

На правах рукописи



Кайбелева Эльмира Исмаиловна

**ДИКОРАСТУЩИЕ ЗЛАКИ НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ:
СПОСОБЫ СЕМЕННОЙ РЕПРОДУКЦИИ
И ФИТОЦЕНОТИЧЕСКАЯ РОЛЬ**

1.5.9. Ботаника

Автореферат

диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург
2022

Диссертационная работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего образования «Саратовский национальный исследовательский государственный университет имени Н.Г. Чернышевского»

Научный руководитель доктор биологических наук, доцент
Юдакова Ольга Ивановна

Официальные оппоненты: **Силаева Татьяна Борисовна**
доктор биологических наук, профессор,
Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего
образования «Национальный
исследовательский Мордовский
государственный университет им.
Н.П. Огарёва», профессор кафедры

Воронова Ольга Николаевна
кандидат биологических наук,
Федеральное государственное бюджетное
учреждение науки Ботанический институт
им. В.Л. Комарова Российской академии наук,
старший научный сотрудник

Ведущая организация Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего
образования «Московский педагогический
государственный университет»

Защита диссертации состоится « 5 » октября 2022 г. в 14.00 часов на заседании диссертационного совета 24.1.002.01 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Ботаническом институте им. В.Л. Комарова Российской академии наук по адресу: 197376, г. Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2. Тел. (812) 372-54-06, факс (812) 372-54-43, адрес электронной почты: dissovet.24100201@binran.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Федерального государственного бюджетного учреждения науки Ботанического института им. В.Л. Комарова Российской академии наук,
<https://www.binran.ru/dissertatsionnyye-sovety/dissovet-01/>

Автореферат разослан « ___ » _____ 202_ г.

Учёный секретарь
диссертационного совета
кандидат биологических наук  Сизоненко Ольга Юрьевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Злаки (Poaceae Barnh.) являются одним из наиболее крупных семейств покрытосеменных растений, которое объединяет около 11000 видов 900 родов (Цвелёв, 1987). Его представители играют огромную роль в сложении растительного покрова Земли и имеют важное прикладное значение как хлебные, кормовые, газонные, декоративные и технические растения. Для эффективного введения дикорастущих злаков в культуру, использования в селекционно-генетических работах, в программах по сохранению биоразнообразия необходимо знание их репродуктивных особенностей. Наряду с половым способом семенной репродукции у дикорастущих злаков широко распространен апомиксис, который обеспечивает сохранение уникальных комбинаций материнских генов в ряду поколений, позволяет гибридам, полиплоидам и анеуплоидам размножаться семенами. Перевод культурных растений на апомиксис позволил бы закреплять гетерозис, создавать нерасщепляющиеся гибриды и фертильные полиплоидные формы (Петров, 1979; Ноглер, 1990; Asker, Jerling, 1992; Koltunow, 1998; Тырнов, 2000; Savidan, 2007). Однако создание апомиктичных сортов все еще остается заманчивой перспективой, на пути к достижению которой стоят практически полное отсутствие апомиксиса у культурных растений и слабая изученность генетической детерминации апомиксиса. В связи с этим актуально выявление апомиктичных сородичей ценных сельскохозяйственных культур с целью использования их в качестве модельных объектов для изучения генов апомиксиса и потенциальных доноров апомиксиса.

Выявление апомиктичных видов и изучение их распространения во флоре также важно для понимания эволюционного потенциала апомиксиса и направлений эволюции системы репродукции растений. Интенсивные цитоэмбриологические исследования, которые проводились с начала XX в. и до 1970-х гг., позволили диагностировать способ репродукции примерно у 20% видов покрытосеменных. Начиная с 1980-х гг. акцент в изучении апомиксиса сместился в основном на решение вопросов его генетической детерминации. Таким образом, представления о представленности апомиктичных видов во флоре, их географическом распределении (Vandel, 1925, 1940; Stebbins, 1950; Bierzychudek, 1985) и эволюционном потенциале (Stebbins, 1941; Gustafsson, 1946-1947; Козо-Полянский, 1948; Хохлов, 1946, 1970; Van Valen, 1973), по сути, сформировались на основе фрагментарных данных, полученных до 1980-х годов. Результаты современных исследований зачастую не укладываются в сложившиеся теории, а иногда и противоречат им (Hörand et al., 2011; Burgess et al., 2014; Hojsgaard et al., 2014; Кашин и др., 2015; Brožova et al., 2019). Для решения важных практических и теоретических задач необходимо проведение исследований по целенаправленному выявлению апомиктичных видов и изучению их фитоценотической роли.

Цель настоящей работы – определить представленность апомиктичных злаков во флоре Нижнего Поволжья (в пределах Саратовской области) и оценить их участие в сложении степных фитоценозов.

Задачи исследования:

1. Провести цитозембриологический анализ и диагностировать способ семенной репродукции и способ опыления у злаков флоры Саратовской области.

2. Изучить видовое разнообразие степных фитоценозов района исследования.

3. Провести сравнительный анализ фитоценозов с участием злаков с разным типом семенной репродукции.

Научная новизна: Проведено масштабное цитозембриологическое исследование дикорастущих злаков флоры Саратовской области, в ходе которого способ семенной репродукции диагностирован у растений 117 ценопопуляций 71 вида. Впервые установлен тип гаметофитного апомиксиса у трех видов злаков: *Agrostis stolonifera* L., *Bromus inermis* Leyss. и *Dactylis glomerata* L. Уточнено произрастание на территории Саратовской области *Anthoxanthum nitens* (Weber) Y.Schouten & Veldkamp. Описаны новые точки произрастания *Eragrostis minor* Host и *Scolochloa festucacea* (Willd.) Link, занесённых в Красную книгу Саратовской области. Впервые проведен сравнительный анализ фитоценотической роли половых и апомиктических видов злаков. Показано, что во флоре Нижнего Поволжья апомиктические злаки широко представлены доминантами и содоминантами степных фитоценозов.

Научно-практическая значимость: Выявленные апомиктические злаки могут использоваться как модельные объекты для изучения эмбриологических и генетических основ апомиксиса, а также как доноры генетических факторов апомиксиса. Знание способа семенной репродукции изученных дикорастущих злаков может быть использовано для разработки эффективных мер по сохранению редких и исчезающих видов, для борьбы с инвазивными видами, для разработки схем селекции кормовых и газонных трав, а также для прогнозирования состояния фитоценозов при сукцессиях. Результаты исследования включены в курс лекций дисциплин «Ботаника» и «Биология и генетика систем репродукции», реализуемых при подготовке бакалавров по направлению 06.03.01 «Биология» в Саратовском государственном университете имени Н.Г. Чернышевского.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Во флоре Саратовской области апомиктические злаки представлены 24 видами. Преобладающим типом апомиксиса у них является апоспория в сочетании с псевдогамией.

2. Апомиктические злаки участвуют в сложении большинства степных фитоценозов района исследования в качестве доминантов и содоминантов, что свидетельствует об их весомом вкладе в формирование степной растительности Нижнего Поволжья.

Декларация личного участия автора. Автором выполнен цитозембриологический анализ видообразцов злаков; сделано геоботаническое описание 20 фитоценозов и проанализирована структура 160 растительных сообществ; проведена статистическая обработка

результатов; сформулированы гипотезы и выводы; подготовлены микрофотографии. Доля личного участия в написании совместных публикаций составляет от 30 до 70%.

Методология и методы исследования. В работе использованы методы цитоэмбриологического анализа, геоботанических исследований и статистической обработки данных.

Степень достоверности. Научные положения и выводы основаны на анализе большого объёма экспериментальных данных. Их достоверность подтверждается статистической обработкой с помощью пакета компьютерных программ «STATISTIKA» и «Excel 2010».

