

МИКРОСПОРОГЕНЕЗ И ОБРАЗОВАНИЕ ПЫЛЬЦЫ У ЛИСТВЕННИЦЫ СУКАЧЕВА (*LARIX SUKACZEWII* DJIL.) НА ПОСТОЯННОМ ЛЕСОСЕМЕННОМ УЧАСТКЕ СЕМИЛУКСКОГО ЛЕСОПИТОМНИКА

Е.Е. Кулаков¹, А.И. Сиволапов²

¹ФБУ «Рослесозащита» — «ЦЗЛ Воронежской области», 394000, г. Воронеж, ул. Ломоносова, д. 105

²ФГБОУ ВО «Воронежский государственный лесотехнический университет им. Г.Ф. Морозова», 394000, г. Воронеж, ул. Тимирязева, д. 8

evgenyukulakov@yandex.ru

Рассмотрено формирование мужских и женских генеративных почек у лиственницы Сукачева в условиях Воронежа во второй декаде августа. Проанализировано поведение хромосом в мета-, ана- и телофазе первого и второго деления мейоза. В каждой фазе учтено по 150–200 микроспороцитов. По результатам проведенных исследований выявлено, что микроспорогенез лиственницы протекал асинхронно. Значительная доля нарушений приходится на отставания хромосом и образование мостов, формирование гексады, выбросы хромосом за пределы веретена деления. Дана оценка жизнеспособности пыльцы лиственницы Сукачева — высокая. Незначительное количество нарушений в процессе мейотических делений и формирования гаметофитов не привели к образованию значительного количества стерильной пыльцы. Средний размер пыльцы изменяется в пределах 82,18–86,4 мкм. Пыльца имеет шаровидную форму.

Ключевые слова: цитогенетический механизм микроспорогенеза у лиственницы на постоянном лесосеменном участке, жизнеспособность пыльцы, мейотические нарушения

Ссылка для цитирования: Кулаков Е.Е., Сиволапов А.И. Микроспорогенез и образование пыльцы у лиственницы Сукачева (*Larix Sukaczewii* Djil.) на постоянном лесосеменном участке Семилукского лесопитомника // Лесной вестник / Forestry Bulletin, 2021. Т. 25. № 3. С. 42–48. DOI: 10.18698/2542-1468-2021-3-42-48

В лесостепи Воронежской области лиственница является интродуцентом. Отобранные экотипы в географических культурах, заложенных Р.И. Дерюжкиным под руководством М.М. Вересина, можно использовать при создании лесосеменных плантаций и участков. Л.И. Милютин [1] отмечает недостаточно тесную связь генетики с практической селекцией и семеноводством, поэтому основная задача нашего исследования состояла в изучении всхожести семян на основании анализа мейоза при микроспорогенезе у лиственницы Сукачева на постоянном лесосеменном участке (ПЛСУ) в Семилукском лесопитомнике.

Мейоз лиственницы в разные годы изучали Сах Н.Л., М.В. Круклис, А.К. Буторина [9–11]. В 1970-е гг. значительный вклад в цитологию видов лиственницы внесла М.В. Круклис, изучившая кариотипы и мейоз лиственниц сибирской, Гмелина и Чекановского [2–3]. Цитологические особенности гетерозисной лиственницы в географических культурах под Воронежем изучены А.К. Буториной и др. [4]. Оценена частота встречаемости добавочных хромосом у лиственниц Гмелина, Сукачева, сибирской [5–8].

Морфология мейоза определяется взаимодействием генотипов, структурой хромосом и условиями окружающей среды. Мейоз по мнению большинства исследователей, является наиболее чувствительной стадией жизненного цикла семенных растений. Саженьцы, выращенные на

участках естественного ареала, при произрастании в географических культурах, подвергаются воздействию экологических и антропогенных факторов, которые могут спровоцировать аномалии роста и в целом развития, чем увеличат внутривидовую дифференциацию и снижат продуктивность. Ход репродукционного деления у семейства *Pinaceae* относится к объективным критериям, отражая состояние древесного организма и его способность к половой репродукции.

По мнению некоторых авторов, сроки прохождения мейоза у лиственницы зависят от природно-климатических условий и индивидуальных характеристик отдельных особей [5, 6, 12]. Как правило, мейоз начинается осенью и заканчивается весной. В начале октября, превращаясь в материнские клетки пыльцы, клетки археспория обособляются, и в конце октября вступают в профазу I мейоза.

