

УДК 576.354.4:582.475: 630.271

МЕЙОЗ ПРИ МИКРОСПОРОГЕНЕЗЕ У ПИХТЫ СИБИРСКОЙ В УСЛОВИЯХ ДЕНДРАРИЯ¹

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

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН

660036 Красноярск-36, Академгородок

E-mail: genetics@krs.krasn.ru

Поступила в редакцию 27.02.06 г.

Окончательный вариант получен 03.05.06 г.

Исследовали мейоз при микроспорогенезе у деревьев пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.), растущих в дендрарии Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН. Выявлены особенности мейоза при искусственном разведении. На разных стадиях отмечены как общие, так и специфические типы нарушений. Спектр аномалий в условиях дендрария значительно шире, чем в естественных экосистемах.

Ключевые слова: хвойные, искусственное разведение, пихта, микроспорогенез, мейоз, хромосомы, нарушения мейоза.

При создании искусственных насаждений происходит адаптация растений к новым условиям обитания. Анализ развития признаков и адаптивных реакций во вновь созданных насаждениях имеет большое значение для разработки общей теории онтогенеза и изучения механизмов реализации генетической программы онтогенетической адаптации. Исследование животных и растений при искусственном разведении показало, что новые условия существования часто являются для организма стрессовыми и разные организмы реагируют на них различным образом.

Большой интерес в этом отношении имеет изучение мейоза у культивируемых видов. Мейоз является одним из наиболее уязвимых и восприимчивых к воздействию факторов внешней среды периодов в онтогенезе (Christiansen, 1960; Mergen, Lester, 1961; Kantor, Chira, 1965; Eriksson, 1968; Ekberg et al., 1972; Козубов, 1974; Романова, Третьякова, 2005). В то же время он находится под контролем сотен генов (Голубовская, 1975, 1985; Соснихина и др., 1994а, б; Богданов, 2003). Поведение хромосом в мейозе в зависимости от внешних условий также обусловлено генетически (Шкутина, 1975).

Изучение нескольких видов хвойных в условиях интродукции показало, что мейоз идет в направлении стабилизации, с одной стороны, и высокой степени его нарушенности – с другой (Муря и др., 1988; Буторина и др., 1989; Гаврилов,

Буторина, 2005). До настоящего времени мейоз у древесных растений в искусственных насаждениях был изучен недостаточно. Цель настоящего исследования – изучение мейоза у пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.), культивируемой в дендрарии Института леса им. В. Н. Сукачева.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектом исследований являлись деревья пихты сибирской, растущие в дендрарии Института леса им. В.Н. Сукачева. Дендрарий расположен в лесопарковой зоне Академгородка (г. Красноярск) на высокой (275 м над уровнем моря) террасе левого берега Енисея на месте островного участка дерново-злаковой горной степи (Мамаев и др., 1993). Климат региона резко континентальный, дендрарий относится к восточно-сибирскому варианту южно-таежной подзоны. Почва в дендрарии – дерново-карбонатная, характеризуется слабо-щелочной (близкой к нейтральной по солевому рН) реакцией среды, с невысоким содержанием гумуса и низкой степенью подвижности азота.

Саженьцы деревьев пихты привезены в дендрарий Института леса в 1977г. из школьного отделения питомника НИИ плодоводства Сибири (г. Барнаул). Для выращивания посадочного материала были использованы семена местного (Алтай) происхождения (Лоскутов, 1993). По комплексу хозяйственно ценных признаков (габитус, семеношение, устойчивость к болезням и др.) отобранные деревья могут быть отнесены к категории лучших.

¹ Работа поддержана СО РАН (проект № 12.1) и Красноярским краевым фондом науки – РФФИ “Енисей-2005” (проект № 05-04-97717).