Апробация работы. Результаты исследований доложены на: II Всеросс. науч. конф. с междунар. участием, посвященной памяти проф. А.П.Меликяна «Карпология и репродуктивная биология высших растений» (Москва, 2014); Conf. Stiintifica Inter. «Viitorul ne apartine» (Chisinau, Republica Moldova, 2014); III (XI) Междунар. бот. конф. молодых ученых (Санкт-Петербург, 2015); VI Междунар. науч. конф. молодых ученых «Presenting Academic Achievements to the World» (Саратов, 2015); Междунар. науч.-практ. конф., посвященной 128-й годовщине со дня рождения Н.И.Вавилова «Вавиловские чтения – 2015» (Саратов, 2015); V Междунар. школе для молодых ученых, посвященной памяти чл.-корр. РАН, проф. Т.Б. Батыгиной «Эмбриология, генетика, биотехнология». (Санкт-Петербург, 2016); Всеросс. науч.-практ. конф., посвященной памяти А.И. Золотухина «Биоразнообразие и антропогенная трансформация природных экосистем» (Балашов, 2016); Междунар. науч.-практ. конф. молодых ученых и специалистов «Фундаментальные основы управления селекционным процессом создания новых генотипов растений с высокими хозяйственно ценными признаками продуктивности, устойчивости к био- и абиострессорам» (Орел, 2017); IV (XII) Междунар. бот. конф. молодых учёных (Санкт-Петербург, 2018); Междунар. конф., приуроченной к 35-летию Института экологии Волжского бассейна РАН и 65-летию Куйбышевской биостанции «Экологические проблемы бассейнов крупных рек» Тольятти, 2018); Междунар. симпоз., посвященном 100-летию акад. С.С. Шварца «Экология и эволюция: новые горизонты» (Екатеринбург, 2019); IX Междунар. науч. конф. молодых ученых «Presenting Academic Achievements to the World» (Саратов, 2019); 72-й Всеросс. с междунар. участием школе-конф. молодых ученых «Биосистемы: организация, поведение, управление» (Н.Новгород, 2019); Всеросс. с междунар. участием конф., посвященной памяти Р.Е. Левиной (Ульяновск, 2019); Межд. науч.-практ. конф., посвященной 132-ой годовщине со дня рождения акад. Н.И. Вавилова (Саратов, 2019).

Публикации. По материалам исследований опубликована 21 работа, в том числе 3 статьи в журналах, рекомендованных Перечнем ВАК РФ.

Связь с государственными научными программами, участие в выполнении грантов. Работа выполнена при частичной финансовой

поддержке Минобрнауки России в рамках базовой части государственного задания №6.8789.2017/БЧ.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, пяти глав, выводов, списка литературы и двух приложений. Общий объем работы составляет 163 страницы, она содержит 18 таблиц и 25 рисунков. Список литературы включает 326 источников, в том числе 239 на иностранных языках.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Способы размножения покрытосеменных растений (обзор литературы). В литературном обзоре рассматриваются эмбриологические особенности полового и апомиктичного способов семенной репродукции растений, приводится анализ данных о распределении апомиктичных видов в системе покрытосеменных, их распространении во флоре и эволюционном потенциале.

Глава 2. Физико-географическая характеристика района исследования. В главе кратко характеризуется рельеф, климат, почвы и растительность Саратовской области.

Глава 3. Материал и методы исследования

Объектом цитоэмбриологического анализа явились растения 117 ценопопуляций 71 вида злаков, типичных для степных фитоценозов Нижнего Поволжья и экотонных участков. Из зафиксированных ацетоалкоголем (3:1) соцветий 10–15 растений каждой популяции приготавливали препараты: 1) просветленных семязачатков (Herr, 1971; Юдакова и др., 2012); 2) пыльников, окрашенных акридиновым оранжевым; 3) пыльцы, окрашенной ацетокармином (Куприянов, 1989). Их анализ осуществляли с помощью микроскопов «AxioStar Plus» и «AxioSkop 40» (C. Zeiss, Германия).

Объектом геоботанической части исследования послужили 160 степных фитоценозов из 11 административных районов Саратовской области. Видовую принадлежность злаков определяли по Н.Н. Цвелеву (1976), название вида приводили в соответствие с «The World checklist of Vascular Plants (WCVP) (<https://wcvp.science.kew.org/>), встречаемость вида указывали по «Конспекту флоры Саратовской области» (Еленевский и др., 2008) и «Растения Национального парка Хвалынский» (Конспект флоры)» (Серова, Березуцкий, 2008). Растительные сообщества описывали по стандартной методике (Юнатов, 1964; Миркин, Наумова, 2012). Обработку геоботанических описаний и интерпретацию полученных данных проводили с позиции доминантно-детерминантного подхода (Weber et al., 2000).

Глава 4. Представленность половых и апомиктичных злаков во флоре Нижнего Поволжья (в границах Саратовской области) и их участие в сложении степных фитоценозов

4.1 Диагностика способа семенной репродукции дикорастущих злаков Нижнего Поволжья

По данным А.Г. Еленевского и др. (2008) в Саратовской области злаки представлены 131 видом. При сборе материала обнаружено два вида,

отсутствующие в данной сводке: *Anthoxanthum nitens* (Weber) Y. Schouten & Veldkamp, 1812 и *Stipa borysthena* Klokov ex Prokudin, 1951. Ранее они указывались в «Конспектах флоры Саратовской области», изданных под редакцией А.А. Чигуряевой (1991), но позднее были исключены из флористических списков. В ходе сбора видообразцов в Национальном парке «Хвалынский» впервые установлено произрастание на его территории *Agrostis vinealis* Schreb. Для занесенного в Красную книгу Саратовской области *Eragrostis minor* Host описано две новые точки произрастания: 1) Воскресенский район, о. Чардымский; 2) Лысогорский район, берег р. Медведица.

Из 133 видов злаков флоры Саратовской области в результате проведенного цитозембриологического анализа способ семенной репродукции диагностирован у растений 71 вида (табл.1).

Таблица 1.

Виды злаков, у которых диагностирован способ семенной репродукции

№	Вид	Район сбора*	СП **	№	Вид	Район сбора*	СП **
1	<i>Agropyron cristatum</i> (L.) Gaertn.	Вс, Хв	П	17	<i>Catabrosa aquatica</i> (L.) P. Beauv.	БК, Вс, Хв	П
2	<i>Agropyron desertorum</i> (Fisch. ex Link) Schult.	Ср	П	18	<i>Dactylis glomerata</i> L.	Вс, Ср, Хв	А
3	<i>Agropyron fragile</i> (Roth) P.Candargy	Бл	П	19	<i>Digitaria sanguinalis</i> (L.) Scop.	Ср	П
4	<i>Agrostis gigantea</i> Roth	Ср, Хв	А	20	<i>Echinochloa crus-galli</i> (L.) P. Beauv.	Вс, Ср	П
5	<i>Agrostis stolonifera</i> L.	БК, Вс, Хв, Лс	А	21	<i>Elymus caninus</i> (L.) L.	Ср	П
6	<i>Agrostis vinealis</i> Schreb.	Хв	П	22	<i>Elymus repens</i> (L.) Gould	Хв	П
7	<i>Alopecurus geniculatus</i> L.	Ат, БК	П	23	<i>Eragrostis minor</i> Host	Вс	П
8	<i>Alopecurus pratensis</i> L.	Вс, Хв	П	24	<i>Eremopyrum orientale</i> (L.) Jaub. & Spach	Ср	П
9	<i>Anthoxanthum nitens</i> (Weber) Y.Schouten & Veldkamp	Вс	А	25	<i>Eremopyrum triticeum</i> (Gaertn.) Nevski	Ср	П
10	<i>Anthoxanthum repens</i> (Host) Veldkamp	Вс, Кр, Ср	А	26	<i>Festuca altissima</i> All.	БК, Ср, Хв	А
11	<i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) Beauv.	БК, Хв	П	27	<i>Festuca beckeri</i> (Hack.) Trautv.	Кр, Хв	А
12	<i>Bromus riparius</i> (Rehmann) Holub	БК, Вс, Хв	П	28	<i>Festuca rubra</i> L.	БК	А
13	<i>Bromus inermis</i> Leyss.	Вс, Хв	А	29	<i>Festuca rupicola</i> Heuff.	Хв	А
14	<i>Bromus squarrossus</i> L.	БК, Вс	П	30	<i>Festuca valesiaca</i> Schleich. ex Gaudin	БК, Кр, Хв, Вс	А
15	<i>Bromus tectorum</i> L.	Кр, Ср	П	31	<i>Glyceria notata</i> Chevall.	Вс, БК, Хв	П
16	<i>Calamagrostis epigejos</i> (L.) Roth	БК, Вс, Кр, Хв	П	32	<i>Helictotrichon desertorum</i> (Less.) Pilg.	Хв	П

Таблица 1. Продолжение.

