

УДК 582.475.2:581.52:571.1

ОСОБЕННОСТИ ПЫЛЬЦЫ ВНУТРИВИДОВЫХ ФОРМ ЛИСТВЕННИЦЫ СИБИРСКОЙ В КОНТРАСТНЫХ ЭКОТОПАХ ЮЖНОЙ СИБИРИ

© 2021 г. Т. С. Седельникова^а, * А. С. Аверьянов^а, А. В. Пименов^а^аИнститут леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Федеральный исследовательский центр «Красноярский научный центр СО РАН», Академгородок, 50/28, Красноярск, 660036 Россия

*E-mail: tss@ksc.krasn.ru

Поступила в редакцию 29.01.2020 г.

После доработки 30.03.2020 г.

Принята к публикации 03.02.2021 г.

В естественных популяциях и искусственных насаждениях лиственницы сибирской (*Larix sibirica*), произрастающих в экологически контрастных условиях Южной Сибири, проведено исследование морфологических признаков пыльцы и аномалий ее развития у внутривидовых форм и морфотипов деревьев, дифференцированных по окраске и размерам женских шишек, с учетом типа половой конституции, возраста, наличия поврежденности лиственничной почковой галлицей, по сравнению с типичными особями. Выявлено, что у красношишечных форм деревьев (*f. rubriflora*, *f. rosea*) формируются достоверно более крупные пыльцевые зерна и образуется меньшее количество тератоморфной пыльцы, чем у зеленошишечной формы (*f. viridiflora*). Специфика крупношишечных форм деревьев по сравнению с мелкошишечными проявляется в продуцировании достоверно более крупной пыльцы. У крупношишечных и мелкошишечных форм деревьев пыльцевые зерна с аномалиями развития встречаются чаще, чем у типичных особей. Молодые 30-летние деревья характеризуются достоверно более мелкой пылью, чем особи старших возрастов, не отличаясь от них по количеству тератоморфных пыльцевых зерен. Образование более мелких пыльцевых зерен у молодых деревьев может быть связано не только с возрастом, но и с мужским типом их сексуализации. Заселение деревьев лиственничной почковой галлицей не оказывает влияния на размер пыльцевых зерен и число аномалий их развития, но влияет на изменение соотношения классов формы пыльцы. Морфометрические показатели пыльцы изменяются в соответствии с контрастными различиями эколого-климатических условий произрастания деревьев в подтаежном, предгорном, болотном и степном происхождении. В условиях неблагоприятного температурного режима корнеобитаемого слоя торфяных криоземов на болоте и засушливого климата со значительными колебаниями температур в степи деревья продуцируют пыльцу более мелких размеров с высоким числом аномалий ее развития.

Ключевые слова: лиственница сибирская, внутривидовой полиморфизм, Южная Сибирь, морфология пыльцы.

DOI: 10.31857/S0024114821030104

Лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.) – вид хвойных растений из рода лиственница (*Larix* Mill.) семейства сосновые (Pinaceae (Spreng. Ex F. Rudolphi) – имеет обширный ареал, простирающийся с севера на юг от тундры (71° с.ш.) до горных районов Алтая и Саян (46° с.ш.) и с запада на восток – от Урала (62° в.д.) до Забайкалья (123° в.д.). В пределах области своего распространения лиственница сибирская образует широкий спектр морфологической изменчивости, проявляющийся в наличии внутривидовых форм и морфотипов деревьев, адаптированных к разнообразным условиям произрастания (Биоразнообразие ..., 2010).

Половая репродукция *L. sibirica* тесно связана с процессом микроспорогенеза, который определяет формирование и развитие мужского гаметофита. Вопросам пыльцевой продуктивности и

физиологии пыления, цитозембриологии, биохимии, физиологии и морфологии пыльцевого зерна у лиственницы сибирской и близкородственных видов – лиственницы европейской (*Larix decidua* Mill.), лиственницы Сукачева (*Larix sukaczewii* Dylis) и гибридного комплекса – лиственницы Чекановского (*L. sibirica* × *L. gmelinii* = *Larix czekanowskii* Szaf.) посвящен ряд работ (Круклис, 1974; Круклис, Милютин, 1977; Некрасова, 1983; Тренин, 1986; Slobodnik, 2002; Романова, Третьякова, 2005; Сурсо и др., 2012; Vasilevskaya, Domakhina, 2018). Однако сведения об особенностях морфологии пыльцы у различных форм деревьев, являющихся собственно компонентами биоразнообразия природных популяций и искусственных насаждений лиственницы сибирской, отсутствуют. Между тем, данные о раз-

мерах и форме пыльцевых зерен успешно используются для диагностики и экологической дифференциации видов, межвидовых гибридов и внутривидовых форм древесных, в том числе хвойных, растений из родов береза (*Betula* L.), дуб (*Quercus* L.), ель (*Picea* A. Dietr.), кипарис (*Cupressus* L.), сосна (*Pinus* L.) (Захаренко, 2006; Пименов и др., 2011; Горячкина, Седаева, 2012; Wronska-Pilarek et al., 2016; Темботова и др., 2017; Derciuch et al., 2018).

Известно, что морфологические параметры пыльцы как интегральные критерии обладают высокой степенью информативности. Вариабельность размера пыльцы определяется влиянием естественного отбора в зависимости от стратегии ее распространения, в совокупности со многими другими факторами (Knight et al., 2010). У видов хвойных из родов ель, кедр (*Cedrus* Trew), кипарис, сосна размер пыльцы связан с некоторыми биологическими признаками – строением оболочки пыльцевого зерна, плоидностью клеток, уровнем гетерозиготности гено типа, размером генома (Chira, 1973; Danti et al., 2010; Макогон, Коршиков, 2012; Bell et al., 2018). Для хвойных, в том числе лиственницы сибирской, установлена связь размера пыльцы и встречаемости аномалий ее развития с температурными и почвенно-гидрологическими условиями местопроизрастаний, атмосферным загрязнением, заболеваниями деревьев (Некрасова, 1983; Седельникова и др., 2004; Третьякова, Носкова, 2004; Бажина, 2005; Романова, Третьякова, 2005; Varis et al., 2011; Сурсо и др., 2012; Vasilevskaia, Domakhina, 2018; Sedelnikova et al., 2018).

Настоящая работа посвящена исследованию морфологических признаков пыльцы и выявлению факторов их изменчивости у внутривидовых форм и морфотипов лиственницы сибирской в экологически контрастных условиях произрастания юга Сибири.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Объектами исследования послужили естественные популяции и искусственные насаждения *L. sibirica*, произрастающие на ключевых участках (происхождениях) в Ширинском районе Республики Хакасия и районе Академгородка г. Красноярска (табл. 1). Сбор образцов пыльцы производился в 2017 г. в третьей декаде апреля в искусственных посадках *L. sibirica*, представляющих собой дендроценоз на урбанизированной территории в городской черте г. Красноярска, в происхождении “Академгородок”, территориально приуроченном к биоклиматическим условиям подтаежного пояса Приенисейской части Восточного Саяна. В первой – второй декадах мая 2017 г. пыльца данного вида отбиралась в естественных популяциях Июско-Ширинской

горностепной ландшафтной системы в 4 происхождениях: “Туим” – редкостойный лиственничник кустарниково-разнотравный на остепненных склонах юго-западной экспозиции; “Марчелгаш” – редкостойный лиственничник злаково-разнотравный на предгорной равнине восточного макросклона Кузнецкого Алатау; “Тунгужуль/суходол” – редкостойный лиственничник кустарниково-разнотравный на первой надпойменной террасе р. Тунгужуль в Бело-Июсской системе межгорных долин восточного макросклона Кузнецкого Алатау; “Тунгужуль/болото” – елово-лиственничное редколесье разнотравно-кустарничково-зеленомошное на криогенном торфянике в пойме р. Тунгужуль в Бело-Июсской системе межгорных долин восточного макросклона Кузнецкого Алатау. Данные ключевые участки (происхождения) отобраны в соответствии с их эколого-климатической контрастностью и подразделяются на подтаежный (“Академгородок”), степной (“Туим”), предгорные (“Тунгужуль/суходол”, “Марчелгаш”) и предгорный болотный (“Тунгужуль/болото”).

При сборе образцов пыльцы *L. sibirica* были сформированы следующие выборки: деревья типичной формы; внутривидовые формы деревьев, дифференцированные по окраске кроющих чешуй женских шишек (макростробилов) – зеленошишечная (f. *viridiflora* Szaf.), красношишечная (f. *rubriflora* Szaf.) и ее вариации – розовошишечная (f. *rosea* Szaf.), а также обнаруженная нами уникальная фиолетовошишечная (f. *purpura*); формы, выделенные по размерам макростробилов – мелкошишечная, крупношишечная. В перечисленных выборках при выделении форм деревьев учитывались их возраст; тип сексуализации; наличие повреждений, вызванных лиственничной почковой галлицей (*Dasyneura rozkovi* Mam. et Nik. (Diptera, Cecidomyiidae)).

