

УДК 630\*181.52+576.354.4:581.331.2:582.475

## МЕЙОЗ ПРИ МИКРОСПОРОГЕНЕЗЕ И ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ ПЫЛЬЦЫ У ПИХТЫ СИБИРСКОЙ В СРЕДНЕГОРЬЕ ВОСТОЧНОГО САЯНА\*

© 2007 г. Е. В. Бажина, О. В. Квитко, Е. Н. Муратова

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН

660036 Красноярск, Академгородок

E-mail: genetics@forest.akadem.ru

Поступила в редакцию 5.03.2005 г.

Исследовались мейоз при микроспорогенезе и жизнеспособность пыльцы у пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) в горных лесах Восточного Саяна (территория заповедника Столбы). Мейоз у данного вида детально изучен впервые. Отмечены как общие, так и специфические типы нарушений, часть из которых может привести к стерильности пыльцы и семян. Регрессионный анализ показал наличие слабой отрицательной связи между жизнеспособностью пыльцы и количеством аномальных мейоцитов.

*Хвойные, пихта сибирская, микроспорогенез, мейоз, хромосомы, нарушения мейоза, мутации, жизнеспособность пыльцы.*

Пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.) является одним из основных лесобразующих видов гор Южной Сибири. По распространению она занимает третье место после кедра сибирского и лиственницы сибирской; на пихтовые леса приходится около 16% лесопокрытой площади территории гор Южной Сибири [17].

Одним из критических периодов полового размножения организмов является мейоз. Качество мужских гамет, а, следовательно, и успешность оплодотворения у растений, зависит от успешности мейоза, нарушения которого часто приводят к стерильности пыльцы и семян.

Мейоз у пихты сибирской детально не изучен. Краткое описание отдельных стадий приведено в монографии Т.П. Некрасовой и А.П. Рябинкова [15]. Некоторые нарушения в мейозе у пихты сибирской при промышленном загрязнении описаны Л.П. Преснухиной и Н.А. Калашник [18]. По цитогенетике рода *Abies* в целом данных очень мало. Процесс микроспорогенеза и поведение хромосом в мейозе изучены только у нескольких видов рода: *A. sachalinensis* Fr. Schmidt, *A. homolepis* Siebold et Zucc., *A. nobilis* Lindl., *A. × boresii-*

*regis* Mast., *A. alba* Mill., *A. nordmanniana* Spach, *A. pinsapo* Boiss., *A. concolor* Hoopes, *A. cephalonica* Loud., и *A. koreana* Wils. [29, 31, 32]. Между тем анализ мейоза имеет большое значение для изучения половой репродукции хвойных.

Цель настоящей работы - изучение мейоза при микроспорогенезе, а также жизнеспособности пыльцы у пихты сибирской в горных лесах Южной Сибири, где наблюдается усыхание пихтовых древостоев, которое сопровождается нарушениями полового процесса [1].

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Исследования проводили в 2002 и 2003 гг. в среднегорье Восточного Саяна (район заповедника Столбы). В 2002 г. объектами исследования являлись типичные деревья пихты сибирской, растущие в долине р. Лалетина (высота 480-520 м над ур. м.). В 2003 г. в исследование были включены деревья, растущие в верховьях р. Калтат (высота 640-680 м над ур. м.). В настоящее время здесь наблюдается усыхание пихты, что возможно обусловлено высоким уровнем промышленного загрязнения среды этой части заповедника из-за близости Красноярска [7, 10]. В верховьях р. Калтат были отобраны два усыхающих дерева пихты, а также два дерева без признаков усыхания (типичных). Характеристика деревьев представлена в табл. 1.

Материалом для исследования служили мужские генеративные почки восьми отобранных де-

\* Исследования поддержаны РФФИ (03-04-49719), Красноярским краевым фондом науки (12F0023С), Программой фундаментальных исследований Президиума РАН "Динамика генофондов растений, животных и человека" (госконтракт № 10002-251/П-24/154-319/190-504-294), грант ККФН-РФФИ "Енисей-2005" (05-04-97717).

**Таблица 1.** Характеристика отобранных деревьев пихты сибирской

Место произрастания	Тип леса	Возраст, лет	Высота, м	Диаметр на 1.3 м, см	Протяженность кроны, м	Проекция кроны, м
Долина р. Лалетина	Осинник разнотравный с примесью пихты	110-130	11-14	20-26	9.0-12.0	5.0-6.0
Верховья р. Калтат	Пихтарник разнотравно-зеленомошно-вейниковый	120-140	11-14	22-28	13.0-16.0	3.5-4.5

**Таблица 2.** Сравнительная фенология мейоза у пихты сибирской

Место произрастания	Первое деление (метафаза I-телофаза I)	Второе деление (профаза II-телофаза II)	Начало проталлиальных делений
Долина р. Лалетина (типичные деревья)	<u>5.05-6.05</u> 7.05-8.05	<u>5.05-6.05</u> 7.05-8.05	<u>12.05</u> 13.05
Верховья р. Калтат типичные деревья	- <u>9.05-10.05</u>	- <u>10.05-11.05</u>	-
усыхающие деревья	- <u>7.05-8.05</u>	- <u>8.05-10.05</u>	-

Примечание. В числителе - 2002 г., в знаменателе - 2003 г.

