

УДК 581.3:582.47

МИКРОФЕНОЛОГИЯ ЖЕНСКОГО РЕПРОДУКТИВНОГО ЦИКЛА И СТРУКТУРА УРОЖАЕВ СЕМЯН СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В СЕВЕРНОЙ ТАЙГЕ*

© *М.В. Сурсо, д-р с.-х. наук, ст. научн. сотр.*

Институт экологических проблем Севера Уральского отделения РАН, наб. Северной Двины, 23, г. Архангельск, Россия, 163000; e-mail: surso@iepn.ru

На основе изучения гистологических препаратов дано описание микрофенологии женского репродуктивного цикла сосны обыкновенной в северной подзоне тайги. Выявлены нарушения в гистогенезе женских репродуктивных структур, приводящие к деструктивному типу развития семязачатков и, как следствие, к общему снижению качества семян. Показано, что в северной подзоне тайги у сосны к моменту опыления лишь несколько десятых долей процента от общего количества семязачатков в фертильной зоне макростробилов подвергаются некрозам. Дифференциация будущего урожая по качеству семян начинается вскоре после опыления. Основными причинами, приводящими к некрозу семязачатков, являются отсутствие опыления, низкая жизнеспособность или стерильность мужского и (или) женского гаметофитов, гейтоногамный тип опыления. В случае гибели семязачатка вскоре после опыления, до начала формирования нуклеарного гаметофита, на кончике крылатки остается лишь едва заметное пикнотическое образование. Если некроз семязачатка происходит на стадии формирования нуклеарного гаметофита или на начальной стадии формирования клеточного гаметофита. При этом развивается череззерница – очень мелкие семена, по сути засохшие семязачатки, с полностью некротированным внутренним содержимым и недоразвитой семенной кожурой. Гибель семязачатков на более поздних стадиях эмбрионального развития приводит к образованию пустых («глухих») семян, по размерам близких к нормально развитым (выполненным), но с полностью деструктурированными мягкими тканями. Соотношение этих категорий семян в структуре общего урожая в популяции, у отдельного дерева и в каждом отдельном стробиле сильно варьирует. В ходе экспериментов по искусственному опылению сосны описана динамика деградиционных процессов в семязачатках сосны в зависимости от условий и типа опыления. В неопыленных стробилах сосны дегенерация тканей семязачатков наблюдалась уже через 5...7 дн. после окончания периода рецептации, уже через 2 нед. в неопыленных стробилах не было ни одного нормально функционирующего семязачатка. Через 30 дн. почти все неопыленные семязачатки погибли. Массовый отпад неопыленных стробилов, начавшийся почти одновременно у всех деревьев в конце первой декады июля, примерно через 70 дн. после «цветения» сосны завершился практически полной гибелью всех шишек. Дегенерация тканей семязачатков, опыленных некротированной пылью, протекала медленнее, чем не опыленных, и в ряде случаев к концу вегетации в этом варианте опытов наблюдались нормально

*Исследования выполнены при финансовой поддержке ФАНО России в рамках проекта № 410-2014-0025 «Структура и динамика компонентов лесных сообществ Европейского Севера России».

функционирующие ядерные гаметофиты. При гейтоногамии число семязачатков, погибших на ранних стадиях развития, было значительно больше, чем при ксеногамии, что выражалось и в большем отпаде стробилов. В дальнейшем все структуры семязачатка развивались нормально до момента оплодотворения. При гейтоногамии снижались средняя масса зрелых шишек, среднее количество и общая масса семян в одной шишке, а также жизнеспособность семян, их техническая всхожесть и энергия прорастания, возрастала черездернистость. При этом линейные размеры шишек, масса 1000 шт. выполненных семян, их абсолютная всхожесть, средний семенной покой и длина гипокотыля не изменялись по сравнению с ксеногамным типом опыления. Совершенно иные способы взаимной интеракции наблюдались при опылении ослабленной пыльцой. Опыление такой пыльцой приводило к различным отклонениям от нормального развития семязачатков. Во всех вариантах опытов тесная положительная корреляция между процентом дегенерировавших семязачатков и процентом погибших стробилов наблюдалась только в год опыления.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, женские репродуктивные структуры, гистогенез, фенология, семена.

