

На правах рукописи



Угольникова Екатерина Владимировна

ОСОБЕННОСТИ СЕМЕННОГО РАЗМНОЖЕНИЯ ВИДОВ РОДА *SALIX* L.
САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

03.02.01 – ботаника

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Пермь - 2013

Работа выполнена на кафедре методики преподавания биологии и экологии и в Учебно-научном центре «Ботанический сад» в ФГБОУ ВПО «Саратовский государственный университет имени Н.Г. Чернышевского»

Научный руководитель:

доктор биологических наук, профессор **Кашин Александр Степанович**

Официальные оппоненты:

Круглова Наталья Николаевна - доктор биологических наук, профессор, ФГБУН «Институт биологии Уфимского научного центра РАН», заместитель директора по научной работе

Колясникова Надежда Леонидовна - доктор биологических наук, профессор, ФГБОУ ВПО «Пермская государственная сельскохозяйственная академия имени академика Д.Н. Прянишникова», заведующая кафедрой ботаники, генетики, физиологии растений и биотехнологий

Ведущая организация: ФГАОУ ВПО «Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б.Н. Ельцина»

Защита состоится 19 декабря 2013 г. в 13 часов 30 минут на заседании диссертационного совета Д 212.189.02 на базе ФГБОУ ВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет», по адресу: 614990, г. Пермь, ул. Букирева, 15, зал заседаний Ученого Совета.

Адрес сайта: <http://www.psu.ru>

E-mail: shibanova7@mail.ru

Факс: 8 (342) 237-16-11

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ФГБОУ ВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет»

Автореферат разослан 15 ноября 2013 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета



Шибанова Наталья Леонидовна

Актуальность темы. Перспективы развития современного общества предусматривают интенсивное развитие биологической науки и практическое использование ее достижений, в частности, разработку и внедрение новых высокоэффективных методов селекции. Особенно интересен в этом отношении апомиксис (Savidan, 1995, 2001; Spillane et al., 2001; Albertin et al., 2010). Он открывает возможности закрепления желательных признаков у высокогетерозисных форм, ценных отдаленных гибридов, мутантов, полностью сохраняя комплекс их хозяйственно-ценных свойств. Однако основным культурным растениям в регулярной форме он не свойственен. Все это делает необходимым всестороннее теоретическое изучение сложного явления апомиксиса как в плане причин его возникновения, особенностей и стабильности наследования элементов апомиксиса, так и в плане изменчивости частоты проявления признаков апомиксиса у растений в популяциях.

Исследование апомиксиса имеет уже 150-летнюю историю (Braun, 1857; Strasburger, 1878; Winkler, 1908; Schnarf, 1929; Gustafsson, 1946, 1947; Koltunow et al., 1995; Vielle Calzada et al., 1996; Koltunow, 1998; Rodrigues, 2008). В настоящее время ведется интенсивное изучение апомиксиса с точки зрения систематики, эмбриологии, кариологии, молекулярной и популяционной генетики (Шишкинская, Юдакова, 2009; Savidan, 2000; Richards, 2003).

Однако даже вопрос о широте и степени распространения этого явления у покрытосеменных до сих пор остается открытым (Кашин и др., 2009), несмотря на достаточно многочисленные попытки составить списки апомиктичных видов, родов и семейств (Хохлов и др., 1978; Fryxell, 1957; Hanna, Bachaw, 1987; Asker, Jerling, 1992; Carman, 1995, 1997; Noyes, 2007). В списке J. Carman указано 406 апомиктичных видов 126 родов из 35 семейств. Очевидно, что этот список далек от исчерпывающего. Это красноречиво показывают результаты исследования видов семейства Asteraceae в пределах одной Саратовской области, предпринятые в последние годы. В ходе этих исследований апомиксис обнаружен у 18 видов и 7 родов, которые не отмечены в списке J. Carman (1995, 1997), что расширяет список апомиктичных родов апомиктов данного семейства на 25%, а список видов – более чем на 10% (Кашин и др., 2009).

В целом цветковые растения, и в частности род *Salix* L. (Salicaceae), изучены в отношении способов семенного воспроизводства явно недостаточно, поэтому любые исследования их системы семенного размножения заслуживают внимания. К числу признаков, косвенно указывающих на высокую вероятность апомиксиса у видов, относятся такие признаки, как широкие географические ареалы, космополитизм, сложная таксономическая дифференциация и внутривидовой полиморфизм, принадлежность к крупным семействам и родам (Хохлов, 1965). Представители рода *Salix* характеризуются именно этими признаками.

Связь работы с научными программами, темами. Работа выполнялась в рамках проектов РФФИ № 08-04-00319 и № 00-04-49376.

Цель исследования. Цель работы заключалась в выявлении способности к гаметофитному апомиксису у растений видов рода *Salix* во флоре Саратовской

области по семенной продуктивности при беспыльцевом режиме цветения и цитоэмбриологическим особенностям развития женской генеративной сферы. Для достижения цели решались следующие задачи:

1. Изучить семенную продуктивность растений видов *Salix* при различных режимах цветения (свободном опылении и беспыльцевом режиме).

2. Цитоэмбриологически исследовать структуру мегагаметофитов и семязачатков у растений видов *Salix* в отношении признаков апомиксиса.

3. Выявить способы семенного воспроизводства и особенности их реализации у растений различных видов *Salix*.

Научная новизна. Впервые с целью выявления апомиктичных форм проведено детальное исследование популяций 10 видов и 1 гибрида рода *Salix*, произрастающих на территории Саратовской области. Впервые выявлена способность к гаметофитному апомиксису у 7 видов рода. Показано, что у них имеет место существенная межвидовая, межпопуляционная и внутривидовая изменчивость частоты реализации этого способа воспроизводства и его цитоэмбриологических признаков. Показано, что для выявления способности растений видов *Salix* формировать семена апомиктичным путем необходимо неоднократное изучение данного параметра в популяциях, так как у них апомиксис проявляется не во все годы и не во всех популяциях.

Научно-практическая значимость работы. Полученные данные могут использоваться для уточнения списка и характера распространения апомиктичных видов у цветковых, для сравнительного анализа при изучении других апомиктичных видов, для расширения данных по эмбриологии ив. Материалы диссертационной работы будут полезны при разработке спецкурсов по репродуктивной биологии, эмбриологии растений, современным методам селекции, экологии видов цветковых. Модифицированная методика выявления частоты амфи- и апомиксиса в популяциях может быть использована при определении этих параметров у других представителей цветковых. Исследованные видообразцы включены в уникальную коллекцию *in situ* апомиктичных видов.

Апробация работы. Результаты исследований были доложены на II (X) Междунар. ботанич. конф. молодых ученых (Санкт-Петербург, 2012); IV Междунар. школе молодых ученых «Эмбриология, генетика и биотехнология» (Пермь, 2012); XI Междунар. научно-практич. конф. «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии» (Барнаул, 2012); IX съезде Украинского общества генетиков и селекционеров им. Н.И. Вавилова (Алушта, 2012); XIII съезде Русского ботанического общества (Тольятти, 2013.); Междунар. научно-практич. конф. молодых ученых и специалистов, посвященной 140-летию Г.К. Мейстера «Инновационное развитие АПК в России» (Саратов, 2013); XX Междунар. науч. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов» (Москва, 2013).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 15 работ, три из которых – в изданиях, рекомендованных Перечнем ВАК РФ.

Декларация личного участия автора. Автор лично провел в 2010 – 2013 гг. экспедиционные исследования по сбору материалов для изучения. Цитоэмбриологический анализ материала и исследование семенной продуктивности

популяций полностью осуществлены автором. Анализ полученных результатов проведен автором самостоятельно по плану, согласованному с научным руководителем. Доля личного участия автора в подготовке и написании совместных публикаций составляет более 50%.

Объем и структура диссертации. Диссертация состоит из введения, трех глав, заключения, выводов, списка литературы и приложения. Общий объем работы 140 страниц, содержит 15 таблиц, 17 рисунков. Список литературы включает 252 источника, в том числе 119 - на иностранных языках.

