

ИЗМЕНЧИВОСТЬ МУЖСКОГО ГАМЕТОФИТА *LONICERA CAERULEA* (*CAPRIFOLIACEAE*) В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ ГОРНОГО АЛТАЯ

А.И. Ключевская, И.Г. Боярских

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: irina_2302@mail.ru

Приведены результаты исследования изменчивости фертильности и морфометрических признаков пыльцы в природных популяциях *Lonicera caerulea* L. Горного Алтая. Пыльца *Lonicera caerulea* характеризовалась высокой фертильностью в различных эколого-географических условиях горной системы. Установлено снижение фертильности пыльцевых зерен и достоверное изменение их морфометрии в отдельных популяциях *L. caerulea* subsp. *altaica*, находящихся в зонах с аномальными геофизическими характеристиками под воздействием комплекса недифференцированных геолого-геофизических факторов, связанных с сейсмотектонической активностью.

Ключевые слова: *Lonicera caerulea*, пыльца, фертильность, изменчивость, популяции, Горный Алтай, зоны разломов.

VARIABILITY MALE GAMETOPHYTE *LONICERA CAERULEA* (*CAPRIFOLIACEAE*) IN NATURAL POPULATIONS OF GORNY ALTAI

A.I. Kluchevskaya, I.G. Boyarskikh

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: irina_2302@mail.ru

Variability of pollen fertility and morphometric parameters in natural populations of *Lonicera caerulea* L. Gorny Altai was studied. Pollen of *Lonicera caerulea* was characterized by high fertility in various ecological and geographical conditions of the mountain system. Reducing the fertility of pollen grains and a significant change in their morphometry in individual populations of *L. caerulea* subsp. *altaica*, located in areas with anomalous geophysical characteristics under the influence of a complex of undifferentiated geological and geophysical factors associated with seismotectonic activity has been established.

Key words: *Lonicera caerulea*, pollen, fertility, variability, populations, Altai Mountains, fault zone.

ВВЕДЕНИЕ

Качество пыльцевых зерен у перекрестноопыляемых растений определяет способность к опылению и формированию полноценных плодов и семян (Батыгина, Васильева, 2002). В условиях интродукции качество пыльцевых зерен влияет на урожайность культуры, а в природных популяциях выявляет устойчивость популяции к экологическим условиям (Третьякова, Носкова, 2004; Воронина и др., 2011). Признаки, характеризующие размеры, форму и строение пыльцевых зерен, очень константны и отличаются наименьшей эндогенной и индивидуальной изменчивостью, распределение пыльцевых зерен по размерам у отдельных особей и популяций в целом приближается к нормальному (Мамаев, 1972; Третьякова, Носкова, 2004; Сурсо, 2012). Благодаря стабильности признаков пыльцевых зерен у растений их считают систематическими и на их основе составляют определители растений. Лишь в отдельных случаях

наблюдаются небольшие отклонения от средней нормы, что чаще встречается в горных и северных районах (Мамаев, 1972). В литературе имеются данные об уменьшении или увеличении размеров пыльцы в различных экологических условиях, в том числе под воздействием антропогенного загрязнения и в экстремальных условиях (Новоселова, Рожкова, 2005; Владимирова и др., 2008).

С помощью пыльцевого теста можно получить первичную информацию о степени стабильности экосистемы. В основу метода положена способность мужских половых клеток растений реагировать на действие мутагенов, которые могут нарушать прохождение стадий мейоза. В результате полученных нарушений формируется стерильная пыльца, не способная к оплодотворению (Биологический контроль..., 2010). Микроспоры и гаметогенез оценивают как функционально-адаптивные процессы, обеспечивающие надеж-

ность воспроизводства популяции растений (Злобин, 2000).

Lonicera caerulea L. (*Caprifoliaceae* Juss.) – типичное перекрестноопыляемое растение, поэтому формирование фертильной и жизнеспособной пыльцы очень важно для его репродукции. Согласно литературным данным, пыльца жимолости синей в естественных условиях обладает высокой жизнеспособностью (Плеханова, 1980; Ретина, 1981; Плеханова, Вишнякова, 1986), спонтанная стерильность на уровне 5–10 % (Боярских, 2017). Однако у отдельных образцов *L. caerulea* с Рудного Алтая в условиях лесостепи Приобья (Боярских, 2017), а у некоторых из них и в Барнауле (Жолобова, Прищепина, 2003) наблюдалось значительное

увеличение стерильности пыльцы. Есть также данные о том, что длительные положительные температуры могут провоцировать более раннее прохождение мейоза и появление неполноценной пыльцы, образование триад и пентад (Ретина, 1974; Плеханова, 1980). А.С. Санкина и З.П. Жолобова (1981) отмечали единичные более крупные пыльцевые зерна у отдельных образцов камчатского подвида. Предполагают, что это нередуцированные гаметы.

Цель работы – сравнительное изучение изменчивости мужского гаметофита растений в природных популяциях *L. caerulea* Горного Алтая, произрастающих в различных эколого-географических условиях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для изучения фертильности пыльцевых зерен использовали материал экспедиционных сборов 2003–2014 гг. в природных популяциях *L. caerulea* subsp. *altaica* (Ball) Горного Алтая в различных эколого-географических условиях на участках Семинского, Чергинского, Катунского, Северо-Чуйского, Южно-Чуйского хребтов Горного Алтая, а также в долине р. Урсул.