Отбор образцов пыльцы проводили в сухую солнечную погоду из естественно раскрывшихся микростробилов путем стряхивания в пакетики из кальки с последующим помещением их в эксикатор с CaCl₂. Из каждой выборки пыльцы было сделано по 3 временных неокрашенных водных препаратов, из популяционной выборки – 10 препаратов, в которых было исследовано по 10 полей зрения (*n*). Морфометрические параметры пыльцевых зерен измерялись при помощи окуляр-микрометра стереоскопического микроскопа МБС-10. Число измеренных в каждой выборке пыльцевых зерен приведено в табл. 2. Измерение параметров элементов пыльцы и определение размера и формы пыльцевого зерна проводились по общепринятым методам (Erdtman, 1945, 1952; Моносзон-Смолина, 1949; Halbritter et al., 2018).

При измерении пыльцевого зерна наиболее широкая его часть идентифицировалась как дли-

Таблица 1. Характеристика объектов исследования и выборок деревьев

Наименование ключевого участка/“происхождения”	Географические координаты	Выборки <i>Larix sibirica</i>	
		внутривидовые формы и морфотипы	число деревьев, шт./возраст деревьев, лет
Микрорайон Академгородок, г. Красноярск/“Академгородок”	55°59'04" с.ш., 92°45'09" в.д.	Зеленошишечная	3/50
		Красношишечная	5/50
		Розовошишечная	1/50
Окрестности с. Туим, Ширинский район, Республика Хакасия/“Туим”	54°24'03" с.ш., 89°58'15" в.д.	Типичная	2/125
		Мелкошишечная, молодое дерево	1/30
		Крупношишечная, мужской тип сексуализации	1/95
		Фиолетовошишечная	1/110
Окрестности пос. Марчелгаш, Ширинский район, Республика Хакасия/“Марчелгаш”	54°30'52" с.ш., 89°47'02" в.д.	Типичная	2/120
		Крупношишечная	2/30
		Мужской тип сексуализации, молодые деревья	5/30
Первая надпойменная терраса в долине р. Тунгужуль, Ширинский район, Республика Хакасия/“Тунгужуль/суходол”	54°19'48" с.ш., 89°43'37" в.д.	Типичная	6/80–90
		Мелкошишечная	1/100
		Крупношишечная	1/105
		Пораженная галлицей	1/90
Криогенный торфяник в долине р. Тунгужуль, Ширинский район, Республика Хакасия/“Тунгужуль/болото”	54°16'30" с.ш., 89°38'56" в.д.	Типичная	10/90–110

на, наиболее узкая – как высота. Для определения класса пыльцы по размеру использовался ее наибольший морфометрический параметр – длина (Erdtman, 1945). По классификации G. Erdtman (1945), в соответствии со значением длины диагностируются 6 классов размера пыльцевых зерен: <10 μm – очень мелкие (“very small grains”), 10–25 μm – мелкие (“small grains”), 25–50 μm – средние (“medium sized grains”), 50–100 – крупные (“large grains”), 100–200 μm – очень крупные (“very large grains”), >200 μm – гигантские (“gigantic grains”). Классы формы пыльцы определялись на основе соотношения высоты и длины, умноженного на 100 (Erdtman, 1952). По этому соотношению выделяются 9 классов формы пыльцы: <50 – сверх-сплюснутая (“per-oblate”), 50–75 – сплюснутая (“oblate”), 75–88 – почти-сплюснутая (“sub-oblate”), 88–99 – сплюснуто-сфероидальная (“oblate-spheroidal”), 100 – сфероидальная (“spheroidal”), 101–114 – вытянуто-сфероидальная (“prolate-spheroidal”), 114–133 – почти-вытянутая (“sub-prolate”), 133–200 – вытянутая (“prolate”), >200 – сверх-вытянутая (“per-prolate”) (Erdtman, 1952). Подсчет встречаемости и определение типов аномалий пыльцы проводились с использованием методики М.В. Сурсо с соавт. (2012).

Морфометрические параметры пыльцы анализировались с использованием общепринятых

статистических методов. Для оценки достоверности различий размера пыльцевых зерен применялся *t*-критерий Стьюдента (t_{st}) на 5%-м уровне точности по каждой из сравниваемых пар значений (t_{ϕ}). Для использованных в работе объемов выборок по всем сравниваемым парам критическое значение t_{st} составляет 1.96.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Пыльца всех видов лиственницы является сложным объектом, поскольку имеет ограниченное число таксономически значимых признаков и высокий уровень индивидуальной изменчивости. Пыльца лиственницы на искусственных средах и при разных условиях инкубирования *in vitro* не прорастает (Сурсо и др., 2012), поэтому оценить ее качество можно только косвенными методами. Пыльцевые зерна видов рода *Larix* имеют следующие морфологические характеристики: единица рассеивания – монада, размер – крупные (51–100 мкм), класс – безапертурный, число апертур – 0, тип апертуры – апертура отсутствует, полярность – гетерополярная, контур в полярном положении (пыльца в гидратированном состоянии) – эллиптический, контур в полярном положении (сухая пыльца) – неправильный, форма (сухая пыльца) – неправильная, складки

Таблица 2. Морфометрическая характеристика пыльцевых зерен в изученных происхождениях *Larix sibirica*

Внутривидовая форма и морфотип деревьев	Статистические показатели					
	параметр пыльцевого зерна	<i>n</i> , шт.	Limit, μm	$x \pm Mx$, μm	σ	<i>C.V.</i> , %
“Академгородок”						
Зеленошишечная	Высота	120	57–107	73.83 ± 0.86	9.42	12.76
	Длина	120	64–114	85.72 ± 0.73	8.01	9.34
Красношишечная	Высота	120	57–100	78.33 ± 0.99	10.86	13.86
	Длина	120	71–107	88.17 ± 0.86	9.44	10.71
Розовошишечная	Высота	120	57–100	78.70 ± 0.99	10.86	13.80
	Длина	120	57–114	88.89 ± 0.89	9.73	10.93
“Туим”						
Типичная	Высота	120	57–94	73.60 ± 0.77	8.43	11.45
	Длина	120	57–100	85.17 ± 0.69	7.51	8.82
Мелкошишечная, молодое дерево	Высота	120	57–100	70.37 ± 0.97	10.64	15.12
	Длина	120	64–114	85.35 ± 0.92	10.13	11.87
Крупношишечная, мужской тип сексуализации	Высота	120	57–100	71.38 ± 0.88	9.63	13.49
	Длина	120	57–107	85.72 ± 0.83	9.05	10.56
Фиолетовошишечная	Высота	120	57–100	77.22 ± 0.77	8.41	10.89
	Длина	120	71–100	89.37 ± 0.54	5.95	6.66
“Марчелгаш”						
Типичная	Высота	240	57–100	75.46 ± 0.66	10.29	14.87
	Длина	240	71–114	87.28 ± 0.53	8.19	13.56
Крупношишечная	Высота	240	57–114	77.32 ± 0.74	11.5	10.20
	Длина	240	64–121	89.93 ± 0.79	12.19	6.98
Мужской тип сексуализации, молодые деревья	Высота	120	57–94	71.23 ± 0.66	7.27	10.20
	Длина	120	71–100	84.17 ± 0.54	5.88	6.98
“Тунгужуль/суходол”						
Типичная	Высота	600	57–114	74.11 ± 0.39	9.46	12.77
	Длина	600	64–114	85.82 ± 0.36	8.7	10.14
Мелкошишечная	Высота	240	57–100	71.95 ± 0.57	8.88	12.34
	Длина	240	71–114	83.13 ± 0.52	8.08	9.72
Крупношишечная	Высота	240	57–100	73.57 ± 0.56	8.66	11.77
	Длина	240	71–107	86.02 ± 0.48	7.43	8.63
Пораженная галлицей	Высота	120	57–94	74.60 ± 0.86	9.44	12.65
	Длина	120	71–100	84.39 ± 0.78	8.56	10.14
“Тунгужуль/болото”						
Типичная	Высота	120	57–100	70.88 ± 0.64	7.03	9.92
	Длина	120	71–100	83.53 ± 0.56	6.10	7.30

Примечание. *n* – объем выборки, Limit – предельные значения, $x \pm Mx$ – среднее и ошибка среднего, σ – среднее квадратичное отклонение, *C.V.* – коэффициент вариации.

(сухая пыльца) – неравномерно сформированные, форма (пыльца в гидратированном состоянии) – от яйцевидной до сфероидальной (Halbritter, 2016).