ревьев. Микростробилы фиксировали ежедневно с 3 по 12 мая 2002 г. и с 3 по 13 мая 2003 г. в спиртово-уксусной смеси (3 : 1). Материал выдерживали в фиксаторе 1-2 сут, затем переводили в 70%-й спирт на хранение. В качестве красителя использовали ацетогематоксилин. При проведении работы было проанализировано 9644 делящихся микроспороцитов, посчитано число мейоцитов на разных стадиях мейоза, отмечены типы нарушений и их частота.

Для определения жизнеспособности пыльцу проращивали *in vitro* на 15%-м растворе сахарозы при температуре 26°C. Через 5-7 дней после заложения пыльцы на проращивание учитывали число проросших пыльцевых зерен (%), а также измеряли длину пыльцевых трубок (мкм). Определяли также размеры пыльцевых зерен.

Исследования проводили с помощью микроскопа МБИ-6, фазы мейоза фотографировали на пленку "Микрат". Кроме того, часть препаратов анализировали под микроскопом Axioskop 20 (Карл Цейс, Германия) с видеокамерой и выходом на монитор "SONY Multiscan G200". Статистическую обработку данных проводили по общепринятым методикам [20].

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

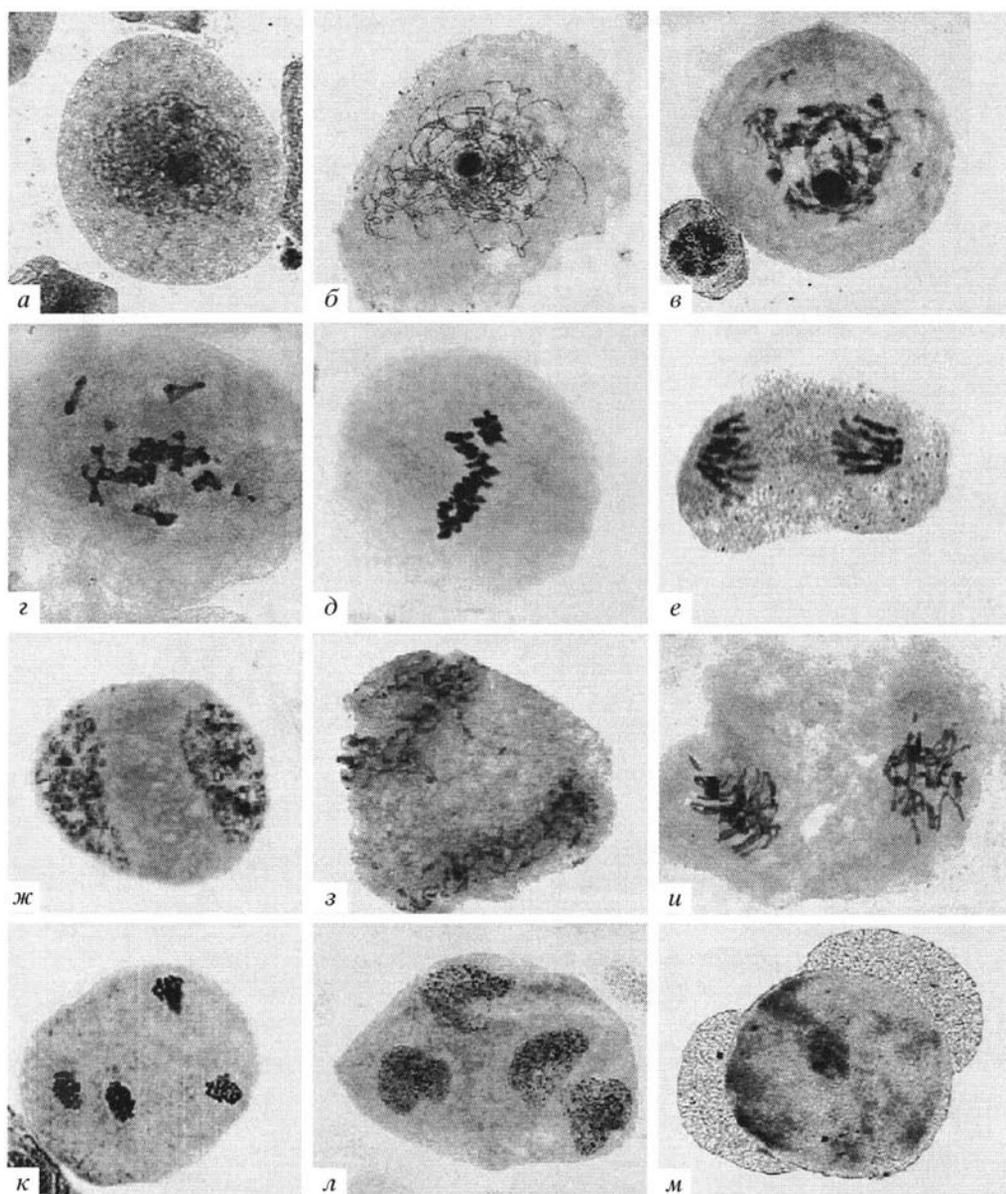
У пихты сибирской мейоз начинается и заканчивается весной [28]. В горных лесах Восточного Саяна мейоз у пихты проходит в первой декаде мая (табл. 2), приблизительно в те же сроки, что