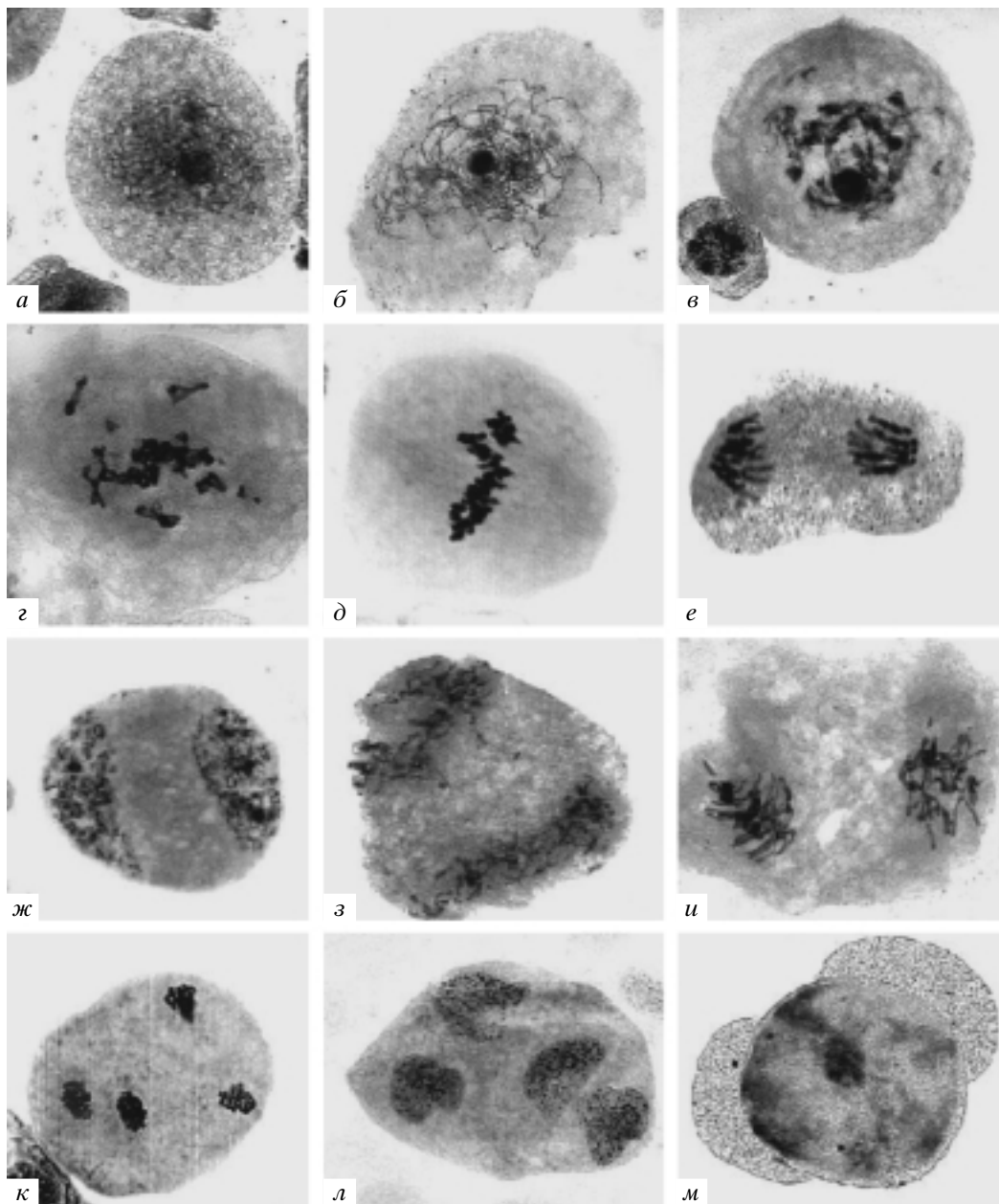


Рис. 1. Мейотическое деление и формирование пыльцевого зерна у пихты сибирской на стадиях: *а* – лептотены, *б* – пахитены, *в* – диплотены, *з* – диакинеза, *д* – метафазы I, *е* – анафазы I, *ж* – телофазы I, *з* – профазы II, *и* – метафазы II, *к* – анафазы II, *л* – тетрады микроспор, *м* – микроспоры. Здесь и на рис. 2, 4 : увел.: об. $\times 10$, ок. $\times 100$.

Исследования мейоза проводили в течение трех лет (2002–2004 гг.). В качестве материала использовали формирующиеся мужские генеративные почки. Микростробилы фиксировали ежедневно с 23 апреля по 13 мая. В качестве фиксатора использовали спирто-уксусную смесь (3 : 1). Материал выдерживали в фиксаторе 1–2 сут, затем переводили в 70%-ный спирт на хранение и окрашивали ацетогематоксилином. При проведении исследований проанализировано 14256 микроспороцитов на разных стадиях мейоза, а также 11 170 формирующихся пыльцевых зерен. На каждой стадии мейоза учитывали общее число

мейоцитов в норме и с различного рода аномалиями в поведении хромосом. Исследования проводили с помощью микроскопа МБИ-6, фазы мейоза фотографировали на пленку “Микрат”. Кроме того, часть препаратов анализировали под микроскопом Axioskop 20 (“Karl Zeiss”, Германия) с видекамерой и выходом на монитор “SONY Multiscan G200”.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Проведенные исследования показали, что мейоз у пихты сибирской в условиях дендрария, как и