Пыльца лиственницы не имеет воздушных мешков, спородерма состоит из зернистой эктэ-

зины, ламеллярной эндэксины и интины. Исходным типом апертуры – части поверхности пыльцевого зерна, являющейся местом выхода пыльцевой трубки – у хвойных является дистальная борозда, которая в процессе эволюции сильно редуцировалась, а у видов рода *Larix* полностью ис-

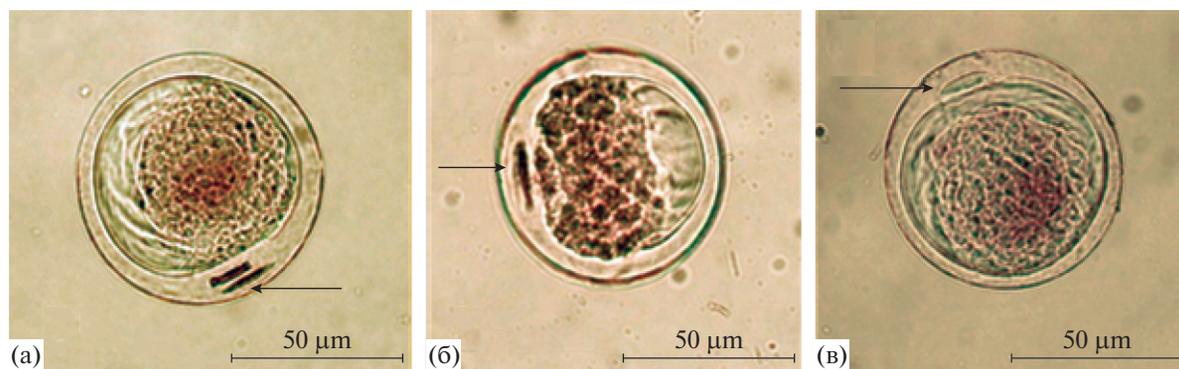


Рис. 1. Зрелые пыльцевые зерна *L. sibirica*: а – происхождение “Академгородок”, зеленошишечная форма; б – происхождение “Туим”, типичная форма; в – происхождение “Тунгужуль/суходол”, крупношишечная форма. Стрелками указаны проталиальные клетки.

чезла. Сфероидальная форма пыльцевого зерна, сглаживание рисунка поверхности экзины, редукция апертур являются признаками специализации под действием анемофилии (Мейер-Меликян, Токарев, 2004; Токарев, 2004). Относительно тяжелая пыльца *L. sibirica* обладает невысокими аэродинамическими качествами, однако достаточно низкая удельная плотность обеспечивает ее способность к переносу на большие расстояния (Сурсо, 2009; Головкин и др., 2011).

Сведения о размере пыльцы лиственницы сибирской крайне немногочисленны и приводятся для популяционных выборок деревьев или отдельных особей без учета особенностей их габитуса и морфологии. В связи с представлениями о том, что пыльца *L. sibirica* имеет близкую к сфероидальной форму, при исследованиях определялись значения только одного показателя – длины пыльцевого зерна. По имеющимся данным, длина пыльцевого зерна *L. sibirica* в северной подзоне тайги (Архангельская область) составляет 83–86 µm, в Карелии и Мурманской области – 77–79 µm, в районах Восточной Сибири – 76–87 µm, в Южной Сибири (Республика Хакасия) – 78–79 µm. Коэффициент вариации (*C.V.*) длины пыльцевого зерна лиственницы сибирской определяется как низкий – 4–8% (Круклис, Милютин, 1977; Тренин, 1986; Баранчиков и др., 2009; Сурсо и др., 2012).

На рисунке 1 приведены микрофотографии зрелых пыльцевых зерен лиственницы сибирской в образцах пыльцы, использованных нами для анализа. Для более объективной оценки изменчивости размера пыльцы *L. sibirica* измерялись параметры длины и высоты пыльцевого зерна. По данным, приведенным в табл. 2, в образцах пыльцы *L. sibirica* средние параметры длины пыльцевых зерен варьируют от 83.1 ± 0.52 до 89.9 ± 0.79 µm, высоты – от 70.4 ± 0.97 до 78.7 ± 0.99 µm. В образцах пыльцы из всех происхождений высота пыльцевых зерен оказалась более вариабельным параметром по сравнению с их длиной, при этом значения

коэффициентов вариации соответствуют низкому и среднему уровням изменчивости (табл. 2). По классификации G. Erdtman (1945), в образцах *L. sibirica* в соответствии со значениями длины идентифицируется пыльца двух классов размера: крупные пыльцевые зерна (“large grains”), длина которых варьирует в диапазоне 50–100 µm, и очень крупные пыльцевые зерна (“very large grains”), длина которых составляет 100–200 µm. Во всех образцах лиственницы преобладает крупная пыльца, однако в некоторых из них встречаются очень крупные пыльцевые зерна (табл. 3).

Пыльца красношишечных форм деревьев (*f. rubriflora*, *f. rosea*, *f. purpurea*) из происхождений “Академгородок” и “Туим” достоверно крупнее по сравнению с зеленошишечной формой (*f. viridiflora*) по параметрам длины ($t_{\Phi} = 3.07, 3.90, 5.67$, соответственно) и высоты ($t_{\Phi} = 4.85, 5.25, 4.16$, соответственно) (табл. 2). Возможно, это обусловливается наличием большого количества пыльцы очень крупного размера, длина которой варьирует от 100 до 114 µm у форм *f. rubriflora* и *f. rosea* (5.0 и 5.8% соответственно), хотя у формы *f. purpurea* имеется только крупная пыльца и отсутствует очень крупная. Для отдельных видов древесных растений, например, из рода эвкалипт (*Eucalyptus* L’Hér), показано, что более крупные пыльцевые зерна имеют преимущественные шансы на успех в процессе оплодотворения, так как их размер определяет скорость роста пыльцевых трубок (Gore et al., 1990). Поскольку в сибирских популяциях *L. sibirica* зеленошишечные особи встречаются редко, а преобладают красношишечные деревья, встречаемость которых по мере продвижения на северо-восток в более холодные районы возрастает до 90% и выше (Круклис, Милютин, 1977; Биоразнообразие ..., 2010), можно предположить, что одной из вероятных причин их устойчивости в суровых условиях произрастания является продуцирование более крупной пыльцы.

Таблица 3. Встречаемость пыльцы различного класса размера в изученных происхождениях *Larix sibirica*, %

Внутривидовая форма и морфотип деревьев	Класс размера пыльцевых зерен	
	крупные	очень крупные
“Академгородок”		
Зеленошишечная	98.3	1.7
Красношишечная	95.0	5.0
Розовошишечная	94.2	5.8
“Туим”		
Типичная	100.0	0.0
Мелкошишечная, молодое дерево	97.5	2.5
Крупношишечная, мужской тип сексуализации	95.0	5.0
Фиолетовошишечная	100.0	0.0
“Марчелгаш”		
Типичная	99.6	0.4
Крупношишечная	87.5	12.5
Мужской тип сексуализации, молодые деревья	100.0	0.0
“Тунгужуль/суходол”		
Типичная	98.2	1.8
Мелкошишечная	99.6	0.4
Крупношишечная	99.6	0.4
Пораженная галлицей	100.0	0.0
“Тунгужуль/болото”		
Типичная	100.0	0.0

Примечание. Число анализируемых пыльцевых зерен (*n*) по каждой из выборок деревьев представлено в табл. 2.

Хвойные деревья с красной окраской кроющих чешуй женских и мужских репродуктивных органов содержат антоцианы, активация биосинтеза которых происходит в стрессовых условиях произрастания. У представителей семейства Pinaceae выявлено 4 антоцианидина, один из которых (3-глюкозид пеонидин) обнаружен в женских шишках лиственницы (Anderson, 1992; Griesbach, Santamour, 2003). Показано, что формы деревьев, содержащие антоциан в мужских и женских шишках, более часто встречаются в условиях низких температур. Так, пыльца краснопыльничковой формы сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L. f. (var.) *erythranthera* Sanio) при низких температурах лучше прорастает, характеризуется более крупными и менее изменчивыми размерами, а ее вылет происходит раньше по сравнению с желтопыльничковой формой (f. (var.) *sulfuranthera* Kozubov) (Некрасова, 1983; Пименов и др., 2011; Темботова и др., 2017). У красношишечных форм лиственницы сибирской выход семян из шишек выше, чем у зелено-

шишечных, что может свидетельствовать о более успешных процессах опыления у таких деревьев (Ковылина и др., 2008). Дифференциация форм деревьев по окраске шишек, связанная с параметрами пыльцы, вероятно, обеспечивает эффективность репродукции хвойных в широком диапазоне температурных условий.