и в пихтачах Салаирского кряжа [15]. Сумма эффективных температур на начало мейоза составляла  $t_{эф>5} = 40.8-47.8$  град-дней.

Как и у других хвойных, у пихты профаза первого деления является наиболее длительной стадией, она может продолжаться около 5 сут. Остальные стадии мейоза (от метафазы I до стадии тетрад) проходят достаточно быстро: в течение 1-2 суток. В микроспороцитах усыхающих деревьев мейотические деления от стадии метафазы I до стадии тетрад, наблюдались несколько дольше, в течение 3-4 сут. После распада тетрад микроспор до первых проталлиальных делений у хвойных наблюдается период покоя [8], который у пихты длится около 6 дней.

В целом мейоз у пихты сибирской проходит по классическому типу (рис. 1). Диаметр микроспороцитов, как правило, в 1.2-2.0 раз больше, чем у окружающих клеток тапетума и в среднем составляет  $55.8 \pm 1.17$  мкм (у клеток тапетума -  $33.9 \pm 1.08$  мкм). На стадии профазы первого деления в мейоцитах пихты сибирской насчитывается 1-5 ядрышек, одно из которых крупнее и лучше прокрашивается. Исследования показали, что ядрышки в мейоцитах пихты сибирской исчезают к концу диплотены, хотя ранее считалось, что они сохраняются до конца следующей стадии - диакенеа [15].

На стадии метафазы первого деления (M I) у пихты сибирской, как и у других хвойных, видны 12 бивалентов (рис. 1, д), морфология которых определяется расположением и числом хиазм.



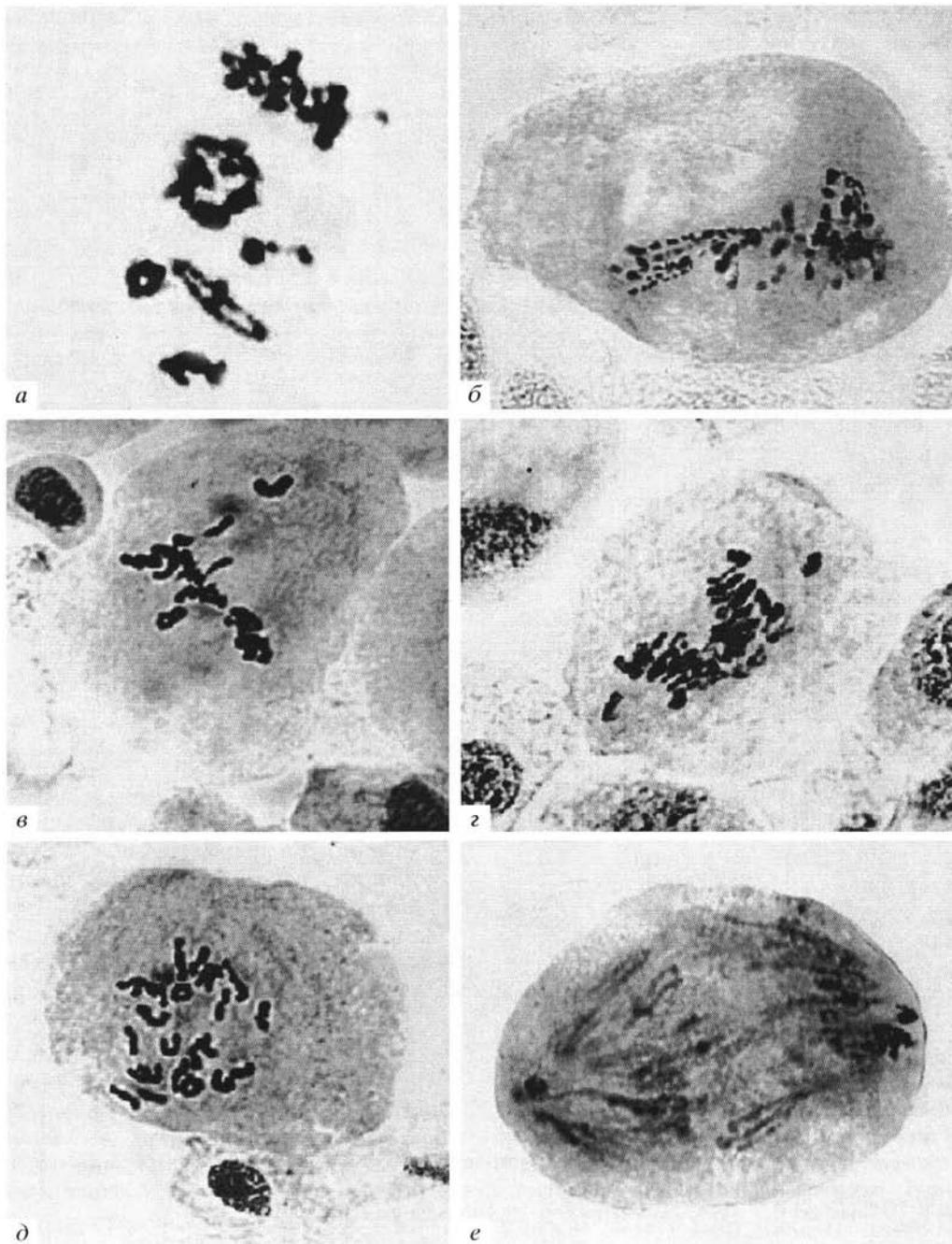
**Рис. 1.** Мейотическое деление и формирование пыльцевого зерна у пихты сибирской в среднегорье Восточного Саяна: *а* - лептотена, *б* - пахитена, *в* - диплотена, *г* - диакинез, *д* - метафаза I, *е* - анафаза I, *ж* - телофаза I, *з* - профазы II, *и* - метафаза II, *к* - анафаза II, *л* - тетрада микроспор, *м* - микроспора (10 × 100).