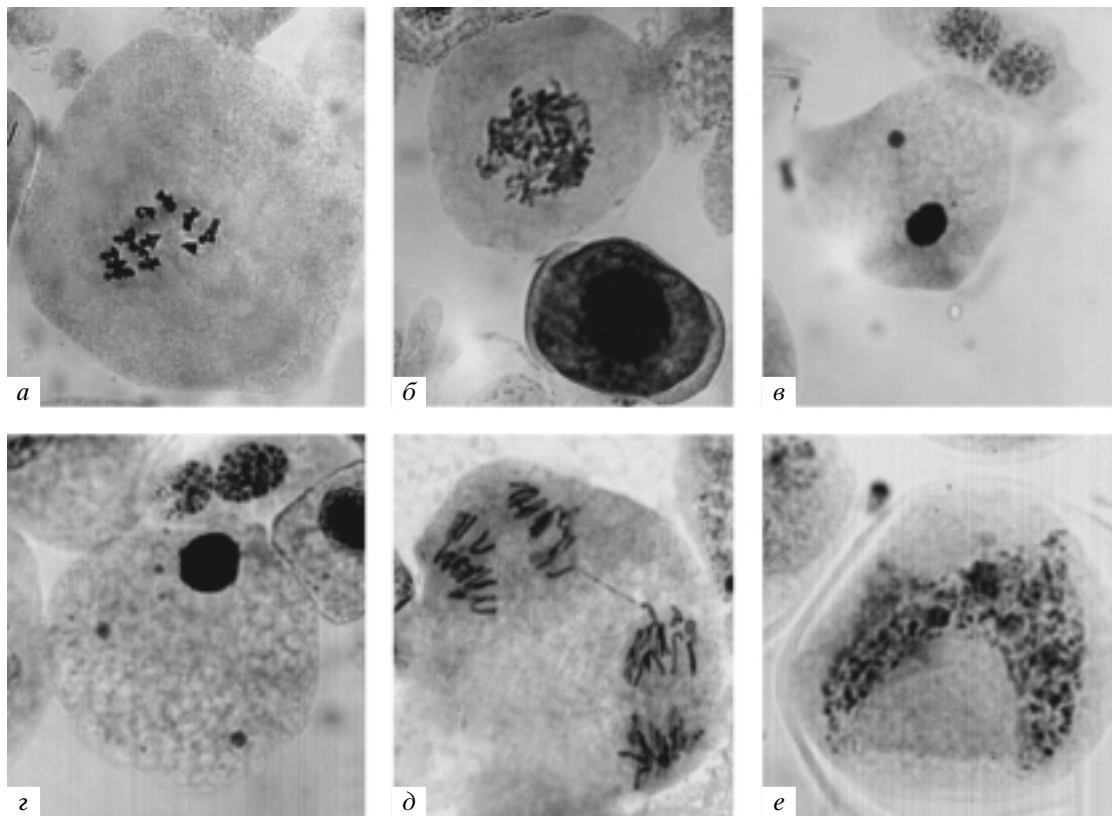


Рис. 2. Особенности мейоза при микроспорогенезе пихты сибирской в условиях дендрария: *a* – диакинез; *б* – асинхронное развитие микроспороцитов; *в*, *г* – агглютинация хроматина и выход ядрышек в цитоплазму; *д* – мост в анафазе II, сохранившийся от первого деления; *е* – объединение ядер в диаде.

в естественных популяциях, начинается и заканчивается весной. В третьей декаде апреля в микроспорангиях видны микроспороциты (материнские клетки пыльцы) округлой формы на стадии профазы первого деления (рис. 1). Диаметр их, как правило, в 1.3–1.5 раза больше, чем у окружающих клеток тапетума, и в среднем составляет 57.3 ± 1.12 мкм (у клеток тапетума – 43.3 ± 0.81 мкм). У деревьев пихты, растущих в дендрарии, можно выделить все стадии профазы первого деления (лептотену, зиготену, пахитену, диплотену и диакинез). В мейоцитах насчитывается до четырех ядрышек, одно из которых, как правило, крупнее и лучше прокрашено. Мейоз у пихты сибирской в дендрарии, как и в естественных насаждениях, проходит по классическому типу, с образованием 12 бивалентов хромосом, которые в основном правильно расходятся к противоположным полюсам (рис. 2, *a*). Морфология бивалентов определяется расположением и числом хиазм. У большинства исследованных деревьев, как и в естественных насаждениях, наблюдалось до трех хиазм на бивалент, лишь у одного дерева их насчитывалось до пяти. Деревьям пихты, растущим в условиях дендрария, присущи все ранее установленные видовые особенности: асинхрон-

ность, быстрое прохождение телофаз первого и второго делений, четко идентифицируемая профазы второго деления (Бажина и др., 2003).