Основные положения, выносимые на защиту:

- политипический род *Salix* относится к числу высокоапомиктичных;
- высокие температуры воздуха в апреле, т.е. в период развития цветков, цветения и ранних стадий формирования семян, у растений *S. acutifolia*, *S. cinerea*, *S. vinogradovii*, *S. triandra*, *S. rosmarinifolia* способствуют более полной реализации потенциала формирования семян путем апомиксиса, в то время как оптимальные среднемесячные температуры, выпадающие на этот период, приводят к преобладанию амфимиктичного способа воспроизводства.

Содержание работы

1 ОСОБЕННОСТИ СИСТЕМЫ СЕМЕННОГО РАЗМНОЖЕНИЯ У ЦВЕТКОВЫХ (литературный обзор)

В главе дается обзор литературы о способах семенного воспроизводства цветковых растений (Петров, 1976; Поддубная–Арнольди, 1976; Мейнард Смит, 1981; Куприянов, 1989; Кашин, Шишкинская, 1999; Батыгина, 2000; Steeves, 1983), их преимуществах и недостатках (Хохлов, 1949; Мюнтцинг, 1967; Петров, 1979; Кашин, 2006; Шишкинская, Юдакова, 2009; Winkler, 1920; Gustafsson, 1946; Stebbins, 1946; Nygren, 1951; Clausen, 1954; de We, Harlan, 1970; Asker, 1979), о степени изученности цветковых в отношении присущего им способа образования семян (Сравнительная..., 1981–1990; Хохлов и др., 1978; Куприянов, 1989; Кашин и др., 2007), о закономерностях и широте распространения апомиксиса среди цветковых растений (Петров, 1979; Кашин и др., 2009; Ernst, 1918; Schnarf, 1929; Fryxell, 1957; Müntzing, 1967; Grant, 1981; Bierzychudek, 1987; Hanna, Bachaw, 1990; Asker, Jerling, 1992; Brummitt, 1992; Carman, 1995, 1997; Koltunow, Johnson, 2000), о степени изученности явления апомиксиса у видов рода *Salix* (Федорова–Саркисова, 1931; Бекетовский, 1932; Николаева, 1964; Барна, 1969; Коц, 1967; Лакшманан, 1990; Валягина–Малютина, 2004; Шамров, 2008; Камелина, 2009; Василевич, 2009; Бакулин, 2010; Машкина и др., 2010; Ikeno, 1922; Blackburn, Harrison, 1924; Nagaraj, 1952; Nakansson, 1956; Tralav, 1957; Копецкы, 1960).

2 МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования проводили в 2010-2013 гг. Изучены 19 естественных популяций 10 видов и 1 популяция межвидового гибрида рода *Salix* из различных районов Саратовской области: *S. acutifolia* (популяции № 1, 12) и *S. caspica* (№ 27) из Лысогорского р-на (Лс), *S. acutifolia* (№ 8), *S. cinerea* (№ 4) и *S.*

rosmarinifolia (№ 9) из Марксовского р-на (Мр), *S. acutifolia* из Балашовского р-на (№ 23 Блш), *S. caprea* (№ 2) и *S. triandra* (№ 6) из Красноармейского р-на (Кр), *S. caprea* из Татищевского р-на (№ 17 Тат), *S. alba* (№ 30) и *S. fragilis* (№ 31) из Татищевского и Аткарского р-на (Тат-Атк), *S. fragilis* (№ 19) и *S. rosmarinifolia* (№ 20) из Новобурасского р-на (НБ), *S. vinogradovii* (№ 5) и *S. rosmarinifolia* (№ 10) из Краснокутского р-на (КрК), *S. triandra* из Федоровского р-на (№ 28 Фед), *S. dasyclados* из Петровского р-на (№ 16 Пет), *S. viminalis* × *S. cinerea* из Саратовского р-на (№ 33 Сар). Из 16 видов рода, указанных для Саратовской области (Еленевский и др., 2008), исследованы популяции 2/3 видов.

В главе дана краткая ботаническая характеристика исследованных видов (Малютина, 1972; Скворцов, 1981; Бормотов, Нилов, 1987; Субоч, 1985, 1988; Валягина-Малютина, 2004).

Сведения о погодных условиях на протяжении вегетационных периодов 2010-2013 гг. в районах исследования любезно предоставлены метеостанцией НИИСХ Юго-Востока или взяты из архива сайта <http://www.rp5>. Среднемесячные температуры в апреле, т.е. в период развития цветков, цветения и ранних стадий формирования семян у растений видов *Salix*, в годы наблюдения синхронно изменялись по районам исследования, сходно отличаясь по конкретному году от среднемноголетней нормы (рис. 1).

Исследовали семенную продуктивность растений в популяциях при свободном опылении и беспыльцевом режиме цветения. Для обеспечения беспыльцевого режима цветения в фазу бутонизации возможность опыления и оплодотворения предотвращали с помощью механической изоляции женских соцветий, тщательно контролируя отсутствие на них пыльников. Анализ семенной продуктивности производили спустя 3-4 недели (после периода полного созре-

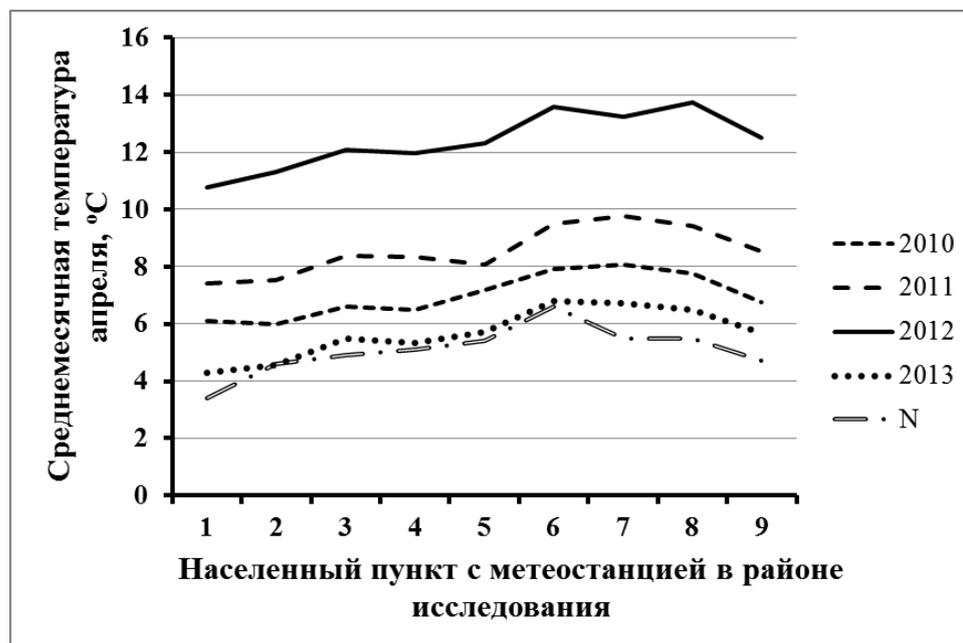


Рисунок 1. Среднемесячные температуры апреля в 2010-2013 гг. по данным метеостанций Саратовской области, по расположению близких к исследованным популяциям: 1 – Петровск; 2 – Свободный (Базарно-Карабулакский р-н); 3 – Аткарск; 4 – Октябрьский городок (Татищевский р-н); 5 – Калининск; 6 – Саратов (НИИСХ Юго-Востока); 7 – Маркс; 8 – Красный Кут; 9 – Сплавнуха (Красноармейский р-н); N – среднемноголетняя норма

вания семян). При подсчете семена разделяли на два морфологических класса по степени выполненности (выполненные и щуплые). Затем вычисляли частоту завязываемости семян, как процентное отношение числа выполненных семян к общему числу выполненных и неразвившихся семян. Частоту апомиксиса вычисляли как процентное отношение семенной продуктивности при беспыльцевом режиме цветения к семенной продуктивности при свободном опылении.

Соцветия для цитоэмбриологического анализа фиксировали за 1-3 суток до начала цветения в фиксаторе Кларка (96%-ный этанол – 3 части; ледяная уксусная кислота – 1 часть) и сохраняли до периода изучения. Исследовали в среднем 30 растений в популяции каждого вида, отбор которых осуществляли случайным образом.