У пихты сибирской насчитывается до 3 хиазм на бивалент (в среднем  $2.1 \pm 0.21$ ). По литературным данным [32], у *A. cephalonica* и *A. nordmanniana* частота хиазм составляет в среднем 2.4 на бивалент.

Результаты исследований показали, что мейоз у пихты сибирской имеет ряд особенностей. Прежде всего особенностью мейоза пихты, как и других хвойных видов, является его асинхронность. В пределах одного микроспорангия можно наблюдать различные стадии первого и второго делений (профазу первого деления и телофазу второго деления). Асинхронность мейоза наблюдается у многих видов хвойных [8, 9, 13, 14, 19, 23],

что может отражать неравные температурные и иные условия развития в разных спорангиях, а также различия в питании микростробилов [15].

Еще одной особенностью мейоза пихты сибирской является быстрое прохождение телофаз первого и второго делений, каждую из которых удалось наблюдать лишь у 0.05% исследованных микроспороцитов. Третьей особенностью пихты сибирской и, возможно, всего рода *Abies*, является четко идентифицируемая профазы второго деления. У других видов хвойных она короткая и быстро наступает метафаза II [3, 8, 13].



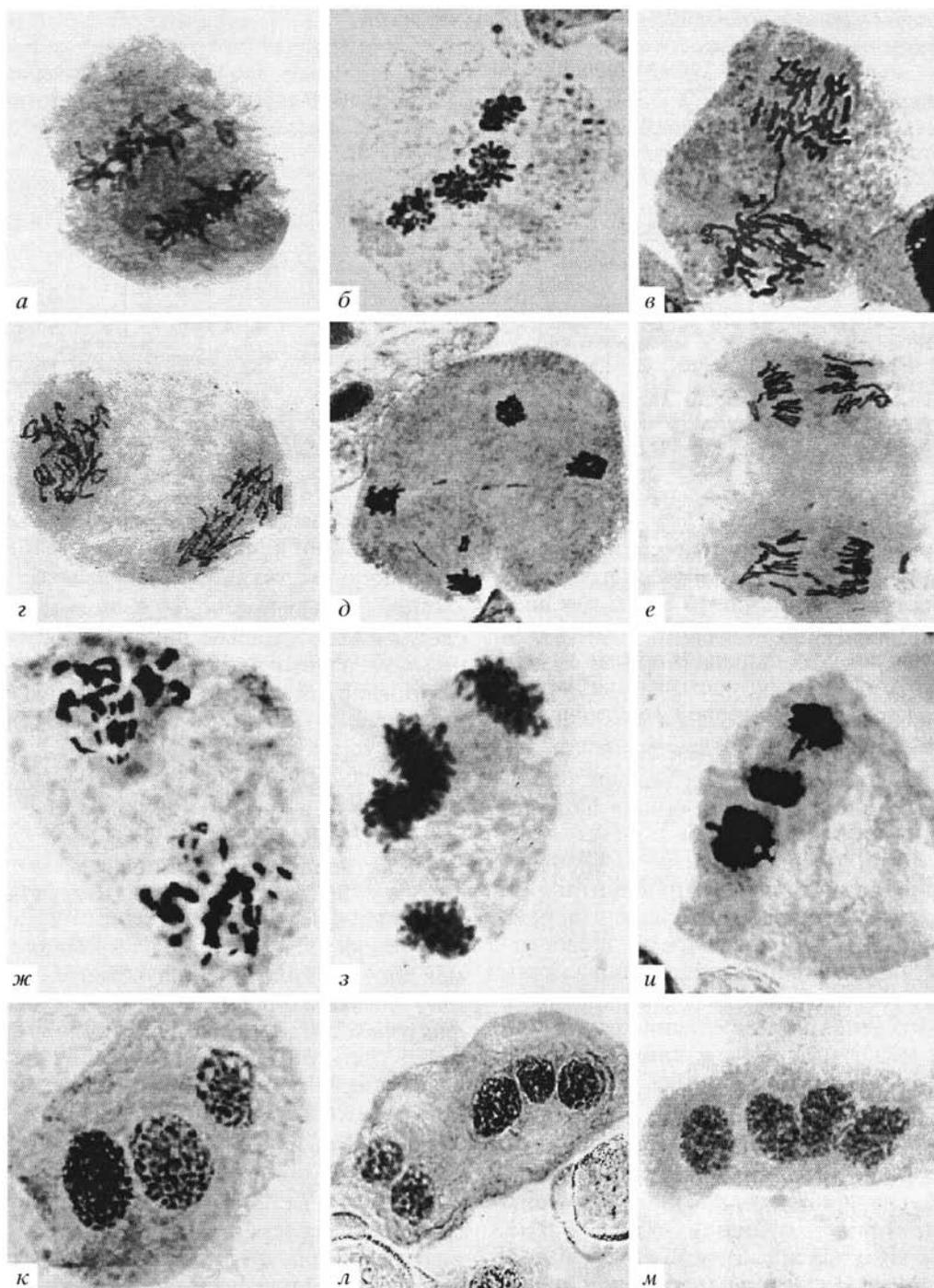
**Рис. 2.** Аномалии первого деления мейоза у пихты сибирской в среднегорье Восточного Саяна:

*а* - поливалентные ассоциации в метафазе I, *б* - фрагментация хромосом, предположительно в метафазе I, *в* - выброс хромосом в метафазе I, *г* - выброс хромосом в анафазе I, *д* - хаотическое расхождение в анафазе I, *е* - отстающие хромосомы в анафазе I (10 × 100).

