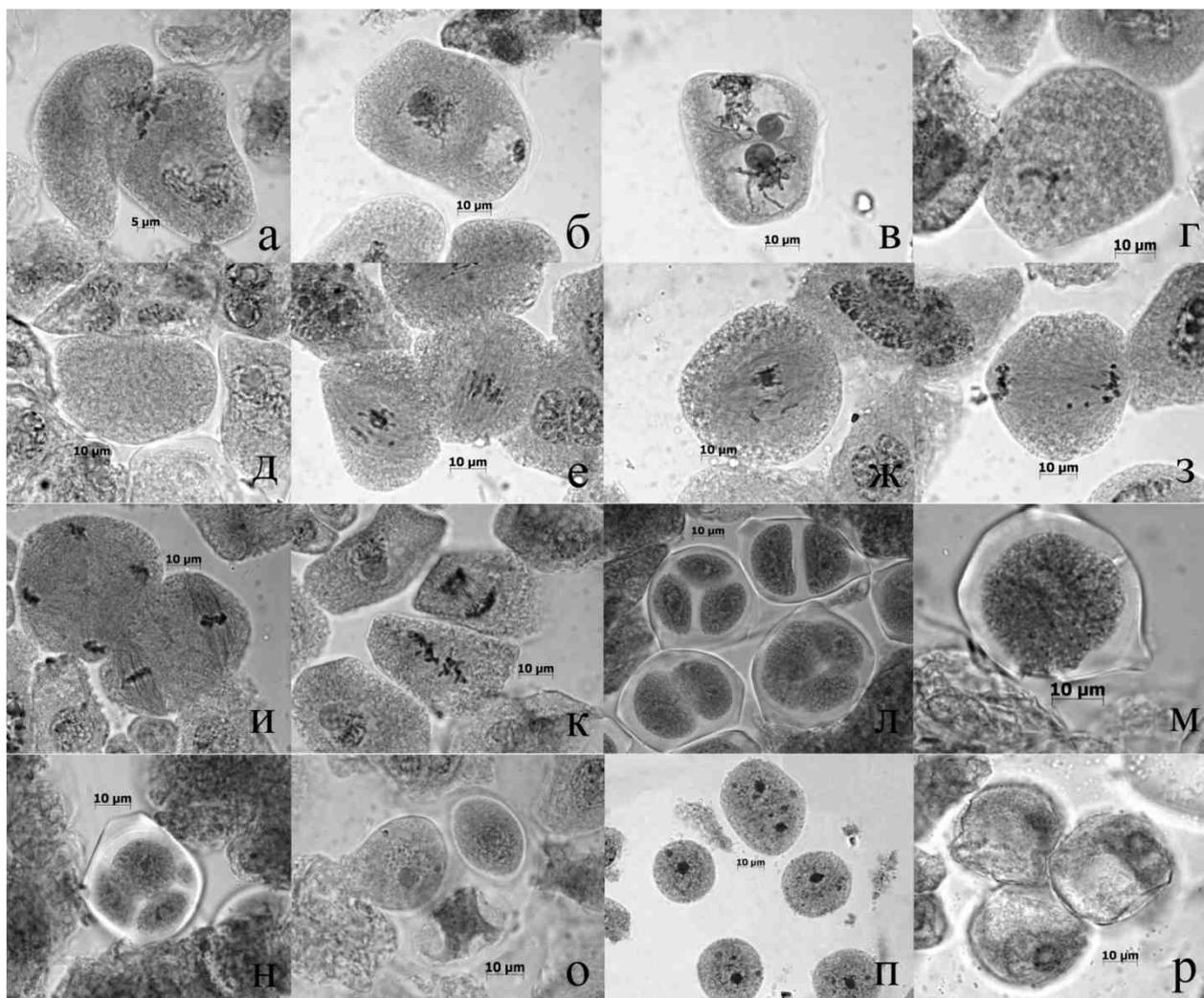


Рисунок 5 – Нарушения микроспорогенеза у тератной формы *L. caerulea*: а – переход хроматина из одной клетки в другую на стадии профазы; б, в – клетки с дополнительным хроматином; г – клетка-донор с недостатком хроматина; д – цитопласт; е, ж, з – выбросы (е, ж, з) и отставания (з) хроматина в анафазе I; и – параллельное расположение веретен во втором делении; к – сближенные параллельные веретена; л – диады и триада; м – монада на стадии тетрад; н – тетрада с неоднородными по размеру микроспорами; о – дегенерация микроспор на стадии тетрад; п – микроспоры с микроядрами; р – дегенерация микроспор.