Введение

Качество семян анемофильных хвойных видов определяется эффективностью опыления и последующей интеракцией между пыльцевой трубкой и ее структурами с тканями и структурами мегаспорангия и женского гаметофита. Такой сложный характер взаимодействия подтверждается исследованиями биологии опыления и оплодотворения, опытами по контролируемому опылению, искусственному межвидовому и межродовому скрещиванию.

Наличие фертильной пыльцы на нуцеллусе семязачатка является необходимым условием для формирования полноценных семян [20]. Случаи партенокарпии у хвойных видов были описаны для *Pseudotsuga*, *Larix* и *Picea* [6, 18]. Партеногенетическое деление неоплодотворенного ядра яйцеклетки было обнаружено у отдельных особей *Pinus sylvestris*, *P. sibirica* и *Abies sibirica*, имевших врожденные аномалии развития [5]. Однако попытки индуцировать стимулятивный тип партенокарпии у сосны экстрактами биологически активных веществ из свежесобранной пыльцы и опылением семяпочек некротированной пыльцой окончились неудачей. Последовательные стадии дегенерации семязачатков в неопыленных стробилах *Pinus nigra* и динамика отпада таких стробилов были показаны Дж. Р. МакВильямом [13]. У *P. sylvestris* гибель неопыленных стробилов происходит уже в первый вегетационный период [19]. Развитие семязачатка в этом случае прекращается на стадии тетрады (триады) макроспор [3]. В единичных случаях неопыленные женские шишки достигают зрелости, однако ни выполненных, ни пустых семян в них не обнаружено.

У *Pinaceae* нет эффективных механизмов, препятствующих самоопылению и самооплодотворению. До оплодотворения развитие семязачатков

у сосны при гейтоно- и ксеногамии отличается мало. При самоопылении не наблюдается заметных отклонений от нормы по скорости роста пыльцевых трубок, нет существенных нарушений в микрогаметогенезе, ткани женского гаметофита также развиваются нормально и оплодотворение протекает успешно. Отсутствие барьеров самооплодотворения у *Pinaceae* во многом обусловлено отсутствием механизма двойного оплодотворения [16]. Это нашло подтверждение в многочисленных, хотя и не всегда успешных, опытах по межвидовым и межродовым скрещиваниям [1, 9, 10, 12, 14].

Последствия самоопыления и самооплодотворения у *Pinaceae* начинают проявляться в проэмбриогенезе и раннем эмбриогенезе из-за физиологической несовместимости тканей зародыша и женского гаметофита [7, 8, 15, 17, 19]. Все эти нарушения приводят к увеличению процента выхода пустых семян [11].

Материалы и методы

Исходный материал для анализа был собран в северотаежных популяциях сосны (север Архангельской области) в период с 1986 по 2012 гг. Опытные участки представляли собой сосняки X–XII классов возраста различных типов леса. Женские шишки и семязачатки сосны на разных стадиях развития темпорально фиксировали по Навашину, Карнуа или в уксусном спирте. Периодичность фиксаций определялась стадией развития репродуктивных структур и составляла от 1...2 до 10...15 дн. При изготовлении постоянных микротомных препаратов использовали общепринятую последовательность процедур [4]. Микротомные срезы толщиной 8...10 мкм окрашивали ацето-железным гематоксилином по Гейденгайну, галлоцианином или метиловым зеленым – пиронином G [2]. При необходимости окрашенные срезы дифференцировали, после чего помещали в канадский бальзам. Просмотр и фотографирование изображений выполняли при помощи лабораторного микроскопа AxioScope A1 в комплекте с цифровой фотокамерой Canon G10. Редактирование изображений производили при помощи лицензионной программы AxioVision LE Release 4.8.1.

При изучении структуры урожая семян объем выборки в каждой популяции составлял 30...40 деревьев. С каждого дерева отбирали индивидуальный образец шишек. Количество шишек в образце составляло не менее 20. После высушивания шишек из них извлекали все семена, при необходимости шишки для этого разрушали. Обескрыленные семена сортировали по следующим категориям: выполненные, пустые, недоразвитые, механически поврежденные. Выполненные и пустые семена разделяли механическим путем. Определяли процентное соотношение разных категорий семян, их среднее количество в одной шишке, массу 1000 шт. выполненных семян.