В большинстве изученных клеток мейоз проходил регулярно с правильным расхождением хромосом к противоположным полюсам. На разных стадиях мейоза были обнаружены и нарушения (рис. 2, 3). Общее число клеток с нарушениями у деревьев пихты сибирской, растущих в долине р. Лалетина, составляло 3.0-4.3%, увеличиваясь в стрессовых условиях (в верховьях р. Калгат) до

4.5-6.6 у типичных деревьев и 6.4-12.5% у усыхающих деревьев. При этом спектр аномалий у усыхающих деревьев был значительно шире.

В первом делении мейоза у деревьев, растущих в долине р. Лалетина, наблюдались в основном нарушения общего типа, характерные для большинства исследованных деревьев. К ним относятся: униваленты на стадии диакинеза, выброс хро-



**Рис. 3.** Аномалии второго деления мейоза у пихты сибирской в среднегорье Восточного Саяна:

*a* - линейная ориентация веретен в метафазе II, *б* - линейная ориентация веретен в анафазе II, *в* - множественные нарушения в анафазе II, *г* - хаотическое расхождение в анафазе II, *д*, *е* - выбросы в анафазе II, *ж* - фрагментация хромосом, предположительно в анафазе II, *з* - трехполюсная анафаза II, *и* - слипание (нерасхождение) групп хромосом в анафазе II при линейной ориентации веретен, *к* - линейная триада, *л* - пентада, *м* - линейная тетрада (10 × 100).