Препараты зародышевых мешков готовили под стереомикроскопом Stemi 2000 (Karl Zeiss, Германия) с использованием комбинации элементов двух методик (Куприянов, 1982; Herr, 1971). При этом из завязей вычленили семязачатки, по возможности максимально удаляли слои соматических клеток. Оставшуюся центральную часть семязачатка с женским мегагаметофитом помещали на предметное стекло в каплю просветляющей жидкости и исследовали методом фазово-контрастной микроскопии под микроскопом AxioLab (Karl Zeiss, Германия) при увеличении $\times 400$. Для просветления семязачатков использовали просветляющую жидкость Герра (Herr, 1971).

О частоте цитоэмбриологических признаков апомиксиса судили по частоте встречаемости в семязачатке апоспорических инициалей или их производных, а также зародышевых мешков с признаками развития зародыша и (или) эндосперма без оплодотворения. В целом проанализировано 9665 семязачатков.

Результаты анализа статистически обработаны с помощью программного продукта Microsoft Office Excel 2007. Для каждого параметра определяли среднюю арифметическую и ошибку средней арифметической. Сравнение вариационных рядов осуществляли по критерию Стьюдента, критерию Фишера или по результатам корреляционного анализа при $P = 0.95$ (Гланц, 1999).

Микрофотографирование осуществляли с использованием видеоадаптера LA-DC58K при помощи цифровой камеры Canon Power Shot G11.

3 ОСНОВНЫЕ ПАРАМЕТРЫ СИСТЕМЫ СЕМЕННОГО РАЗМНОЖЕНИЯ У ВИДОВ *SALIX*

Семенная продуктивность при различных режимах цветения. В популяциях исследованных видов в 2010 г. при свободном цветении в основном отмечена высокая семенная продуктивность. Она находилась в диапазоне 55.6–82.7% при среднем значении 66.0%. В 2011 г. лишь в 3-х популяциях опускалась ниже 50%, в остальных - находилась в диапазоне 53.2–92.8% при среднем значении 59.0%. В 2012 г. диапазон изменчивости семенной продуктивности при свободном цветении был 9.7–87.3% при среднем значении 54.8%. В 2013 г. диапазон изменчивости был 0.0–65.2% при среднем значении 37.7% (табл. 1; рис. 2). Таким образом, на протяжении четырех лет наблюдений в популяциях видов рода в среднем имело место снижение семенной продуктивности при

свободном цветении с 70% до 40%.

Исследованные виды характеризовались существенной внутри- и межпопуляционной изменчивостью семенной продуктивности при данном режиме цветения. Так в популяции № 8 *S. acutifolia* в 2011 г. она была около 30%, в 2012 г. – около 90%, а в 2013 г. – равной 0%. Однако, не все популяции видов *Salix* демонстрировали столь широкий диапазон изменчивости. Например, в популяциях № 1 и 12 этого же вида семенная продуктивность при свободном цветении была более стабильной, варьируя в узком диапазоне (55.6–65.2% – в популяции № 1 и 64.2–86.3% – в популяции № 12). В популяции № 17 *S. caprea* диапазон внутривидовой изменчивости по трем годам наблюдения был 6.6–43.1%. В популяции № 4 *S. cinerea* семенная продуктивность при свободном цветении оставалась стабильной на протяжении двух лет наблюдений (46.3 и 48.6%, соответственно). Существенной изменчивостью характеризовались популяции № 5 *S. vinogradovii* (19.1–69.1%), № 28 *S. triandra* (11.3–85.7%), № 9 (0.0–75.2%) и № 20 (25.7–63.6%) *S. rosmarinifolia*, № 16 *S. dasyclados* (35.6–70.0%), № 31 *S. fragilis* (0.7–72.5%), № 30 *S. alba* (17.6–42.3%). Относительно стабильной в разные годы наблюдений была семенная продуктивность в популяциях № 6 *S. triandra* (85.2–92.8%), № 10 *S. rosmarinifolia* (49.1–56.4%), № 19 *S. fragilis* (49.1–62.7%), № 27 *S. caspica* (37.0–42.2%).

Подобная же картина выявлена и в отношении межпопуляционной изменчивости у видов рода *Salix* в одни и те же годы наблюдения. Например, в 2013 г. у растений *S. acutifolia* в популяции № 1 семенная продуктивность при свободном цветении отмечена на уровне 65.2%, в популяции № 8 – 0.0%, в популяции № 12 – 64.2% (табл. 1).

В условиях беспыльцевого режима семена завязались у растений 15 популяций 7 видов рода (*S. acutifolia*, *S. cinerea*, *S. fragilis*, *S. caspica*, *S. triandra*, *S. vinogradovii*, *S. rosmarinifolia*) и одной популяции межвидового гибрида *S. viminalis* × *S. cinerea* (табл. 1). При этом также имела место существенная внутри- и межпопуляционная изменчивость. Так в популяции № 8 *S. acutifolia* в 2012 г. семенная продуктивность при беспыльцевом режиме отмечена на уровне около 45% , а в остальные годы наблюдений – равнялась 0%. Интересно, что в 2012 г. у растений всех 7 указанных видов доля апомиктов в потомстве существенно возрастала (табл. 1; рис. 2). Более 10% она была в этот год у растений видов *S. acutifolia*, *S. cinerea*, *S. rosmarinifolia*, *S. fragilis*, *S. caspica* (максимальной в популяции № 8 *S. acutifolia* - 43.96%).

Очевидно, что у растений *Salix* в Саратовской области именно погодные условия апреля являются определяющими для инициации к развитию по пути мегagamетофитогенеза клеток нуцеллуса и для активации яйцеклетки к партеногенетическому развитию, так как именно в этот период у них происходит развитие цветка и формирование его основных структур, мегаспоро- и мегagamетофитогенез, а также ранний эмбрио- и эндоспермогенез. Погодные условия апреля 2010 и 2011 гг. были близкими и отличались от среднемноголетних в основном существенным дефицитом атмосферных осадков (особенно апрель 2010 г. – 37% от среднемноголетней нормы). Весна 2012 г. была поздней, при этом апрель отличался экстремально высокими температурами (7⁰С выше сред-

Таблица 1

Семенная продуктивность исследованных видов рода *Salix* Саратовской области

| № популяции | Название вида | Год исследования | Частота завязываемости семян, % | | Частота апомиксиса, % |
|-------------|--------------------------------------|------------------|---------------------------------|----------------------------------|-----------------------|
| | | | при свободном цветении | при беспыльцевом режиме цветения | |
| 1 | <i>S. acutifolia</i> Willd. | 2010 | 55.61±4.93 | 7.15±1.64 | 12.86 |
| | | 2013 | 65.19±5.56 | 0.39±0.15 | 0.60 |
| 8 | <i>S. acutifolia</i> Willd. | 2010 | - | 0 | 0 |
| | | 2011 | 26.74±7.20 | 0 | 0 |
| | | 2012 | 86.01±3.48 | 43.96±7.12 | 51.11 |
| | | 2013 | 0 | 0 | 0 |
| 12 | <i>S. acutifolia</i> Willd. | 2011 | 70.30±2.96 | 0 | 0 |
| | | 2012 | 86.27±1.59 | 9.57±3.18 | 11.09 |
| | | 2013 | 64.23±5.21 | 0.76±0.20 | 1.18 |
| 2 | <i>S. caprea</i> L. | 2010 | 82.70±3.55 | 0 | 0 |
| 17 | <i>S. caprea</i> L. | 2011 | 6.62±2.59 | 0 | 0 |
| | | 2012 | 43.13±4.55 | 0 | 0 |
| | | 2013 | 36.05±5.16 | 0 | 0 |
| 4 | <i>S. cinerea</i> L. | 2010 | - | 0 | 0 |
| | | 2011 | - | 0 | 0 |
| | | 2012 | 46.29±5.98 | 16.52±4.46 | 35.69 |
| | | 2013 | 48.59±2.11 | 0.18±0.05 | 0.37 |
| 5 | <i>S. vinogradovii</i> A. Skvorts | 2010 | 69.18±3.23 | 0 | 0 |
| | | 2011 | 60.49±6.54 | 0.67±0.27 | 1.11 |
| | | 2012 | 45.97±7.24 | 7.94±2.26 | 17.27 |
| | | 2013 | 19.09±2.76 | 0 | 0 |
| 6 | <i>S. triandra</i> L. | 2010 | - | 0 | |
| | | 2011 | 92.83±3.79 | 1.24±0.41 | 1.34 |
| | | 2012 | 85.16±4.50 | 9.95±2.62 | 11.68 |
| | | 2013 | | | |
| 28 | <i>S. triandra</i> L. | 2012 | 85.65±5.73 | 0 | 0 |
| | | 2013 | 11.32±2.78 | 0 | 0 |
| 9 | <i>S. rosmarinifolia</i> L. | 2010 | - | 0 | |
| | | 2012 | 75.17±2.64 | 6.82±2.75 | 9.07 |
| | | 2013 | 0 | 0 | 0 |
| 10 | <i>S. rosmarinifolia</i> L. | 2010 | 56.41±6.29 | 4.05±1.12 | 7.16 |
| | | 2011 | 53.25±5.32 | 0.64±0.38 | 1.20 |
| | | 2013 | 49.05±1.85 | 4.89±1.51 | 9.97 |
| 20 | <i>S. rosmarinifolia</i> L. | 2011 | 63.58±4.69 | 1.90±1.45 | 2.99 |
| | | 2012 | 34.52±7.10 | 13.61±5.21 | 32.43 |
| | | 2013 | 25.67±3.91 | 0 | 0 |
| 16 | <i>S. dasyclados</i> Wimm. | 2011 | 35.61±7.10 | 0 | 0 |
| | | 2012 | 69.85±3.34 | 0 | 0 |
| 19 | <i>S. fragilis</i> L. | 2011 | 62.74±5.30 | 0 | 0 |
| | | 2012 | 54.68±6.16 | 10.67±3.31 | 19.51 |
| | | 2013 | 49.06±3.35 | 0 | 0 |
| 31 | <i>S. fragilis</i> L. | 2012 | 0.67±0.34 | 0 | 0 |
| | | 2013 | 72.54±3.74 | 0 | 0 |
| 27 | <i>S. caspica</i> Pall. | 2012 | 36.98±6.59 | 28.12±6.51 | 76.02 |
| | | 2013 | 42.23±1.14 | 4.74±1.23 | 11.22 |
| 30 | <i>S. alba</i> L. | 2012 | 17.60±5.68 | 0 | 0 |
| | | 2013 | 42.29±3.04 | 0 | 0 |
| 33 | <i>S. viminalis</i> × <i>cinerea</i> | 2013 | 40.68±1.82 | 1.18±0.5 | 2.90 |