Кош-Агачский р-н, Северо-Чуйский хр., северный макросклон, долина р. Актуру, левый берег. Популяции Актуру 1, 2 – 1760–1855 м над ур. м., долинный зеленомошно-бруснично-разнотравный кедрово-елово-лиственничный лес.

Кош-Агачский р-н, Южно-Чуйский хр., южный макросклон, долина р. Джазатор, правый берег. Микропопуляция Узургу – 1605 м над ур. м., 0,5 км ниже устья р. Узургу, долинный зеленомошный хвощовый лиственнично-еловый лес. Микропопуляция Тюнь – 1593 м над ур. м., 0,5 км ниже устья р. Тюнь, прирусловый разнотравно-осоковый лиственнично-еловый лес. Микропопуляция Беляши – 1588 м над ур. м., 2 км выше устья р. Ак-Алаха, терраса реки с временными водотоками, прирусловый зеленомошный лиственнично-еловый лес.

Усть-Канский р-н, Семинский хр., окр. с. Ябоган. Микропопуляция Ябоган 1 – 1450 м над ур. м., западный склон, разнотравно-злаковый лиственничный лес. Микропопуляция Ябоган 2 – 1500 м над ур. м., восточный склон, разнотравно-злаковый лиственничный лес. Микропопуляция Шиверта – 1100–1133 м над ур. м., в пойме р. Шиверта, разнотравно-злаковый лиственнично-еловый лес. Микропопуляция Чакрыр – 1550 м над ур. м., северо-северо-западный склон, выше истока р. Чакрыр, злаково-зеленомошный лиственничный лес.

Онгудайский р-н, Семинский хр., северный макросклон. Популяция Семинский – 1700–1704 м над ур. м., закустаренное субальпийское кедро-

во-лиственничное редколесье. Юго-восточный макросклон: микропопуляция Туэкта (склон) – 1300 м над ур. м., в пойме р. Туэкта, злаково-брусничный березово-лиственнично-еловый лес; микропопуляция Туэкта (долина) – 1350 м над ур. м. в долине р. Туэкта, левый берег, злаково-брусничный березово-лиственнично-еловый лес. Популяция Урсул – 1074 м над ур. м., заболоченная пойма р. Урсул, разнотравно-осоковый березово-лиственничный лес.

Шебалинский р-н, Чергинский хр., подножие горы Белок-Мукур-Черга. Микропопуляция Белок-Мукур-Черга – 1227 м над ур. м., западный склон, злаково-разнотравный лиственнично-кедрово-березовый лес. Микропопуляция Кукта (долина р. Кукта) – 1215 м над ур. м., злаково-разнотравный березово-лиственничный лес.

Усть-Коксинский р-н, окр. с. Верх-Уймон, Катунский хр., северный макросклон, долина левого притока р. Окол. Микропопуляция Щелкино (река) – 999–1045 м над ур. м., разнотравно-злаковый елово-березовый лес. Микропопуляция Щелкино (склон) – 1250 м над ур. м., злаково-разнотравный кедрово-пихтово-березово-еловый лес. Микропопуляция Мульта 1 – 1061–1074 м над ур. м., окр. с. Мульта, западный склон, вырубка в разнотравно-осоковом лиственнично-березово-еловом лесу. Микропопуляция Мульта 2 – 1223–1271 м над ур. м., поляна в березово-кедрово-еловом лесу.

Более детальное исследование проведено в Усть-Коксинском р-не, в окр. с. Верх-Уймон, на отроге низшего порядка Катунского хребта, на высотах 990–1310 м над ур. м. (50°10'30" с.ш., 85°42'30" в.д.). Отрог называется Молниебойный хребтик и характеризуется комплексом геофизических аномалий, связанных с активными тектоническими разломами (рис. 1). Геологический разлом – нарушение сплошности земной коры. Ак-

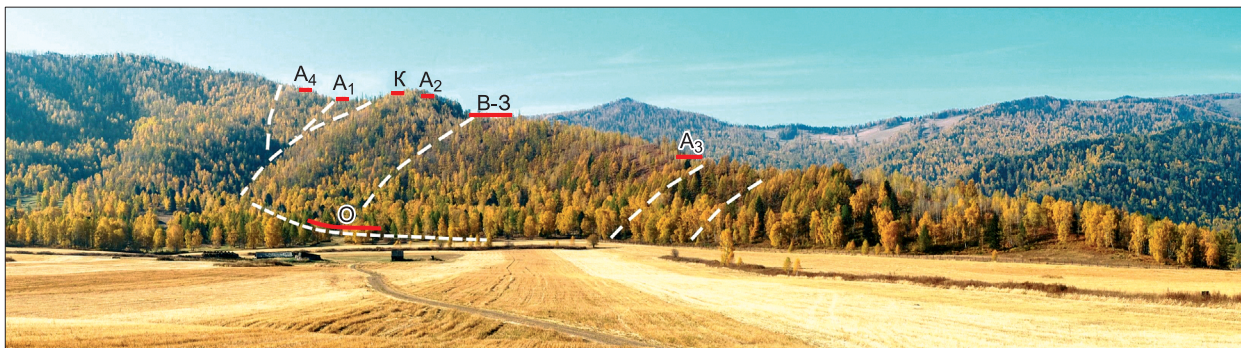


Рис. 1. Участок исследований. Вид на восточный склон Молниебойного хребтика.