мосом в метафазе, хаотическое расхождение и отстающие хромосомы в анафазе, выброс хромосом и их фрагментов в телофазе. У одного из исследованных деревьев (№ 6ст) наблюдали специфические типы нарушений: слипание отдельных

хромосом или их крупных групп, что приводит к образованию поливалентных ассоциаций в метафазе первого деления (рис. 2, *a*). У этого дерева также была отмечена деспирализация и хаотическое расхождение групп хромосом к полюсам в

Таблица 3. Размеры и жизнеспособность пыльцы пихты сибирской

Место произрастания	Размеры тела пыльцевого зерна, мкм		Число проросших пыльцевых зерен, %	Длина пыльцевых трубок, мкм
	длина	высота		
2002 г.				
Долина р. Лалетина	$53 \pm 1.1$	$77 \pm 1.2$	$51.7$	$42.6 \pm 4.73$
	$72 \pm 3.1$	$81 \pm 1.1$	77.4	$110.1 \pm 3.62$
2003 г.				
То же	$64 \pm 1.5$	$64 \pm 1.9$	$57.1$	$42.6 \pm 8.30$
	$81 \pm 2.2$	$82 \pm 2.7$	92.3	$85.2 \pm 1.70$
Верховья р. Калтат	$64 \pm 2.3$	$67 \pm 1.5$	$40.3$	$16.2 \pm 1.80$
	$68 \pm 1.8$	$68 \pm 2.3$	93.6	$36.3 \pm 3.20$

Примечание. В числителе - минимальное значение признаков, в знаменателе - максимальное.

анафазе (рис. 2, *д*). Мы полагаем, что нарушения в мейозе у дерева обусловлены генетически, однако этот вопрос требует дальнейшего изучения. У деревьев, растущих в долине р. Калтат, в анафазе наблюдали мосты и отстающие хромосомы (рис. 2, *е*). У усыхающих деревьев, кроме этого, было отмечено хаотическое расхождение в анафазе и выброс хромосом за пределы метафазной пластинки (рис. 2, *в-д*).

Во втором делении мейоза у деревьев, растущих в долине р. Лалетина, среди общих нарушений наблюдали выброс хромосом в метафазе и образование трехполюсных веретен в анафазе. Специфический тип аномалий - фрагментация и слипание хромосом - был обнаружен у дерева № 22ст (рис. 3, *ж, и*). У деревьев №№ 6ст и 22ст отмечали также значительное число микроспорцитов с линейной ориентацией веретен деления в анафазе второго деления и на стадии тетрад. Такая аномалия может привести к сливанию групп хромосом и формированию триад микроспор (рис. 3, *к*).

У деревьев, растущих в верховьях р. Калтат, в анафазе второго деления наблюдали мосты (рис. 3, *в*). У усыхающих деревьев обнаружены специфические типы нарушений мейоза такие, как деспирализованные хромосомы в метафазе и линейная ориентация веретен в метафазе второго деления (рис. 3, *а*), а также образование пятиполюсных веретен и хаотическое расхождение хромосом (рис. 3, *з*).

У всех исследованных деревьев пихты на разных стадиях мейоза наблюдали полиплоидные микроспорциты. Наличие полиплоидных клеток на разных стадиях, возможно, обусловлено явлениями соматической редукции хромосом, их неразъединением, элиминацией или удвоением, асинхронным делением центромеры и другими факторами [4]. Миксоплоидия (присутствие клеток разного уровня ploidy) у лесных древес-

ных видов рассматривается как один из механизмов адаптации к экстремальным условиям среды [2, 12].

При микроспорогенезе практически у всех исследованных деревьев пихты наряду с нормальными тетрадами наблюдались триады и пентады микроспор, а также тетрады и триады, имеющие линейную ориентацию веретен деления (рис. 3, *к-м*). У усыхающих деревьев были отмечены также гексады микроспор, однако частота встречаемости подобной аномалии крайне низкая и составляет 0.6 и 0.7% у разных деревьев.

Мейотические аномалии вызываются, с одной стороны, воздействием неблагоприятных климатических факторов, с другой - генетическими причинами. Известно, что большинство стадий мейоза у хвойных очень чувствительны к снижению температуры и другим неблагоприятным факторам среды [8, 10, 11, 18, 23-30]. Аномалии могут быть обусловлены мутациями, поскольку весь процесс мейоза находится под генетическим контролем или гибридизацией [5, 6, 21, 22].

Аномалии в поведении хромосом в мейозе, как правило, элиминируются еще до стадии тетрад и практически не влияют на качество образующихся пыльцевых зерен. Однако, некоторые нарушения (например, аглютинация хроматина) могут отражаться в неоднородности пыльцы по размеру и форме пыльцевых зерен и вызвать снижение жизнеспособности формирующейся пыльцы [16]. И действительно, исследования показали наличие наряду с нормальными пыльцевыми зернами гигантских и мелких, с аномальным числом воздушных мешков.