Опыты по искусственному опылению сосны проводили в искусственных посадках плантационного типа. Испытывали следующие варианты: изоляция без опыления; ксеногамия; гейтоногамия; опыление пыльцой, некроти-

рованной высокотемпературным шоком. Использовали пыльцу, полученную в год проведения опытов. Пыльцу получали в лабораторных условиях, помещая ветви с микростробилами в вазоны с водой. При этом смешивание пыльцы разных деревьев исключалось. После высыпания пыльцу просеивали через мелкие сита, до использования ее хранили в эксикаторах над хлористым кальцием при температуре 0...+2 °С. Изоляцию макростробилов производили до начала пыления единичных деревьев. Из-под изоляторов удаляли все мужские шишки (кроме вариантов с гейтоногамным опылением). В качестве изоляторов использовали пакеты из плотного полиэтилена. Искусственное опыление проводили в фазе «открытая шишка», съемку изоляторов – после окончания «цветения». Учет сохранности стробилов в разных вариантах опытов проводили с различной периодичностью, в зависимости от стадии развития семязачатков. После сбора созревших опытных шишек делали их морфометрию и извлекали из них все семена. Опытные семена анализировали путем проращивания на гидропонике, взрезывания или рентгенографически. Семена подразделяли на следующие категории: 1 – недоразвитые (семязачатки, погибшие на ранних стадиях развития); 2 – пустые; 3 – поврежденные (с поврежденными энтомовыми вредителями наружными покровами, склерофицированными эндоспермами); 4 – выполненные.

Результаты и обсуждение

Полный генеративный цикл у сосны обыкновенной составляет 3 года. Макростробилы закладываются латерально вблизи апекса ауксисластов. К концу первого года зачаточные макростробилы состоят из покровных чешуй и примордиев бракет в нижней части стробилов. Формирование тканей семязачатка начинается на второй год, незадолго до опыления. Ко времени опыления, которое в северной тайге на широте Архангельска чаще всего происходит в конце второй декады июня, семязачатки сосны дифференцированы на интегумент, состоящий из 3-4 рядов клеток, и нуцеллус. Мейоз материнских клеток макроспор наблюдается в конце периода рецептации или вскоре после опыления. Развитие нуклеарного гаметофита продолжается до конца второго вегетационного периода. В начале третьего вегетационного периода в женском гаметофите возобновляются свободная ядерные деления. Инициали архегониев появляются уже в начале формирования клеточного гаметофита. Оплодотворение у сосны происходит примерно через 13 мес. после опыления. На широте Архангельска оно случается обычно в середине июля. Морфологическая дифференциация зародышей у сосны обыкновенной на севере Архангельской области заканчивается в конце августа. Феноритмика женского репродуктивного цикла сосны обыкновенной (рис. 1) адаптирована к климату и может быть описана в терминах сумм эффективных температур, выраженных в процентах от их среднемноголетних значений (табл. 1).