Асинхронное развитие мейоцитов в целом характерно для хвойных (Козубов, 1974; Рождественский, 1974; Некрасова, Рябинков, 1978; Мурья и др., 1988; Муратова, 1995), в том числе и для пихты сибирской. Однако если в естественных популяциях пихты в пределах одного микроспорангия встречаются микроспороциты на различных стадиях первого или второго деления мейоза (Бажина и др., 2003), то в условиях дендрария наблюдались и клетки на стадии профазы первого деления и тетрады и даже формирующиеся пыльцевые зерна (рис. 2, *б*). При этом в микроспорангиях, расположенных в нижней части стробила, мейотическое деление идет быстрее по сравнению с микроспорангиями верхней части.

Четко идентифицируемая профазы второго деления является особенностью пихты сибирской и, возможно, рода *Abies* в целом (Mergen, Lester, 1961). У других видов хвойных она отсутствует, и сразу начинается метафаза II, как, например, у сосны обыкновенной (Буторина и др., 1982; Муратова, 1995).

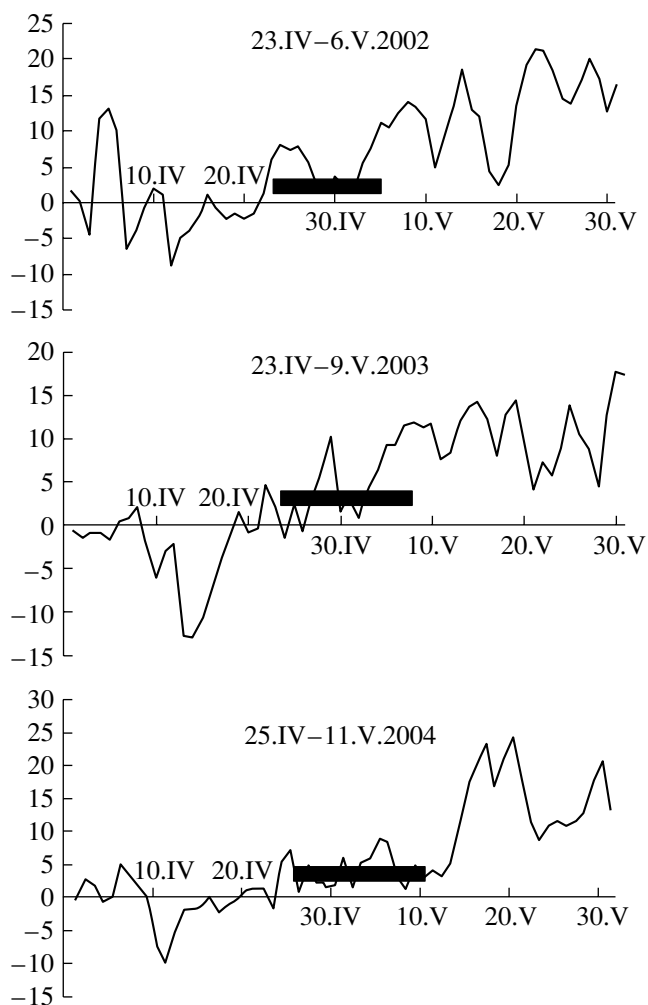


Рис. 3. Сроки прохождения мейоза (-) у пихты сибирской в зависимости от температуры воздуха (по оси ординат, °C) в разные годы.

В результате исследований мы выявили, что особенностью мейоза у пихты сибирской в условиях дендрария является его значительная продолжительность, которая составляла в разные годы 18–21 сут (рис. 3). При этом в 2002–2003 гг. первые мейотические деления были отмечены уже 24 апреля, а в 2004 г. – только 5 мая. Причиной такого различия в сроках начала делений, вероятно, является затяжная и холодная весна 2004 г. Постмейотическое развитие пыльцы у пихты сибирской в условиях дендрария в 2002–2003 гг. продолжалось до 11–13 мая, а в 2004 г. 13 мая еще шел мейоз. В то же время в естественных насаждениях мейоз начинался позднее (5–7 мая) и проходил очень быстро: в течение 1–2 сут (Бажина и др., 2003).

В условиях дендрария наряду с нормальной ориентацией веретен отмечены также параллельная и линейная на различных стадиях второго деления. Частота встречаемости мейоцитов с

такими особенностями в разные годы составляла от 0.3 до 20.5% у разных деревьев. По мнению некоторых авторов (Мок, Peloquin, 1975; Буторина и др., 1985а), во втором делении мейоза в норме веретена должны быть ориентированы по отношению друг к другу под углом 60°. Параллельное расположение веретен может привести к слиянию групп хромосом на противоположных полюсах и к формированию пыльцевых зерен с диплоидным числом хромосом. Однако процесс слияния параллельных веретен в значительной степени зависит от влияния факторов среды (Veileux et al., 1982).