Изучение параметров пыльцы изученных деревьев показало, что размеры пыльцевых зерен у деревьев, растущих в разных условиях, достоверно не различаются (табл. 3). Пыльца деревьев, растущих в долине р. Лалетина, как правило, обладает высокой жизнеспособностью. У деревьев,

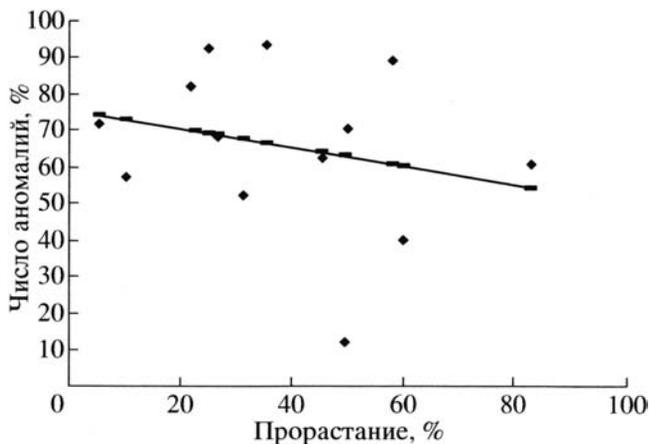


Рис. 4. Регрессия между жизнеспособностью пыльцы и числом аномальных мейоцитов в мейозе у пихты ( $y = -0.2584x + 75.461$ ).

растущих в верховьях р. Калтат, прорастание пыльцы также было довольно высоким, однако длина пыльцевых трубок достоверно не превышала диаметра пыльцевого зерна, что позволяет классифицировать ее как нежизнеспособную [1].

Проведенный регрессионный анализ показал наличие отрицательной связи между прорастанием пыльцы и количеством аномалий в мейозе (коэффициент корреляции 0.6). График и уравнение регрессии представлены на рис. 4.

**Заключение.** Цитологическое изучение пыльцы пихты сибирской выявило, что в целом мейоз проходит по классическому типу. Отмечены особенности мейоза у данного вида (асинхронность развития в пределах одного микроспорангия и микроспороцита, различную продолжительность фаз мейоза, нарушение расхождения хромосом). Большая продолжительность и повышенное число аномалий мейоза у деревьев, растущих в верховьях р. Калтат, вероятно, обусловлены их реакцией на стрессовые условия. Некоторые аномалии мейоза могут приводить к снижению жизнеспособности пыльцы данного вида.

Авторы благодарят акад. Е.А. Ваганова за предоставленную возможность работать с микроскопом Аxioskop 20 и инженера лаборатории дендрохронологии П.П. Силкина за помощь в работе с этим микроскопом.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бажина Е.В. Биомаркеры нарушения гомеостаза деревьев пихты сибирской, произрастающих на территории заповедника "Столбы". Концепция гомеостаза: теоретические, экспериментальные и прикладные аспекты. Матер. X Междунар. симпозиум. Новосибирск: Наука, 2001. С. 20-23.

2. Буторина А.К. Факторы эволюции кариотипов древесных // Усп. соврем. биологии. 1989. Т. 108. Вып. 3(6). С. 342-357.
3. Буторина А.К., Высоцкий А.А., Мурая Л.С. Сравнительный цитогенетический анализ форм сосны обыкновенной разной смолопродуктивности // Генетика. 1982. Т. 18. № 12. С. 2019-2029.
4. Буторина А.К., Кирбиса М., Дерюжкин Р.И., Мурая Л.С. Исследование мейоза у лиственницы европейской // Цитология. 1989. Т. 31. № 9. С. 1040-1043.
5. Голубовская И.Н. Генетический контроль поведения хромосом в мейозе // Онтогенез. 1975. Т. 6. № 2. С. 127-139.
6. Голубовская И.Н. Экспериментальное исследование генного контроля мейоза у кукурузы // Теоретические основы селекции. Новосибирск: Наука, 1985. С. 119-135.
7. Зубарева О.Н., Скрипальщикова Л.Н., Перевозникова В.Д. Особенности зимнего пыленакопления в насаждениях заповедника "Столбы" // Тр. гос. заповедника "Столбы". Красноярск, 2001. Вып. 17. С. 264-272.
8. Козубов Г.М. Биология плодоношения хвойных на Севере. Л.: Наука, 1974. 136 с.
9. Козубов Г.М., Тренин В.В., Кондратьева В.П. Аномалии в микроспорогенезе у лиственницы // Сезонное развитие природы европейской части СССР. Матер. Всесоюз. конф., Москва, 6-8 декабря 1972 г. М., 1974. С. 34-35.
10. Коловский Р.А., Бучельников М.А. Биоиндикация в заповеднике "Столбы": оценка и прогноз // Тр. гос. заповедника "Столбы". Красноярск, 2001. Вып. 17. С. 226-244.
11. Круклис М.В. Мейоз и формирование пыльцы у лиственницы Чекановского (*Larix czekanowskii* Sz.) // Изменчивость древесных растений Сибири. Красноярск: Ин-т леса и древесины СО АН СССР, 1974. С. 20-34.
12. Муратова Е.Н. Кариосистематика семейства *Pinaceae* Lindl. Сибири и Дальнего Востока: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.05. Новосибирск, 1995. 32 с.
13. Муратова Е.Н. Особенности мейоза сосны обыкновенной около северной границы ее ареала // Онтогенез. 1995. Т. 26. № 2. С. 158-169.
14. Мурая Л.С., Буторина А.К., Дудецкая Е.М. Мейоз при микроспорогенезе и развитие мужского гаметофита у лжетсуги в условиях интродукции // Лесоведение. 1988. № 5. С. 37-44.
15. Некрасова Т.П., Рябинков А.П. Плодоношение пихты сибирской. Новосибирск: Наука, 1978. 150 с.
16. Пожидаева И.М., Буторина А.К., Исаков Ю.Н. Нарушения в мейозе при микроспорогенезе и уровень фертильности у сосны обыкновенной // Половое размножение хвойных растений: Тез. докл. II Всесоюз. симпозиум, Новосибирск, 10-12 сентября 1985 г. Новосибирск, 1985. С. 31.
17. Поликарпов Н.П., Чебакова Н.М., Назимова Д.И. Климат и горные леса Южной Сибири. Новосибирск: Наука, 1986. 226 с.