На стадии профазы I регистрировались очевидные последствия миграции ядер: цитопласты (клетки, полностью или частично лишенные ядра и хромосом), клетки с двумя ядрами, а также клетки с дополнительными фрагментами хроматина.

На стадии первого мейотического деления во многих микроспорах отмечались нарушения формирования веретен деления и вторичные последствия цитомиксиса (в виде наличия фрагментов хромосом на стадии анафазы I). Частота встречаемости мейоцитов с аномалиями на стадии мейоза I составила около 69 %. Во втором мейотическом делении наблюдались аномалии в заложении веретен деления (параллельное расположение). Среди продуктов мейоза наблюдали: внешне нормальные тетрады с микроядрами, монады, диады, триады, пентады, тетрады с неоднородными по размеру микроспорами. Образовавшиеся в результате мейоза микроспоры характеризовались наличием большого количества микроядер (более 70 % клеток). Начиная от стадии тетрад, наблюдалась частичная или полная дегенерация клеток, которая к моменту созревания пыльцы достигала 100% (Куликова, Боярских, 2014).

ГЛАВА 5. РЕПРОДУКТИВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ *L. CAERULEA* SUBSP. *ALTAICA* В ПОПУЛЯЦИИ ГОРНОГО АЛТАЯ В ЛОКАЛЬНОЙ ЗОНЕ ГЕОЛОГИЧЕСКОЙ НЕОДНОРОДНОСТИ (ВЕРХ-УЙМОН)

Участок в окрестностях с. Верх-Уймон характеризовался комплексом геофизических аномалий, связанных с активными тектоническими разломами (см. гл. 2). В популяции *L. caerulea* subsp. *altaica* на этом участке наблюдалось увеличение частоты встречаемости растений с редкими признаками цветка, аномалиями строения соцветий, а также низкой фертильностью пыльцевых зерен. Для оценки влияния недифференцированного комплекса факторов, связанных с активными тектоническими процессами, здесь было проведено более детальное изучение особенностей репродуктивной сферы *L. caerulea* subsp. *altaica*.

Известно, что активные тектонические разломы влияют на распределение растительности и появление аazonальных биоценозов (Виноградов, 1955; Бгатов, 2007), на фенотипические и цитогенетические характеристики отдельных видов древесных растений (Вьюхина и др., 2013), изменение содержания химических элементов в растениях, увеличение уровня изменчивости их морфологических и биохимических признаков (Trifonov, Karakhanian, 2004; Кутинов и др., 2009; Boyarskikh, Shitov, 2010). В целом, воздействие активной тектоники на природные компоненты изучено недостаточно и о связи с ней растительности известно немного.

5.1. Фертильность и морфометрические характеристики пыльцы

У большинства растений популяции *L. caerulea* subsp. *altaica* в окрестностях с. Верх-Уймон формировалась пыльца очень высокого качества (до 90-100 %) (рис. 6), но при этом во всех микропопуляциях встречались растения с более низкой (50-80 %) фертильностью пыльцы. В микропопуляциях Восток и А- отмечались также растения с фертильностью пыльцы менее 50 % и полностью стерильные. В среднем, наиболее низкой фертильностью отличались Восток (66 %) и А- (55 %), снижение фертильности отмечено и в микропопуляции Основание (75 %). В микропопуляциях Контроль, А+ и Запад средняя фертильность пыльцевых зерен составляла 84-85 %.

Оценка гетерогенности популяций по морфометрическим характеристикам пыльцы показала, что длина полярной оси пыльцевых зерен в среднем изменялась в пределах 56-57 мкм, экваториальный диаметр – 64-65 мкм (табл. 3).

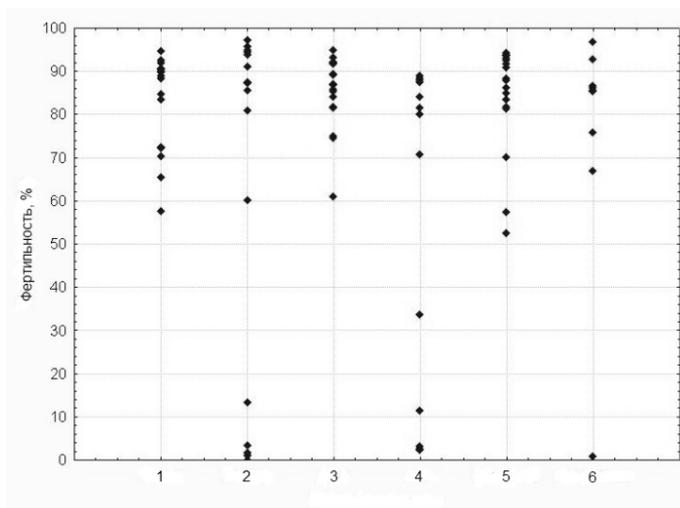


Рисунок 6 – Фертильность пыльцы.
1 – Запад; 2 – Восток; 3 – А+; 4 – А-;
5 – Контроль; 6 – Основание.