№	Вид	Район сбора*	СП **	№	Вид	Район сбора*	СП **
33	<i>Hordeum brevisubulatum</i> (Haller f.) Koeler	Кр	П	53	<i>Poa compressa</i> L.	БК, Вc, Ср, Хв	А
34	<i>Hordeum jubatum</i> L.	Ср	П	54	<i>Poa nemoralis</i> L.	БК, Вc, Хв	А
35	<i>Koeleria pyramidata</i> (Lam.) P.Beauv.	Вc, Ср, Хв	А	55	<i>Poa pratensis</i> L.	БК, Вc, Хв, Ср	А
36	<i>Koeleria glauca</i> (Spreng.) DC.	БК, Кр	А	56	<i>Poa versicolor</i> Besser	Хв	П
37	<i>Koeleria macrantha</i> (Ledeb.) Schult.	Хв	П	57	<i>Puccinellia convoluta</i> (Hornem.) Fourr.	Оз	П
38	<i>Leersia oryzoides</i> (L.) Sw.	Вc	П	58	<i>Puccinellia dolicholepis</i> (V.I.Krecz.) Pavlov	Оз	П
39	<i>Leymus paboanus</i> (Claus) Pilg.	Кр	П	59	<i>Secale sylvestre</i> Host	Кр	П
40	<i>Leymus racemosus</i> (Lam.) Tzvelev	Кр	П	60	<i>Scolochloa festucacea</i> (Willd.) Link	Лс	П
41	<i>Lolium arundinaceum</i> (Schreb.) Darbysh.	Кр	П	61	<i>Setaria pumila</i> (Poir.) Roem. & Schult.	Ср	П
42	<i>Lolium giganteum</i> (L.) Darbysh.	Хв	А	62	<i>Setaria verticillata</i> (L.) P. Beauv	Ср	П
43	<i>Lolium pratense</i> (Huds) Darbysh.	Хв	А	63	<i>Setaria viridis</i> (L.) P. Beauv	Ср	П
44	<i>Melica altissima</i> L.	БК, Вc	П	64	<i>Stipa borysthenica</i> Klovov ex Prokudin	Кр	П
45	<i>Melica nutans</i> L.	БК, Хв	П	65	<i>Stipa capillata</i> L.	Хв	П
46	<i>Milium effusum</i> L.	БК, Хв	П	66	<i>Stipa dasyphylla</i> (Lindem.) Czern. ex Trautv.	Нб	П
47	<i>Phalaris arundinacea</i> L.	Лс, Хв	П	67	<i>Stipa lessingiana</i> Trin. et Rupr.	Ср	П
48	<i>Phleum phleoides</i> (L.) H. Karst.	БК, Хв	П	68	<i>Stipa pennata</i> L.	Хв	П
49	<i>Phleum pratense</i> L.	Хв	П	69	<i>Stipa sareptana</i> A.K.Becker	Оз	П
50	<i>Poa annua</i> L.	Ср	П	70	<i>Stipa tirsia</i> Steven	Лс	П
51	<i>Poa angustifolia</i> L.	БК, Вc	А	71	<i>Thinopyrum intermedium</i> (Host) Barkworth & D.R. Dewey	Хв	П
52	<i>Poa bulbosa</i> L.	Вc, Кр, Рт, Ср, Хв	А				

Примечание: *Районы сборов: Ат – Аткарский; Бл – Балашовский; БК – Базарно-Карабулакский; Вc – Воскресенский; Кр – Краснокутский; Лс – Лысогорский; Нб – Новобураский; Оз – Озинский; Рт – Ртищевский; Ср – Саратовский; Хв – Хвалынский; ** Способ репродукции: А – апомиктический; П – половой.

4.1.1 Злаки с половым способом семенной репродукции

Облигатно половой способ семенной репродукции констатировали при отсутствии эмбриологических признаков апомиксиса (Хохлов и др., 1978; Юдакова, Шишкинская, 2008) и наличии эмбриологических доказательств

осуществления мейоза и двойного оплодотворения. По результатам анализа к облигатным амфимиктам отнесен 51 вид (табл. 1).

У растений половых видов процессы гаметофитогенеза, эмбрио- и эндоспермогенеза проходили типично для злаков, без каких-либо аномалий. Исключение составила *Melica altissima*, у которой зрелые мегagamетофиты были пятиядерными и четырехклеточными из-за нехарактерной для злаков ранней дегенерации антипод (рис. 1).



Рис. 1. Дегенерация антипод по мере созревания зародышевого мешка *Melica altissima* (син – синергида; яц – яйцеклетка; ня – полярные ядра; ант – антиподы; дег ант – дегенерирующие антиподы). Масштаб: 50 мкм

4.1.2 Злаки с эмбриологическими признаками апомиксиса

Эмбриологические признаки апомиксиса зарегистрированы у 20 (28,2%) из 71 вида (табл. 1, 2).

Таблица 2.

Эмбриологические признаки апомиксиса у изученных злаков

Вид	Место сбора материала*	Количество семязачатков			Количество зародышевых мешков		
		всего, шт.	с признаками апомиксиса, %	с признаками диплоспории, %	всего, шт.	аномального строения, %**	с проэмбрио и полярными ядрами, %
<i>Agrostis gigantea</i>	Хв	87	0,0	0,0	87	0,0	27,5
	Ср	108	0,0	1,9	104	0,0	96,1
<i>A. stolonifera</i>	Хв	101	0,0	1,0	98	0,0	63,2
	Вс	112	0,0	0,0	112	0,0	51,7
	БК	89	0,0	0,0	89	0,0	46,1
	Лс	121	0,0	0,0	121	0,0	6,6
<i>Anthoxanthum repens</i>	Ср	80	25,0	0,0	105	7,6	15,2
	Вс	60	21,6	0,0	72	5,5	2,7
	Кр	71	38,0	0,0	98	3,0	1,0
<i>A. nitens</i>	Вс	68	22,0	0,0	81	1,2	0,0
<i>Bromus inermis</i>	Вс	85	35,6	0,0	115	6,1	0,0
	Хв	64	34,3	0,0	83	8,4	0,0
<i>Dactylis glomerata</i>	Вс	76	13,2	0,0	106	2,3	38,1
	Ср	120	26,6	0,0	152	1,9	9,2
	Хв	105	14,2	0,0	121	1,6	2,4

Таблица 2. Продолжение.