По данным табл. 2, среди проанализированных образцов наиболее мелкие пыльцевые зерна сформировались у деревьев *L. sibirica* из происхождения “Тунгужуль/болото”, наиболее контрастного по условиям температурного режима почвы по отношению к остальным происхождениям. Различия между типичными деревьями из происхождения “Тунгужуль/болото” и тремя другими участками – “Тунгужуль/суходол”, “Туим” и “Марчелгаш” – достоверны как по длине пыльцы ($t_{\phi} = 2.64-4.15$), так и по ее высоте ($t_{\phi} = 3.55-4.47$). Примечательно, что в выборке “Тунгужуль/болото” отсутствует пыльца очень крупного размера (табл. 3). Вероятно, уменьше-

ние размера пыльцы у *L. sibirica* из происхождения “Тунгужуль/болото” связано с произрастанием деревьев в условиях экстремальной экологической обстановки при низкой температуре корнеобитаемого слоя торфяных криоземов.

Пыльцевые зерна *L. sibirica* крупношишечной формы из происхождений “Тунгужуль/суходол” и “Марчелгаш” достоверно крупнее по сравнению с мелкошишечной формой из происхождений “Туим” и “Тунгужуль/суходол” по высоте ($t_{\phi} = 2.84-8.14$) и длине ($t_{\phi} = 3.55-10.15$). Различия недостоверны ($t_{\phi} = 0.71$) лишь по высоте пыльцы крупно- и мелкошишечной форм из происхождения “Тунгужуль/суходол” (табл. 2). Выявленные различия могут определяться большим количеством пыльцевых зерен очень крупного размера в рассматриваемых образцах пыльцы крупношишечных деревьев, но, вероятно, не только этим фактором. Так, по данным табл. 3, доля очень крупной пыльцы у трех крупношишечных деревьев из происхождений “Туим” и “Марчелгаш” довольно высокая (5.0 и 12.5% соответственно). В то же время, у крупношишечного дерева из происхождения “Тунгужуль/суходол” она незначительная (0.4%). У двух мелкошишечных деревьев из происхождений “Туим” и “Тунгужуль/суходол” встречаемость пыльцевых зерен очень крупного размера так же различна (2.5 и 0.4% соответственно) (табл. 3). Пыльца указанных крупношишечных деревьев из происхождений “Туим”, “Тунгужуль/суходол” и “Марчелгаш” несколько крупнее по длине по сравнению не только с мелкошишечными, но и обычными особями из этих происхождений, характеризующимися средними по размерам шишками (табл. 2). По некоторым данным, у крупношишечных форм лиственницы сибирской формируются семена с более высокой массой (Зеленяк и др., 2018).

Необходимо отметить, что в происхождении “Марчелгаш” молодые 30-летние деревья отличаются достоверно более мелкими размерами пыльцевых зерен относительно деревьев старших возрастов, произрастающих на этом участке, как по высоте ($t_{\phi} = 5.30; 4.03$, соответственно), так и по длине ($t_{\phi} = 4.89; 3.70$, соответственно) (табл. 2). Для хвойных, в частности, *P. sylvestris*, показано формирование более мелкой пыльцы у деревьев молодого возраста (Некрасова, 1983). Однако возможно, что продуцирование более мелкой пыльцы у молодых деревьев из происхождения “Марчелгаш” связано не только с возрастом этих особей, но и с их половой конституцией, представляющей мужской тип сексуализации. В происхождении “Марчелгаш” деревья мужского типа сексуализации характеризуются наличием многочисленных микростробиллов в кроне и продуцированием большого количества пыльцы, что, по всей вероятности, не может обеспечить ее

крупные размеры. В то же время дерево мужского типа сексуализации и молодое 30-летнее дерево из происхождения “Туим” достоверно не отличаются по размеру пыльцы от остальных деревьев, произрастающих на этом участке (табл. 2).

Пыльцевые зерна с дерева, пораженного лиственничной почковой галлицей, из образца “Тунгужуль/суходол” не отличаются по размерам от пыльцы остальных шести типичных деревьев из данного пункта сбора и происхождений “Туим” и “Марчелгаш” (табл. 2). Сходные результаты получены Ю.Н. Баранчиковым с соавт. (2009): по данным, приведенным в их работе, у лиственницы в Хакасии заражение деревьев галлицей не оказало влияния на размеры пыльцы и содержание в ней крахмала, жиров и пероксидазы.

Разнообразие форм пыльцевых зерен в исследованных образцах пыльцы лиственницы сибирской, по классификации G. Erdtman (1952), соответствует 4 классам: сплюснутая (“oblate”), почти-сплюснутая (“sub-oblate”), сплюснуто-сфероидальная (“oblate-spheroidal”), сфероидальная (“spheroidal”). Данные, приведенные на рис. 2, дают представление о встречаемости пыльцевых зерен различных классов формы в конкретных выборках и происхождениях *L. sibirica*. Оказалось, что у деревьев из всех происхождений преобладает пыльца почти-сплюснутой формы, хотя встречаемость ее неодинакова и варьирует от 40.8 до 62.1%. Дерево, пораженное лиственничной почковой галлицей из происхождения “Тунгужуль/суходол”, отличается минимальной долей пыльцевых зерен почти-сплюснутой формы (40.8%) с одновременным возрастанием доли сфероидальной формы пыльцы (32.5%) в образце.

Во всех образцах пыльцы *L. sibirica* наряду с нормально сформированными пыльцевыми зернами обнаружена пыльца с аномалиями развития (тератоморфная). К категории нормальных относились пыльцевые зерна без видимых нарушений размера и формы (рис. 1). Данные, характеризующие соотношение нормальных и тератоморфных пыльцевых зерен в образцах и встречаемость типов аномалий пыльцы в различных происхождениях лиственницы сибирской, приводятся на рис. 3. Очевидно, что основную массу тератоморфной пыльцы составляют пыльцевые зерна с признаками плазмолиза цитоплазмы. В некоторых случаях наблюдались недоразвитие и деформация пыльцевых зерен, разрывы эскины (рис. 4). Единично отмечены двойные микрогаметофиты и аномально крупные, очевидно, диплоидные, пыльцевые зерна.

По данным, представленным на рис. 3, в происхождении “Академгородок” красношишечные формы деревьев (*f. rubriflora*, *f. rosea*) содержат меньшее количество аномальной пыльцы, составляющее 7.8–8.3%, чем зеленошишечная форма (*f. viridiflora*), у которой доля тератоморфных

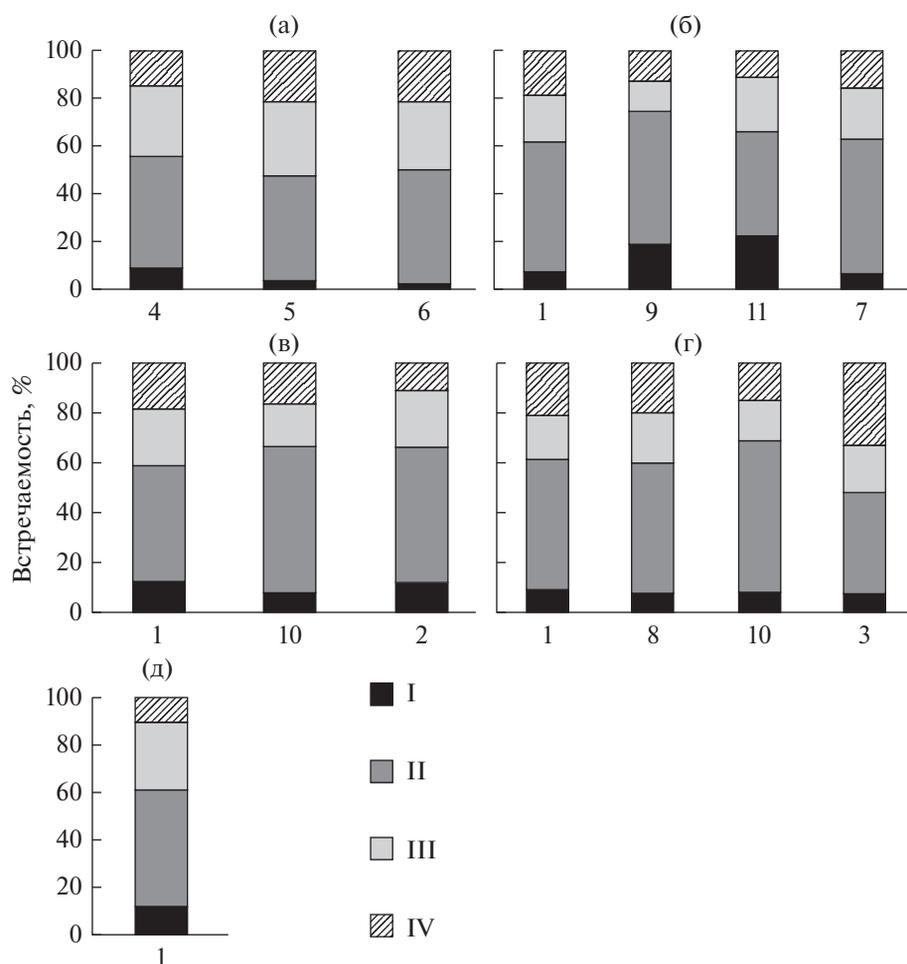


Рис. 2. Встречаемость форм пыльцы *L. sibirica*: Происхождения: а – “Академгородок”, б – “Туим”, в – “Марчелгаш”, г – “Тунгужуль/суходол”, д – “Тунгужуль/болото”. Форма пыльцевых зерен: I – сплюснутая, II – почти сплюснутая, III – сплюснуто-сфероидальная, IV – сфероидальная. Выборки *L. sibirica*: 1 – обычная форма; 2 – обычная форма, молодые деревья мужского типа сексуализации; 3 – обычная форма, пораженная галлицей; 4 – зеленошишечная; 5 – красношишечная; 6 – розошишечная; 7 – фиолетовошишечная; 8 – мелкошишечная; 9 – мелкошишечная, молодое дерево; 10 – крупношишечная; 11 – крупношишечная, мужского типа сексуализации.