Фото А.Р. Агатовой, 2012 г., по данным И.Г. Боярских с соавторами (2018):

A₁–A₄ – зоны магнитных аномалий, В-З (Восток-Запад) – зона наиболее крупного разлома в структуре хребтика, О (Основание) – зона пересечения двух разломов, К (Контроль) – площадка с фоновыми геофизическими характеристиками. Штриховой линией обозначены разломы.

тивные разломы являются каналами, проводящими к поверхности планеты потоки вещества и энергии, которые воздействуют на окружающую среду (Handy et al., 2007).

Для картирования зоны геологической неоднородности в практике геологической разведки широко распространено использование показателей индукции геомагнитного поля (Магниторазведка..., 1980). С применением этого метода на данном участке предварительно проведена магнитометрическая съемка территории (Боярских и др., 2012, 2018), по результатам которой на гребне

и западном склоне верхней части хребтика, на участке 150 × 100 м (см. рис. 1), были выбраны пять площадок (К, А2+, А2–, В и З) для комплексных ботанических, почвенных и геологических исследований. Выделенные площадки имеют сходный температурный и водный режимы, свойства горных лесных черноземовидных почв (гранулометрический состав, кислотность, содержание органического вещества), что косвенно подтверждается сходным видовым составом растительности (Куликова, Боярских, 2015). Вместе с тем площадки различаются по геологическим, геохимическим и геофизическим характеристикам (Боярских и др., 2012, 2018), прежде всего – по величине индукции геомагнитного поля (рис. 2). 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. Микропопуляция Основание выделена у подножия хребтика на площадке в зоне повышенной трещиноватости на пересечении двух разломов, которая хорошо картируется увеличением объемной активности подпочвенного радона в пределах 360–3200 Бк/м³ (Боярских и др., 2018), превышающей фоновые значения (50 Бк/м³) в 7–65 раз.

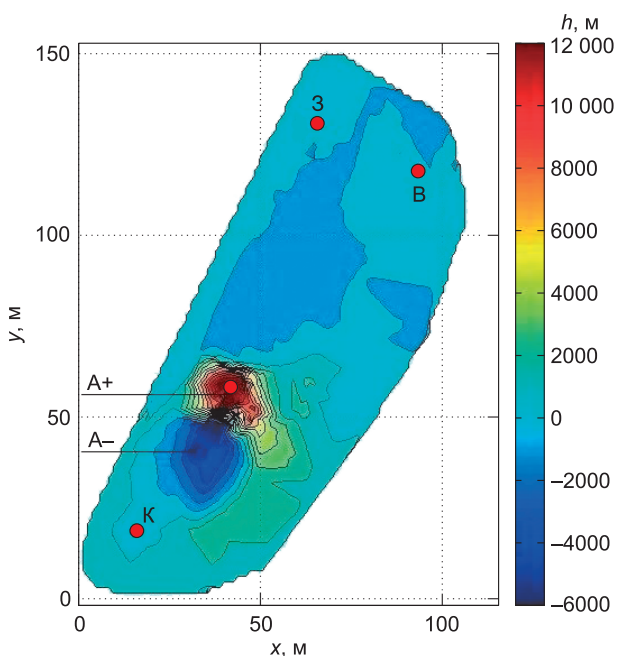


Рис. 2. Характеристика индукции магнитного поля на участке в окрестности с. Верх-Уймон, по данным И.Г. Боярских с соавторами (2018):

К – Контроль; зона магнитной аномалии: А– – отрицательная, А+ – положительная; З – Запад; В – Восток. Фоновое магнитное поле – $F = 60\,000$ нТл.

Для оценки фертильности пыльцы у растений собирали и сушили при комнатной температуре желтые пыльники с созревшей, но еще не высыпавшейся пыльцой. Фертильность пыльцы определяли ацетокарминовым методом (Janssen, Hermsen, 1976; Паушева, 1988; Singh, 2003). Для приготовления временного препарата на чистое

предметное стекло наносили пыльцу, легко высыпаящуюся из сухих зрелых пыльников. Для окрашивания к ней добавляли каплю раствора уксусно-кислого кармина и накрывали покровным стеклом. Полученный препарат просматривали под микроскопом. Окрашенные пыльцевые зерна правильной формы считали фертильными, а за стерильные принимали неокрашенные пыльцевые зерна, пыльцевые зерна неправильной формы и сморщенные.

Для исследования фертильности и морфометрических характеристик пыльцы использовали оборудование Центра коллективного пользования ЦСБС СО РАН: световой микроскоп Axioskop-40, видеокамеру AxioCam MRc 5 и установленное морфометрическое программное обеспечение

AxioVision 4.6. Размеры пыльцевых зерен рассчитывали при помощи программы "SIAMS Photolab".