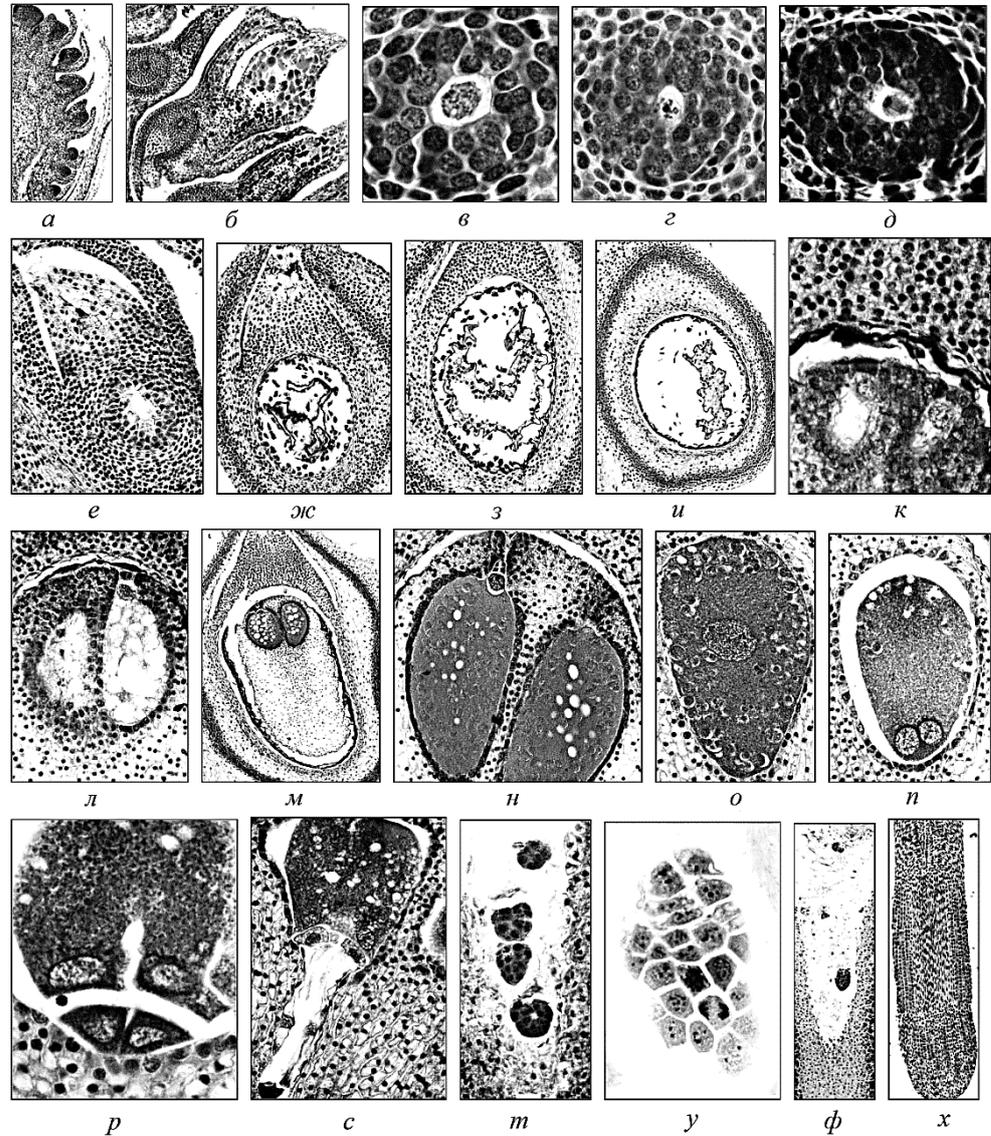


Рис. 1. Гистогенез женских репродуктивных структур и эмбриогенез сосны обыкновенной: *а* – продольный срез женской шишки сосны второго года жизни в начале вегетации; *б* – продольный срез мегаспорофилла с семязачатком в период «цветения»; *в–д* – мейоз материнской клетки макроспор (*в* – профазы, *з* – MI, *д* – AI); *е* – начало формирования нуклеарного гаметофита; *жс* – нуклеарный гаметофит в семязачатках третьего года жизни (начало вегетационного периода); *з–и* – начало формирования клеточного гаметофита; *к* – инициалы архегониев; *л* – молодые архегонии на «пенистой» стадии; *м* – продольный срез семязачатка с архегониями; *н* – сформировавшиеся архегонии; *о* – зрелый архегоний с яйцеклеткой в центре; *п–р* – проэмбриогенез (*п–4*, *р* – 8-ядерный первичный проэмбрио); *с* – начало раннего эмбриогенеза; *т–ф* – ранний эмбриогенез; *х* – морфологически дифференцированный зародыш (*а–е* – семязачатки второго, *жс–ф* – третьего года развития; *х* – зародыш семени)

Таблица 1

**Феноритмика развития женских репродуктивных структур
и эмбриогенеза сосны обыкновенной в северной тайге (усредненные данные
по результатам 25-летних наблюдений)**