Морфометрические показатели пыльцевых зерен из микропопуляции Основание были достоверно (на 1 %-ном уровне значимости) меньше контрольных (см. табл. 3). В микропопуляциях А- и Запад наблюдалось достоверное увеличение по длине экваториального диаметра при $P=0,01$ и $0,05$ соответственно. По результатам дисперсионного анализа ANOVA установлено, что место произрастания существенно влияет на длину экваториального диаметра (критерий Фишера $F(5,3594)=20,860$; $p=0,0000$), длину полярной оси ($F(5,3594)=12,997$; $p=0,00000$) и на фактор удлинения ($F(5,3594)=27,765$; $p=0,0000$).

Таблица 3 – Размеры пыльцевых зерен, мкм

Микропопуляция	Длина полярной оси			Экваториальный диаметр		
	$\bar{x} \pm s_x$	C_V	Лимит	$\bar{x} \pm s_x$	C_V	Лимит
Контроль	$56,7 \pm 0,2$	10	70,5–39,1	$64,2 \pm 0,2$	9	77,4–46,5
А-	$56,6 \pm 0,3$	9	69,1–36,4	$65,1^{**} \pm 0,3$	9	82,3–43,3
А+	$57,2 \pm 0,2$	8	81,7–42,5	$64,4 \pm 0,2$	8	128,2–47,1
Запад	$57,1 \pm 0,2$	9	72,2–37,0	$64,8^* \pm 0,2$	9	82,6–41,6
Восток	$57,1 \pm 0,2$	8	84,8–41,5	$64,6 \pm 0,2$	8	99,5–47,0
Основание	$54,2^{**} \pm 0,2$	8	65,8–41,9	$62,3^{**} \pm 0,2$	7	73,3–48,1

Примечание. Статистически значимые различия между контрольной и тестовой микропопуляцией для $P=0,05$ (*) и $0,01$ (**).

5.2. Характеристики плодов и семян *L. caerulea*

Сравнительный анализ массы плодов и их семенной продуктивности показал, что наибольшая масса плодов отмечена в зоне положительной магнитной аномалии (А+) и в микропопуляции Восток (рис. 7). В зоне отрицательной магнитной аномалии (А-) плоды были более выровнены по массе. Показатели массы плодов в микропопуляции Запад близки к показателям в А-. Наибольшее число выполненных семян отмечено в плодах, собранных в микропопуляции Восток. В контрольной микропопуляции плоды отличались достоверно наименьшей массой плодов, числом семян.

Результаты дисперсионного анализа ANOVA показали, что значения критерия Фишера для массы плодов $F(4,730)=39,661$ и числа выполненных семян $F(4,730)=23,558$ значительно превышают критические, что говорит о достоверном влиянии места произрастания растений на все эти признаки при $P=0,01$.

Анализ частоты встречаемости растений с различной массой плодов и семенной продуктивностью показал смещение распределения этих параметров в сторону

больших значений по сравнению с контрольной микропопуляцией. Аналогичная картина отмечена и по частотному распределению семенной продуктивности (рис. 8).