пыльцевых зерен достигает 11.8%. Почти у всех особей, отличающихся морфологическим своеобразием женских шишек (за исключением одной крупношишечной формы из происхождения “Тунгужуль/суходол”), – двух мелкошишечных деревьев из происхождений “Туим” и “Тунгужуль/суходол”, фиолетовошишечной формы (*f. purpurea*) из происхождения “Туим”, двух крупношишечных деревьев из происхождения “Марчелгаш” – тератоморфная пыльца встречается с высокой частотой (10.5–16.6%), в то время как у типичных деревьев из этих происхождений – с более низкой (2.2–6.6%). Установлено (Седельникова, Пименов, 2017), что в проростках семян с мелкошишечных и других отклоняющихся от типичной формы деревьев *L. sibirica* из Ширинско-Июсской степи выявлены нарушения числа хромосом и хромосомные перестройки, что может быть связано с наличием аномалий пыльцы, вли-

яющих на качество семенного потомства, у таких особей. Зависимости между встречаемостью аномалий пыльцевых зерен и возрастом деревьев, их половой конституцией, а также наличием повреждений, вызванных листовенничной почковой галлицей, не выявлено (рис. 3).

Максимальным числом тератоморфных пыльцевых зерен (73.1%) отличаются деревья из происхождения “Тунгужуль/болото”, что, вероятно, связано с экстремальными температурными факторами их произрастания на мерзлотных почвах – торфяных криоземах (рис. 3). Высокая доля аномальной пыльцы (13–16%) отмечается у деревьев из ключевого участка “Туим”, характеризующегося наиболее засушливыми условиями произрастания и резкими перепадами суточных и сезонных температур среди всех исследованных происхождений.

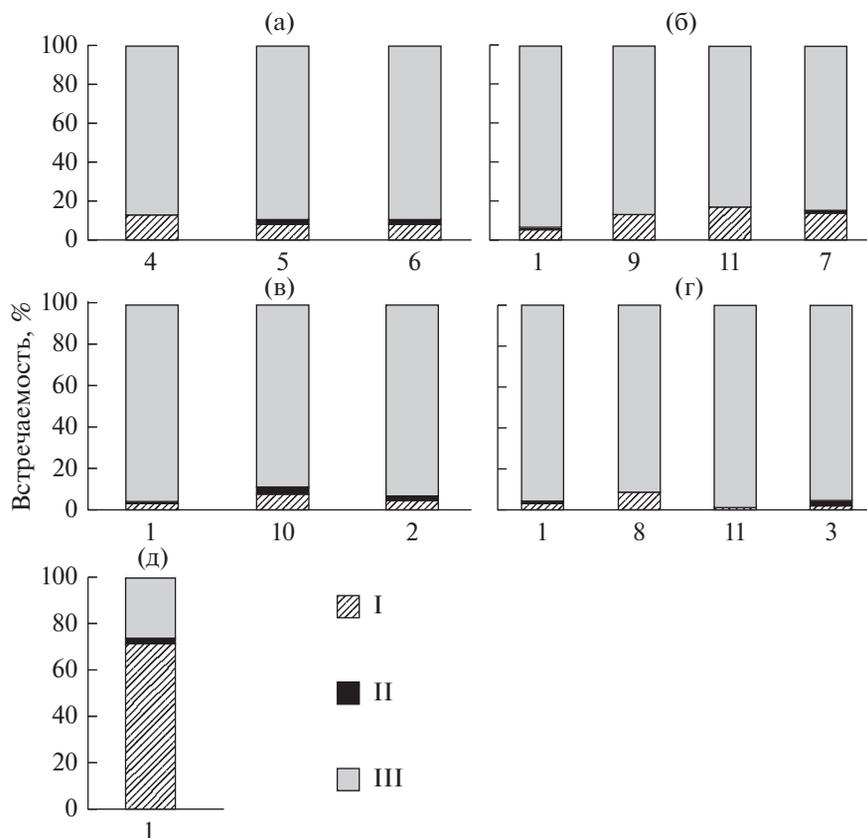


Рис. 3. Встречаемость нормально развитой и тератоморфной пыльцы и спектр аномалий пыльцевых зерен *L. sibirica*: Происхождения: а – “Академгородок”, б – “Туим”, в – “Марчелгаш”, г – “Тунгужуль/суходол”, д – “Тунгужуль/болото”. Категория пыльцевых зерен: I – плазмолит, II – прочие аномалии, III – нормальные. Выборки *L. sibirica*: 1 – обычная форма; 2 – обычная форма, молодые деревья мужского типа сексуализации; 3 – обычная форма, пораженная галлицей; 4 – зеленошишечная; 5 – красношишечная; 6 – розовошишечная; 7 – фиолетовошишечная; 8 – мелкошишечная; 9 – мелкошишечная, молодое дерево; 10 – крупношишечная; 11 – крупношишечная, мужского типа сексуализации.

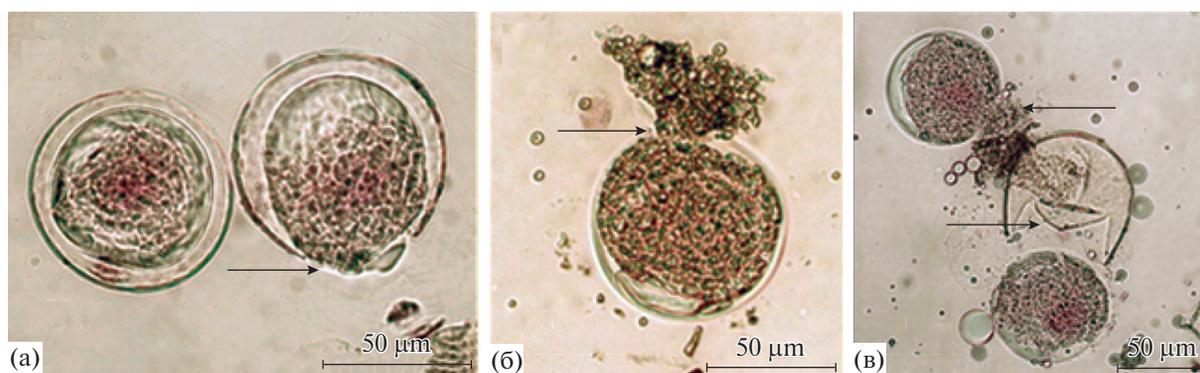


Рис. 4. Аномалии пыльцевых зерен *L. sibirica*: а – разрыв экзины (указано стрелкой), происхождение “Марчелгаш”, крупношишечная форма; б – разрыв экзины с вытеканием цитоплазмы (указано стрелкой), происхождение “Тунгужуль/болото”; в – разрыв экзины с вытеканием цитоплазмы (вверху, указано стрелкой) и сбрасывание экзины (внизу, указано стрелкой), происхождение “Тунгужуль/суходол”, фиолетовошишечная форма.

По литературным данным (Тренин, 1986; Slobođnik, 2002; Романова, Третьякова, 2005; Калашник, 2011; Сурсо и др., 2012; Vasilevskaia, Domakhina, 2018), у *L. sibirica* и близкородственных видов *L. decidua* и *L. sukazewii* выявлены сходные типы аномалий пыльцы – пыльцевые зерна без

содержимого, с редуцированным содержимым и признаками полной или частичной деградации ядра и цитоплазмы, нарушениями экзины, недоразвитые, мелкие, деформированные, гигантские, двойной микрогаметофит, полиспория. При этом отмечается, что тератологические изме-

нения пыльцевых зерен и стерильность пыльцы *L. sibirica* могут быть вызваны нарушениями в процессе микроспорогенеза, неблагоприятными экологическими условиями, резкими изменениями погоды, а также техногенными выбросами различной природы.