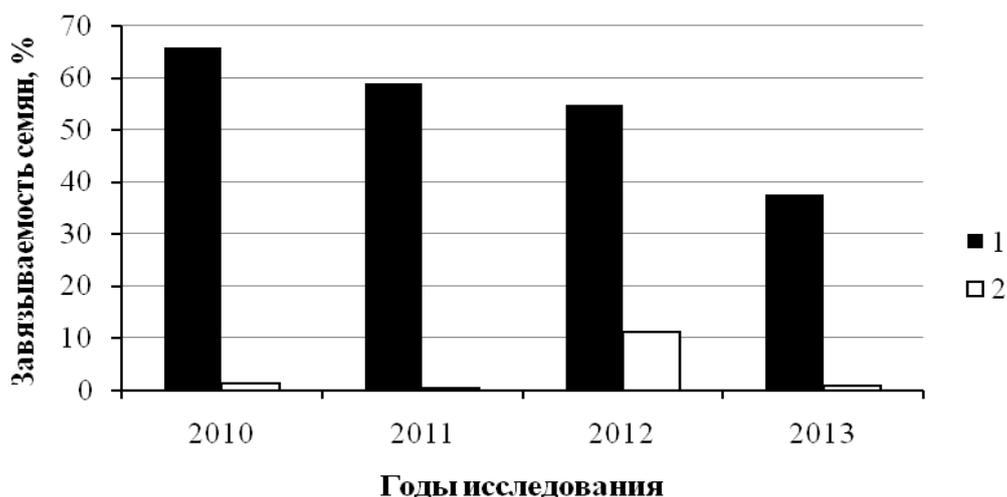


Рисунок 2. Средние значения семенной продуктивности видов рода *Salix* при двух режимах цветения в различные годы исследования.

■ – свободное цветение; □ – беспыльцевой режим цветения

немноголетней нормы) и большим количеством осадков (217% от среднемноголетней нормы). Весна 2013 г. была также поздней, в апреле среднемесячные температуры были на 3⁰С выше среднемноголетней нормы, но количество осадков составляло 84% от нормы (рис. 1). Проведенный по данным всех лет наблюдения корреляционный анализ позволил конкретизировать характер зависимости частоты апомиксиса в популяциях различных видов *Salix* от погодных условий апреля. Он показал, что между частотой апомиксиса в популяциях видов *Salix* и среднемесячной температурой апреля имеет место корреляция средней силы ($r = 0.43$) (рис. 3), в то время как между частотой апомиксиса в них и количеством осадков в апреле корреляция отсутствует ($r = -0.09$)

Из этого следует, что именно экстремально высокие температуры в период развития цветков, цветения и начальных стадий формирования семян у растений *S. acutifolia*, *S. cinerea*, *S. vinogradovii*, *S. triandra*, *S. rosmarinifolia* способствовали более полной реализации потенциала образования семян путем апомиксиса, в то время как оптимальные температуры приводили к доминированию амфимиктичного способа воспроизводства.

В случаях не формирования семян при беспыльцевом режиме цветения в соцветиях либо развитие останавливалось на стадии зрелых цветков (*S. caspica*, *S. alba*, *S. fragilis*, *S. triandra*), либо происходило формирование партенокарпических плодов (*S. acutifolia*, *S. caprea*, *S. cinerea*, *S. rosmarinifolia*, *S. vinogradovii*, *S. dasyclados*).

Ни в одной из двух популяций *S. caprea* и в популяции *S. dasyclados* за весь период исследования не имела место завязываемость семян при беспыльцевом режиме цветения, что указывает на их облигатную амфимиктичность или на неспособность к автономному апомиксису.

Результаты цитозмбриологического изучения структуры мегагаметофита и прилегающих областей семязачатка в целом подтвердили склонность к гаметофитному апомиксису растений видов *Salix*, у которых она была выявлена при изучении семенной продуктивности при беспыльцевом режиме цветения.

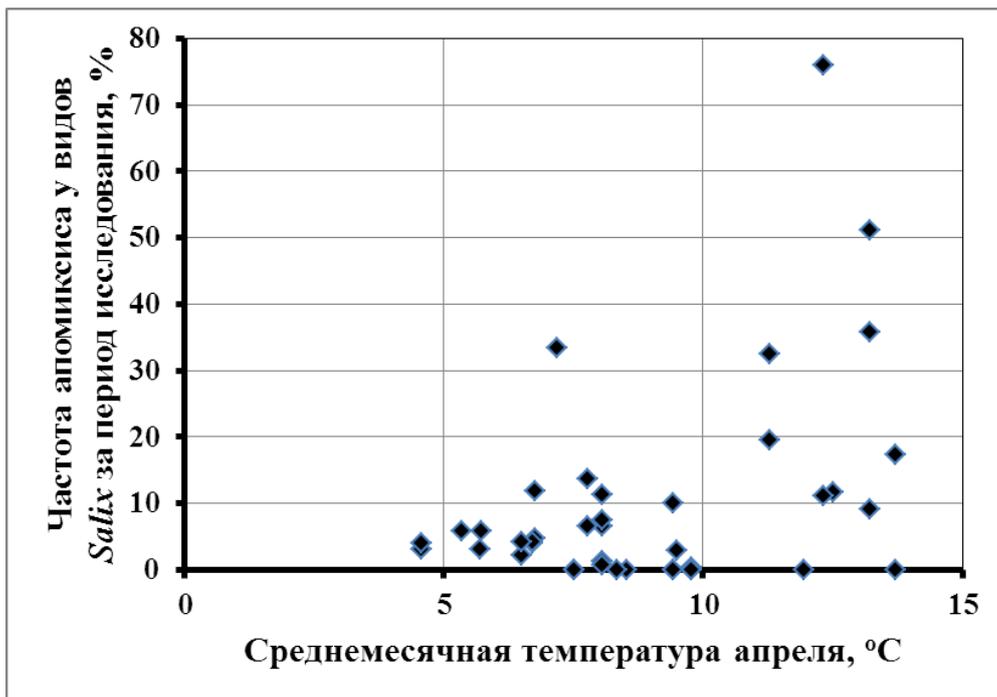


Рисунок 3. Корреляционная решетка зависимости частоты апомиксиса в популяциях видов *Salix* от среднемесячной температуры апреля