При изучении изменчивости репродуктивных характеристик высчитывали среднее значение (\bar{x}), ошибку среднего значения (s_x), минимальное и максимальное значения (лимит) и коэффициент вариации (V). Для выявления достоверности различий микропопуляций с условным контролем по размерам пыльцы полученные данные оценивали с помощью t -критерия Стьюдента, а существенность различий между микропопуляциями в общем – с помощью критерия Фишера (F) и однофакторного анализа ANOVA (Glantz, 2012). Статистический анализ полученных экспериментальных данных выполняли с использованием пакетов прикладных программ "Statistica" и "Excel".

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЯ

Анализ пыльцы растений из всех изученных популяций *L. caerulea* Горного Алтая показал ее высокую морфологическую полноценность. При окрашивании ацетокармином фертильность пыльцы большинства образцов *L. caerulea* составляла более 80 %, и только в отдельных популяциях встречались растения со сниженной (менее 80 %) фертильностью пыльцевых зерен (рис. 3). Среди этих популяций – Белок-Мукур-Черга, две популяции в окрестностях с. Верх-Уймон (Щелкино (склон), Верх-Уймон (Восток), Семинский пере-

вал и Беляши, находящиеся, согласно А.И. Гусеву (2004), на участках, сложенных породами контрастного минералогического состава. Разломно-блоковая структура отдельных территорий характеризуется высокой сейсмической активностью (Рогожин, Платонова, 2002).

Одной из причин снижения фертильности пыльцевых зерен может быть воздействие на критических стадиях деления клетки стрессовых факторов, связанных с современными тектоническими процессами. Как отмечалось выше, в зонах

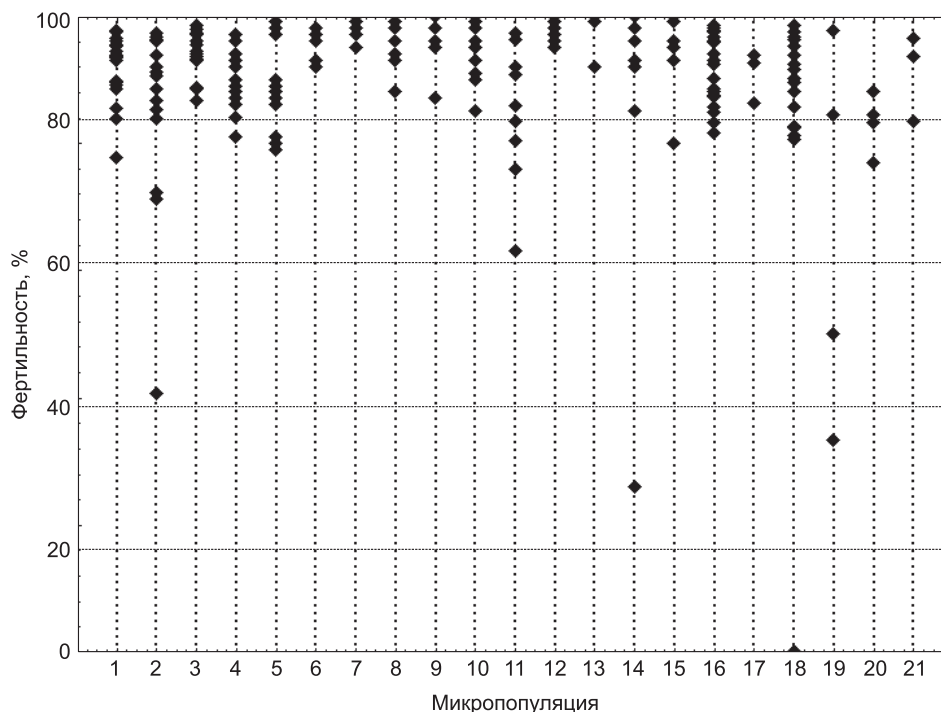


Рис. 3. Фертильность пыльцы в природных популяциях *L. caerulea* Горного Алтая.

Микропопуляция: 1 – Узургу, 2 – Беляши, 3 – Тюнь, 4 – Актуру 1, 5 – Актуру 2, 6 – Ябоган 1, 7 – Ябоган 2, 8 – Шиверта, 9 – Чакыр, 10 – Урсул, 11 – Семинский, 12 – Туэкта (склон), 13 – Туэкта (Долина), 14 – Белок-Мукур-Черга, 15 – Кукта, 16 – Верх-Уймон (Основание), 17 – Щелкино (река), 18 – Щелкино (склон), 19 – Верх-Уймон (Восток), 20 – Верх-Уймон (Запад), 21 – Мульта 1, 2.