На стадии диплотены микроспороциты лиственницы зимуют, а уже в марте — апреле следующего года мейоз завершается, формируются зрелые пыльцевые зерна.

В ходе исследования редуccionного деления трех видов лиственницы, произрастающих в пределах Швеции, было установлено завершение процессов редуccionного деления осенью и зимовки микроспор на стадии тетрад у лиственниц даурской и сибирской [13].

Цель работы

Цель работы — изучение мейоза при микроспорогенезе лиственницы Сукачева на постоянном лесосеменном участке в Семилукском лесопитомнике Воронежской обл. и оценка влияния нарушений мейоза на всхожесть семян в лабораторных условиях.

Материал и методы

Материалом для исследований послужили мужские генеративные почки (шишечки) отобранных деревьев лиственницы Сукачева на высоте 2...3 м с ПЛСУ (рис. 1). Генеративные почки фиксировали, по Карнуа, ацетоалкоголем (1:3). Образцы выдерживали в течение суток. На хранение переводили в 70%-й спирт. В качестве красителя использовали ацетогематоксилин. Генеративные почки обрабатывали раствором 45%-й уксусной кислоты в течение 15...20 мин. После

этого материал обрабатывали красителем в течение 2...3 ч., затем отмывали дистиллированной водой несколько раз. Микропрепараты готовили путем заливки окрашенного, и затем отмытого от избыточного красителя материала в капле смеси Гойера. Просмотр микропрепаратов проводили на микроскопах МБИ-6 и МБИ-15.

Для каждого микропрепарата подсчитывали число делящихся микроспороцитов на разных стадиях мейоза, отмечали частоту и типы нарушений.

Жизнеспособность пыльцы определяли методом, основанным на йодной реакции на крахмал. Пыльцевые зерна, частично и полностью окрашенные нами были отнесены к жизнеспособным. Неокрашенные зерна показывали свою нежизнеспособность. Микропрепараты изучали с помощью микроскопа Levenhuk 850В через бинокуляр. Размеры пыльцы определяли по диаметру пыльцевого зерна. Проанализировали около 500 пыльцевых зерен с каждой точки сбора.