ВЫВОДЫ

В естественных популяциях и искусственных насаждениях лиственницы сибирской, произрастающих в контрастных экологических условиях Южной Сибири, у внутривидовых форм и морфотипов деревьев, дифференцированных по окраске и размерам макростробилов с учетом их половой конституции, возраста, наличия пораженности лиственничной почковой галлицей, по сравнению с особями типичной формы, выявлен ряд особенностей морфологии пыльцы и аномалий ее развития:

1. У красношишечных форм деревьев *L. sibirica* (f. *rubriflora*, f. *rosea*) формируются достоверно более крупные пыльцевые зерна и образуется меньшее количество тератоморфной пыльцы, чем у зеленошишечной формы (f. *viridiflora*).

2. Специфика крупношишечных форм деревьев *L. sibirica* проявляется в продуцировании достоверно более крупной пыльцы по сравнению с особями с мелкими по размеру шишками. У крупношишечных и мелкошишечных форм деревьев пыльцевые зерна с аномалиями развития встречаются чаще, чем у типичных особей.

3. Молодые 30-летние деревья *L. sibirica* характеризуются достоверно более мелкой пыльцой, чем особи старших возрастов, не отличаясь от них по количеству тератоморфных пыльцевых зерен. Образование более мелких пыльцевых зерен у молодых деревьев может быть связано не только с возрастом, но и с мужским типом их сексуализации, обуславливающей наличие многочисленных микростробилов и продуцирование большого количества пыльцы, что не обеспечивает ее крупные размеры.

4. Заселение *L. sibirica* лиственничной почковой галлицей не оказывает влияния на размер пыльцевых зерен и число аномалий их развития, однако у пораженного дерева выявлено изменение соотношения классов формы пыльцы.

5. Морфометрические показатели пыльцы *L. sibirica* изменяются в соответствии с контрастными различиями эколого-климатических факторов подтаежного, предгорного, болотного и степного происхождения. Неблагоприятный температурный режим корнеобитаемого слоя торфяных криоземов в болотном экотопе, по всей вероятности, определяет уменьшение размера пыльцы лиственницы и возрастание числа аномалий ее развития. В степном экотопе условия засушливо-

го климата и значительные колебания сезонных и суточных температур могут обуславливать увеличение количества тератоморфной пыльцы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бажина Е.В. Жизнеспособность пыльцы и изменчивость признаков побегов *Abies sibirica*, пораженных ржавчинным раком (*Melampsorella cerastii*) // Ботанический журн. 2005. Т. 90. № 5. С. 696–702.
- Баранчиков Ю.Н., Третьякова И.Н., Буглова Л.В. Генеративный потенциал деревьев лиственницы сибирской, пораженных почковой галлицей // Вестник Московского государственного университета леса – Лесной вестник. 2009. Т. 68. № 5. С. 134–137.
- Биоразнообразие лиственниц Азиатской России / Отв. ред. Ефремов С.П., Милютин Л.И. Новосибирск: Гео, 2010. 159 с.
- Головки В.В., Куценогий К.П., Истомин В.Л. Использование конфокальной сканирующей микроскопии для определения объема и плотности пыльцевых зёрен сибирских растений // Труды VII международной выставки и Научного конгресса ГЕО-СИБИРЬ-2011. Дистанционные методы зондирования земли и фотограмметрия, мониторинг окружающей среды, геоэкология. Новосибирск: Изд-во СГГА, 2011. Т. 4. С. 249–253.
- Горячкина О.В., Седаева М.И. Морфология и качество пыльцы у видов рода *Picea* (Pinaceae) из коллекции дендрария Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН // Растительный мир Азиатской России. 2012. Т. 10. № 2. С. 27–32.
- Захаренко Г.С. Биологические основы интродукции и культуры видов рода кипарис (*Cupressus* L.). Киев: Аграрна наука, 2006. 256 с.
- Зеленяк А.К., Морозова Е.В., Иоус А.П. Качество семян лиственницы сибирской на клоновой лесосеменной плантации // Успехи современного естествознания. 2018. № 1. С. 13–17.
- Калашник Н.А. Аномалии пыльцы у лиственницы Сукачева в различных экологических условиях // Известия Самарского НЦ РАН. 2011. Т. 13. № 1(14). С. 835–838.
- Ковылина О.П., Ковылин Н.В., Познахирко П.Ш. Изменчивость генеративных органов и посевные качества семян лиственницы сибирской в защитных насаждениях оз. Шири // Хвойные бореальной зоны. 2008. Т. XXV. № 3–4. С. 309–315.
- Круклис М.В. Мейоз и формирование пыльцы у лиственницы Чекановского (*Larix Czekanowskii* Cz) // Изменчивость древесных растений Сибири. Красноярск: Институт леса и древесины Сибирского отделения Академии наук СССР, 1974. С. 20–34.
- Круклис М.В., Милютин Л.И. Лиственница Чекановского. М.: Наука, 1977. 212 с.
- Макогон И.В., Коршиков И.И. Качество пыльцы в связи с генетическими особенностями *Picea abies* (L.) Karst. в интродукционном насаждении // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. 2012. Вып. 105. С. 107–112.

- Мейер-Меликян Н.Р., Токарев П.И. Особенности строения пыльцевых зерен некоторых представителей Pinaceae по данным электронной микроскопии // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2004. Т. 109. Вып. 1. С. 19–21.
- Монозон-Смолина М.Х. К вопросу о морфологии пыльцы некоторых видов рода *Pinus* // Ботанический журнал. 1949. Т. 34. № 4. С. 352–380.
- Некрасова Т.П. Пыльца и пыльцевой режим хвойных Сибири. Новосибирск: Наука, 1983. 169 с.
- Пименов А.В., Седельникова Т.С., Ефремов С.П. Морфология и качество пыльцы желто- и краснопыльничковой форм *Pinus sylvestris* в болотных и суходольных условиях произрастания (Томская область) // Ботанический журн. 2011. Т. 96. № 3. С. 367–376.
- Романова Л.И., Третьякова И.Н. Особенности микроспорогенеза у лиственницы сибирской, растущей в условиях техногенной нагрузки // Онтогенез. 2005. Т. 36. № 2. С. 128–133.
- Седельникова Т.С., Пименов А.В. Числа хромосом форм *Larix sibirica* (Pinaceae) в Ширинской степи Республики Хакасия // Ботанический журнал. 2017. Т. 102. № 5. С. 693–697.
- Седельникова Т.С., Пименов А.В., Ефремов С.П. Морфология пыльцы сосны обыкновенной на болотах и суходолах // Лесоведение. 2004. № 6. С. 1–5.
- Сурсо М.В. Пыльцевой режим в хвойных насаждениях Севера // Лесной вестник. 2009. № 3. С. 33–37.
- Сурсо М.В., Барабин А.И., Болотов И.Н., Филиппов Б.Ю. Весеннее развитие пыльцы у лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) в северной подзоне тайги // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. 2012. № 6. С. 7–15.
- Темботова Ф.А., Моллаева М.З., Пшегусов Р.Х. Изменчивость пыльцы желто- и краснопыльничковой форм сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на территории национального парка “Приэльбрусье” (Центральный Кавказ) // Известия Дагестанского государственного педагогического университета. Естественные и точные науки. 2017. Т. 11. С. 55–61.
- Токарев П.И. Палинология древесных растений, произрастающих на территории России: Автореф. дис. ... докт. биол. наук (03.00.05) М.: МГУ, 2004. 55 с.
- Тренин В.В. Цитоэмбриология лиственницы. Л.: Наука, 1986. 88 с.
- Третьякова И.Н., Носкова Н.Е. Пыльца сосны обыкновенной в условиях экологического стресса // Экология. 2004. № 1. С. 26–33.
- Anderson Ø.M. Anthocyanins from reproductive structures in Pinaceae // Biochemical Systematics & Ecology. 1992. V. 20. P. 145–148.
- Bell V.A., Bishop T.H., Fletcher W.J., Ryan P., Ilmen R. *Cedrus atlantica* pollen morphology and investigation of grain size variability using laser diffraction granulometry // Palynology. 2018. V. 42. N 3. P. 339–353.
- Chira E. The development of pollen with more than the haploid chromosome number in *Pinus sylvestris* // Biologia. 1973. V. 28. № 7. P. 515–527.
- Danti R., Della Rocca G., Mori B., Torraca G., Calamassi R., Mariotti Lippi M. Old world and new world *Cupressus* pollen: morphological and cytological remarks // Plant Systematics & Evolution. 2010. V. 287. № 3. P. 167–177.
- Depciuch J., Kasprzyk I., Drzymała E., Parlinska-Wojtan M. Identification of birch pollen species using FTIR spectroscopy // Aerobiologia. 2018. V. 34. Iss. 4. P. 525–538.
- Erdtman G. Pollen morphology and plant taxonomy. III. *Morina* L., with an addition on pollen-morphological terminology // Svensk Botanisk Tidskrift. 1945. V. 39. P. 279–285.
- Erdtman G. Pollen morphology and plant taxonomy: Angiosperms. An introduction to palynology. Stockholm: Almqvist & Wiksell, 1952. 539 p.
- Gore P.L., Potts B.M., Volker P.W., Megalos J. Unilateral cross incompatibility in Eucalyptus: the case of hybridisation between *E. globulus* and *E. nitens* // Australian Journal of Botany. 1990. V. 38. P. 383–394.
- Griesbach R., Santamour F.S. Anthocyanins in cones of *Abies*, *Picea*, *Pinus*, *Pseudotsuga* and *Tsuga* (Pinaceae) // Biochemical Systematics & Ecology. 2003. V. 31. № 3. P. 261–268.
- Halbritter H. *Larix decidua* // PalDat – A palynological database. 2016. https://www.paldat.org/pub/Larix_decidua/302356;jsessionid=0EB4C4A42EB60B4844E5E61032605C90; accessed 2018-12-19.
- Halbritter H., Ulrich S., Grimsson F., Weber M., Zetter R., Hesse M., Buchner R., Svojtka M., Frosch-Radivo A. Illustrated pollen terminology. Vienna: Springer, 2018. 483 p.
- Knight Ch.A., Clancy R.B., Gotzenberger L., Dann L., Beau-lieu J.M. On the relationship between pollen size and genome size // Journal of Botany. 2010. Article ID 612017. P. 1–7.
- Sedel'nikova T.S., Pimenov A.V., Efremov S.P., Muratova E.N. Peculiarities of the male generative sphere in *Pinus sibirica* from forest bog ecotopes of Western Siberia // Biology Bulletin. 2018. V. 45. № 1. P. 23–30.
- Slobodník B. The early-spring development of male generative organs and abnormalities in pollen ontogenesis of European larch (*Larix decidua* Mill.) // Forest Genetics. 2002. V. 9. № 4. P. 309–314.
- Varis S., Reiniharju J., Santanen A., Ranta H., Pulkkinen P. The size and germinability of Scots pine pollen in different temperatures *in vitro* // Grana. 2011. V. 50. № 2. P. 129–135.
- Vasilevskaya N.V., Domakhina A.D. Teratomorphism of pollen of *Larix sibirica* Ledeb. (Pinaceae Lindl.) in the Arctic urbanized territory // Czech Polar Reports. 2018. V. 8. № 1. P. 24–36.
- Wrońska-Pilarek D., Danielewicz W., Bocianowski J., Maliński T., Janyszek M. Comparative pollen morphological analysis and its systematic implications on three European oak (*Quercus* L., Fagaceae) species and their spontaneous hybrids // PLoS One. 2016. V. 11. № 8: e0161762. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0161762>