В большинстве изученных клеток мейоз проходил довольно регулярно, однако практически на всех стадиях были обнаружены нарушения. Исследования показали чрезвычайно широкий спектр нарушений мейоза у пихты в дендрарии. Отдельные типы нарушений (агглютинация хроматина, остаточное ядрышко на стадии прометафазы I и полная агглютинация хромосом в кольцо на стадии метафазы I, триполярные конфигурации и выброс групп хромосом на стадии ана-телофазы I, объединение ядер в диаде, удлинение хромосом, а также их хаотическое расположение на стадии метафазы II) отмечены только у деревьев, растущих в дендрарии, и не встречались у деревьев, растущих в естественных экосистемах в окрестностях г. Красноярска.

Частота нарушений в мейозе на отдельных стадиях варьирует по годам и у разных деревьев (таблица). Примечательно, что в 2004 г. отмечена повышенная частота аномалий на разных стадиях мейоза для всех деревьев по сравнению с предыдущими годами исследования. Особенно велико было число нарушений в первом делении мейоза: от 6.8 до 42.8% у разных деревьев. Кроме того, у всех исследованных деревьев в этом году наблюдалась остановка развития микроспороцитов на стадии профазы первого деления. В таких клетках происходила агглютинация хроматина, часто наблюдался также выход ядрышка в цитоплазму клетки (рис. 2, в, 2, з). Впоследствии эти клетки, вероятно, дегенерировали. Количество микроспороцитов с данной аномалией составляло у разных деревьев 0.20–2.21%.

В 2004 г. была отмечена также специфичность развития некоторых аномалий в условиях дендрария. Так, в частности, наблюдалось обособление отстающих в телофазе хромосом в микроядра. Мосты в анафазе первого деления иногда сохранялись и во втором делении мейоза, а в некоторых случаях, вероятно, становились причиной полного или частичного слияния групп хромосом (рис. 2, д, 2, е).

Анализ аномальных мейоцитов показал, что встречаются как общие, характерные для всех деревьев типы нарушений, так и специфические.

Частота клеток с нарушениями в мейозе от общего числа проанализированных клеток в 2004 г., %

№ дерева	Общее число проанализированных клеток	Первое деление			Всего	Диады	Второе деление		Всего	Тетрады	Зрелое пыльцевое зерно
		профаза I (диакинез)	метафаза I	анафаза I–телофаза I			метафаза II	анафаза II–телофаза II			
1	3765	17.93	11.31	26.06	17.12	0	27.50	18.13	23.83	6.12	1.13
2	1960	–	–	–	–	2.08	7.46	13.16	10.49	5.59	0.67
3	3701	0	6.83	26.01	13.59	0	8.02	11.00	9.56	2.96	0.50
4	2475	0	22.92	41.54	26.89	0.58	12.80	28.42	17.92	7.93	0.22
5	3620	0	15.42	42.82	25.66	1.23	10.92	10.11	10.65	3.03	0.36
6	3443	9.63	13.07	16.09	12.59	0	8.80	18.22	13.61	4.17	0.08

К нарушениям общего типа относились выбросы хромосом за пределы метафазной пластинки, хаотичное расхождение хромосом к полюсам и отстающие хромосомы, мосты, в том числе и множественные, а также триполярные конфигурации в анафазе второго деления. Частота этих аномалий у отдельных деревьев варьировала в разные годы от 0.1 до 25.6% от общего числа проанализированных на данной стадии мейоцитов. К специфическим типам нарушений, отмеченным лишь у отдельных деревьев, относились поливалентные ассоциации в диакинезе, фрагментация, агглютинация хромосом в кольцо в мета-

фазе первого деления, “удлинение” хромосом, хаотичное расположение хромосом в метафазе второго деления, пятиполярные конфигурации в анафазе второго деления, микроядра в диаде и тетраде (рис. 4, *a–d*). Частота встречаемости таких нарушений значительно варьировала у разных деревьев: у одного из них специфические аномалии развития на различных стадиях деления имели около 16.6% мейоцитов, у другого в некоторых микроспороцитах наблюдалось большое число (до пяти) хиазм в бивалентах, а у 8.5 % клеток на стадии диакинеза сохранялось ядрышко, которое имело неправильную форму (рис. 4, *e*).