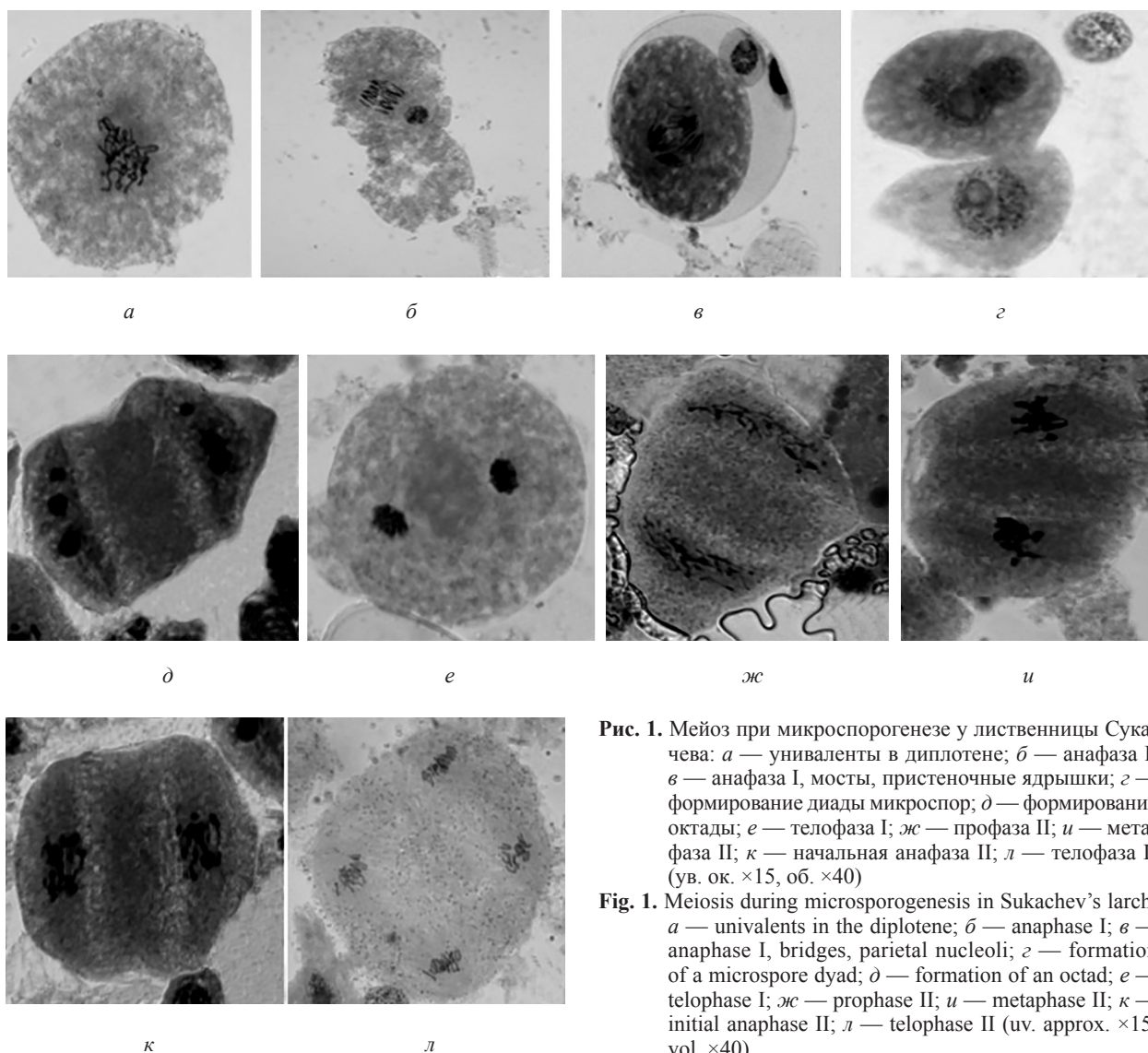


Рис. 1. Мейоз при микроспорогенезе у лиственницы Сукачева: *а* — униваленты в диплотене; *б* — анафаза I; *в* — анафаза I, мосты, пристеночные ядрышки; *г* — формирование диады микроспор; *д* — формирование октады; *е* — телофаза I; *ж* — профазы II; *и* — метафаза II; *к* — начальная анафаза II; *л* — телофаза II (ув. ок. $\times 15$, об. $\times 40$)

Fig. 1. Meiosis during microsporogenesis in Sukachev's larch: *a* — univalents in the diplotene; *б* — anaphase I; *в* — anaphase I, bridges, parietal nucleoli; *г* — formation of a microspore dyad; *д* — formation of an octad; *е* — telophase I; *ж* — prophase II; *и* — metaphase II; *к* — initial anaphase II; *л* — telophase II (uv. approx. $\times 15$, vol. $\times 40$)

Результаты и обсуждение

Закладка женских и мужских генеративных почек лиственницы Сукачева происходит после остановки роста побегов во второй декаде августа.

До зимнего покоя микроспорофиллы формируются с микроспорангиями в мужских генеративных почках, в которых развиваются клетки археспория, в то время как формирование кроющих и семенных чешуй происходит в женских почках. В начале октября клетки археспория обособляются и превращаются в материнские клетки пыльцы, а в конце месяца микроспороциты вступают в профазу I мейоза. В марте следующего года завершается процесс мейоза, далее осуществляется митотическое деление и формируется пыльцевое зерно в апреле.

В конце марта округлые микроспороциты (материнские клетки пыльцы) в профазе I можно было наблюдать при микроспорангии (см рис. 1). Как правило, их диаметр больше диаметра окружающих клеток. Как у всех хвойных видов, микроспорогенез лиственницы протекает асинхронно. В исследуемых нами микропрепаратах наблюдались почти все стадии мейоза — от III до AI. Распад тетрад происходил спустя 3...4 сут. после их формирования.

В 2017–2018 гг., нами было проведено исследование процесса протекания мейоза при микроспорогенезе и гаплоидного митоза у лиственницы Сукачева на ПЛСУ в Семилукском лесопитомнике. Микропрепараты, окрашенные ацетогематоксилином, изготавливали по методикам Л.А. Топильской, С.В. Лучниковой [14]. Проводили анализ поведения хромосом в мета-, ана- и телофазе первого и второго деления мейоза. В каждой фазе учитывалось по 150–200 микроспороцитов. Различные хромосомные ассоциации в метафазе I анализировали в 50 микроспороцитах из различных пыльников. Учитывали общее количество делящихся клеток в каждой фазе мейоза и число клеток с отклонением от нормы в процентах общего числа делящихся клеток. Исследование процесса хода мейоза у трех деревьев лиственницы показало наличие небольшого количества нарушений на всех его фазах, что, по-видимому, увеличивает количество пустых семян (см. рис. 1). Общая частота нарушений составила $6,3 \pm 0,57\%$.