Год развития семязпочки	Фаза (стадия)	Сумма эффективных температур, град	Процент от средне-многолетних значений
Второй	Обособление макроспороцита и формирование нуцеллярного тапетума	290,8...341,1	18,4...21,5
	Мейоз материнской клетки макроспор и образование тетрады (триады) макроспор	354,0...380,4	22,4...24,0
Третий	Начало формирования нуклеарного гаметофита	393,9	24,9
	Начало формирования клеточного гаметофита и появление инициалей архегониев	254,8	16,1
	Оогенез, образование ядра яйцеклетки и шейковых клеток, формирование обкладки архегониев, вакуолизация архегониев	393,9...629,6	24,9...39,8
	Перемещение ядра яйцеклетки в центр архегония, оплодотворение и проэмбриогенез	722,1...752,7	45,6...47,5
	Начало раннего эмбриогенеза – удлинение первичных суспензоров	768,0	48,5
	Ранний эмбриогенез – недифференцированные эмбрионы шаровидной формы	814,0...935,9	51,4...59,1
	Ранний эмбриогенез – недифференцированные эмбрионы булавовидной формы	951,0...1069,0	60,1...67,5
	Поздний эмбриогенез – начало морфологической дифференциации эмбриона	1097,4	69,3
	Полная морфологическая дифференциация зародыша	1359,3	85,9

К моменту опыления лишь несколько десятых долей процента от общего количества семязачатков в фертильной зоне макростробилов подвергаются некрозам. К этому времени репродуктивный потенциал ($P_R = \frac{n}{2N} 100$) составляет в среднем 99,8 % (табл. 2).

**Потенциальная семенная продуктивность шишек сосны
в сосняке вересково-багульниково-сфагновом
(Архангельское лесничество)**

Год развития макростробила	Показатели потенциальной семенной продуктивности (на 1 макростробил) на начало вегетационного периода	Значение показателей			CV, %
		min	max	$X \pm m_x$	
Второй	Количество фертильных мегаспорофиллов (N)	11	25	$20,1 \pm 1,6$	19,3
	Количество рецептивных семязачатков (n)	22	50	$40,1 \pm 3,2$	19,3
Третий	Количество фертильных семенных чешуй	7	19	$13,5 \pm 1,3$	23,7
	Количество жизнеспособных семязачатков	7	33	$19,4 \pm 2,9$	36,8

Примечание. $X \pm m_x$ – среднее значение и его ошибка; CV – коэффициент вариации.

Дифференциация будущего урожая по качеству семян начинается вскоре после опыления и обусловлена неопределенно большим числом факторов как наследственного, так и ненаследственного характера. Основными причинами, приводящими к некрозу семязачатков, являются отсутствие опыления, низкая жизнеспособность или стерильность мужского и женского гаметофитов, гейтоногамный тип опыления. Наиболее характерные нарушения при гистогенезе женских репродуктивных структур сосны обыкновенной приведены на рис. 2.

В случае гибели семязачатка вскоре после опыления, до начала формирования нуклеарного гаметофита, на кончике крылатки остается лишь едва заметное пикнотическое образование – крылатка без семян (пикнота). Если некроз семязачатка произошел на стадии формирования нуклеарного гаметофита или на начальной стадии формирования клеточного гаметофита, то развивается череззерница – очень мелкие семена, а по сути, засохшие семязачатки с полностью некротированным внутренним содержимым и недоразвитой семенной кожурой. Гибель семязачатков на более поздних стадиях эмбрионального развития приводит к образованию пустых («глухих») семян. Соотношение этих категорий семян в структуре общего урожая в популяции, у отдельного дерева и в каждом отдельном стробиле сильно варьирует (табл. 3).