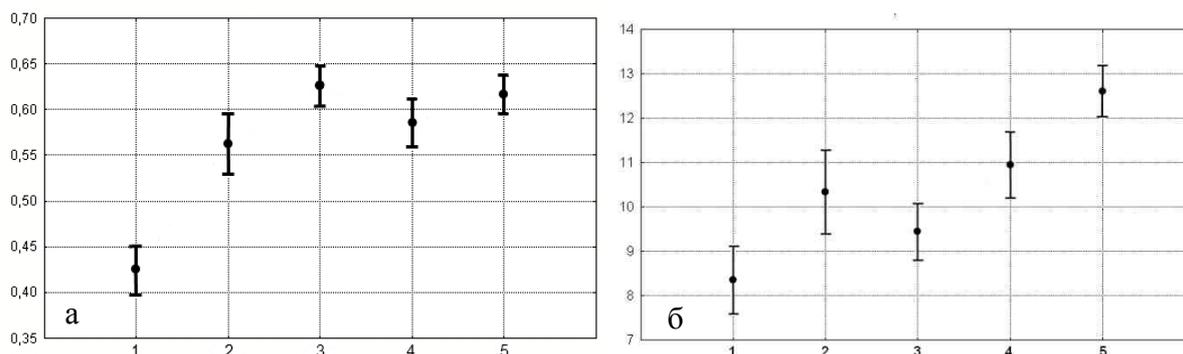


Рисунок 7 – Влияние места произрастания растений на массу плодов (а) и число семян (б). По оси абсцисс – название микропопуляций, по оси ординат: а – масса плодов (г); б – РСП (шт.). Вертикальные столбцы показывают 95%-ные доверительные интервалы. 1 – Контроль; 2 – А-; 3 – А+; 4 – Запад; 5 – Восток.

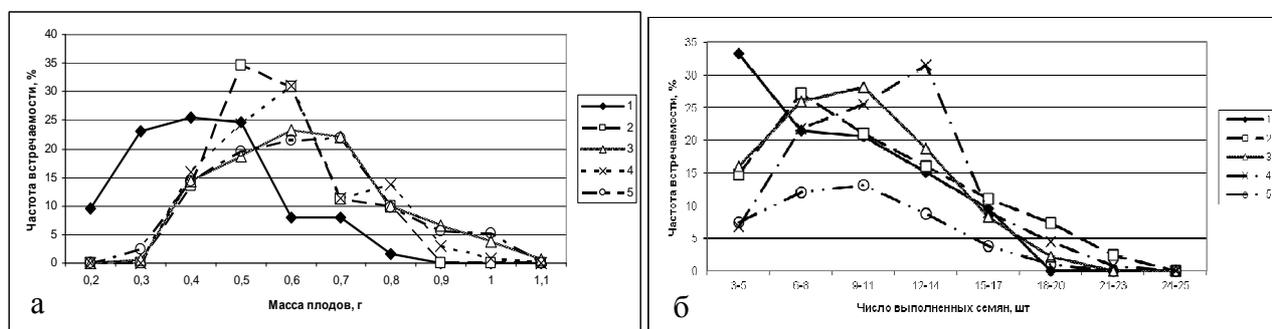


Рисунок 8 – Частотное распределение массы плодов (а) и их семенной продуктивности (б). По оси абсцисс: а – масса плодов (г); б – число выполненных семян в плоде (шт.), по оси ординат – частота встречаемости признака. 1 – Контроль; 2 – А-; 3 – А+; 4 – Запад; 5 – Восток.

Наибольшей всхожестью отличались семена, собранные в микропопуляциях Восток, А+ и Запад. При этом для семян из А+ также характерна и самая высокая энергия прорастания в оба срока проращивания (71-53%).

При хранении всхожесть и энергия прорастания семян из микропопуляции Восток резко уменьшалась, в то время как семена, формировавшиеся под воздействием аномальных значений магнитного поля, дольше сохраняли достаточно высокую энергию прорастания по сравнению с остальными микропопуляциями.

Массовое прорастание семян из популяции в окрестности с. Верх-Уймон происходило на 7-10-е сутки, в зависимости от места произрастания растений (рис. 9). Наиболее растянутое во времени прорастание отмечено у семян, собранных в контрольной микропопуляции (7 суток), самым коротким (4 суток) этот период был в А+.

Микропопуляции Контроль, А+, А-, Восток и Запад находятся в условиях, неоднородных по комплексу геолого-геофизических характеристик, но сходных по температурному, водному режиму и инсоляции; произрастают на почвах со сходным гранулометрическим составом, значениями кислотности и содержания органического вещества (Боярских и др., 2012). Это указывает на то, что отмеченные изменения репродуктивных характеристик вызваны геологической неоднородностью среды. Увеличение репродуктивной способности *L. caerulea* subsp. *altaica* можно рассматривать как компенсационный механизм в ответ на влияние недифференцированного комплекса геоэкологических факторов.