Анализ поведения хромосом в активно пролиферирующих тканях микроспороцитов выявил полиморфизм по частоте появления клеток с аномальным мейозом (93,53 %) (таблица).

Установлено, что на территории Семилукского лесопитомника мейоз у лиственницы протекает нормально, с незначительными нарушениями и образованием 12 бивалентов, а также с правильным расхождением хромосом к противополо-

Частота нарушений мейоза у лиственницы Сукачева на постоянном лесосеменном участке

Frequency of meiotic disorders in Sukachev Larch on a permanent forest seed plot

Фаза мейоза	Просмотренные микропрепараты	Количество клеток с нарушенным делением, %
Метафаза I	198	$4,2 \pm 1,08$
Анафаза I	200	$9,1 \pm 1,46$
Телофаза I	187	$1,0 \pm 0,42$
Метафаза II	185	$2,9 \pm 0,86$
Анафаза II	177	$13,1 \pm 1,87$
Телофаза II	183	$9,8 \pm 1,54$
Спорады	189	$12,8 \pm 1,57$

ложным полюсам. Выявленные незначительные нарушения могут послужить основанием для снижения способности к оплодотворению (показателей фертильности).

Нарушения нормального хода мейоза у лиственницы, обусловленные генетическими факторами и погодными условиями, были неоднократно описаны в литературе [12]. Имеются сообщения об асинхронном прохождении мейоза в пределах кроны дерева и в пределах микростробила [5]. По мнению Е.Н. Муратовой [8], асинхронность мейоза зависит от генотипа растения.

В ходе исследований установлено, что в условиях Воронежской обл. — на Семилукском лесопитомнике — мейоз лиственницы Сукачева проходит асинхронно. Микроспоры и микроспороциты, которые находились на стадии диакинеза, отмечены, в одной почке.

Наибольшее количество нарушений наблюдается на стадии анафазы I. Значительная доля нарушений приходится на отстаивания хромосом и образование мостов, формирование гексады, выбросы хромосом за пределы веретена деления, образование неразделившихся диад вследствие выпадения второго деления мейоза.

Аномалии поведения хромосом при мейозе, как правило, устраняются еще до тетрадной стадии и практически не влияют на качество развития и наполненность пыльцевых зерен. Однако некоторые нарушения, такие как выбросы фрагментов и образование диад, могут отражаться в гетерогенности пыльцы по размеру и форме пыльцевых зерен и уменьшать их фертильность. Описанные отклонения в микроспорогене могут объяснить низкий уровень (5...10 %) стерильности пыльцы у лиственницы Сукачева, растущей на территории ПЛСУ Семилукского питомника.

Формированию эмбриона предшествует опыление лиственницы. Исследование пыльцевых зерен лиственницы проводили многие исследователи [7, 15–17]. Развитие генеративных органов лиственницы связано со свойствами вида. После

остановки роста побегов начинается активный морфогенез. Развитие микроспорофитов листовенницы Сукачева начинается в мужских генеративных почках, когда формируются микроспорофиллы с микроспорангиями, в которых развиваются клетки археспория.

Микроспороциты зимуют на стадии диплотены. В следующем году (весной) мейоз завершается, вследствие чего формируются пыльцевые зерна.

Таким образом, установлено, что в зимний период ход мейоза прерывается и при повышении температуры происходит возобновление мейотических делений. Основные фазы мейоза протекают весной.

Лиственница, как и большинство растений, относится к ветроопыляемой породе, однако в пыльцевых зернах отсутствуют воздушные мешки. Пыление в условиях Воронежской обл. обычно наблюдается в конце марта. Пыльца имеет шаровидную форму с одним углублением. При отклонениях в прохождении мейоза у пыльцы листовенницы может отмечаться стерильность. Состояние и жизнеспособность растений к климатическим факторам можно оценить по жизнеспособности и размерам пыльцевых зерен.

По размерам пыльцы можно опосредованно судить о плоидности биотипов, что является важным критерием соматического и адаптивного гетерозиса.