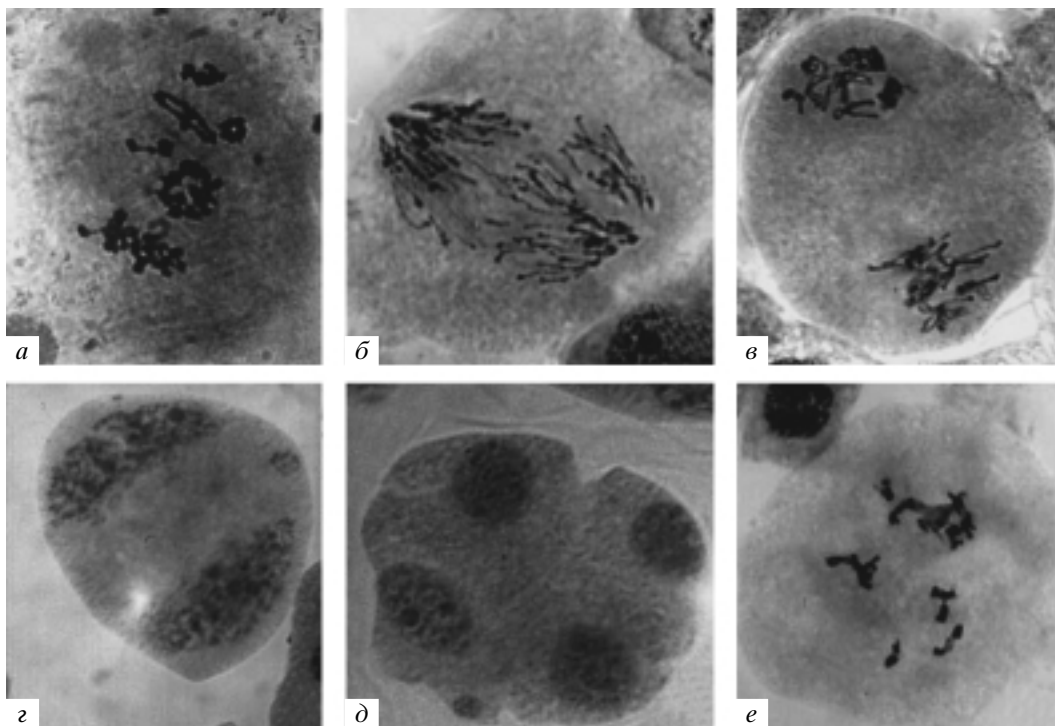


Рис. 4. Специфические аномалии мейоза пихты сибирской: *a* – поливалентные ассоциации в прометафазе I, *b* – “удлинение” хромосом в анафазе I; *в* – хаотическое расположение хромосом в метафазе II; *г* – микроядро в тетраде; *д* – микроядро в тетраде; *е* – остаточное ядрышко в диакинезе.

У всех деревьев (0.5–3.6% микроспороцитов) преимущественно на стадии анафазы первого и второго деления были отмечены множественные нарушения. Встречались в основном мосты, выбросы, отстающие хромосомы, а также хаотичное расхождение хромосом в различных сочетаниях. Еще один интересный и крайне редкий тип аномалий – асинхронность деления в пределах одного мейоцита, – например, во втором мейотическом делении на одном полюсе может наблюдаться профазы II, на другом – метафаза II или анафаза II. Отмечены также следующие сочетания: анафаза I – метафаза II, метафаза II – анафаза II, диада – анафаза II, телофаза II – тетрада, анафаза II – тетрада.

Нарушения в мейозе, как правило, элиминируются на стадии интеркинеза (диады, тетрады) и слабо влияют на жизнеспособность пыльцы. Однако исследования показали, что у всех изученных деревьев наряду с нормальными тетрадами наблюдались триады и пентады микроспор. При микроспорогенезе наряду с нормальными микроспорами с двумя воздушными мешками были обнаружены микроспоры с одним и тремя воздушными мешками, однако частота таких аномалий была достаточно низкой и не превышала 2.04%.

ОБСУЖДЕНИЕ

Морфология мейоза определяется взаимодействием конкретного генотипа, структуры хромосом и среды (Соснихина и др., 1994б). При выращивании деревьев, полученных из мест естественного ареала вида в ботанических садах и дендрариях, изменение природно-климатических факторов может спровоцировать у них экологический стресс, аномалии роста и развития, а также привести к повышению внутривидовой дифференциации и снижению продуктивности (Некрасов, 1971; Мамаев, Андреев, 1996). Особенная чувствительность к новым условиям характерна для ювенильной стадии онтогенеза и начала репродуктивной фазы, когда процессы споро- и гаметогенеза входят в соответствие с новым температурным и световым режимом (Шкутко, 1983; Гаврилов, Буторина, 2005). При этом каждое дерево характеризуется определенным уровнем нарушений, хотя, безусловно, число аномалий зависит от меняющихся условий среды. Очевидно, увеличение продолжительности мейоза у деревьев пихты сибирской, растущих в дендрарии, является реакцией на новые условия существования. Аналогичное явление наблюдалось у сосны обыкновенной в стрессовых условиях (Рождественский, 1974; Буторина и др., 1985б).