Во всех исследованных популяциях в семязачатках растений наблюдалось формирование эуспорического мегагаметофита по *Polygonum*-типу. При этом материнская клетка мегаспор претерпевала два последовательных деления мейоза с образованием тетрады мегаспор (в большинстве случаев линейной, но изредка наблюдалось Т-образное или тетраэдральное расположение клеток тетрады). В зародышевый мешок обычно развивалась халазальная мегаспора, хотя имели место и исключения. Всегда на базе одной тетрады мегаспор развивался только один зародышевый мешок. При этом остальные клетки тетрады дегенерировали. Ядро халазальной мегаспоры делилось митотически на два дочерних. Эти ядра расходились к противоположным полюсам, а в центральной части клетки образовывалась вакуоль. Ядра двухъядерного зародышевого мешка еще раз синхронно делились. 4-ядерный зародышевый мешок имел вытянутую форму, был очень узким, в своей средней части напоминая тяз; а в микропиллярном районе выступал из нуцеллуса. Конфигурация ядер была также нетипичной: два ядра у микропиле располагались поперек продольной оси, а на халазальном полюсе – вдоль продольной оси зародышевого мешка. Из него путем митотического деления каждого из ядер и последующей дифференциации формировался восьмиядерный семиклеточный зародышевый мешок. Зрелый мегагаметофит имел овально-вытянутую или веретеновидную форму, в микропиллярном районе также выступал из нуцеллуса и соприкасался с клетками интегумента. Антиподы были в количестве трех, небольшого размера, эфемерны, на поздних стадиях формирования мегагаметофита дегенерировали.

К числу цитозембриологических признаков гаметофитного апомиксиса относили присутствие в семязачатке рядом с тетрадой мегаспор или эуспорическими зародышевыми мешками апоспорических инициальных клеток, преждевременную эмбрионию и/или развитие эндосперма без оплодотворения. Апос-

порические инициали формировались чаще всего ближе к антиподальной части эуспорического зародышевого мешка, хотя наблюдались случаи нахождения этих клеток и в глубинных слоях нуцеллуса, а также вблизи центральной или микропиллярной части мегагаметофита. Они имели размеры, в десятки раз превышающие размеры соматических клеток семязачатка, содержали крупное, хорошо окрашивающееся ядро с одним ядрышком (рис. 4, 5.1). Редко в одном семязачатке отмечались не одна, а две–три таких клетки.

Аспорические инициали отмечены в семязачатках на разных стадиях развития эуспорического зародышевого мешка, либо при наличии остатков дегенерирующего эуспорического мегагаметофита (рис. 5). Самое раннее обнаружение таких клеток имело место на стадии тетрады мегаспор (рис. 4.1). Однако они обнаруживались и на всех стадиях развития мегагаметофита эуспорической природы – 1-, 2-, 4-, 8-ядерного (рис. 4.2) или нормально развитого зрелого зародышевого мешка. При этом аспорические инициали, были одноядерные. Реже наблюдали 1–2-ядерные аспорические мегагаметофиты в присутствии дегенерировавшего эуспорического зародышевого мешка (рис. 5).

Известно, что большая часть формирующихся аспорических инициальных клеток гибнет, не развиваясь в мегагаметофиты (Наумова, 2000; Grant, 1981; Nogler, 1984). Поэтому на основе результатов только цитоэмбриологических исследований нет достаточных оснований однозначно утверждать, что из аспорических инициалей в дальнейшем формируются функционально способные аспоровые зародышевые мешки. Однако, учитывая факт их формирования исключительно в семязачатках растений тех видов, у которых завязывались семена при беспыльцевом режиме цветения, и тенденцию к последующе-

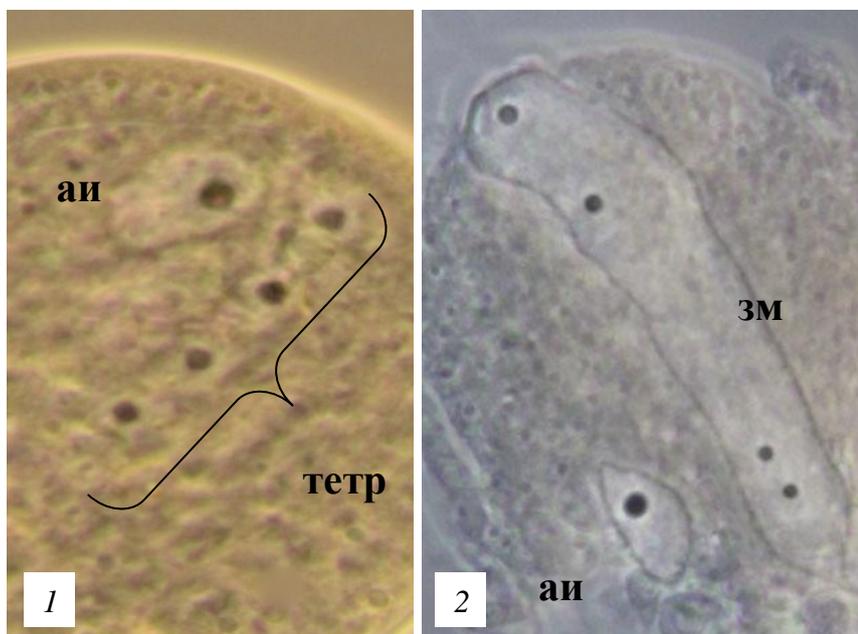


Рисунок 4. Семязачатки *Salix* с аспорическими инициалиями в присутствии тетрады мегаспор или мегагаметофита ранней стадии развития: 1 – тетрада мегаспор и аспорическая инициаль (*S. acutifolia*); 2 – четырехъядерный зародышевый мешок и аспорическая инициаль (*S. rosmarinifolia*).

зм – зародышевый мешок, аи – аспорическая инициаль, тетр – тетрада мегаспор

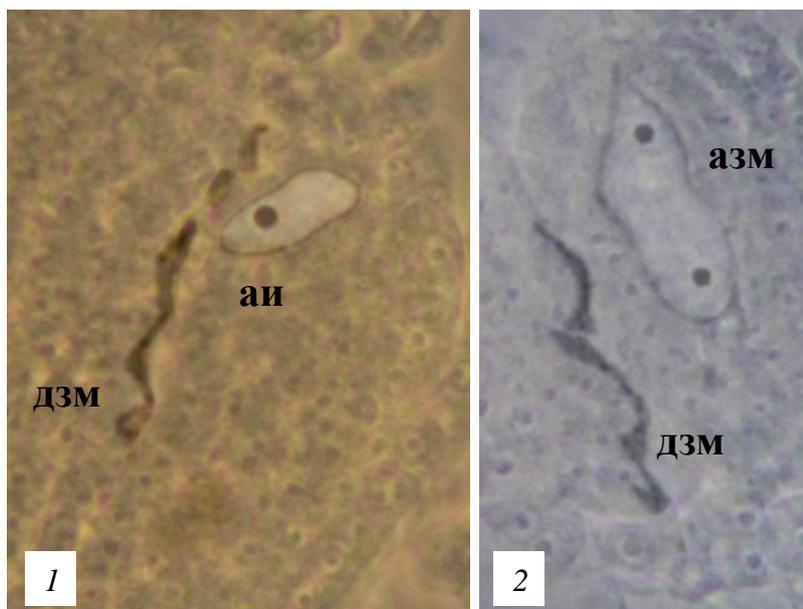


Рисунок 5. Семязачатки *Salix* с дегенерировавшими эуспорическими зародышевыми мешками: 1 – в присутствии апоспорических инициалей (*S. caprea*); 2 – в присутствии двухъядерного апоспорического зародышевого мешка (*S. caspica*).

дзм – дегенерирующий зародышевый мешок, аи – апоспорическая инициаль, азм – апоспорический зародышевый мешок

му развитию с формированием апоспорических мегагаметофитов, при условии, что на последующих стадиях продукты их развития морфологически не отличаются от соответствующих эуспорических образований, есть все основания считать их надежными маркерными признаками гаметофитного апомиксиса апоспоровой природы у исследуемых видов.