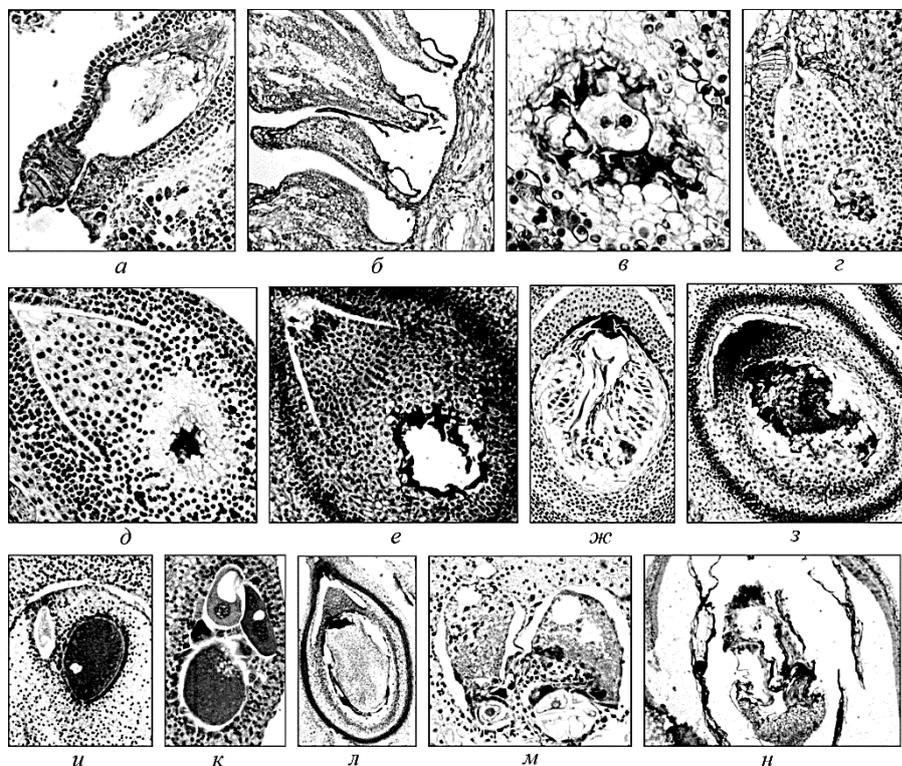


Рис. 2. Нарушения при гистогенезе женских репродуктивных структур и эмбриогенезе у сосны обыкновенной: *а* – деградированные ткани мегаспорангия и гаметофита; *б* – участок стробила с семязачатками, деградировавшими на ранних стадиях развития; *в* – деградация клеток зоны, прилегающей к гаметофиту в начале свободной ядерных делений; *г* – начало деградации халазальной части семязачатка; *д, е* – некрозы мегагаметофита; *ж, з* – некрозы архегониальной зоны и начало деградации, некрозы формирующегося клеточного гаметофита; *и* – дегенерация одного из архегониев; *к* – полиархегония, формирование архегониев из клеток обкладки; *л* – деградация архегониев, сохранился клеточный гаметофит с постепенно затухающими митозами; *м* – деграционные процессы в проэмбриогенезе; *н* – деградация тканей семязачатка в позднем эмбриогенезе (*а–е* – семязачатки 2-го и *ж–н* – 3-го годов развития)

Таблица 3

Соотношение выполненных и пустых семян в структуре урожая сосны в северотаежных популяциях (в числителе – среднеарифметическое значение показателя; в знаменателе – CV, %)

Показатель	Значение показателя для пробной площади*						
	1	2	3	4	5	6	7
Количество выполненных семян в одной шишке, шт.	<u>18,8</u> 38,7	<u>18,6</u> 31,3	<u>20,4</u> 31,6	<u>16,9</u> 33,6	<u>5,9</u> 44,7	<u>19,9</u> 27,5	<u>21,0</u> 29,6
Относительное содержание пустых семян, %	<u>23,4</u> 52,6	<u>16,7</u> 28,3	<u>11,9</u> 57,2	<u>17,8</u> 48,1	<u>30,0</u> 62,6	<u>10,5</u> 58,0	<u>14,2</u> 75,3

*1 – сосняк кустарничково-сфагновый, 2 – брусничный, 3 – сфагновый, 4 – багульниково-сфагновый, 5 – черничный, 6 – багульничково-кустарничково-сфагновый, 7 – осоково-сфагновый.

Опыты по искусственному опылению сосны показали, что опыление является необходимым условием дальнейшего развития семязачатка. В неопыленных стробилах дегенерация тканей семязачатков наблюдалась уже через 5...7 дн. после окончания периода рецептации. Через 2 нед. в неопыленных стробилах не было зарегистрировано ни одного нормально функционирующего семязачатка. Через 30 дн. почти все неопыленные семязачатки погибли (табл. 4).

Таблица 4

Динамика деграционных процессов семязачатков (в процентах от общего количества) в однолетних стробилах сосны обыкновенной в зависимости от условий опыления

Вариант опыления*	Стадия деградации**	Число дней после окончания рецептации						
		7	13	21	41	48	55	75
1	а	0	12,1	4,4	0	0	0	0
	б	0	0	0	8,0	9,0	4,5	3,2
	в	0	0	0	0	0	5,1	6,4
2	а	0	67,2	60,0	0	0	0	0
	б	0	0	18,4	39,2	30,8	26,1	22,6
	в	0	0	0	54,8	64,8	70,7	74,6
3	а	19,8	74,1	19,6	0	0	0	0
	б	0	25,9	80,4	15,8	9,8	6,3	5,7
	в	0	0	0	84,2	90,2	93,7	94,3

*1 – ксеногамия; 2 – опыление некротированной пылью; 3 – изоляция без опыления.