Вследствие увеличения продолжительности мейоза возрастает вероятность воздействия неблагоприятных факторов, что увеличивает число аномальных клеток. Известно, что большинство

стадий мейоза у хвойных очень чувствительно к изменениям температуры и другим факторам среды (Christiansen, 1960; Chandler, Mavrodineanu, 1965; Eriksson, 1968; Ekberg et al., 1972; Козубов, 1974; Круклис, 1974; Luomajoki, 1977; Яковлев, 1978). В частности, у пихты сибирской в условиях промышленного загрязнения уровень аномальных мейоцитов в 2.5–6.5 раз выше, чем в контрольных условиях; также отмечается более широкий спектр нарушений структурного характера – фрагментаций, хромосомных мостов, кольцевых хромосом, выбросов и слипаний хромосом (Преснухина, Калашник, 2003).

Исследования показали, что спектр нарушений мейоза у пихты в искусственных насаждениях значительно шире по сравнению с естественными популяциями; наряду с аномалиями общего типа были отмечены специфические и множественные. Возможно, это обусловлено генетическими особенностями исследованных деревьев – мутациями, поскольку весь процесс мейоза находится под генетическим контролем (Хвостова, Ячевская, 1975; Голубовская, 1975, 1985; Соснихина и др., 1994а, б; Богданов, 2003). Наличие хромосомных мутаций у пихты сибирской, в том числе и кольцевых хромосом, ранее было отмечено при изучении ее кариотипа (Муратова, Матвеева, 1996).

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 агглютинация хроматина, могут отражаться в неоднородности пыльцы по размеру и форме пыльцевых зерен и вызывать снижение ее фертильности (Пожидаева и др., 1985). Наряду с нормальными обнаружено наличие мелких пыльцевых зерен, а также зерен с аномальным числом воздушных мешков. Вероятно, отмеченные нарушения в микроспорогенезе могут объяснить высокую (68–92% у разных деревьев) стерильность пыльцы у деревьев пихты сибирской, растущих в дендрарии.

Таким образом, анализ микроспорогенеза у пихты сибирской при искусственном разведении выявил некоторые особенности мейоза: растянутость во времени и более широкий спектр аномалий по сравнению с деревьями пихты из естественных популяций.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бажина Е.В., Квитко О.В., Муратова Е.Н. Цитогенетическое изучение пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) в среднегорье Восточного Саяна // Матер. II конф. МОГиС “Актуальные проблемы генетики”. М., 2003. Т. 2. С. 262–264.
- Богданов Ю.Ф. Изменчивость и эволюция мейоза // Генетика. 2003. Т. 39. № 4. С. 453–457.