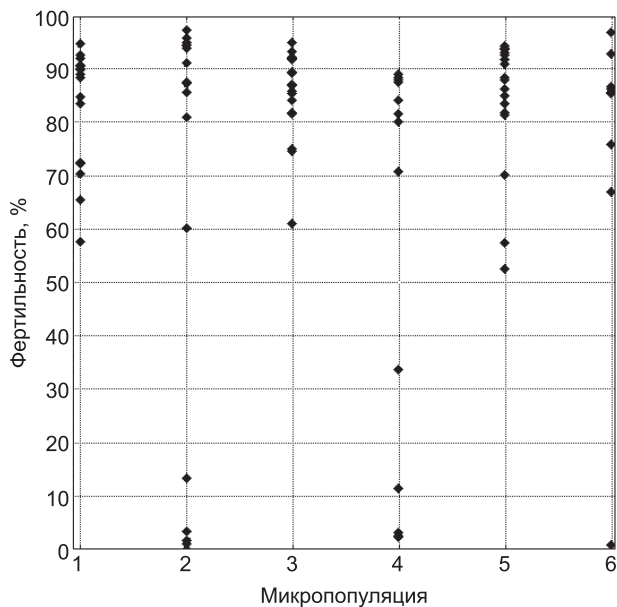


Рис. 4. Фертильность пыльцы в микропопуляциях *L. caerulea* subsp. *altaica* в окрестностях с. Верх-Уймон. Микропопуляция: 1 – Запад; 2 – Восток; 3 – А+; 4 – А–; 5 – Контроль; 6 – Основание.

геологической неоднородности вследствие интенсивной восходящей миграции флюидов (водных растворов, газовых эманаций) могут быть локализованы геофизические, геохимические, газовые и гидрологические аномалии (Handy et al., 2007). Самое большое число растений с низкой фертильностью пыльцы отмечено в популяции в окрестностях с. Верх-Уймон, поэтому здесь в 2014 г. проведены более детальные исследования особенностей мужского гаметофита *L. caerulea*.

Результаты исследований показали, что в основном у *L. caerulea* subsp. *altaica* в исследуемых микропопуляциях формировалась пыльца очень высокого качества – до 90–100 % (рис. 4). Однако повсеместно встречались образцы с низкой (50–80 %) фертильностью, а в микропопуляциях Восток, А– и Основание отмечались отдельные растения с очень низкой фертильностью пыльцы (менее

40 %) и полностью стерильные. В среднем наиболее низкой фертильностью отличались Восток (66 %) и А– (55 %), снижение фертильности наблюдалось и в микропопуляции Основание (75 %). В микропопуляциях Контроль, А+ и Запад средняя фертильность пыльцевых зерен составляла 84–85 %.

По литературным данным, в качестве причин снижения фертильности пыльцевых зерен разных видов растений приводят влияние промышленного загрязнения и облучения ультрафиолетом. Под воздействием этих факторов увеличивалась неоднородность популяций по данному признаку и появлялась значительная доля растений с низкофертильной пыльцой (Северюхина, Жуйкова, 2003; Третьякова, Носкова, 2004; Жуйкова и др., 2007; Кравец и др., 2008). По мнению большинства авторов, нарушение процесса нормального развития пыльцевых зерен – это ответные реакции растительного организма на воздействие неблагоприятных внешних факторов (Николаевская, 2002; Третьякова, Носкова, 2004; Новоселова, Рожкова, 2005; Hsu et al., 2003; Reyes, Simpson, 2007), особенно ярко выраженные в критические периоды развития пыльника (Круглова, 2001; Batygina, Vasilyeva, 2003).

Снижение фертильности пыльцы в отдельных микропопуляциях в окрестностях с. Верх-Уймон, по всей видимости, происходит под воздействием различных комплексов факторов, связанных с сейсмотектонической активностью этого участка.

В окрестностях с. Верх-Уймон также проведено исследование морфометрических характеристик пыльцы. Длина полярной оси в среднем изменялась от 54 до 57 мкм, экваториальный диаметр – от 62 до 65 мкм (см. таблицу). Пыльца жимолости синей в нашем исследовании была крупнее, чем указано в литературе. По данным Л.А. Куприяновой и Л.А. Алешиной (1972), длина полярной оси – 50.4 мкм, экваториальный диаметр в среднем 50.4–61.2 мкм. И.Г. Боярских (2004) отмечает у *L. caerulea* subsp. *altaica* в условиях интро-

Размеры пыльцевых зерен *L. caerulea* subsp. *altaica* в микропопуляциях в окрестностях с. Верх-Уймон

Микро-популяция	Длина полярной оси			Экваториальный диаметр		
	$x \pm s_{\bar{x}}$	C_V	Лимит	$x \pm s_{\bar{x}}$	C_V	Лимит
Контроль	56.7 ± 0.2	10	70.5–39.1	64.2 ± 0.2	9	77.4–46.5
А–	56.6 ± 0.3	9	69.1–36.4	$65.1^{**} \pm 0.3$	9	82.3–43.3
А+	57.2 ± 0.2	8	81.7–42.5	64.4 ± 0.2	8	128.2–47.1
Запад	57.1 ± 0.2	9	72.2–37.0	$64.8^* \pm 0.2$	9	82.6–41.6
Восток	57.1 ± 0.2	8	84.8–41.5	64.6 ± 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. Отличие от контроля – достоверно *t*-критерий Стьюдента.

* $P < 0.05$.