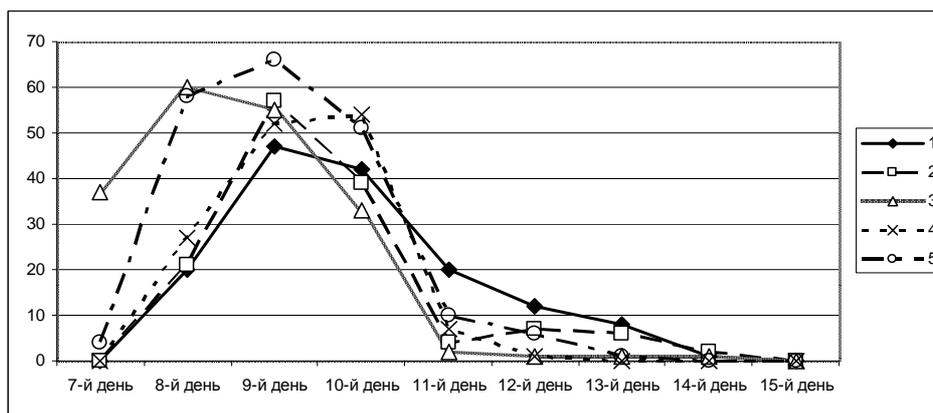


Рисунок 9 – Динамика прорастания семян. По оси абсцисс – дни прорастания, по оси ординат – число проросших семян. 1 – Контроль; 2 – А-; 3 – А+; 4 – Запад; 5 – Восток.

5.3. Цитогенетический полиморфизм семенного потомства

В результате цитогенетического анализа клеток апикальной меристемы проростков семян, собранных в контрастных по геофизическим характеристикам условиях произрастания, были выявлены значительные различия цитогенетических показателей. Анализ данных на внутригрупповую гомогенность методом χ^2 показал отсутствие статистически значимых отличий по частоте встречаемости митотических нарушений между растениями из одной микропопуляции на 0,01%-ном уровне значимости. Это позволило определить статистическую достоверность различий цитогенетических характеристик семенного потомства растений из тестовых микропопуляций по сравнению с контрольной микропопуляцией (табл. 4).

Самое большое число делящихся клеток на разных стадиях митоза (митотический индекс) отмечалось в меристемах проростков из зоны тектонического разлома (Запад и Восток) (см. табл. 4). У семенного потомства растений из микропопуляции Запад эти различия, по сравнению с контрольной микропопуляцией, были статистически значимыми.

Таблица 4 – Цитогенетические показатели семенного потомства *L. caerulea* subsp. *altaica*

Микропопуляции	Проанализировано клеток, шт.	Нарушения митоза, %	Митотический индекс, %	Частота встречаемости клеток на стадиях, %			
				профазы	метафазы	анафазы	телофазы
Контроль	4474	7,6	63,3	57,9	1,7	0,8	2,9
А-	1543	19,2**	64,2	59,7	2,1	0,6	1,8**
А+	2686	13,8**	61,1	55,0	2,4**	1,0	2,7
Запад	3398	9,8	71,3**	64,8**	2,3**	1,0	3,3
Восток	1284	13,9*	67,8	61,7	2,7**	1,3*	2,1*

Примечание. Статистически значимые отличия между цитогенетическими показателями контрольной и тестовых микропопуляций для $P=0,05$ (*) и $0,01$ (**).

Выявлено увеличение доли клеток на стадии профазы во всех микропопуляциях (кроме А+) по сравнению с контрольной микропопуляцией. Статистически значимой была разница только между микропопуляциями Запад и Контроль. Увеличение митотической активности в клетках корневых меристем проростков связано с возникновением профазно-метафазного блока для предотвращения последствий возросшей гибели клеток в результате нарушений митоза на этих стадиях и компенсации их потерь за

счет большего числа делений (Евсеева и др., 2006а; Morgan, 2007) и говорит о генотоксичном воздействии среды на произрастающие здесь растения (Биологический контроль ..., 2010).

Во всех тестируемых микропопуляциях было отмечено увеличение частоты встречаемости нарушений митоза по сравнению с контролем. При этом отличия, были достоверно значимыми везде, кроме микропопуляции Запад (см. табл. 4). Наибольшая частота встречаемости нарушений митоза зафиксирована в меристемах проростков семян из зоны А-.

В контрольной микропопуляции на всех стадиях митоза наблюдалось небольшое количество аномалий. Это является следствием спонтанных мутаций, которые связывают с реакцией растений на изменения погодных условий. В то же время, статистически значимое увеличение частоты нарушений митоза у семенного потомства *L. caerulea* subsp. *altaica* из микропопуляций А-, А+ и Восток, которые находились в сходных микроклиматических условиях, вероятнее всего вызваны воздействием недифференцированного комплекса факторов, связанных с активной тектоникой. У проростков семенного потомства из микропопуляции Запад уровень встречаемости нарушений митоза был незначительно выше контрольных значений, но здесь же наблюдалась самая высокая митотическая активность, в результате которой большинство клеток с нарушениями могло элиминировать.