Из 9665 шт. проанализированных у растений всех исследованных популяций семязачатков основная масса мегагаметофитов в них (94.03%) была нормального строения и морфологически соответствовала Polygonum–типу, хотя их доля варьировала по популяциям в диапазоне 58–100% (табл. 2).

Дегенерировавшие мегагаметофиты в семязачатках растений исследованных видов в среднем по каждой популяции составили немногим более 1%, т.е. их дегенерация вряд ли была связана с воздействием внешней среды. Имело место два исключения. В популяции *S. alba* доля дегенерировавших мегагаметофитов составила 11.11%. Относительно высокой была доля дегенерировавших зародышевых мешков и в популяции № 1 *S. acutifolia* в 2010 г. (7.83%) при том, что в остальные годы наблюдений в этой популяции она была почти в три раза более низкой или равнялась 0 (табл. 2). На возможную причину относительно высокой доли дегенерировавших мегагаметофитов в данной популяции в 2010 г. указывает тот факт, что именно в этой популяции в семязачатках растений обнаружены с высокой частотой цитоэмбриологические признаки гаметофитного апомиксиса (более 30%). При этом более чем в 5% случаев апоспорические инициальные клетки в семязачатках отмечены в присутствии дегенерировавших на зрелой стадии эуспорических зародышевых мешков. Это косвенно указывает на то, что процессы дегенерации эуспорических мегагаметофитов в семязачатках растений связаны с конкурентными отношениями

Таблица 2

Результаты цитозембриологического изучения растений из популяций видов *Salix* Саратовской области

| № популяции | Название вида | Год исследования | ЗМ нормального строения, % | Дегенерировавшие ЗМ, % | Частота обнаружения признаков гаметофитного апомиксиса, % | | | | | |
|-------------|------------------------|------------------|----------------------------|------------------------|-----------------------------------------------------------|------------|----------------|-------------------------|-------------------------------------------------------------|-------|
| | | | | | развитие без оплодотворения | | | апоспорические инициали | дегенерировавшие зуспорические ЗМ и апоспорические инициали | всего |
| | | | | | проэмбрио | эндосперма | обеих структур | | | |
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 |
| 1 | <i>S. acutifolia</i> | 2010 | 58.72±1.72 | 7.83±0.95 | 6.05±0.80 | 1.78±0.28 | 3.91±0.98 | 16.37±2.10 | 5.34±1.22 | 33.45 |
| 12 | <i>S. acutifolia</i> | 2011 | 94.28±2.29 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 5.72±1.29 | 0.0 | 5.72 |
| | | 2012 | 92.14±2.04 | 2.96±0.67 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.76±0.11 | 2.22±0.10 | 5.36 |
| 8 | <i>S. acutifolia</i> | 2010 | 93.56±1.22 | 0.22±0.02 | 0.22±0.02 | 0.0 | 0.0 | 4.47±0.83 | 1.75±0.10 | 6.44 |
| | | 2011 | 95.94±1.25 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 4.06±1.25 | 0.0 | 4.06 |
| | | 2012 | 98.88±0.76 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.11±0.08 | 0.0 | 1.11 |
| 23 | <i>S. acutifolia</i> | 2012 | 94.64±2.01 | 3.56±0.19 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.80±0.08 | 0.0 | 1.80 |
| 2 | <i>S. caprea</i> | 2010 | 86.22±2.21 | 1.97±0.10 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 7.48±1.40 | 4.32±1.11 | 11.80 |
| 17 | <i>S. caprea</i> | 2011 | 91.66±1.33 | 3.77±1.02 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 5.34±1.75 | 0.46±0.03 | 5.80 |
| | | 2012 | 91.35±1.61 | 2.16±0.09 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 4.87±1.07 | 1.62±0.06 | 6.49 |
| 4 | <i>S. cinerea</i> | 2010 | 98.56±0.73 | 0.28±0.03 | 0.0 | 0.0 | 0.28±0.03 | 0.89±0.05 | 0.0 | 1.17 |
| | | 2011 | 95.83±1.08 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 4.17±1.08 | 0.0 | 4.17 |
| | | 2012 | 99.00±0.56 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.00±0.06 | 0.0 | 1.00 |
| 5 | <i>S. vinogradovii</i> | 2010 | 86.21±1.81 | 0.35±0.04 | 2.19±0.08 | 0.0 | 0.0 | 10.43±1.49 | 1.00±0.09 | 13.62 |
| | | 2011 | 97.39±1.27 | 0.51±0.05 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 2.11±0.21 | 0.0 | 2.11 |
| | | 2012 | 91.56±2.10 | 1.13±0.08 | 3.30±0.48 | 0.0 | 2.5±0.25 | 1.0±0.09 | 0.0 | 6.80 |
| 6 | <i>S. triandra</i> | 2010 | 95.23±0.97 | 0.0 | 0.36±0.03 | 0.0 | 0.0 | 4.41±0.97 | 0.0 | 4.77 |
| | | 2011 | 97.00±1.05 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.00±0.50 | 0.0 | 3.00 |
| | | 2012 | 96.00±1.34 | 1.5±0.08 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 2.50±0.10 | 0.0 | 2.50 |

Таблица 2 (окончание)

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 |
|----|--------------------------|------|------------|------------|-----------|-----|-----|-----------|-----------|------|
| 28 | <i>S. triandra</i> | 2012 | 98.00±0.92 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 2.00±0.92 | 0.0 | 2.00 |
| 10 | <i>S. rosmarinifolia</i> | 2010 | 93.48±2.23 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 6.09±0.60 | 0.43±0.04 | 6.52 |
| | | 2011 | 94.21±2.21 | 1.58±0.15 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 4.21±0.39 | 0.0 | 4.21 |
| 9 | <i>S. rosmarinifolia</i> | 2010 | 91.68±2.07 | 0.95±0.09 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 7.37±2.02 | 0.0 | 7.37 |
| | | 2012 | 96.25±2.31 | 0.0 | 0.50±0.05 | 0.0 | 0.0 | 1.00±0.06 | 0.0 | 1.50 |
| 20 | <i>S. rosmarinifolia</i> | 2011 | 95.99±1.20 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 4.01±1.20 | 0.0 | 4.01 |
| | | 2012 | 99.33±0.66 | 0.0 | 0.66±0.07 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.66 |
| 16 | <i>S. dasyclados</i> | 2011 | 99.64±0.36 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.36±0.36 | 0.0 | 0.36 |
| | | 2012 | 100.0±0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 |
| 19 | <i>S. fragilis</i> | 2011 | 97.02±0.74 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 2.98±0.74 | 0.0 | 2.98 |
| | | 2012 | 100.0±0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 |
| 31 | <i>S. fragilis</i> | 2012 | 100.0±0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 |
| 27 | <i>S. caspica</i> | 2012 | 94.38±1.38 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.13±0.11 | 2.50±0.12 | 5.63 |
| 30 | <i>S. alba</i> | 2012 | 88.88±3.12 | 11.11±3.12 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 |

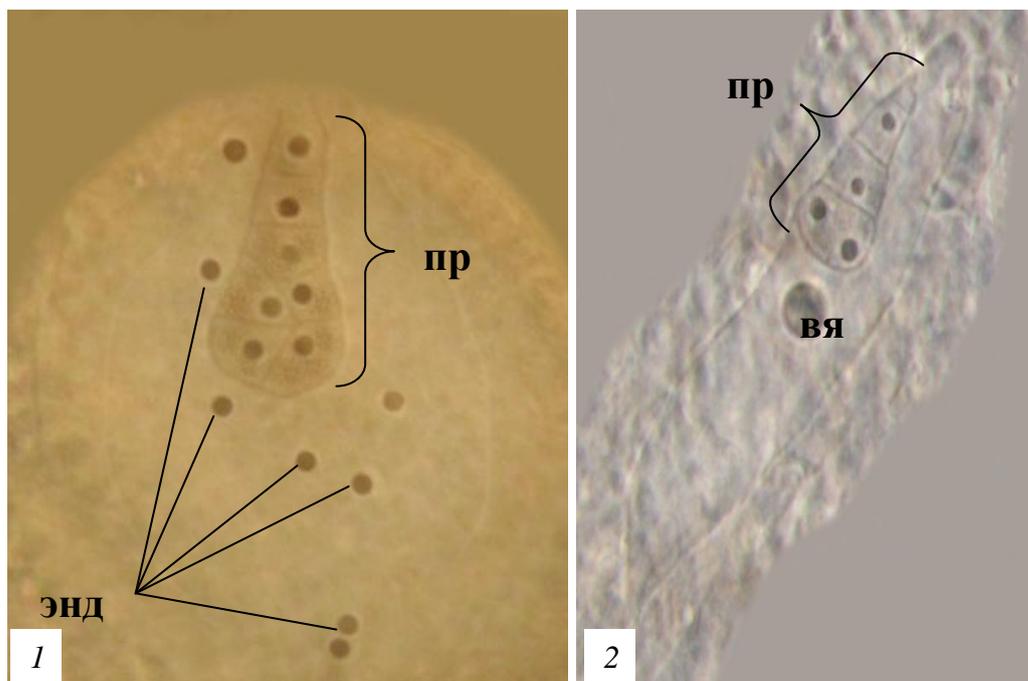


Рисунок 6. Развитие проэмбрио или эндосперма без оплодотворения: 1 – зародышевый мешок с партеногенетическим проэмбрио и ядрами эндосперма (*S. vinogradovii*); 2 – зародышевый мешок с партеногенетическим проэмбрио и интактной центральной клеткой (*S. acutifolia*).