** $P < 0.01$.

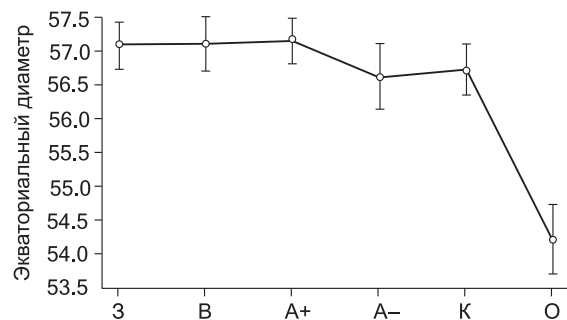
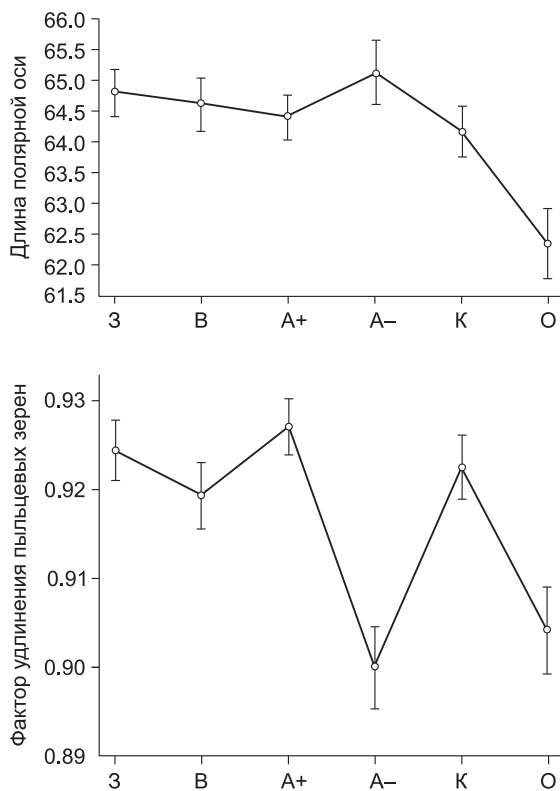


Рис. 5. Гетерогенность популяции *L. caerulea* subsp. *altaica* в окрестностях с. Верх-Уймон по морфометрическим характеристикам пыльцевых зерен.

Микропопуляции см. рис. 1. Вертикальные столбцы показывают 95%-е доверительные интервалы.

дукции в Новосибирске пыльцевые зерна диаметром 40–49 мкм.

Полученные морфометрические данные сравнивали между собой с помощью двух статистических методов: t-критерия Стьюдента и дисперсионного анализа ANOVA. С помощью t-критерия каждая из микропопуляций сравнивалась с микропопуляцией Контроль. Несмотря на то что средние значения размеров пыльцы у *L. caerulea* subsp. *altaica* разных микропопуляций были близкими, микропопуляции А– и Запад отличались от микропопуляции Контроль по длине экваториального диаметра на 1- и 5%-м уровнях значимости соответственно. Микропопуляция Основание отличалась от микропопуляции Контроль по длине полярной оси и экваториальному диаметру пыльцевых зерен на 1%-м уровне значимости (см. таблицу). В микропопуляции А+ отмечались единичные очень крупные, возможно, полиплоидные пыльцевые зерна. Пыльца микропопуляций А– и Основание отличалась от пыльцы остальных микропопуляций по фактору удлинения (рис. 5), он достоверно ниже (пыльцевые зерна более вытянутые).

С помощью дисперсионного анализа ANOVA сравнивали все исследуемые микропопуляции друг с другом. По результатам анализа установлено, что место произрастания существенно влияет на длину экваториального диаметра (критерий Фишера $F(5.3594) = 20.860$; $P = 0$), длину полярной оси ($F(5.3594) = 12.997$; $P = 0$) и на фактор удлинения ($F(5.3594) = 27.765$; $P = 0$) (см. рис. 5). Стан-

дартное значение критерия F на 1%-м уровне значимости равно 9.

Многие авторы констатируют увеличение изменчивости размеров пыльцевых зерен у разных видов растений в популяциях на загрязненных территориях и в экстремальных условиях произрастания, как правило, наблюдали тенденцию к уменьшению размеров пыльцы (Северюхина, Жуйкова, 2003; Новоселова, Рожкова, 2005; Владимирова и др., 2008). Увеличение размеров пыльцы трактуют как появление полиплоидных пыльцевых зерен (Цветова и др., 2010).

Выше отмечалось, что на участке в окрестностях с. Верх-Уймон предварительно проведены геохимические и геофизические исследования: оценка естественного радиационного фона и его вариаций, а также регистрация радоновых эманацций, выполнен радиометрический и элементный анализ почвенных и растительных образцов (Боярских и др., 2012, 2018). Однако на период проведения исследований не были получены данные по состоянию гравитационного, электромагнитного, электростатического и акустического полей, а также не оценены газовые эманацции на данном участке, аномальные проявления которых повсеместно отмечаются в зонах активных тектонических разломов. Поскольку нельзя исключить их возможного воздействия, в том числе и синергетического, на растения, мы в настоящей работе говорим только о недифференцированном влиянии комплекса факторов, связанных с геологической

неоднородностью. Показатели индукции геомагнитного поля использовались нами только для картирования зоны геологической неоднородности согласно широко распространенному в практике геологической разведки методу (Магниторазведка..., 1980).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования показали, что в различных эколого-географических условиях Горного Алтая в природных популяциях *L. caerulea* у растений формируется высокофертильная пыльца (90–100 %).