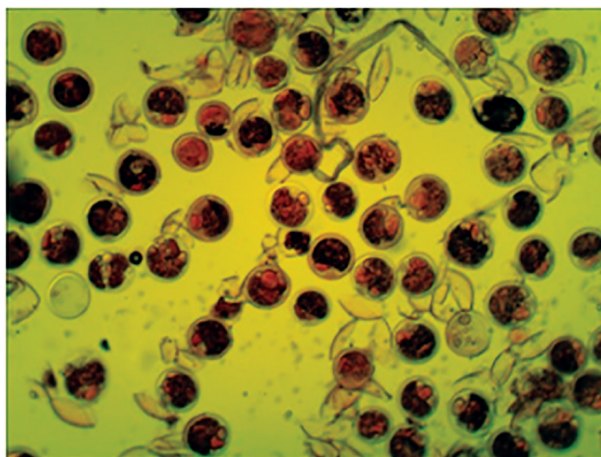
Неблагоприятные климатические условия в период микроспорогенеза приводят к недостаточному пылению вследствие небольшого количества образовавшейся пыльцы и отсутствия воздушных мешков.

Заготовка и погружение веток в воду для оценки жизнеспособности пыльцы листовенницы была проведена в конце марта. Увеличение микроспороцитов и высыпание одноклеточной пыльцы листовенницы Сукачева происходило в течение двух недель.

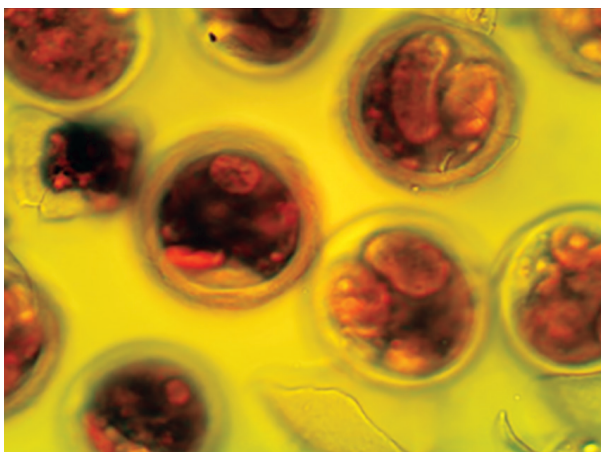
Пыльца листовенницы Сукачева представлена на рис. 2. Оценка жизнеспособности пыльцы листовенницы Сукачева показала высокую жизнеспособность (95 %). Доля стерильных пыльцевых зерен составила 5 %. Поэтому незначительное количество нарушений в процессе мейотических делений и формирования гаметофитов не привели к образованию значительного количества стерильной пыльцы.

Средний размер пыльцы изменяется в пределах 82,18...86,4 мкм. Пыльца имеет шаровидную форму.

Общее число аномалий составляет около 1 %, среди которых разрывы экзины пыльцевого зерна — 0,04 %, карликовых и деформированных пыльцевых зерен — 0,9 %, пыльцевые зерна,



а



б

Рис. 2. Пыльца листовенницы Сукачева: а — увеличение ок.7× об.10; б — увеличение ок.7× об.40

Fig. 2. Pollen of Sukachev's larch: а — Increase of approx. 7× 10 vol.; б — Magnification approx.7× vol. 40

превышающие по размерам среднестатистические — 0,1 %.

Данные нарушения незначительно снижают общий показатель фертильности пыльцы, что не влияет на качество семян и урожай листовенницы в целом.

Выводы

1. Доля жизнеспособных пыльцевых зерен составляет 95 %, доля стерильных — 5 %.

2. Средний размер пыльцы изменяется в пределах 82,18...86,4 мкм.

3. Общее число аномалий составляет 1 %, среди которых разрывы экзины пыльцевого зерна — 0,04 %, карликовых и деформированных пыльцевых зерен — 0,9 %, пыльцевые зерна, превышающие по размерам среднестатистические — 0,1 %.

5. Установлено, что на территории Воронежской обл. мейоз протекает нормально при незна-

чительных нарушениях, образуя 12 пар гомологичных хромосом, и формирует правильное расхождение хромосом к противоположным полюсам.

6. Незначительная доля нарушений приходится на отстаивания хромосом и образование мостов, формирование гексады, выбросы хромосом за пределы веретена деления, образование неразделившихся диад.

7. Описанные отклонения в микроспорогене могут объяснить низкий уровень (5...10 %) стерильности пыльцы.