Pollen Specialities of Intraspecies Forms of the Siberian Larch in Southern Siberia's Contrasting Ecotopes

T. S. Sedel'nikova^{1,*}, A. S. Aver'yanov¹, and A. V. Pimenov¹

¹Forest Institute, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (FI SB RAS), Academgorodok 50 bldg. 28, Krasnoyarsk, 660036 Russia

*E-mail: tss@ksc.krasn.ru

In natural populations and artificial stands of Siberian larch (*Larix sibirica*), growing in ecologically contrasting conditions of Southern Siberia a study of pollen morphology and its development anomalies has been conducted in intraspecies forms and morphotypes of larch trees, differentiated by sizes and forms of female cones, taking into account the sexual constitution, age and damage sustained from the larch midge infestation. It was found that the red-cone forms (f. *rubriflora*, f. *rosea*) form distinctly larger pollen grains and lesser amount of teratomorphic pollen than the green-cone form (f. *viridiflora*). Tree forms with larger cones have also been found to produce larger-sized pollen grains. However, forms with larger cones, as well as the ones with smaller cones were found to form a larger rate of anomalous pollen than the typical specimens. Younger 30-year old trees produce distinctly smaller-sized pollen with the same rate of teratomorphs as their older analogues. The formation of smaller pollen grains may be occurring not only due to their age but also to the male type of their sexualization. Colonisation by larch midges doesn't contribute to the rate of teratomorphic pollen formation, however it does affect the pollen shape classes ratio. Morphometric parameters of pollen change in accord with the contrasting differences of ecological and climatic growth conditions in sub-taiga, foothills, swamps and steppes. Under the unfavourable temperature conditions in the soils' root layer of peat cryosols, as well as in the arid climate of steppes with its significant temperature fluctuations, the larch trees produce smaller-sized pollen grains with large number of development anomalies.

Keywords: Siberian larch, intraspecies polymorphism, Southern Siberia, pollen morphology.

REFERENCES

- Anderson Ø.M., Anthocyanins from reproductive structures in Pinaceae, *Biochemical Systematics & Ecology*, 1992, Vol. 20, pp. 145–148.
- Baranchikov Y.N., Tret'yakova I.N., Buglova L.V., Generativnyi potentsial derev'ev listvennitsy sibirskoi, porazhennykh pochkovoii gallitsei (Generative potential of siberian larch trees, infested by bud gall midge), *Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta lesa – Lesnoi vestnik*, 2009, Vol. 68, No. 5, pp. 134–137.
- Bazhina E.V., Zhiznesposobnost' pyl'tsy i izmenchivost' priznakov pobegov *Abies sibirica*, porazhennykh rzhavchinym rakom (*Melampsorella cerastii*) (Pollen viability and shoot variability of *Abies sibirica* trees damaged by *Melampsorella cerastii*), *Botanicheskii zhurnal*, 2005, Vol. 90, No. 5, pp. 696–702.
- Bell B.A., Bishop T.H., Fletcher W.J., Ryan P., Ilmen R. *Cedrus atlantica* pollen morphology and investigation of grain size variability using laser diffraction granulometry, *Palynology*, 2018, Vol. 42, No 3, pp. 339–353.
- Bioraznoobrazie listvennits Aziatskoi Rossii*, (Biodiversity of larch trees in Asian Russia), Novosibirsk: Geo, 2010, 159 p.
- Chira E., The development of pollen with more than the haploid chromosome number in *Pinus sylvestris*, *Biologia*, 1973, Vol. 28, No. 7, pp. 515–527.
- Danti R., Della Rocca G., Mori B., Torraca G., Calamassi R., Mariotti Lippi M., Old world and new world *Cupressus* pollen: morphological and cytological remarks, *Plant Systematics & Evolution*, 2010, Vol. 287, No 3, pp. 167–177.
- Depciuch J., Kasprzyk I., Drzymała E., Parlinska-Wojtan M., Identification of birch pollen species using FTIR spectroscopy, *Aerobiologia*, 2018, Vol. 34, No. 4, pp. 525–538.
- Erdtman G., Pollen morphology and plant taxonomy. III. *Morina* L., with an addition on pollen-morphological terminology, *Svensk Botanisk Tidskrift*, 1945, Vol. 39, pp. 279–285.
- Erdtman G., *Pollen morphology and plant taxonomy: Angiosperms. An introduction to palynology*, Stockholm: Almqvist & Wiksell, 1952, 539 p.
- Golovko V.V., Kutsenogii K.P., Istomin V.L., Ispol'zovanie konfokal'noi skaniruyushchei mikroskopii dlya opredeleniya ob'ema i plotnosti pyl'tsevykh zeren sibirskikh rastenii (Using confocal scanning microscopy to determine the volume and density of pollen grains of Siberian plants), *GEO-SIBIR'-2011, Remote sensing techniques and photogrammetry, environmental monitoring, geocology*, Proc. VII International Exhibition and Scientific Congress, Novosibirsk: Izd-vo SGA, Vol. 4, pp. 249–253.
- Gore P.L., Potts B.M., Volker P.W., Megalos J., Unilateral cross incompatibility in Eucalyptus: the case of hybridisation between *E. globulus* and *E. nitens*, *Australian Journal of Botany*, 1990, Vol. 38, pp. 383–394.
- Goryachkina O.V., Sedaeva M.I., Morfologiya i kachestvo pyl'tsy u vidov roda *Picea* (Pinaceae) iz kollektcii dendrariya Instituta lesa im. V.N. Sukacheva SO RAN (Pollen morphology and quality in *Picea* (Pinaceae) species from collection of V.N. Sukachev Institute of Forest SB RAS), *Rastitel'nyi mir Aziatskoi Rossii*, 2012, Vol. 10, No. 2, pp. 27–32.
- Griesbach R., Santamour F.S., Anthocyanins in cones of *Abies*, *Picea*, *Pinus*, *Pseudotsuga* and *Tsuga* (Pinaceae), *Biochemical Systematics & Ecology*, 2003, Vol. 31, No 3, pp. 261–268.
- Halbritter H., Ulrich S., Grimsson F., Weber M., Zetter R., Hesse M., Buchner R., Svojtka M., Frosch-Radivo A. *Illustrated pollen terminology*, Vienna: Springer, 2018, 483 p. https://www.palдат.org/pub/Larix_decidua/302356;jses-