В отдельных популяциях *L. caerulea* subsp. *altaica* в зонах геологической неоднородности отмечались единичные растения со сниженной (менее 80 %) фертильностью пыльцевых зерен.

В сейсмически активной зоне сочленения Уймонской впадины и Катунского хребта на участках с контрастными геофизическими характеристиками выделено шесть микропопуляций *L. caerulea* subsp. *altaica*. Между микропопуляциями уста-

Поскольку выделенные площадки имеют сходный температурный и водный режимы, а также свойства почв, выявленные вариации морфометрических характеристик и снижение фертильности пыльцевых зерен связаны, по всей видимости, с геологической неоднородностью среды.

новлена достоверная разница по морфометрии пыльцы. В трех микропопуляциях отмечались растения с фертильностью пыльцы менее 50 % и полностью стерильные.

Снижение фертильности пыльцевых зерен, а также достоверное изменение их морфометрических характеристик в микропопуляциях *L. caerulea* subsp. *altaica* в зонах геофизических аномалий по сравнению с растениями, произрастающими в фоновых условиях, по всей вероятности, является морфофункциональным ответом на воздействие недифференцированного комплекса факторов, связанного с активными тектоническими процессами.

ЛИТЕРАТУРА

- Батыгина Т.Б.** Размножение растений / Т.Б. Батыгина, В.Е. Васильева. СПб., 2002. 232 с.
- Биологический контроль окружающей среды: генетический мониторинг** / под ред. С.А. Гераськина, Е.С. Сарapultцевой. М., 2010. 208 с.
- Боярских И.Г.** Биологические особенности представителей *Lonicera caerulea* L. s. l.: автореф. дис. ... канд. биол. наук / И.Г. Боярских. Новосибирск, 2004. 16 с.
- Боярских И.Г.** Особенности репродуктивной биологии жимолости синей *Lonicera caerulea* L. // С.-х. биология. 2017. Т. 52, № 1. С. 200–210. DOI: 10.15389/agrobiol.2017.1.200rus
- Боярских И.Г., Сысо А.И., Худяев С.А., Бакианов А.И., Колотухин С.П., Васильев В.Г., Чанкина О.В.** Особенности элементного и биохимического состава *Lonicera caerulea* L. в локальной геологически активной зоне Катунского хребта (Горный Алтай) // Геофиз. процессы и биосфера. 2012. Т. 11, № 3. С. 70–84.
- Боярских И.Г., Агатова А.Р., Куликова А.И., Бакианов А.И., Скапцов М.В., Мажейка Й.** Комплексное геолого-геофизическое и ботаническое исследование зоны тектонического сочленения Катунского хребта и Уймонской впадины (Горный Алтай) // Геофиз. процессы и биосфера. 2018. Т. 17, № 1. С. 45–76. DOI: 10.21455/GPB2018 [Boyarshikh I.G., Agatova A.R., Kulikova A.I., Bakiyanov A.I., Skaptsov M.V., Mazheika J. Comprehensive Geological-Geophysical and Botanic Study of the Tectonic Junction Zone between the Katun Ridge and Uimon Depression (Altai Mountains) // Izvestiya, Atmospheric and Oceanic Physics. 2018. V. 54, No. 8. P. 805–825. DOI: 10.1134/S0001433818080030].
- Владимирова О.С., Муратова Е.Н., Седаева М.И.** Пыльца ели сибирской, произрастающей в различных экологических условиях // Хвойные бореальной зоны. 2008. № 1–2. С. 98–102.
- Воронова О.Н., Гаврилова В.А., Толстая Т.Т., Рожкова В.Т.** Определение фертильности пыльцы у ряда диких многолетних видов и образцов подсолнечника из коллекции, произрастающей на Кубанской станции ВИР // Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2011. Т. 167. С. 145–158.
- Гусев А.И.** Карта полезных ископаемых и закономерностей их размещения (Республика Алтай) / сост. и подгот. к печати ФГУП “Горно-Алтайская ПСЭ”. М-б 1:500 000. Горно-Алтайск, 2004.
- Жолобова З.П.** Жимолость: история, состояние и перспективы культуры в Сибири / З.П. Жолобова, Г.А. Прищепина. Барнаул, 2003. 108 с.
- Жуйкова Т.В., Северюхина О.А., Безель В.С., Прушинская Н.М.** Реакция мужского гаметофита *Taraxacum officinale* s. l. на химическое загрязнение среды // Сиб. экол. журн. 2007. № 3. С. 511–516.
- Злобин Ю.А.** Реальная семенная продуктивность // Эмбриология цветковых растений: Терминология и концепции. Т. 3: Системы репродукции. СПб., 2000. С. 260–262.
- Кравец Е.А., Гродзинский Д.М., Гуца Н.И.** Влияние УФ-Б облучения на репродуктивную функцию растений *Hordeum vulgare* L. // Цитология и генетика. 2008. Т. 42, № 5. С. 9–15.
- Круглова Н.Н.** Критические фазы развития спорогенной клетки пыльника: к постановке проблемы // Цитология. 2001. Т. 43, № 3. С. 86–87.