Вид	Место сбора материала*	Количество семязачатков			Количество зародышевых мешков		
		всего, шт.	с признаками апо-спории, %	с признаками дипло-спории, %	всего, шт.	аномального строения, %**	с проэмбрио и полярными ядрами, %
<i>Festuca altissima</i>	БК	102	12,7	0,0	106	1,8	0,0
	Ср	115	9,5	0,0	124	3,2	0,0
	ХВ	126	11,9	0,0	142	4,2	0,0
<i>F. beckeri</i>	Кр	80	8,8	0,0	87	4,5	0,0
	ХВ	78	11,5	0,0	88	5,6	0,0
<i>F. rubra</i>	БК	134	9,6	0,0	144	2,1	0,0
<i>F. rupicola</i>	ХВ	102	17,6	0,0	108	5,5	0,0
<i>F. valesiaca</i>	БК	97	16,5	0,0	117	8,5	0,0
	Вс	114	9,6	0,0	124	4,8	0,0
	Кр	87	0,0	0,0	112	7,2	0,0
	ХВ	130	1,5	0,0	152	5,9	0,0
<i>Koeleria glauca</i>	БК	60	30,0	0,0	117	8,5	0,0
	Кр	76	23,7	00,0	0,0	0,0	0,0
<i>K. piramitada</i>	Вс	65	18,5	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Lolium giganteum</i>	ХВ	98	0,0	5,1	98	9,1	0,0
<i>L. pratense</i>	ХВ	104	0,0	0,0	114	5,2	0,0
<i>Poa angustifolia</i>	Вс	86	25,5	0,0	89	6,7	60,6
	БК	63	39,6	0,0	86	10,8	80,2
<i>P. bulbosa</i>	Кр	152	57,8	0,0	134	3,7	7,4
	Рт	140	62,8	0,0	119	1,7	31,9
	ХВ	98	19,3	0,0	101	0,9	58,4
<i>P. compressa</i>	БК	78	30,7	0,0	85	4,7	32,9
	Вс	101	11,8	0,0	113	4,4	56,6
	Ср	56	5,3	0,0	59	1,7	85,7
<i>P. nemoralis</i>	БК	76	0,0	0,0	76	6,5	57,8
	Вс	68	0,0	0,0	64	3,1	31,2
	ХВ	87	0,0	0,0	87	5,7	73,5
<i>P. pratensis</i>	БК	103	7,7	0,0	111	3,6	61,2
	Вс	90	21	0,0	101	4,9	14,8
	Ср	112	21,3	0,0	117	7,6	16,2
	ХВ	95	18,9	0,0	113	4,4	51,3

Примечание: * Расшифровка сокращенных названий районов приведена в табл. 1; ** Указано количество мегаспорофитов с характерными для апомиктов аномалиями строения (с яйцеклеткоподобными синергидами, дополнительными яйцеклетками и/или полярными ядрами и др.).

В семязачатках растений *Agrostis gigantea*, *A. stolonifera*, *Lolium giganteum* и *Poa nemoralis* были обнаружены одно-, двух- и четырехъядерные зародышевые мешки, над которыми располагались остатки одной крупной дегенерировавшей клетки (рис. 2, а-в). Такие эмбриологические картины типичны для диплоспории, когда из мегаспорогенеза выпадает второе деление мейоза, и зародышевый мешок с нередуцированным числом хромосом развивается из халазальной клетки диады мегаспор. Зрелые

семязачатки содержали по одному зародышевому мешку (рис. 2, з). Восьмиядерное и семиклеточное строение сформированных мегагаметофитов указывает на диплоспорию *Taraxacum*-типа.

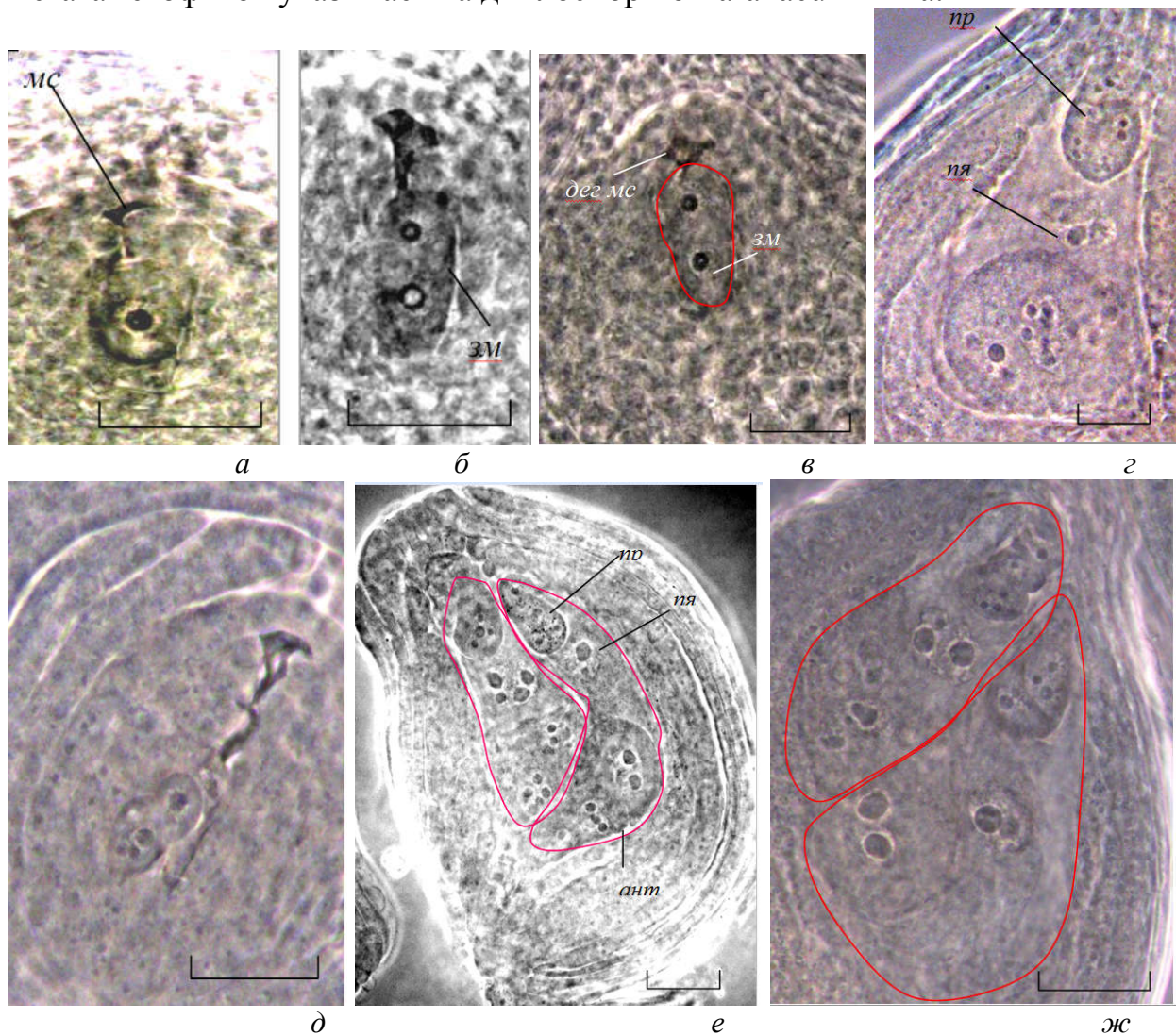


Рис. 2. Семязачатки апомиктических видов злаков:

а – диада мегаспор с дегенерирующей микропиллярной клеткой (*Lolium giganteum*); б, в – двухъядерный зародышевый мешок (ЗМ) и остатки микропиллярной клетки диады мегаспор (дег мс) (*L. giganteum*, *Agrostis gigantea*); г – зародышевый мешок с проэмбрио и интактными полярными ядрами (*A. gigantea*); д – апоспорические инициалы, расположенные рядом с халазальной клеткой тетрады мегаспор (*Poa angustifolia*); е, ж – два зародышевых мешка с проэмбрио (пр), интактными полярными ядрами (пя) и комплексом антипод (ант) (*Dactylis glomerata*; *Poa bulbosa*). Масштаб: 20 мкм

У остальных видов, указанных в таблице 2, обнаружены эмбриологические признаки апоспории, а, именно, высокая частота семязачатков с множественными (от 2 до 5) мегагаметофитами и присутствие в нуцеллусе инициальных клеток апоспорических зародышевых мешков (рис. 2, д-ж). Зрелые мегагаметофиты как единичные, так и множественные, были биполярными, содержали трехклеточный яйцевой аппарат, центральную клетку с двумя полярными ядрами и комплекс антипод (рис. 2, е, ж). Выявленные особенности позволяют констатировать у данных видов апоспорию *Hieracium*-типа.