с развивающимися апоспорическими инициалами.

Несмотря на достаточно большой процент проанализированных семязачатков, содержащих мегаспоры, ни в одном из них не отмечено признаков диплоспории, связанных с нарушениями в течение мейоза, формированием вместо тетрады диады или триады мегаспор. Признаки адвентивной эмбрионии также не обнаружены. Таким образом, исследованным видам *Salix* свойственен гаметофитный апомиксис, одним из элементов которого является апоспория.

Максимальная частота встречаемости апоспорических инициалей отмечена в 2010 г. в популяциях № 1 *S. acutifolia* (21.71%), № 2 *S. caprea* (11.80%) и № 5 *S. vinogradovii* (11.43%). В части семязачатков эти клетки обнаружены в присутствии дегенерирующих эуспорических мегагаметофитов.

Реже в анализируемых семязачатках обнаруживались такие цитоэмбриологические признаки гаметофитного апомиксиса, как преждевременная эмбриония и развитие эндосперма без оплодотворения (табл. 2; рис. 6). Максимальная доля развития проэмбрио без оплодотворения в семязачатках достигала 6.05% в популяции № 1 *S. acutifolia* в 2010 г. Кроме того, развитие яйцеклетки без оплодотворения отмечено у растений популяции № 5 *S. vinogradovii* в 2010 (2.19%) и 2012 (3.30%) гг. Преждевременная эмбриония в семязачатках других видов не обнаружена или встречалась с чрезвычайно низкой частотой. Развитие эндосперма без оплодотворения с частотой менее 2% отмечено только в популяции № 1 *S. acutifolia* в 2010 г. Развитие обеих структур (проэмбрио и эндосперма) без оплодотворения отмечено в популяциях № 1 *S. acutifolia* в 2010 г. и № 5 *S. vinogradovii* в 2012 г. (около 4% и 2.5% соответственно), а также в популяции № 4 *S. cinerea* в 2010 г. Низкая частота обнаружения признаков апозиготии в исследованном материале может быть объяснена тем, что этот при-

знак гаметофитного апомиксиса у растений методически трудно диагностировать. Активация яйцеклетки к партеногенетическому развитию или начальные стадии развития эндосперма без оплодотворения происходят на поздних стадиях развития цветка и в силу специфики фиксации материала для цитоэмбриологического анализа – до начала цветения – лишь в редких случаях семязачатки, содержащие подобные структуры, оказываются в фиксированном материале.

Максимальная частота встречаемости цитоэмбриологических признаков апомиксиса отмечена в популяции № 1 *S. acutifolia* (33.45%) в 2010 г. У растений других исследованных популяций *S. acutifolia* также обнаружены цитоэмбриологические признаки гаметофитного апомиксиса. Исходя из этого и с учетом частоты завязываемости семян при беспыльцевом режиме цветения, вид следует отнести к факультативно апомиктичным. Растения этого вида способны к автономному апомиктичному воспроизводству при формировании апоспорических мегагаметофитов и партеногенетических зародышей.

Как уже отмечалось выше, в 2010 и 2011 гг. у растений *S. acutifolia* частота апомиксиса, выявленная по семенной продуктивности при беспыльцевом режиме цветения, была существенно ниже, чем частота обнаружения цитоэмбриологических признаков апомиксиса, в то время как в 2012 г. это соотношение было обратным. Мы полагаем, что это связано с особенностями погодных условий в годы наблюдений. Наблюдавшиеся в 2012 г. экстремально высокие температуры в период развития цветков, цветения и формирования семян провоцировали более полную реализацию потенциала формирования семян путем апомиксиса у растений вида, в то время как в основном соответствующие среднесезонным нормам температуры в апреле 2010 и 2011 гг. способствовали доминированию амфимиктичного способа воспроизводства с элиминированием апоспорических инициалей и развитием зародыша и эндосперма на базе элементов эуспорических мегагаметофитов.

Выводы, сделанные выше для растений популяций *S. acutifolia*, справедливы и в отношении *S. cinerea*, *S. fragilis*, *S. caspica*, *S. triandra*, *S. vinogradovii*, *S. rosmarinifolia*, у которых обнаружены цитоэмбриологические признаки гаметофитного апомиксиса и выявлена способность формировать семена в условиях беспыльцевого режима.

У растений в популяциях *S. caprea* семенная продуктивность при беспыльцевом режиме цветения была равна 0, в то время как при цитоэмбриологическом контроле в семязачатках стабильно с частотой 5.8 – 11.8% обнаруживались клетки, подобные апоспоровым инициалам. У растений данного вида либо апоспорические инициалы не развиваются в апоспорические мегагаметофиты, либо виду свойственен псевдогамный апомиксис.

Для *S. dasyclados* и *S. alba* отмечена нулевая или близкая к 0 частота цитоэмбриологических признаков апомиксиса и нулевая частота завязываемости апомиктичных семян. Это указывает на то, что растения данных видов не воспроизводятся путем гаметофитного апомиксиса.

Способность к прорастанию семян некоторых видов рода *Salix*. Показано, что при оптимальных условиях проращивания семени, завязавшиеся при свободном опылении, характеризуются всхожестью, близкой к всхожести се-

мян, завязавшихся апомиктично (90–100%, против 73–100%) (табл. 3). Таким образом, абсолютное большинство семян видов *Salix*, завязавшихся как амфи-, так и апомиктичным путем, имеют способность к прорастанию, т.е. содержат жизнеспособные зародыши.

Видовой состав рода *Salix* L. на антропогенных местообитаниях Саратовской области в связи со склонностью к апомиксису. В последние столетия территория области подвергалась интенсивному и многофакторному антропогенному воздействию. В этих условиях на первый план выходит задача выяснения степени толерантности видов к антропогенному воздействию и способности его произрастать на таких местообитаниях (Березуцкий и др., 2012).

В антропогенных биотопах встречаются 9 (табл. 4) из 12 основных видов *Salix*, произрастающих в Саратовской области. При этом 8 видов встречаются на техногенных местообитаниях, 2 вида отмечены в искусственных лесных насаждениях, 6 видов – в пригородной зоне прудов и 1 - в городской (селитебной) зоне. В отличие от кустарниковых форм, все древесные виды рода, произрастающие в Саратовской области, встречаются в антропогенных биотопах.