- sionid=0EB4C4A42EB60B4844E5E61032605C90 (December 19, 2018).
- Kalashnik N.A., Anomalii pyl'tsy u listvennitsy Sukacheva v razlichnykh ekologicheskikh usloviyakh (Pollen anomalies of Sukachyov's larch in various ecological conditions), *Izvestiya Samarskogo NTs RAN*, 2011, Vol. 13, No. 1–4, pp. 835–838.
- Knight Ch.A., Clancy R.B., Gotzenberger L., Dann L., Beaulieu J.M., On the relationship between pollen size and genome size, *Journal of Botany*, 2010, Article ID 612017, pp. 1–7.
- Kovylyna O.P., Kovylin N.V., Poznakhirko P.S., Izmenchivost' generativnykh organov i posevnye kachestva semyan listvennitsy sibirskoi v zashchitnykh nasazhdeniyakh oz. Shira (Variability of generative organs and sowing qualities of Siberian larch seeds in the protective plantations of Lake Shira), *Khvoynye boreal'noi zony*, 2008, Vol. XXV, No. 3–4, pp. 309–315.
- Krukliis M.V., Meioz i formirovanie pyl'tsy u listvennitsy Chekanovskogo (*Larix Czekanowskii* Cz) (Meiosis and pollen formation in Chekanovsky larch (*Larix Czekanowskii* Cz)), In: *Izmenchivost' drevesnykh rastenii Sibiri (Variability of woody plants in Siberia)* Krasnoyarsk: nstitut lesa i drevesiny Sibirskogo otdeleniya Akademii nauk SSSR, 1974, pp. 20–34.
- Krukliis M.V., Milyutin L.I., *Listvennitsa Chekanovskogo (Larix Czekanowskii)*, Moscow: Nauka, 1977, 210 p.
- Makogon I.V., Korshikov I.I., Kachestvo pyl'tsy v svyazi s geneticheskimi osobennostyami *Picea abies* (L.) Karst. v introduktsionnom nasazhdenii (Pollen quality in connection with genetic peculiarities of *Picea abies* (L.) Karst. plants in the introduction plantation), *Byulleten' gosudarstvennogo Nikitskogo botanicheskogo sada*, 2012, No. 105, pp. 107–112.
- Meier-Melikyan N.R., Tokarev P.I., Osobennosti stroeniya pyl'tsevykh zeren nekotorykh predstavitelei *Pinaceae* po dannym elektronnoi mikroskopii (Peculiarities of pollen grain structure of some *Pinaceae* on the base of electron microscopy investigations), *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. Otdel biologicheskii*, 2004, Vol. 109, No. 1, pp. 19–21.
- Monoszon-Smolina M.K., K voprosu o morfologii pyl'tsy nekotorykh vidov roda *Pinus* (Revisiting the pollen morphology of some species of the genus *Pinus*), *Botanicheskii zhurnal*, 1949, Vol. 34, No. 4, pp. 352–380.
- Nekrasova T.P., *Pyl'tsa i pyl'tsevoi rezhim khvoinykh Sibiri* (Pollen and the pollen regime of Siberian conifers), Novosibirsk: Nauka, 1983, 169 p.
- Pimenov A.V., Sedel'nikova T.S., Efremov S.P., Morfologiya i kachestvo pyl'tsy zhelto- i krasnopyl'nikovoi form *Pinus sylvestris* v bolotnykh i sukhodol'nykh usloviyakh proizrastaniya (Tomskaya oblast') (Morphology and quality of pollen grains of the forms of *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) with yellow- and red-colored male cones in bogs and dry valleys in the Tomsk Region), *Botanicheskii zhurnal*, 2011, Vol. 96, No. 3, pp. 367–375.
- Romanova L.I., Tret'yakova I.N., Specific features of microsporogenesis in the Siberian larch growing under the conditions of technogenic load, *Russian Journal of Developmental Biology*, 2005, Vol. 36, No. 2, pp. 99–104.
- Sedel'nikova T.S., Pimenov A.V., Efremov S.P., Muratova E.N., Peculiarities of the male generative sphere in *Pinus sibirica* from forest bog ecotopes of Western Siberia, *Biology Bulletin*, 2018, Vol. 45, No. 1, pp. 23–30.
- Sedel'nikova T.S., Pimenov A.V., Chisla khromosom form *Larix sibirica* (*Pinaceae*) v Shirinskoi stepi Respubliki Khakasiya (Chromosome numbers of *Larix sibirica* (*Pinaceae*) forms in the Shira steppe of the Republic of Khakassia), *Botanicheskii zhurnal*, 2017, Vol. 102, No. 5, pp. 693–697.
- Sedel'nikova T.S., Pimenov A.V., Efremov S.P., Morfologiya pyl'tsy sosny obyknovЕННОi na bolotakh i sukhodolakh (Morphology of pollen in Scots pine trees growing in bogs and dry valleys), *Lesovedenie*, 2004, No. 6, pp. 58–75.
- Slobodnik B., The early-spring development of male generative organs and abnormalities in pollen ontogenesis of European larch (*Larix decidua* Mill.), *Forest Genetics*, 2002, Vol. 9, No. 4, pp. 309–314.
- Surso M.V., Barabin A.I., Bolotov I.N., Filippov B.Y., Vesennnee razvitiye pyl'tsy u listvennitsy sibirskoi (*Larix sibirica* Ledeb.) v severnoi podzone taigi (Spring development of Siberian larch (*Larix sibirica* Ledeb.) pollen in the northern taiga subzone), *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedenii. Lesnoi zhurnal*, 2012, No. 6, pp. 7–15.
- Surso M.V., Pyl'tsevoi rezhim v khvoinykh nasazhdeniyakh Severa (The pollen cloud dynamics in the North European conifer stands), *Lesnoi vestnik*, 2009, No. 3, pp. 33–37.
- Tembotova F.A., Mollaeva M.Z., Pshegusov R.K., Izmenchivost' pyl'tsy zhelto- i krasnopyl'nikovoi form sosny obyknovЕННОi (*Pinus sylvestris* L.) na territorii natsional'nogo parka "Priel'brus'e" (Tsentral'nyi Kavkaz) (The pollen variability of red-anther and yellow-anther forms of the Scots pine (*Pinus Sylvestris* L.) in the territory of the national park "Prielbrusye" (Central Caucasus)), *Izvestiya Dagestanskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta. Estestvennye i tochnye nauki*, 2017, Vol. 11, No. 4, pp. 55–61.
- Tokarev P.I., *Palinologiya drevesnykh rastenii, proizrastayushchikh na territorii Rossii. Avtoref. diss. dokt. biol. nauk* (Palynology of woody plants growing on the territory of Russia. Extended abstract of Doctor's biol. sci. thesis), Moscow: MGU, 2004, 55 p.
- Trenin V.V., *Tsitoembriologiya listvennitsy* (Cytoembryology of larch), Leningrad: Nauka, 1986, 88 p.
- Tret'yakova I.N., Noskova N.E., Scotch pine pollen under conditions of environmental stress, *Russian Journal of Ecology*, 2004, Vol. 35, No. 1, pp. 20–26.
- Varis S., Reiniharju J., Santanen A., Ranta H., Pulkkinen P., The size and germinability of Scots pine pollen in different temperatures *in vitro*, *Grana*, 2011, Vol. 50, No. 2, pp. 129–135.
- Vasilevskaya N.V., Domakhina A.D., Teratomorphism of pollen of *Larix sibirica* Ledeb. (*Pinaceae* Lindl.) in the Arctic urbanized territory, *Czech Polar Reports*, 2018, Vol. 8, No. 1, pp. 24–36.
- Wrońska-Pilarek D., Danielewicz W., Bocianowski J., Maliński T., Janyszek M., Comparative pollen morphological analysis and its systematic implications on three European oak (*Quercus* L., *Fagaceae*) species and their spontaneous hybrids, *PLoS One*, 2016, Vol. 11, No. 8: e0161762, doi:10.1371/journal.pone.0161762.
- Zakharenko G.S., *Biologicheskie osnovy introduksii i kul'tury vidov roda kiparis (Cupressus L.)* (Biological bases of introduction and plantation of the genus cypress species (*Cupressus* L.)), Kiev: Agrarna nauka, 2006, 256 p.
- Zelenyak A.K., Morozova E.V., Iozov A.P., Kachestvo semyan listvennitsy sibirskoi na klonovoi leseosemennoi plantatsii (Seed quality of Siberian larch on clonal forest-seed plantation), *Uspekhi sovremennogo estestvoznaniya*, 2018, No. 1, pp. 13–17.