Большинство апомиктических видов характеризовались псевдогамией. Об этом свидетельствует присутствие в неоплодотворенных зародышевых мешках проэмбрио при интактных полярных ядрах и деление ядер эндосперма только в тех мегагаметофитах, которые содержали остатки пыльцевых трубок.

У *Anthoxanthum repens* в нескольких зародышевых мешках без следов проникновения пыльцевой трубки присутствовали зиготоподобная яйцеклетка, интактные синергиды и ядерный эндосперм, что указывает на возможность развития эндосперма без оплодотворения (автономный апомиксис).

У апоспорических видов *Festuca* не обнаружено убедительных эмбриологических доказательств ни псевдогамии, ни автономного развития эндосперма. Возможно, им свойственен особый редкий тип псевдогамии, когда партеногенетическое развитие яйцеклетки начинается одновременно или после начала развития эндосперма. Этот вопрос требует более детального исследования с использованием беспыльцевого режима и других методов.

В ранее проведенных исследованиях злаков флоры Саратовской области апомиксис был диагностирован у *Lolium arundinaceum* subsp. *orientale* (Hack.) G.H.Loos (Кашин и др., 2009) и *Poa remota* Forselles (Юдакова, Шакина, 2006). Флора региона также включает ещё 2 апомиктических вида: *Digitaria eriantha* Steud. (Purcell, 1965) и *Poa palustris* L. (Zhirov, 1967; Naumova et al., 1999). Суммируя эти данные с результатами проведенного исследования, можно констатировать, что растения 24 видов злаков флоры Саратовской области способны размножаться апомиктически.

4.2 Способ опыления и энергетические затраты на опыление у половых и апомиктических злаков

Сохранение одного из двух актов оплодотворения у псевдогамных апомиктов делает их репродуктивный успех зависимым от результатов опыления, так же, как и у половых видов. Предполагается, что переход растений на апомиксис сопровождается их переходом с аллогамии на автогамию (Noirot et al., 1997; Hörandl, 2010). Важность решения этого дискуссионного вопроса обусловлена тем, что способ опыления определяет не только эффективность репродукции, но и адаптивные возможности, и эволюционные перспективы вида.

Для 10 апомиктических и 10 половых видов был проведён сравнительный анализ показателей качества пыльцы и значений *P/O* (*pollen/ovule ratio* – соотношение количества пыльцевых зёрен к количеству семязачатков), которое является косвенным индикатором типа опыления (Cruden, 1977; Шамров, 2008). У всех растений пыльца имела небольшие размеры (25-35 мкм), характерные для анемофильных аллогамов (Linder, 2000). Степень дефектности пыльцы (СДП) варьировала у половых видов от 4,0 (*Poa annua*) до 15,5% (*Brachypodium pinnatum*), у апомиктов – от 20,5 (*Anthoxanthum nitens*) до 30,0% (*Dactylis glomerata*, *Festuca valesiaca* и *Poa*

pratensis). Самое низкое значение $P/O=210$ обнаружено у *Eragrostis minor*, что позволяет отнести его к факультативным автогамам. Остальные виды имели P/O , характерное для аллогамов: факультативных (*Bromus tectorum*, *Calamagrostis epigejos*, *Elymus caninus*, *Koeleria pyramidata*, *Lolium pratense*, *Poa angustifolia*, *P. annua*, *P. bulbosa*, *P. compressa*, *P. pratensis*, *Scolochloa festucacea*) или облигатных (*Alopecurus pratensis*, *Anthoxanthum nitens*, *Brachypodium pinnatum*, *Bromus riparius*, *Dactylis glomerata*, *Festuca valesiaca*, *Glyceria fluitans*). Корреляции между способом репродукции растений и значением P/O не выявлено. Апомиктические растения остаются в группе аллогамов, даже если при определении P/O у них учитывать только количество нормальной пыльцы, исключая дефектную (рис. 3).

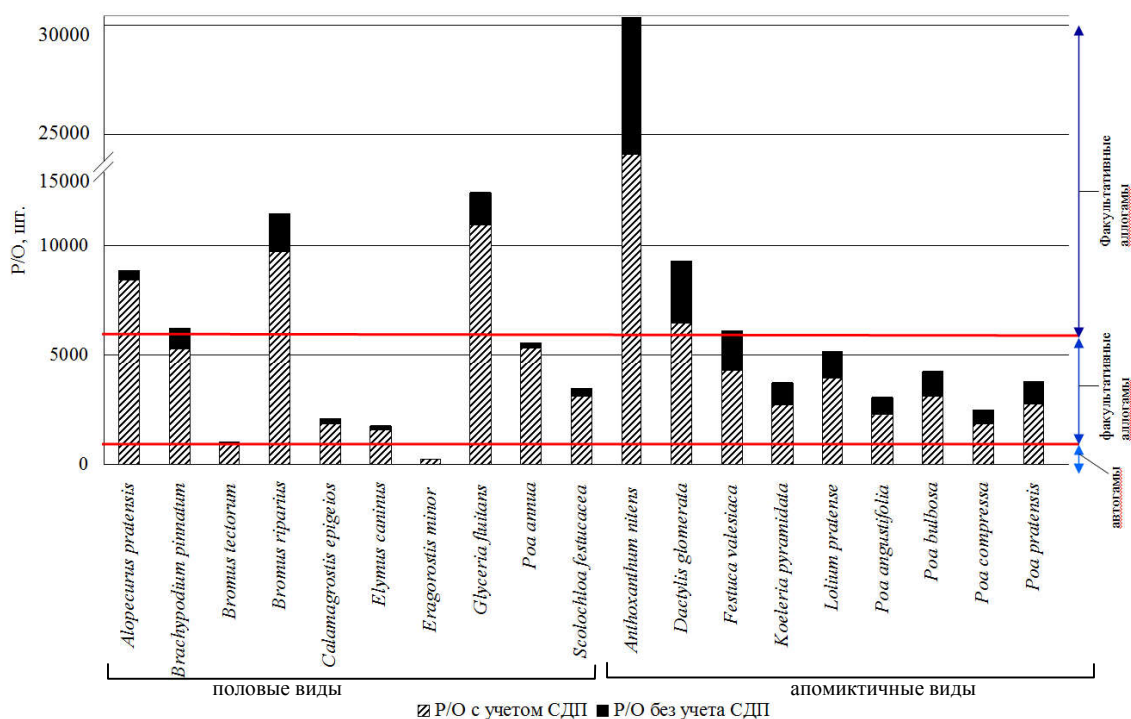


Рис. 3. Соотношение количества пыльцевых зерен к количеству семязачатков (P/O ratio) у растений половых и апомиктических видов злаков

Таким образом, при переходе на факультативный псевдогамный апомиксис злаки сохраняют способность к амфимиксису и к производству большого количества пыльцы, достаточного для реализации перекрёстного опыления. С одной стороны, это позволяет апомиктам использовать для адаптации и эволюционных преобразований рекомбинационный потенциал аллогамии, а, с другой стороны, обеспечивает возможность переноса генов апомиксиса при внутривидовых и межвидовых скрещиваниях, создавая предпосылки для гибридогенного образования новых апомиктических форм.

4.3 Участие злаков с разным типом семенной репродукции в сложении степных фитоценозов

Для определения роли апомиктических видов в сложении степных фитоценозов были изучены видовой состав и проективное покрытие 160 растительных сообществ. Установлено, что в их сложении участвует 51 вид

злаков (табл. 3). Видовое разнообразие апомиктичных злаков уступает разнообразию видов с половым способом репродукции, как в целом во флоре Саратовской области (24 и 109), так и в изученных фитоценозах (17 и 34, соответственно) (табл. 3). Тем не менее, доминанты и содоминанты в сообществах в равной степени представлены как амфимиктами, так и апомиктами. Апомиктичные виды не уступают половым по количеству фитоценозов, в которых они доминируют (48 и 64, соответственно; $F=3,09$, различия статистически не достоверны при $p=0,079$), а по количеству фитоценозов, в которых являются содоминантами, даже превосходят половые виды (46 и 22, соответственно; $F=9,88$, различия статистически достоверны при $p=0,002$) (рис. 4).