Список литературы

- [1] Милютин Л.И., Муратова Е.Н., Ларионова А.Я. Развитие лесной генетики в России // Сибирский лесной журнал, 2018. № 1. С. 3–15.
- [2] Круклис М.В. Кариологические особенности лиственницы Чекановского // Изменчивость древесных растений Сибири / под ред. Е.Г. Мининой, А.И. Ирошниковой. Красноярск: ИЛиД СО РАН СССР 1974. С. 11–19.
- [3] Круклис М.В. Мейоз и формирование пыльцы у лиственницы Чекановского // Изменчивость древесных растений Сибири / под ред. Е.Г. Мининой, А.И. Ирошниковой. Красноярск: ИЛиД СО РАН СССР 1974. С. 20–34.
- [4] Буторина А.К., Дерюжкин Р.И., Мурая Л.С., Сиволапов А.И. Цитологические особенности гетерозисной лиственницы // Лесоведение, 1987. № 4. С. 82–86.
- [5] Муратова Е.Н. Хромосомный полиморфизм в природных популяциях лиственницы Гмелина *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. // Цитология и генетика, 1994. Т. 28. № 4. С. 14–22.
- [6] Муратова Е.Н. Кариосистематика семейства Pinaceae Lindl Сибири и Дальнего Востока: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. 03.00.05. Новосибирск, 1995. 32 с.
- [7] Муратова Е.Н. В-хромосомы голосеменных // Успехи современной биологии, 2000. Т. 120. № 5. С. 452–465.
- [8] Сурсо М.В. Микрофенология весеннего развития пыльцы сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) в северной подзоне тайги // Вестник МГУЛ. Лесной вестник, 2012. № 2 (85). С. 46–49.
- [9] Sax H.J. Chromosome pairing in *Larix* species // Arnold Arboretum. 1932, v. 13, pp. 368–374.
- [10] Круклис М.В., Милютин Л.И. Лиственница Чекановского. М.: Наука, 1977. 210 с.
- [11] Буторина А.К., Кирбиса М., Дерюжкин Р.И., Мурая Л.С. Исследование мейоза у лиственницы европейской // Цитология, 1989. Т. 31. № 9. С. 1040–1043.
- [12] Козубов Г.М. Биология плодоношения хвойных на Севере. Л.: Наука, 1974. 135 с.
- [13] Козубов Г.М., Тренин В.В., Тихонова М.А., Кондратьева В.П. Репродуктивные структуры голосеменных (сравнительное описание). Л.: Наука, 1982. С. 44–71.
- [14] Топильская Л.А., Лучникова С.А., Чувашина Н.П. Изучение соматических и мейотических хромосом споридии на ацетогематоксилиновых давленых препаратах // Бюл. науч. инф. Центральной генетической лаборатории им. И.В. Мичурина, 1975. Вып. 22. С. 107.
- [15] Slobodnik V. The early-spring development of male generative organs and abnormalities in pollen ontogenesis of European larch (*Larix decidua* Mill.) // For. Genet., 2002, v. 9, pp. 309–314.
- [16] Slobodnik V., Guttenberger H. Zytogenetic embryogenesis and empty seed formation in European larch (*Larix decidua* Mill.) // Annals of Forest Science, 2005, v. 62, pp. 129–134.
- [17] Takaso T., Owens J. Pollen movement in the micropylar canal of *Larix* and its simulation // J. of Plant Research, 1997, v. 110, iss. 2, pp. 259–264.
- [18] Kucherov S.E Reconstruction of summer precipitation in the southern urals over the last 375 years based on analysis of radial increment in the Siberian larch // Russian J. of Ecology, 2010, t. 41, no. 4, pp. 284–292.
- [19] Fedorkov A. Stem growth and quality of six provenances of *Larix sukaczewii* Dyl. and *Larix sibirica* Ledeb. in a field trial located in north-west Russia // Baltic Forestry, 2017, t. 23, no. 3, pp. 603–607.
- [20] Новиков А.Ю., Вадбольская Ю.Е., Белов Л.А. Насаждения с участием лиственницы Сукачева на территории Национального парка «Припышминские боры» Свердловской области // Молодежь и наука, 2016. № 5. С. 74.
- [21] Karlman L., Martinsson O., Fries A., Westin J. Juvenile growth of provenances and open pollinated families of four Russian larch species (*Larix* mill.) in Swedish field tests // Silvae Genetica, 2011, t. 60, no. 5, pp. 165–177.

Сведения об авторах

Кулаков Евгений Евгеньевич — зам. нач. отдела мониторинга состояния лесных генетических ресурсов филиала ФБУ «Рослесозащита» — «ЦЗЛ Воронежской области», evgenyukulakov@yandex.ru

Сиволапов Алексей Иванович — канд. с.-х. наук, доцент, профессор кафедры лесных культур, селекции и лесомелиорации ФГБОУ ВО «Воронежский государственный лесотехнический университет им. Г.Ф. Морозова», Aleksey-Sivolapov@yandex.ru

Поступила в редакцию 30.12.2020.

Принята к публикации 27.01.2021.