18. Преснухина Л.Н., Калашиник Н.А. Микроспорогенез пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) в условиях промышленного загрязнения // Актуальные проблемы генетики. Матер. II-й конф. Моск. о-ва генетиков и селекционеров им. Н.И. Вавилова, посвященной 115-летию со дня рождения акад. Н.И. Вавилова. Москва, 20-21 февраля 2003 г. М., 2003. Т. 2. С. 321.
19. Рождественский Ю.Ф. Особенности микроспорогенеза сосны обыкновенной на Урале и его зависимость от экологических факторов // Экология. 1974. № 1. С. 49-53.
20. Рокицкий П.Ф. Биологическая статистика. Минск: Высш. шк., 1973. 320 с.
21. Соснихина С.П., Смирнов В.Г., Михайлова Е.И., Егорова Л.Ф. Нарушение гомологичного синапсиса у мейотических мутантов диплоидной ржи // Генетика. 1994. Т. 30. № 4. С. 488-494.
22. Соснихина С.П., Федотова Ю.С., Смирнов В.Г., Михайлова Е.И., Богданов Ю.Ф. Изучение генетического контроля мейоза у ржи // Генетика. 1994. Т. 30. № 8. С. 1043-1056.
23. Сунцов А.В. Микроспорогенез и качество пыльцы у сосны обыкновенной в Центральной Туве // Плодоношение лесных пород Сибири. Новосибирск: Наука, 1982. С. 60-68.
24. Яковлев А.В. О влиянии низких температур на микроспорогенез сосны обыкновенной // Лесоведение. 1978. № 6. С. 51-55.
25. Chandler C., Mavrodineanu S. Meiosis in *Larix laricina* Koch. // Contrib. Boyce Thompson Inst. 1965. V. 23. № 4. P. 67-76.
26. Christiansen H. On the effect of low temperature on meiosis and pollen fertility in *Larix decidua* Mill. // Silvae Genet. 1960. B. 9. Hf. 3. S. 72-78.
27. Ekberg I., Eriksson G., Jonsson A. Meiosis in pollen mother cells of *Pinus contorta* // Hereditas. 1972. B. 71. Hf. 2. S. 313-324.
28. Eriksson G. Temperature response of pollen mother cells in *Larix* and its importance for pollen formation // Stud. Forest. Suec. 1968. № 63. 131 p.
29. Kantor J., Chira E. Microsporogenesis in some species of *Abies* // Sbornic Vysoke Skoly Zemedelske Brne (Rada C). 1965. № 3. P. 179-185.
30. Luomajoki A. Effects of temperature on spermatophyte male meiosis // Hereditas. 1977. V. 85. P. 33-48.
31. Mergen F., Lester D.T. Microsporogenesis in *Abies* // Silvae Genet. 1961. B. 10. Hf. 5. S. 146-156.
32. Sax K., Sax H.J. Chromosome number and morphology in the conifer // J. Arnold Arboretum. 1933. V. 14. № 4. P. 356-374.

## Meiosis at Microsporogenesis and Pollen Viability in Siberian Fir (*Abies sibirica* Ledeb.) in the Middle Eastern Sayan Mountains

E. V. Bazhina, O. V. Kvitko, E. N. Muratova

Meiosis at microsporogenesis and pollen viability of Siberian fir (*Abies sibirica* Ledeb.) in the Middle Eastern Sayan Mountains (the territory of the National Park Stolby) was studied. The specific features of the *A. sibirica* meiosis were revealed. The irregularities were found at the different stages of meiosis. Common and specific types of the irregularities were observed in all the trees investigated. Some meiotic irregularities were suggested to cause the pollen sterility. Microsporogenesis in Siberian fir was studied in detail for the first time.