Таблица 3.

Представленность половых и апомиктичных видов злаков в изученных фитоценозах

Категория	Количество видов							
	всего		доминантов и содоминантов					
			всего		доминантов		содоминантов	
шт.	%*	шт.	%*	шт.	%*	шт.	%*	
Виды злаков	51	100,0	23	45,1	19	37,3	16	31,4
половые	34	66,7	14	27,5	12	23,5	10	19,6
апомиктичные	17	33,3	9	17,6	7	19,6	6	11,8
Критерий Фишера	10,04**, $p=0,002$		0,89 ^{ns} , $p=0,34$		1,04 ^{ns} , $p=0,31$		0,07 ^{ns} , $p=0,42$	

Примечание: *Долю растений (%) вычисляли от общего количества видов злаков, встречающихся в фитоценозах (51 шт.); **различия между показателями достоверны при $p \leq 0,01$; ^{ns} различия между показателями статистически не достоверны при $p > 0,05$.

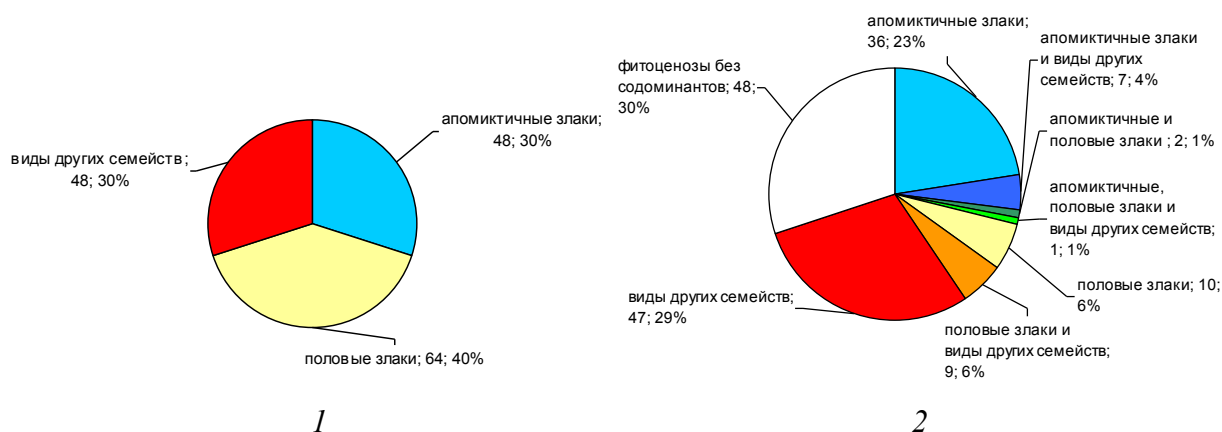


Рис. 4. Количество фитоценозов, в которых половые и апомиктичные виды злаков выступают в качестве доминантов (1) и содоминантов (2)

На дендрограмме, построенной по индексу Сёрнсена-Чекановского (рис. 5, 1), разделение на кластеры слабо выражено. Это указывает на флористическое сходство изученных растительных сообществ. Большинство фитоценозов с доминированием апомиктов объединены в две группы: в первой (А) группе доминантами и содоминантами являются *Festuca*

valesiaca, *Artemisia austriaca*, *Koeleria pyramidata*, во второй (Б) – *F. beckeri*, *A. marschalliana*, *K. glauca*. В группе А в основном сосредоточены фитоценозы Хвалынского района, где преобладают карбонатные почвы, в группе Б – фитоценозы Балашовского и Краснокутского районов с песчаными почвами. На дендрограмме, построенной по индексу Жаккара, растительные сообщества с доминированием апомиктов распределены более равномерно, и также не выделяются в отдельный кластер (рис. 5, 2).

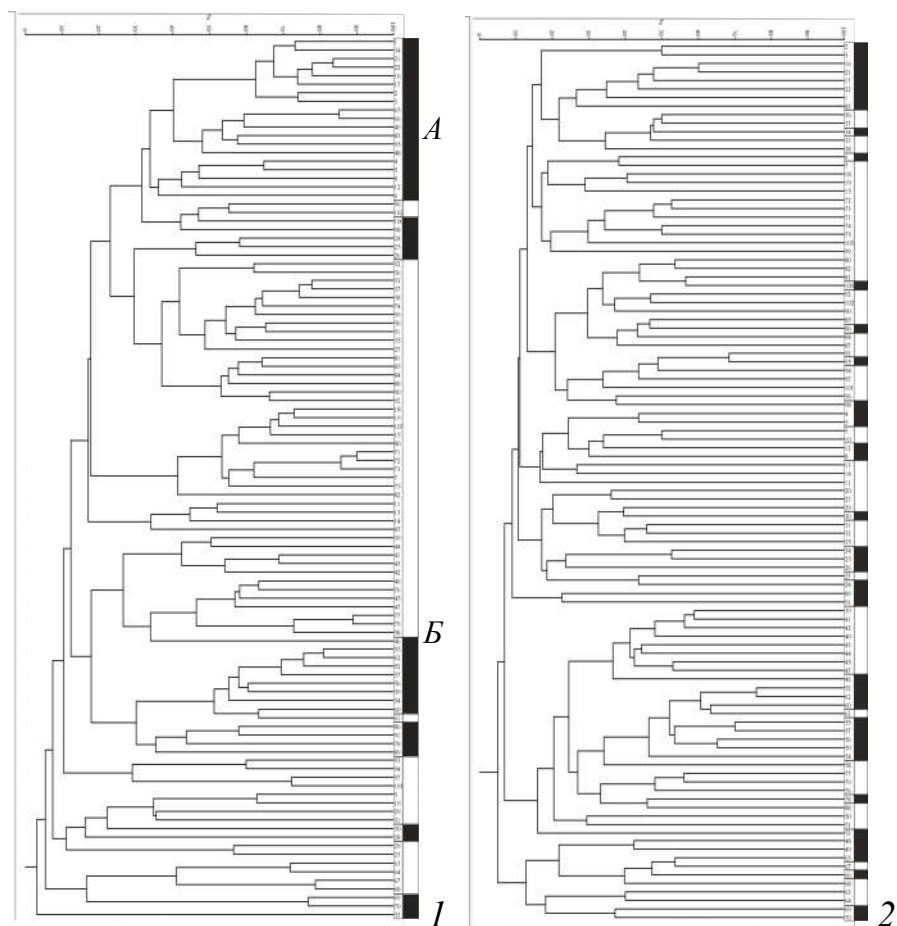


Рис. 5. Дендрограммы сходства фитоценозов на основе индекса Сёренсена-Чекановского (1) и индекса Жаккара (2) (черным выделены номера фитоценозов, в которых доминируют апомиктичные злаки)

Сравнение фитоценозов по U-критерию Манна-Уитни показало, что доминантные апомиктичные злаки отличаются от половых меньшим проективным покрытием ($U=1130,5$ при $p=0,017$), но при этом фитоценозы с доминированием апомиктов не отличаются от фитоценозов с доминированием амфимиктов по значениям индекса Шеннона ($U=1400,5$ при $p=0,42$), индекса Симпсона ($U=1516,0$ при $p=0,90$) и количеству видов в растительном сообществе ($U=1275,0$ при $p=0,12$). Отсутствие выраженных отличий между фитоценозами с доминированием апомиктов и амфимиктов по видовому богатству и выравненности указывает на то, что способ семенной репродукции не определяет фитоценотическую роль вида, она зависит от других факторов.