Аномалии митоза у проростков семян представлены следующими типами нарушений: фрагменты хромосом в метафазе; неправильная группировка хромосом в метафазе; отставания, мосты и выбросы в анафазе; отставания, разорванные мосты и формирование нескольких групп хромосом в телофазе (рис. 10).

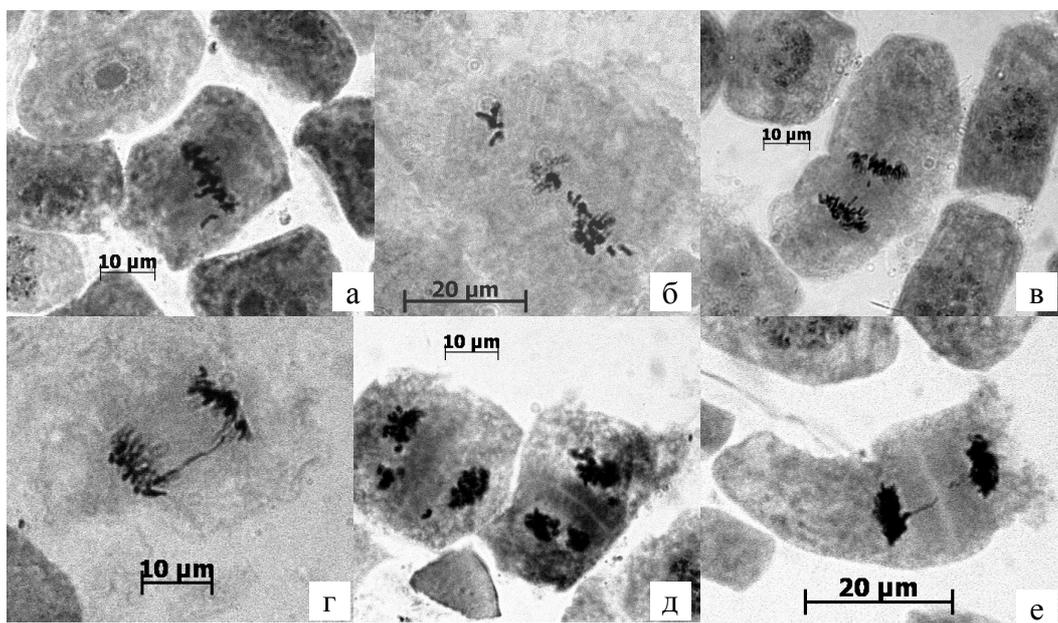


Рисунок 10 – Типы нарушений митоза у семенного потомства *L. caerulea* subsp. *altaica*. а – фрагменты хромосом в метафазе, б – неправильная группировка хромосом в метафазе, в – отставания в анафазе, г – мост в анафазе, д – формирование нескольких групп хромосом в телофазе, е – разорванный мост в телофазе.

Между микропопуляциями наблюдались различия по спектру нарушений митоза: наиболее полный спектр типов аномалий митоза представлен у семенного потомства из зоны положительной магнитной аномалии, а наименее полный – в зоне отрицательной магнитной аномалии (рис. 11).

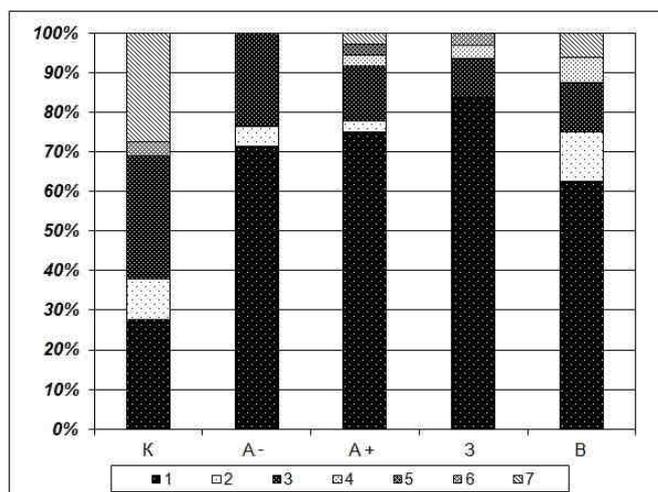


Рисунок 11 – Спектр нарушений митоза в клетках апикальной корневой меристемы проростков.