- Буторина А.К., Высоцкий А.А., Мурая Л.С. Сравнительный цитогенетический анализ форм сосны обыкновенной разной смолопродуктивности // Там же. 1982. Т. 18. № 12. С. 2019–2029.
- Буторина А.К., Мурая Л.С., Машикина О.С., Высоцкий А.А. Новый тип мейотической мутации у сосны // Там же. 1985а. Т. 21. № 1. С. 103–111.
- Буторина А.К., Мурая Л.С., Исаков Ю.Н. Характер прохождения мейоза при микроспорогенезе у сосны обыкновенной на суходоле и болоте // Тез. докл. II Всесоюз. симп. “Половое размножение хвойных растений”. Новосибирск, 1985б. С. 7–10.
- Буторина А.К., Кирбиса М., Дерюжкин Р.И., Мурая Л.С. Исследование мейоза у лиственницы европейской // Цитология. 1989. Т. XXXI. № 9. С. 1040–1043.
- Гаврилов И.А., Буторина А.К. Цитогенетика тсуги канадской в условиях интродукции в Воронежской области // Лесоведение. 2005. № 3. С. 60–65.
- Голубовская И.Н. Генетический контроль поведения хромосом в мейозе // Цитология и генетика мейоза. М.: Наука, 1975. С. 312–343.
- Голубовская И.Н. Экспериментальное исследование генного контроля мейоза у кукурузы // Теоретические основы селекции. Новосибирск: Наука, 1985. С. 119–135.
- Козубов Г.М. Биология плодоношения хвойных на Севере. Л.: Наука, 1974. 136 с.
- Круклис М.В. Мейоз и формирование пыльцы у лиственницы Чекановского (*Larix czekanowskii* Sz.) // Изменчивость древесных растений Сибири. Красноярск: Ин-т леса и древесины АН СССР, 1974. С. 20–34.
- Лоскутов Р.И. Декоративные древесные растения для озеленения городов и поселков. Красноярск: Изд-во Красноярского ун-та, 1993. 184 с.
- Мамаев С.А., Андреев Л.Н. Роль ботанических садов России в сохранении флористического разнообразия // Экология. 1996. № 6. С. 453–458.
- Мамаев С.А., Дорофеева Л.М., Александрова М.С. и др. Адаптация и изменчивость древесных растений в лесной зоне Евразии. Екатеринбург: УИФ “Наука”, 1993. 136 с.
- Муратова Е.Н. Особенности мейоза сосны обыкновенной около северной границы ее ареала // Онтогенез. 1995. Т. 26. № 2. С. 158–169.
- Муратова Е.Н., Матвеева М.В. Кариологические особенности пихты сибирской в различных условиях произрастания // Экология. 1996. № 2. С. 96–102.
- 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.
- Некрасов В.И. Некоторые теоретические вопросы формирования интродукционных популяций лесных древесных пород // Там же. 1971. № 5. С. 26–30.
- Некрасова Т.П., Рябинков А.П. Плодоношение пихты сибирской. Новосибирск: Наука, 1978. 150 с.
- Пожидаева И.М., Буторина А.К., Исаков Ю.Н. Нарушения в мейозе при микроспорогенезе и уровень фертильности у сосны обыкновенной // Тез. докл. II Всесоюз. симп. “Половое размножение хвойных растений”. Новосибирск: Наука, 1985. С. 31.
- Преснухина Л.Н., Калашиник Н.А. Микроспорогенез пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) в условиях промышленного загрязнения // Матер. II конф. МОГиС “Актуальные проблемы генетики”. М., 2003. Т. 2. С. 321.
- Рождественский Ю.Ф. Особенности микроспорогенеза сосны обыкновенной на Урале и его зависимость от экологических факторов // Экология. 1974. № 1. С. 49–53.
- Романова Л.И., Третьякова И.Н. Особенности микроспорогенеза у лиственницы сибирской, растущей в условиях техногенной нагрузки // Онтогенез. 2005. Т. 36. № 2. С. 128–134.
- Соснихина С.П., Смирнов В.Г., Михайлова Е.И., Егорова Л.Ф. Нарушение гомологичного синапсиса у мейотических мутантов диплоидной ржи // Генетика. 1994а. Т. 30. № 4. С. 488–494.
- Соснихина С.П., Федотова Ю.С., Смирнов В.Г. и др. Изучение генетического контроля мейоза у ржи // Там же. 1994б. Т. 30. № 8. С. 1043–1056.
- Хвостова В.В., Ячевская Г.Л. Перестройки хромосом в мейозе // Цитология и генетика мейоза. М.: Наука, 1975. С. 232–262.
- Шкутина Ф.М. Мейоз у отдаленных гибридов и амфилоидов // Там же. С. 292–311.
- Шкутко Н.В. Развитие генеративных почек у хвойных растений, интродуцированных в БССР // Матер. I Всесоюз. симп. “Половая репродукция хвойных”. Новосибирск: Наука, 1973. Т. 2. С. 132–134.
- Яковлев А.В. О влиянии низких температур на микроспорогенез сосны обыкновенной // Лесоведение. 1978. № 6. С. 51–55.
- Chandler C., Mavrodineanu S. Meiosis in *Larix laricina* Koch // Contrib. Boyce Thompson Inst. 1965. V. 23. № 4. P. 67–76.
- Christiansen H. On the effect of low temperature on meiosis and pollen fertility in *Larix decidua* Mill. // Silvae Genet. 1960. Bd. 9. Hf. 3. S. 72–78.
- Ekberg I., Eriksson G., Jonsson A. Meiosis in pollen mother cells of *Pinus contorta* // Hereditas. 1972. V. 71. P. 313–324.
- Eriksson G. Temperature response of pollen mother cells in *Larix* and its importance for pollen formation // Stud. Forest. Suec. 1968. V. 63. 131 p.
- Kantor J., Chira E. Microsporogenesis in some species of *Abies* // Sbornic Vysoke Skoly Zemedelske Brno (Rada C). 1965. № 3. P. 179–185.
- Luomajoki A. Effects of temperature on spermatophyte male meiosis // Hereditas. 1977. V. 85. P. 33–48.
- Mergen F., Lester D.T. Microsporogenesis in *Abies* // Silvae Genet. 1961. Bd. 10. Hf. 5. S. 146–156.

Mok D.W.S., Peloquin S.J. Three mechanisms of $2n$ pollen formation in diploid potatoes // *Canad. J. Genet. Cytol.* 1975. V. 17. № 2. P. 217–225.

Veileux R.E., McHale N.A., Lauer F.I. $2n$ gametes in diploid Solanum: frequency and types of spindle abnormalities // *Ibid.* 1982. V. 24. № 3. P. 301–314.

@@@@