MICROSPOROGENESIS AND POLLEN FORMATION IN LARCH SUKACHEV (*LARIX SUKACZEVII* DJIL.) ON PERMANENT FOREST SEED PLOT IN SEMILUKSKY FORESTRY

E.E. Kulakov¹, A.I. Sivolapov²

¹Roslesozaschita — CFP of Voronezh region, 105, Lomonosov st., 394000, Voronezh, Russia

²Voronezh State University of Forestry and Technologies named after G.F. Morozov, 8, Timiryazev st., 394000, Voronezh, Russia

evgenyykulakov@yandex.ru

The formation of male and female generative buds in the Sukachev larch in the conditions of Voronezh in the second decade of August is considered. The behavior of chromosomes in the meta-, ana-, and telophase of the first and second divisions of meiosis is analyzed. In each phase, 150–200 microsporocytes were taken into account. According to the results of the conducted studies, it was revealed that the microsporogenesis of larch proceeded asynchronously. A significant proportion of the disorders are caused by chromosome lag and the formation of bridges, the formation of a hexad, and the release of chromosomes outside the division spindle. The viability of Sukachev larch pollen is estimated to be high. A small number of disturbances in the process of meiotic divisions and the formation of gametophytes did not lead to the formation of a significant amount of sterile pollen. The average pollen size varies between 82.18–86.4 microns. Pollen has a spherical shape

Keywords: cytogenetic mechanism of microsporogenesis in larch on permanent forest seed plot, pollen viability, meiotic disturbances

Suggested citation: Kulakov E.E., Sivolapov A.I. *Mikrosporoenez i obrazovanie pyl'tsy u listvennitsy Sukacheva (Larix Sukaczewii Djil.) na postoyannom lesosemennom uchastke Semilukskogo lesopitomnika* [Microsporogenesis and pollen formation in Larch Sukachev (*Larix Sukaczewii* Djil.) on permanent forest seed plot in Semiluksky forestry]. *Lesnoy vestnik / Forestry Bulletin*, 2021, vol. 25, no. 3, pp. 42–48. DOI: 10.18698/2542-1468-2021-3-42-48