Комплексы недифференцированных факторов, связанных с тектонической активностью, включающих и слабое радиационное воздействие, в зонах А-, А+, Запад и Восток вызывают увеличение митотической активности и частоты встречаемости аномалий митоза, а также стимулируют увеличение репродуктивной способности. Это вписывается в модель, показывающую стимулирующее действие слабых доз ионизирующего излучения на биологические процессы (явление радиационного гормезиса) (Кузин, 1995). Действие малых доз ионизирующего излучения на клетку, в отличие от больших доз, имеет двойственную природу. С одной стороны, происходит повреждение ДНК с немедленным запуском репаративных систем, с другой – посылается сигнал о стимуляции физиологических процессов, нейтрализующих повреждения ДНК. При более высоких дозах уровень возникающих клеточных радиационных повреждений уже будет превышать возможности снижения их защитными механизмами клетки (Pollycove, Feinendegen, 2003).

ВЫВОДЫ

1. В Новосибирске у интродуцентов жимолости синей различного эколого-географического происхождения выявлены различия по частоте встречаемости формы прицветников, формы венчика, его опушения и окраски, наиболее стабильными признаками цветка являются длина венчика и длина трубки. Несмотря на отмеченные различия между представителями разных подвидов жимолости синей, ряд общих признаков подтверждает, что они относятся к одному виду.

2. В природных популяциях Горного Алтая, находящихся в зонах с аномальными геофизическими характеристиками, установлено увеличение частоты встречаемости редких признаков формы, окраски и взаимного расположения органов цветка, снижение фертильности пыльцевых зерен и достоверное изменение их размеров, а также появление различных типов фасциаций. Выделена тератная форма со стерильной пылью, у которой развитие соцветий не останавливалось, и они продолжали ветвиться, образуя многократно разветвленные дихазии с непостоянным количеством цветков и свободных прицветничков.

3. У интродуцентов *L. caerulea* камчатского и приморского происхождения в условиях правобережной лесостепи Приобья формируется высокофертильная пыльца, среди растений из Рудного Алтая, а также у их потомства выявлены низкофертильные и стерильные формы. У образцов со стерильной пылью установлены сходные на-

рушения мейоза в процессе микроспорогенеза: аномалии веретен деления, трехгрупповые телофазы, асинхронность в пределах одного мейоцита. У тератной формы *L. caerulea* subsp. *altaica* впервые для *L. caerulea* отмечен массовый цитомиксис и его последствия, а также аномалии формирования веретен деления, которые приводили к деградации микроспор.

4. Под воздействием недифференцированного комплекса аномалий, связанного с активными тектоническими процессами, в микропопуляциях *L. caerulea* subsp. *altaica* формируются более крупные плоды, в плодах завязывается большее количество семян, которые имеют большую всхожесть и энергию прорастания по сравнению с растениями, произрастающими в фоновых условиях.

5. В апикальной меристеме проростков семян, сформированных под воздействием комплекса аномалий, выявлено достоверное увеличение митотической активности, частоты встречаемости патологий митоза и их спектра, по сравнению с семенами из фоновых условий произрастания растений.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Публикации в журналах, рекомендованных ВАК:

1. Боярских, И.Г. Жизнеспособность пыльцы и мейоз при микроспорогенезе у *Lonicera caerulea* L. s.l. в условиях лесостепи Приобья / И.Г. Боярских, А.И. Куликова // Вестник АГАУ. – 2011. – С. 39-44.

2. Куликова, А.И. Особенности формирования репродуктивных структур у тератной формы *Lonicera caerulea* (*Caprifoliaceae*) / А.И. Куликова, И.Г. Боярских // Бот. журн. – 2014. – Т. 99, № 2. – С. 193-205.

3. Куликова, А.И. Репродуктивная способность *Lonicera caerulea* (*Caprifoliaceae*) в локальной зоне геолого-геофизической неоднородности Горного Алтая / А.И. Куликова, И.Г. Боярских // Сиб. экол. журн. – 2015. – № 4. – С. 608-616.

4. Боярских, И.Г. Изменчивость цитогенетических характеристик в популяции *Lonicera caeruleae* (жимолости синей) в зоне активных разломов / И.Г. Боярских, А.И. Куликова // Экологическая генетика. – 2017. – Т. 15, № 2. – С. 62-70.

Публикации в материалах научных мероприятий:

1. Куликова, А.И. Жизнеспособность пыльцы и мейоз при микроспорогенезе у *Lonicera caerulea* L. s.l. в условиях лесостепи Приобья / А.И. Куликова // Тез. XLIX Междунар. научной студенческой конференции «Студент и научно-технический прогресс». – Новосибирск, 2011. – С. 239.