**а – некроз зоны макроспоры и мегагаметофита; б – некроз клеток халазальной части мегаспорангия; в – деграция всех мягких тканей семязачатка.

Массовая гибель неопыленных стробил сосны, начавшаяся в конце первой декады июля почти одновременно у всех деревьев, завершилась через 70 дн. после «цветения». Засыхание стробил происходит из-за дисфункции их проводящей системы. В месте соединения ножки стробила с побегом формируется разделительная ткань, и стробил отпадает. Отсутствие опыления у сосны ведет к дегенерации тканей мегаспорангия и прекращению дифференциации тканей спермодермы уже в течение первого года развития семязачатков. В результате исключается возможность образования не только выполненных, но и пустых семян в шишках, достигших зрелости. Следствием этого является увеличение количества недоразвитых семян.

Для семязачатков, опыленных некротированной пылью, характерны все стадии деградации, наблюдавшиеся в неопыленных семязачатках. Однако дегенерация тканей семязачатков протекает медленнее, наблюдаются также тератологические изменения гаметофитов. У небольшого числа семязачатков в сохранившихся к концу вегетации стробилах наблюдались нормально функционирующие ядерные гаметофиты. Однако на следующий год митотические деления свободных ядер в них с наступлением тепла не возобновлялись, вскоре

дегенерировал сам ядерный гаметофит, а затем и весь семязачаток. Иногда наблюдались начальные стадии формирования клеточного гаметофита, однако архегониев при этом не образовывалось. Митозы в клетках гаметофита также вскоре прекращались, они утрачивали цитоплазму и дегенерировали. При опылении стробилов некротированной пылью отпад их начинается позже, длится значительно дольше и менее выражен по сравнению с неопыленными стробилами.

При гейтоногамии число семязачатков, погибших на ранних этапах развития, значительно превышало аналогичные показатели при ксеногамии, что выражалось и в большем отпаде стробилов. В дальнейшем все структуры семязачатков развивались нормально до момента оплодотворения. Если оплодотворение произошло, развитие эмбриона могло прекратиться на стадии проэмбриогенеза. Проталкиваемые суспензорами в коррозионную полость эндосперма булавовидные зародыши обычно достигали зрелости и давали всхожие семена. При гейтоногамном типе опыления у сосны снижалась средняя масса зрелых шишек, среднее количество и общая масса семян в одной шишке, а также жизнеспособность семян, их техническая всхожесть и энергия прорастания, возрастало количество недоразвитых семян. Размеры шишек, масса выполненных семян, абсолютная всхожесть семян, средний семенной покой и длина гипокотила практически не изменялись по сравнению с ксеногамным типом опыления.

Заключение

Отсутствие опыления или опыление нежизнеспособной пылью у сосны приводит к дегенерации семязачатков на ранних стадиях их развития. Следствием этого является увеличение череззернистости семян. Не опыленные стробилы засыхают и опадают уже к середине вегетационного периода. Низкая энергия роста пылевых трубок, стерильность мужского гаметофита, а также гибель эмбрионов в раннем эмбриогенезе приводят к некрозу семязачатков на более поздних стадиях их развития, следствием чего является образование пустых семян.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Белостоцкая С.Х. Особенности развития мужского и женского гаметофитов сосны обыкновенной при внутри- и межвидовой гибридизации // Лесоведение. 1979. № 5. С. 61–72.
2. Дженсен У. Ботаническая гистохимия / пер. с англ. М.: Мир, 1965. 380 с.
3. Ковешникова Н.М., Седельникова И.В. Сохранность неопыленных стробилов сосны обыкновенной и цитоэмбриологические особенности развития семяпочек в них / ЦНИИ лесной генетики и селекции. Воронеж, 1981. Рукопись деп. в ЦБНТИ-лесхоз 19.05.1981. № 145 лд-Д82.
4. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. М.: Колос, 1970. 255 с.
5. Третьякова И.Н. Эмбриология хвойных: физиологические аспекты. Новосибирск: Наука, 1990. 157 с.