References

- [1] Milyutin L.I., Muratova E.N., Larionova A.Ya. *Razvitie lesnoy genetiki v Rossii* [Development of forest genetics in Russia] *Sibirskiy lesnoy zhurnal* [Siberian Forest Journal], 2018, no. 1, pp. 3–15.
- [2] Krukliis M.V. *Kariologicheskie osobennosti listvennitsy Chekanovskogo* [Karyological features of Chekanovsky larch]. *Izmenchivost' drevesnykh rasteniy Sibiri* [Variability of woody plants in Siberia]. Krasnoyarsk: Iid SO RAN SSSR. 1974, pp. 11–19.
- [3] Krukliis M.V. *Meyoz i formirovanie pyl'tsy u listvennitsy Chekanovskogo* [Meiosis and pollen formation in Chekanovsky larch]. *Izmenchivost' drevesnykh rasteniy Sibiri* [Variability of woody plants in Siberia], Krasnoyarsk Iid SO RAN SSSR. 1974, pp. 20–34.
- [4] Butorina A.K., Deryuzhkin R.I., Muraya L.S., Sivolapov A.I. *Tsitologicheskie osobennosti geteroziznoy listvennitsy* [Cytological features of heterotic larch] *Lesovedenie* [Forest Science], 1987, no. 4, pp. 82–86.
- [5] Muratova E.N. *Khromosomnyy polimorfizm v prirodnykh populyatsiyakh listvennitsy Gmelina Larix gmelinii (Rupr.) Rupr.* [Chromosomal polymorphism in natural populations of Gmelin larch *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.] *Tsitologiya i genetika* [Cytology and genetics], 1994, t. 28, no. 4, pp. 14–22.
- [6] Muratova E.N. *Kariosistematika semeystva Pinaceae Lindl Sibiri i Dal'nego Vostoka* [Karyosystematics of the Pinaceae Lindl family of Siberia and the Far East]. *Dis. ... Dr. Sci. (Biol.)* 03.00.05. Novosibirsk, 1995, 32 p.
- [7] Muratova E.N. *V-khromosomy golosemennykh* [B-chromosomes of gymnosperms]. *Uspekhi sovremennoy biologii*, 2000, t. 120, no. 5, pp. 452–465.
- [8] Surso M.V. *Mikrofenologiya vesennego razvitiya pyl'tsy sosny obyknovennoy (Pinus sylvestris L.) i listvennitsy sibirskoy (Larix sibirica Ledeb.) v severnoy podzone taygi* [Microphenology of spring pollen development of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Siberian larch (*Larix sibirica* Ledeb.) in the northern subzone of the taiga]. *Moscow state forest university bulletin – Lesnoy vestnik*, 2012, no. 2 (85), pp. 46–49.
- [9] Sax H.J. Chromosome pairing in *Larix* species. *Arnold Arboretum*. 1932, v. 13, pp. 368–374.
- [10] Krukliis M.V., Milyutin L.I. *Listvennitsa Chekanovskogo* [Chekanovsky Larch]. Moscow: Nauka, 1977, p. 210.
- [11] Butorina A.K., Kirbisa M., Deryuzhkin R.I., Muraya L.S. *Issledovanie meyoza u listvennitsy evropeyskoy* [Study of meiosis in European larch] *Tsitologiya* [Cytology], 1989, t. 31, no. 9, pp. 1040–1043.
- [12] Kozubov G.M. *Biologiya plodonosheniya khvoynykh na Severe* [Biology of coniferous fruiting in the North]. Leningrad: Nauka, 1974, 135 p.
- [13] Kozubov G.M., Trenin V.V., Tichonova M.A., Kondratieva V.P. *Reproduktivnye struktury golosemennykh (sravnitel'noe opisanie)* [Reproductive structures of gymnosperms (comparative description)]. Leningrad: Nauka, 1982, pp. 44–71
- [14] Topil'skaya L.A., Luchnikova S.A., Chuvashina N.P. *Izuchenie somaticheskikh i meioticheskikh khromosom smorodiny na atsetogematoksilinovykh davlennykh preparatakh* [Study of somatic and meiotic chromosomes of currant on acetohematoxylin pressed preparations] *Byul. Nauchnoy informatsii Tsentral'noy geneticheskoy laboratorii im. I.V. Michurina* [Bull. Scientific Inform. the Center. Genet. Lab. named after I.V. Michurin], 1975, v. 22, p. 107.
- [15] Slobodnik B. The early-spring development of male generative organs and abnormalities in pollen ontogenesis of European larch (*Larix decidua* Mill.). *For. Genet.*, 2002, v. 9, pp. 309–314.
- [16] Slobodnik B., Guttenberger H. Zytogenetic embryogenesis and empty seed formation in European larch (*Larix decidua* Mill.). *Annals of Forest Science*, 2005, v. 62, pp. 129–134.

- [17] Takaso T., Owens J. Pollen movement in the micropylar canal of *Larix* and its simulation. *J. of Plant Research*, 1997, v. 110, iss. 2, pp. 259–264.
- [18] Kucherov S.E Reconstruction of summer precipitation in the southern urals over the last 375 years based on analysis of radial increment in the Siberian larch. *Russian J. of Ecology*, 2010, t. 41, no. 4, pp. 284–292.
- [19] Fedorkov A. Stem growth and quality of six provenances of *Larix Sukaczewii* Dyl. and *Larix sibirica* Ledeb. in a field trial located in north-west Russia. *Baltic Forestry*, 2017, t. 23, no. 3, pp. 603–607.
- [20] Novikov A. Yu., Vadbol'skaya Yu.E., Belov L.A. *Nasazhdeniya s uchastiem listvennitsy Sukacheva na territorii Natsional'nogo parka «Pripyshminskie bory» Sverdlovskoy oblasti* [Plantations with the participation of Sukachev's larch on the territory of the Pripyshminskie Bory National Park of the Sverdlovsk Region]. *Molodezh' i nauka* [Youth and Science], 2016, no. 5, p. 74.
- [21] Karlman L., Martinsson O., Fries A., Westin J. Juvenile growth of provenances and open pollinated families of four Russian larch species (*Larix mill.*) in Swedish field tests. *Silvae Genetica*, 2011, t. 60, no. 5, pp. 165–177.

Authors' information

Kulakov Yevgeny Yevgenyevich — Deputy Head of the Department of Monitoring the state of forest genetic resources of the branch of the Federal State Institution «Roslesozaschita» — «CPF of the Voronezh region», evgenyykulakov@yandex.ru

Sivolapov Aleksei Ivanovich — Cand. Sci. (Agriculture), Associate Professor, Professor of the Department of Forest crops, selection and forest amelioration of the Voronezh State Forestry University named after G.F. Morozov, Aleksey-Sivolapov@yandex.ru

Received 30.12.2020.

Accepted for publication 27.01.2021.