Глава 5. Апомиктичные злаки флоры Саратовской области и их фитоценотическая роль (обсуждение результатов)

Апомиктичные злаки флоры Саратовской области относятся к 9 родам: *Agrostis*, *Anthoxanthum*, *Bromus*, *Dactylis*, *Digitaria*, *Festuca*, *Koeleria*, *Lolium* и *Poa*. Впервые гаметофитный апомиксис выявлен у *Bromus inermis* и *Dactylis glomerata* и определен тип апомиксиса у *Agrostis stolonifera*. В 1978 г. С.С.Хохлов и соавт. внесли в список апомиктов *B. inermis* и *D. glomerata*, как виды с нерегулярным гаплоидным партеногенезом, а *A. stolonifera*, как вид, у которого апомиксис установлен экспериментально, но его тип не определен. В списке J. Carman (1997) роды *Agrostis* и *Dactylis* отсутствуют, а *Bromus* включен в перечень, как род, у представителей которого зарегистрирован не гаметофитный, а спорофитный апомиксис (нуцеллярная эмбриония). В ходе проведенного анализа установлено, что у *A. stolonifera* апомиксис реализуется в форме диплоспории Тагахасум-типа в сочетании с псевдогамией, у *B. inermis* и *D. glomerata* – апоспории Нерасеум-типа и псевдогамии.

Неоднократно отмечалось, что основное количество апомиктичных форм сосредоточено внутри высоко полиморфных родов, для которых характерна полиплоидия и гибридизация (Gustafsson, 1946-1947; Хохлов, 1970, Asker, Jerling, 1992). Апомиктичные злаки флоры Саратовской области принадлежат именно к таким родам. Исключение составляет *D. glomerata*, который относится к роду, объединяющему всего два вида. Однако ранее *D. glomerata* включали в высоко полиморфные апомиктичные роды *Koeleria* и *Festuca*. Кроме того, *D. glomerata* характеризуется значительным внутривидовым полиморфизмом, в нем выделяют 20 подвидов. Принадлежность апомиктичного вида к олиготипному роду и его значительный внутривидовой полиморфизм могут быть обусловлены тем, что род *Dactylis* – в эволюционном масштабе молодой. Возможно он «недавно» отделился от какого-либо крупного полиморфного рода, и сейчас в нем активно идут микроэволюционные процессы.

Полученные данные о представленности апомиктичных злаков во флоре Саратовской области оказались достаточно неожиданными, если рассматривать их с позиции теории географического партеногенеза, которая постулирует приуроченность апомиктов к большим высотам и/или северным широтам (Vandel, 1928, 1940; Bierzychudek, 1985; van Dijk, 2003). Согласно этой теории Саратовскую область нельзя отнести к районам, благоприятствующим для произрастания апомиктов. Она расположена в умеренной климатической зоне, в средних широтах и, главным образом, на равнине (самая высокая точка – гора Беленькая, 379 м над уровнем моря). Тем не менее, апомикты составляют среди злаков достаточно весомую долю (24 из 133 видов; 18,0%). Причем эта цифра, возможно, не является окончательной, поскольку эмбриологически изучена только половина видов злаков флоры области.

Даже самый подробный список апомиктов не способен в полной мере отразить их вклад в формирование растительного покрова. Во многом он

определяется участием видов в сложении фитоценозов. Большинство апомиктических злаков (74%) имеют статус обыкновенных и нередких для Саратовской области (рис. 6). В изученных степных фитоценозах они широко представлены доминантами и содоминантами. Доля видов-доминантов и содоминантов среди апомиктов, достоверно не отличается от таковой у амфимиктов. Апомикты не уступают половым видам по количеству фитоценозов, в которых они доминируют, а по количеству фитоценозов, в которых являются содоминантами, даже превосходят их (см. рис. 4). Все это свидетельствует о весомом вкладе апомиктических злаков в формировании степной растительности района исследования.

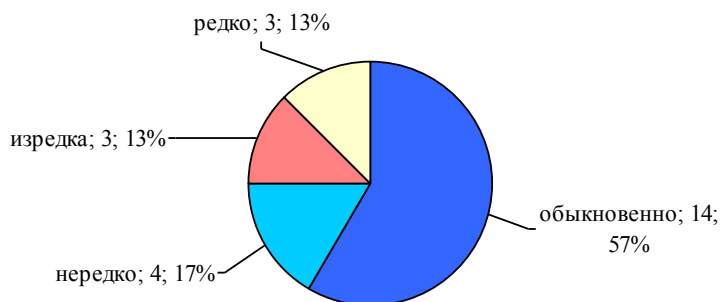


Рис. 6. Статус апомиктических видов злаков во флоре Саратовской области

Существует мнение, что апомикты характеризуются слабой конкурентной способностью, вследствие чего могут выживать только в условиях минимального давления на них со стороны других видов, т. е. в фитоценозах с небольшим видовым разнообразием и общим проективным покрытием (Van Valen, 1973). Низкую конкурентную способность апомиктов рассматривают как одну из причин географического партеногенеза. С этим предположением не согласуются результаты проведенного сравнительного анализа растительных сообществ. Практически равное количество фитоценозов с доминированием и содоминированием половых и апомиктических злаков и отсутствие достоверных отличий между ними по видовому разнообразию и выравненности (индексам Шеннона и Симпсона, количеству видов) свидетельствуют об успешной конкуренции апомиктических злаков с половыми видами. Если бы апомиксис существенно снижал конкурентную способность растения, то либо апомикты полностью отсутствовали бы среди доминантов и содоминантов растительных сообществ, либо фитоценозы с доминированием половых и апомиктических видов достоверно различались по вышеуказанным параметрам. Доминирование вида в фитоценозе определяется комплексом разных признаков, и способ репродукции здесь, судя по полученным данным, играет не такую значимую роль, какую ему нередко приписывают.

Результаты проведенного исследования позволяют констатировать, что апомиктические злаки успешно конкурируют с половыми видами, что обуславливает их весомый вклад в сложение степных фитоценозов Нижнего Поволжья.

ВЫВОДЫ

1. В результате анализа растений 117 популяций 71 вида злаков флоры Саратовской области облигатно половой способ семенной репродукции зарегистрирован у 51 (71,8%) вида. Цитоэмбриологические признаки гаметофитного апомиксиса обнаружены у 20 (28,2%) видов. Суммирование полученных данных с результатами ранее проведенных исследований позволяет констатировать, что из 133 видов злаков флоры Саратовской области растения 24 (18,0%) видов способны размножаться апомиктично. Подавляющее большинство апомиктичных злаков (74%) имеют статус обыкновенных и нередких для изученного региона.
2. Апомиктичные злаки флоры Саратовской области относятся к 9 родам: *Agrostis*, *Anthoxanthum*, *Bromus*, *Dactylis*, *Digitaria*, *Festuca*, *Koeleria*, *Lolium* и *Poa*. Преобладающим типом апомиксиса у них является апоспория Hieracium-типа в сочетании с псевдогамией. У *Agrostis gigantea*, *A. stolonifera*, *Lolium giganteum* и *Poa nemoralis* установлена диплоспория Taraxacum-типа. У *Anthoxanthum repens* зарегистрированы случаи автономного эндоспермогенеза. Впервые выявлен гаметофитный апомиксис у *A. stolonifera*, *B. inermis* и *D. glomerata*.
3. Показатели соотношения количества пыльцевых зёрен к количеству семязачатков (*P/O ratio*) у изученных апомиктичных злаков варьируют в диапазоне значений, свойственных факультативным и облигатным аллогамам (от 2490 у *Poa compressa* до 30345 у *Anthoxanthum repens*). Сохранение способности апомиктов к перекрестному опылению следует учитывать при оценке их адаптивных возможностей и эволюционных перспектив.
4. В сложении 160 исследованных степных фитоценозов участвует 51 вид злаков, среди которых преобладают облигатные амфимикты (66,7%). Вместе с тем, доминанты и содоминанты растительных сообществ в равной степени представлены половыми и апомиктичными видами (14 и 9, соответственно).
5. Количество степных фитоценозов с доминированием апомиктов статистически достоверно не отличается от количества фитоценозов с доминированием половых злаков (48 и 64, соответственно), а количество фитоценозов, в которых апомикты являются содоминантами, превышает количество растительных сообществ с содоминированием амфимиктов (46 и 22, соответственно). Растительные сообщества с доминированием половых и апомиктичных злаков не различаются по видовому богатству и выравненности.
6. Видовое разнообразие апомиктичных злаков уступает видовому разнообразию половых видов как в целом во флоре Саратовской области, так и в изученных растительных сообществах, но успешная конкуренция апомиктов с половыми видами обуславливает их весомый вклад в сложение степных фитоценозов Нижнего Поволжья.