Среди исследованных видов обнаружена слабая корреляция между встречаемостью на антропогенных местообитаниях и способностью к гаметофитному апомиксису (табл. 4). Растения двух видов, проявляющие способность к гаметофитному апомиксису, не отмечены на антропогенных территориях

Таблица 3

Прорастание семян некоторых видов *Salix*, завязавшихся при различных режимах цветения

| Название вида и № популяции | Всхожесть семян, завязавшихся в условиях, % | |
|----------------------------------------------|---------------------------------------------|-------------------------------|
| | свободного опыления | беспыльцевого режима цветения |
| <i>S. acutifolia</i> (1) | 90.0 | 85.0 |
| <i>S. acutifolia</i> (12) | 100.0 | 90.0 |
| <i>S. cinerea</i> (4) | 100.0 | 100.0 |
| <i>S. rosmarinifolia</i> (10) | 93.33 | 73.33 |
| <i>S. viminalis</i> × <i>S. cinerea</i> (33) | 96.67 | 83.33 |

Таблица 4

Встречаемость растений видов рода *Salix* на антропогенных местообитаниях в связи со способностью их к гаметофитному апомиксису

| № п/п | Вид рода <i>Salix</i> | Встречаемость на антропогенных местообитаниях | Способность к апомиктичному воспроизводству |
|-------|--------------------------|-----------------------------------------------|---------------------------------------------|
| 1 | <i>S. acutifolia</i> | + | + |
| 2 | <i>S. caprea</i> | + | ? |
| 3 | <i>S. cinerea</i> | + | + |
| 4 | <i>S. vinogradovii</i> | + | + |
| 5 | <i>S. triandra</i> | + | + |
| 6 | <i>S. rosmarinifolia</i> | – | + |
| 7 | <i>S. dasyclados</i> | + | – |
| 8 | <i>S. fragilis</i> | + | + |
| 9 | <i>S. caspica</i> | – | + |
| 10 | <i>S. alba</i> | + | – |

S. rosmarinifolia, *S. caspica*), в то время как растения двух видов, встречающихся на антропогенных территориях (*S. dasyclados*, *S. alba*), не проявляли способности к гаметофитному апомиксису.

ВЫВОДЫ

1. В период с 2010 по 2013 гг. в популяциях видов *Salix* в среднем имело место снижение семенной продуктивности при свободном цветении с 70% до 40%. При этом наблюдалась существенная меж- и внутривидовая изменчивость данного параметра (в диапазоне от 0 до 93%).

2. В условиях беспыльцевого режима цветения семена завязались у растений 15 популяций 7 видов рода (*S. acutifolia*, *S. cinerea*, *S. fragilis*, *S. caspica*, *S. triandra*, *S. vinogradovii*, *S. rosmarinifolia*) и одной популяции межвидового гибрида *S. viminalis* × *S. cinerea*. В популяциях всех этих видов в 2012 г. по сравнению с остальными 3-мя годами наблюдений доля апомиктов в потомстве существенно возросла.

3. В случаях не формирования семян при беспыльцевом режиме цветения в соцветиях либо развитие останавливалось на стадии зрелых цветков (*S. caspica*, *S. alba*, *S. fragilis*, *S. triandra*), либо происходило формирование партенокарпических плодов (*S. acutifolia*, *S. caprea*, *S. cinerea*, *S. rosmarinifolia*, *S. vinogradovii*, *S. dasyclados*). Однако явной корреляции между способностью к гаметофитному апомиксису и партенокарпией не обнаружено.

4. Результаты цитозембриологического изучения структуры мегагаметофита и прилегающих областей семязачатка подтвердили способность к гаметофитному апомиксису у *S. acutifolia*, *S. cinerea*, *S. fragilis*, *S. caspica*, *S. triandra*, *S. vinogradovii*, *S. rosmarinifolia*, *S. viminalis* × *S. cinerea*. Для данных видов и межвидового гибрида гаметофитный апомиксис отмечен впервые.

5. *S. acutifolia*, *S. cinerea*, *S. fragilis*, *S. caspica*, *S. triandra*, *S. vinogradovii*, *S. rosmarinifolia* свойственен автономный факультативный гаметофитный апомиксис, одним из элементов которого является апоспория, а вторым - апозиготия. Признаков диплоспорического формирования мегагаметофитов и адвентивной эмбрионии не отмечено.

6. В популяциях *S. caprea* семенная продуктивность при беспыльцевом режиме цветения была равна 0, в то время как при цитозембриологическом контроле в семязачатках стабильно с частотой 5.8 – 11.8% обнаруживались апоспорические инициалы. У растений данного вида либо апоспорические инициалы останавливаются в развитии, либо им свойственен псевдогамный апомиксис. У них отсутствует способность к автономному апомиксису.

7. Установлено, что растения видов *S. alba* и *S. dasyclados* облигатно амфимиктичны.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

* - публикации в рецензируемых научных журналах и изданиях, рекомендованных для опубликования основных научных результатов диссертаций

1. Угольникова Е.В., Кашин А.С. Исследование частоты апомиксиса у *Salix acutifolia* Willd. // Бюл. ботанич. сада. - СГУ, 2010. - Вып. 9. - С. 181-185.

2. **Угольникова Е.В.** Новые местонахождения охраняемых видов рода ива (*Salix* L.) на территории Саратовской области // Бюл. ботанич. сада. - СГУ, 2010. - Вып. 9. - С. 30-31.
3. ***Угольникова Е.В.**, Кашин А.С. Особенности семенного размножения видов рода *Salix* Саратовской области // Известия Саратовского университета. Новая серия. - 2012. - № 1. - С. 82-87.
4. **Угольникова Е.В.** К изучению распространения ивы шерстистопобеговой (*Salix dasyclados* Wimm.) на территории Саратовской области // Научные труды Национального парка «Хвалынский». - Саратов-Хвалынский: ООО Издательский центр «Наука», 2011. - Вып. 3. - С. 91-93.
5. **Угольникова Е.В.** Особенности семенного размножения некоторых видов семейства Salicaceae // Бюл. ботанич. сада. - СГУ, 2012. - Вып. 10. - С. 197-203.
6. **Угольникова Е.В.**, Кашин А.С. Распространение гаметофитного апомиксиса у представителей рода *Salix* L. в Саратовской области // Достижения і проблеми генетики, селекції та біотехнології: зб. наук. пр. - К.: Логос, 2012. - С. 181-185.
7. **Угольникова Е.В.**, Кашин А.С. Особенности биологии размножения видов рода *Salix* L. в Саратовской области // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Сборник науч. статей по материалам XI Междунар. научно-практич. конференции (28-31 авг. 2012 г., Барнаул).- Барнаул: Изд-во Жерносенко С.С., 2012. - С. 194-199.
8. **Угольникова Е.В.**, Кашин А.С. Исследование частоты апомиксиса у представителей рода ива (*Salix* L.) Саратовской области // Тезисы докладов II (X) Междунар. ботан. конф. молодых ученых в Санкт-Петербурге, 11-16 ноября 2012 г. - СПб.: Изд-во СПбГЭТУ «ЛЭТИ», 2012. - С. 80-81.
9. **Угольникова Е.В.** Апомиксис в роде ива (*Salix* L.) // Эмбриология, генетика и биотехнология: материалы IV Междунар. школы для молодых ученых «Эмбриология, генетика и биотехнология» (3-9 дек. 2012 г.). - Пермь; Ижевск: ИП Пермьяков С.А., 2012. - С. 121-126.
10. **Угольникова Е.В.** Способы семенного воспроизводства видов р. *Salix* L. Саратовской области // Сборник докладов Междунар. научно-практич. конф. молодых ученых и специалистов, посвященной 140-летию Г.К. Мейстера «Инновационное развитие АПК в России» (12-13 марта 2013). - Саратов, 2013. - С. 405-409.
11. ***Угольникова Е.В.**, Кашин А.С. Особенности репродуктивной биологии видов *Salix* L. (Salicaceae) в Саратовской области // Бот. журн., 2013. - Т. 98, № 6. - С. 723-733.
12. ***Угольникова Е.В.**, Березуцкий М.А., Кашин А.С. Видовой состав рода *Salix* L. на антропогенных местообитаниях Саратовской области // Известия Саратовского университета. Новая серия. - 2013. - № 2. - С. 85 - 88.
13. **Угольникова Е.В.** Аспория у видов рода *Salix* L. (Salicaceae) Саратовской области // Матер. XX Междунар. науч. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов» (8-14 апреля 2013 г.). - Москва, 2013. - С. 70-71.
14. **Угольникова Е.В.** Апомиксичный способ репродукции у ив // Бюл. ботанич. сада. - СГУ, 2013. - Вып. 11. - С. 192-201.
15. **Угольникова Е.В.**, Кашин А.С. Гаметофитный апомиксис у видов рода *Salix* L. // Современная ботаника в России: Труды XIII съезда РБО и конф. «Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна», г. Тольятти, 16-22 сент. 2013 г. Т. 1: Эмбриология. Структурная ботаника. Альгология. Микология. Лихенология. Бриология. Палеоботаника. Биосистематика. - Тольятти: Кассандра, 2013. - С. 27-28.