2. Боярских, И.Г. Нарушения мужского мейоза у тератной формы *Lonicera caerulea* (*Caprifoliaceae*) / И.Г. Боярских, А.И. Куликова // Материалы Всерос. конф. «Проблемы сохранения растительного мира Северной Азии и его генофонда». – Новосибирск: «Сибтехно-резерв», 2011. – С. 35-37.

3. Куликова, А.И. Особенности морфологии соцветий и микроспорогенеза уклоняющейся формы *Lonicera caerulea* (*Caprifoliaceae*) / А.И. Куликова // Тез. докл. II (X) Междунар. ботанической конф. молодых ученых в Санкт-Петербурге. – СПб.: «ЛЭТИ», 2012. – С. 79.

4. Куликова, А.И. Особенности микроспорогенеза образцов *Lonicera caerulea* разного эколого-географического происхождения / А.И. Куликова, И.Г. Боярских // Матер. Всерос. конф. с междунар. участием «Биологическое разнообразие Урала и сопредельных территорий». – Екатеринбург: «Гощицкий», 2012. – С. 193-194.

5. Боярских, И.Г. Интродукция и селекция *Lonicera caerulea* subsp. *altaica* в условиях лесостепи Приобья / И.Г. Боярских, А.И. Куликова // Матер. науч.-практич. конф. «Совершенствование сортимента и технологий размножения и возделывания садовых культур для условий Сибири», посвящ. 75-летию Алтайского края. – Барнаул: АЗБУКА, 2012. – С. 41-46.

6. Куликова, А.И. Оценка репродуктивной способности *Lonicera caerulea* (*Caprifoliaceae*) в локальных зонах геологической неоднородности Горного Алтая / А.И. Куликова, И.Г. Боярских // Матер. Всерос. конф. «Растительный мир Северной Азии: проблемы изучения и сохранения биоразнообразия». – Новосибирск: «Сибтехнорезерв», 2013. – С. 89-91.
7. Куликова, А.И. Изменчивость признаков репродуктивной сферы *Lonicera caerulea* L. s.l. в природных популяциях Горного Алтая / А.И. Куликова, И.Г. Боярских // Матер. XIII съезда РБО. – Тольятти: Кассандра, 2013. – Т. 1. – С. 18-19.
8. Куликова, А.И. Изменчивость репродуктивных характеристик *Lonicera caerulea* L. (*Caprifoliaceae*) в природной популяции Горного Алтая (Катунский хребет) / А.И. Куликова, Боярских И.Г. // Матер. II Всерос. науч. конф. с международным участием «Карпология и репродуктивная биология высших растений», посвященной памяти профессора А.П. Меликяна. – М.: ООО «Астра-Полиграфия», 2014. – С. 68-71.
9. Куликова, А.И. Влияние контрастных геохимических и геофизических условий на репродуктивные характеристики *Lonicera caerulea* subsp. *altaica* / А.И. Куликова, И.Г. Боярских // Матер. международной науч.-практич. конференции молодых ученых. – Ялта, 2014. – С. 229.
10. Куликова, А.И. Цитогенетические реакции семенного потомства *Lonicera caerulea* в зоне геологической неоднородности (Горный Алтай, хр. Каменный белок) / А.И. Куликова, И.Г. Боярских // Матер. III Всерос. молодежной науч.-практич. конф. «Перспективы развития и проблемы современной ботаники». – Новосибирск: «Сибтехнорезерв», 2014. – С. 153-155.
11. Куликова, А.И. Состояние пыльцы *Lonicera caerulea* в локальной зоне геолого-геофизической неоднородности Горного Алтая / А.И. Куликова // Сб. науч. статей по матер. XIV междунар. науч.-практич. конф. «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии». – Барнаул, 2015. – С. 429-433.
12. Куликова, А.И. Реакция репродуктивных структур *Lonicera caerulea* на изменения геоэкологических характеристик среды в локальных зонах сейсмоструктурных проявлений / А.И. Куликова // Тез. докл. III (XI) Международной ботанической конф. молодых ученых в Санкт-Петербурге. – СПб.: БИН РАН, 2015. – С. 94.
13. Куликова, А.И. Анализ мутационной активности *Lonicera caerulea* (*Caprifoliaceae*) в локальной сейсмоструктурно активной зоне / А.И. Куликова, М.В. Скапцов // Матер. V междунар. школы для молодых ученых «Эмбриология, генетика и биотехнология». – СПб., 2016. – С. 122-123.