Список опубликованных работ по теме диссертации

Статьи в изданиях, рекомендованных перечнем ВАК РФ и индексируемых в международной наукометрической базе Scopus:

1. **Кайбелева Э.И.**, Архипова Е.А., Комиссарова А.М., Юдакова О.И. Особенности репродукции коротконожки перистой *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. в условиях Саратовской области // Изв. Самар. науч. центра РАН. – 2017. – Т. 19, №2 (2). – С. 216–219. **ВАК**
2. Юдакова О.И., Шакина Т.Н., **Кайбелева Э.И.** Цитоэмбриологические особенности развития эндосперма при апомиксисе у некоторых видов рода *Poa* (Poaceae) // Бот. журн. – 2018. – Т. 103, № 7. – С. 908–918. **ВАК, Scopus**
3. **Кайбелева Э.И.**, Архипова Е.А., Юдакова О.И., Воронин М.Ю. Репродуктивная стратегия *Poa bulbosa* L. в степных сообществах Нижнего Поволжья // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология. – 2020. – Т. 20, Вып. 4. – С. 395–403. DOI: <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2020-20-4-395-403>. **ВАК**

Статьи в других изданиях:

4. Юдакова О.И., Кашин А.С., Пархоменко А.С., **Кайбелева Э.И.** Апомиксис: закономерности распространения во флоре европейской России. – Саратов: изд-во Саратов. ун-та, 2022. – 273 с.
5. Юдакова О.И., **Кайбелева Э.И.** Аспория у представителей рода *Koeleria* Pers. // Бюлл. Бот. сада Саратов. ун-та. – 2014. – Вып. 12 – С. 154–161.
6. Юдакова О.И., **Кайбелева Э.И.** Соотношение количества пыльцы и семязачатков у дикорастущих злаков с разным способом репродукции // Бюлл. Бот. сада Саратов. ун-та. – 2015. – Вып. 13 – С. 148–155.
7. **Кайбелева Э.И.**, Архипова Е.А., Юдакова О.И. К вопросу о произрастании зубровки душистой (*Hierochloë odorata* (L.) Wahl., Poaceae) в Саратовской области // Бюлл. Бот. сада Саратов. ун-та. – 2016. – Т. 14, Вып. 1. – С. 28–32.
8. **Кайбелева Э.И.**, Куренная Т.Е., Юдакова О.И. Влияние продолжительности фотопериода на проявление апомиксиса у *Poa pratensis* L. // Бюлл. Бот. сада Саратов. ун-та. – 2016. – Вып. 121. – С. 30-35.

Материалы конференций:

9. **Кайбелева Э.И.**, Юдакова О.И. Диагностика способа семенной репродукции у некоторых представителей рода *Poa* L. // Карпология и репродуктивная биология высших растений. Матер. II Всеросс. науч. конф. с междунар. участием, посвященной памяти проф. А.П.Меликяна. – М.: ООО «Астра-Полиграфия», 2014. – С. 47–48.
10. **Kaybeleva E.I.**, Yudakova O.I. Pollen-ovule ratios in cereals with different reproduction modes // Представляем научные достижения миру. Естественные науки: Матер. VI Междунар. науч. конф. молодых ученых «Presenting Academic Achievements to the World». – Саратов: изд-во Саратов. ун-та, 2015. – Вып. 6. – С. 104–109.
11. **Кайбелева Э.И.**, Юдакова О.И. Дикорастущие апомиктичные виды злаков во флоре Саратовской области // Вавиловские чтения – 2015: Сб. статей Междунар. науч.-практ. конф., посвященной 128-й годовщине со дня рождения Н.И.Вавилова. – Саратов: изд-во «Буква», 2015. – С. 118–120.
12. **Кайбелева Э.И.**, Юдакова О.И. Особенности репродукции дикорастущих злаков флоры Саратовской области // Эмбриология, генетика, биотехнология. Матер. V Междунар. школы для молодых ученых, посвященной памяти чл.-корр. РАН, проф. Т.Б. Батыгиной. – СПб: изд-во «Левша. Санкт-Петербург», 2016. – С. 92–93.
13. **Кайбелева Э.И.**, Смолькина Ю.В., Юдакова О.И. Способы семенного размножения злаков флоры Саратовской области // Биоразнообразие и антропогенная

- трансформация природных экосистем. Матер. Всеросс. науч.-практ. конф., посвященной памяти А.И. Золотухина. – Балашов, 2016. – С. 111–114.
14. **Кайбелева Э.И.**, Юдакова О.И. Разнообразие способов семенной репродукции у дикорастущих видов злаков во флоре Саратовской области // Фундаментальные основы управления селекционным процессом создания новых генотипов растений с высокими хозяйственно ценными признаками продуктивности, устойчивости к био- и абиострессорам. Матер. Междунар. научно-практ. конф. молодых ученых и специалистов. – Орел, 2017. – С. 88–93.
 15. **Кайбелева Э.И.**, Юдакова О.И., Архипова Е.А., Лысенко Т.М. Репродуктивные стратегии злаков, доминирующих в степных сообществах Саратовской области // Матер. IV (XII) Междунар. бот. конф. молодых учёных в Санкт-Петербурге. – СПб.: БИН РАН, 2018. – С. 266.
 16. Юдакова О.И., **Кайбелева Э.И.**, Архипова Е.А., Куцев Д.С. Особенности репродукции двух видов злаков, занесенных в Красную книгу Саратовской области // Экологические проблемы бассейнов крупных рек. Матер. Междунар. конф., приуроченной к 35-летию Ин-та экологии Волжского бассейна РАН и 65-летию Куйбышевской биостанции. – Тольятти, 2018. – С. 346–347.
 17. **Кайбелева Э.И.**, Юдакова О.И., Архипова Е.А., Лысенко Т.М. Репродуктивные стратегии злаков степных сообществ Саратовской области // Экология и эволюция: новые горизонты: Матер. Междунар. симпоз., посвященного 100-летию акад. С.С. Шварца. — Екатеринбург: Гуманитарный ун-т, 2019. – С. 534–536.
 18. Komissarova A.M., **Kaybeleva E.I.**, Yudakova O.I. Cytoembryological features of *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. in the conditions of the Lower Volga region // Представляем научные достижения миру. Естественные науки. Матер. IX науч. конф. молодых ученых. – Саратов: изд-во «Саратовский источник», 2019. – С. 55–60.
 19. **Кайбелева Э.И.**, Юдакова О.И., Архипова Е.А., Лысенко Т.М. Апомиктичные злаки в степных фитоценозах Саратовской области // Биосистемы: организация, поведение, управление: Матер. 72-й Всеросс. с междунар. участием школы-конф. молодых ученых. – Н.Новгород, ун-т Лобачевского, 2019. – С. 105.
 20. **Кайбелева Э.И.**, Юдакова О.И. Аспоспория у *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub // Современные проблемы морфологии и репродуктивной биологии семенных растений: Матер. Всеросс. с междунар. участием конф., посвященной памяти Р.Е. Левиной. – Ульяновск: УлГПУ, 2019. – С. 47–49.
 21. **Кайбелева Э.И.**, Юдакова О.И., Архипова Е.А., Лысенко Т.М. Апомиктичные злаки и их участие в сложении степных фитоценозов Саратовской области // Сб. статей Междунар. науч.-практ. конф., посвященной 132-ой годовщине со дня рождения акад. Н.И. Вавилова. – Саратов: Амирит, 2019. – С. 264–265.