- Куликова А.И., Боярских И.Г.** Репродуктивная способность *Lonicera caerulea* (*Caprifoliaceae*) в локальной зоне геолого-геофизической неоднородности Горного Алтая // Сиб. экол. журн. 2015. № 4. С. 608–616. DOI: 10.15372/SEJ20150412 [Kulikova A.I., Boyarskikh I.G. Reproductive Ability of *Lonicera caerulea* (*Caprifoliaceae*) in the Local Area of Geological and Geophysical Heterogeneity in the Altai Mountains // *Contemp. Probl. Ecol.* 2015. V. 8, No. 4. P. 484–492. DOI: 10.1134/S1995425515040101].
- Куприянова Л.А.** Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР / Л.А. Куприянова, Л.А. Алешина. Л., 1972. Т. 1. 82 с.
- Магниторазведка.** Справочник геофизика / под ред. В.Е. Никитского, Ю.С. Глебовского. М., 1980. 367 с.
- Мамаев С.А.** Формы внутривидовой изменчивости древесных растений / С.А. Мамаев. М., 1972. 284 с.
- Николаевская Т.С.** Влияние заморозков на репродуктивные органы ежи сборной // Бот. журн. 2002. Т. 57, № 12. С. 200–211.
- Новоселова Л.В., Рожкова Н.В.** Фертильность мужского и женского гаметофитов люцерны хмелевидной (*Fabaceae*) в связи с условиями произрастания // Вестн. Перм. ун-та. 2005. Вып. 6. С. 53–58.
- Паушева З.П.** Практикум по цитологии растений / З.П. Паушева. М., 1988. 271 с.
- Плеханова М.Н.** Рост побегов и формирование цветков у жимолости со съедобными плодами // Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. Л., 1980. Т. 67, вып. 1. С. 95–104.
- Плеханова М.Н., Вишнякова М.А.** Особенности опыления и оплодотворения жимолости подсемейства *Caeruleae* Rehd. // Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. Л., 1986. Т. 99. С. 111–115.
- Ретина Т.А.** Наблюдения над развитием цветка и цветением голубых жимолостей // Биол. науки. 1974. № 3. С. 57–62.
- Ретина Т.А.** Жизнеспособность пыльцы жимолости голубой в зависимости от сроков хранения // Бюл. ГБС. 1981. Вып. 120. С. 75–77.
- Рогожин Е.А.** Очаговые зоны сильных землетрясений Горного Алтая в голоцене / Е.А. Рогожин, С.Г. Платонова. М., 2002. 130 с.
- Санкина А.С., Жолобова З.П.** Цитологическая оценка селекционного материала по жимолости // Сиб. вестн. с.-х. науки. 1981. № 6. С. 106–108.
- Северюхина О.А., Жуйкова Т.В.** Функциональное состояние пыльцы *Taraxacum officinale* s. l. в условиях химического загрязнения среды // Материалы конф. молодых ученых “Проблемы глобальной и региональной экологии”. Екатеринбург, 2003. С. 233–241.
- Сурсо М.В.** Микроспорогенез, опыление и микрогаметогенез у *Juniperus communis* (*Cupressaceae*) // Бот. журн. 2012. Т. 97, № 2. С. 211–221.
- Третьякова И.Н., Носкова Н.Е.** Пыльца сосны обыкновенной в условиях экологического стресса // Экология. 2004. № 1. С. 26–33.
- Цветова М.И., Демочко Ю.А., Кашин А.С.** Формирование пыльцы у апомиктического вида *Pilosella officinarum* (*Asteraceae*) // Бот. журн. 2010. Т. 95, № 8. С. 1098–1106.
- Batygina T.B., Vasilyeva V.E.** Periodization of development of reproductive structures. Critical periods // *Acta Biol. Cracov. Ser. Bot.* 2003. V. 45, No. 1. P. 27–36.
- Glantz S.A.** Primer of Biostatistics / S.A. Glantz. N.Y., 2012. 320 p.
- Handy M.R.** Tectonic Faults: Agents of Change on a Dynamic Earth / M.R. Handy, G. Hirth, N. Hovius. Cambridge, 2007. 446 p.
- Hsu S.-Y., Huang Y.-Ch., Peterson P.A.** Development pattern of microspores in *Zea mays* L. // *Maydica.* 2003. V. 33, No. 2. P. 77–98.
- Janssen A.W.B., Hermsen J.G.Th.** Estimating pollen fertility in *Solanum* species and haploids // *Euphytica.* 1976. V. 25, No. 577–586. DOI: 10.1007/BF00041595
- Reyes R.D., Simpson M.G.** Preliminary investigation of pollen development of *Philydrum lanuginosum* // *Microsc. Res. Techn.* 2007. V. 36, No. 4. P. 350–352.
- Singh R.J.** Plant Cytogenetics. 2nd ed. / R.J. Singh. Boca Raton, 2003. 488 p.

Поступила в редакцию 10.06.2019 г.,
после доработки – 20.07.2019 г.,
принята к публикации 15.10.2019 г.