6. Allen G.S., Owens J.N. The life history of Douglas fir. Ottawa, 1972. 140 p.
7. Bingham R.T., Squillace A.E. Self-compatibility and effects of self-sterility in Western white pine // For. Sci. 1955. Vol. 1. P. 8–121.
8. Forshell P.C. The development of cones and seeds in case of self- and cross-pollination in *Pinus silvestris* L. // Meddeland. Stat. Skogsfors. Inst. 1953. Vol. 43, N 11. P. 1–42.
9. Kormuták A. Cytological evidence for incompatibility in the genus *Pinus* // Biológia (Bratislava). 1975. Vol. 30, N 10. S. 765–769.
10. Kormuták A. Some cytological and biochemical aspects of interspecific incompatibility in pines (*Pinus* sp.) // Acta Dendrobiol. 1984. Vol. 7. 93 p.
11. Koski V. Embryonic lethals of *Picea abies* and *Pinus sylvestris* // Comm. Inst. For. Fenn. 1971. Vol. 75, N 3. P. 1–30.
12. Kriebel H.B. Embryo development and hybridity barriers in the white pines (Section *Strobus*) // Silv. Genet. 1972. Vol. 21, N 1-2. P. 39–44.
13. McWilliam J.R. The role of the micropyle in the pollination of *Pinus* // Bot. Gaz. 1958. Vol. 120. P. 109–117.
14. McWilliam J.R. Interspecific incompatibility in *Pinus* // Amer. J. Bot. 1959. Vol. 46, N 6. P. 425–433.
15. Mergen F., Jeffery B., Furnival J.M. Embryo and seedling development in *Picea glauca* (Moench.) Voss. after self-, cross-, and wind-pollination // Silv. Genet. 1965. Vol. 14. P. 188–194.
16. Müntzing A. Hybrid incompatibility and the origin of polyploidy // Hereditas. 1933, N 18. P. 33–55.
17. Orr-Ewig A.L. A cytological study of the effects of self-pollination on *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco // Silv. Genet. 1957. Vol. 6. P. 179–185.
18. Sarvas R. Investigations into the flowering and seed quality of forest trees // Comm. Inst. For. Fennica. 1955. Vol. 45, N 7. P. 1–37.
19. Sarvas R. Investigations on the flowering and seed crop of *Pinus sylvestris* // Commun. Inst. For. Fenn. 1962. Vol. 53, N 4. P. 1–198.
20. Singh H. Embryology of *Gymnosperms*. Berl.-Stuttg.: Gerb. Borntraeg., 1978. 304 p.

Поступила 22.05.14

UDC 581.3:582.47

Microphenology of the Female Reproductive Cycle and Structure of Seed Crops of Scotch Pine in the Northern Taiga

M.V. Surso, Doctor of Biology, Senior Research

Institute of Ecological Problems of the North, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Naberezhnaya Severnoy Dviny, 23, Arkhangelsk, 163002, Russia; e-mail: surso@iepn.ru

On the basis of studying of histological preparations the description of a microphenology of a female reproductive cycle of Scots pine in northern taiga is given. Irregularities in histogenesis of the female reproductive structures, leading to destructive type of ovules development and, as consequence, to the general decrease in quality of seeds are revealed. It is

shown that in northern taiga by the time of pollination some tenth shares of percent from total of ovules in fertile zone of pine macrostrobiles are exposed to necroses. Differentiation of the future crop on quality of seeds begins soon after pollination. The principal causes leading to necrosis of ovules is absence of pollination, low viability or sterility male and (or) female gametophytes, and geitonogamy. In case of destruction of ovule soon after pollination, prior to the beginning of nuclear gametophyte formation, on the tip of seed's wing remains only hardly appreciable pycnotic formation. If the ovule necrosis has occurred at stage of nuclear gametophyte formation, or at an initial stage of formation of a cellular gametophyte – develops fine-grained seeds – very small seeds, as a matter of fact, the dried up ovules, with completely necrotic internal contents and an underdeveloped seed's cover. The destruction of ovules at later stages of embryonal developments leads to formation of so-called empty ("deaf") seeds, in the sizes close to normally developed ("full") seeds, but with completely destructivity soft tissues. The parity of these categories of seeds in the general structure of crops in population, in individual tree and in each individual female strobile strongly varies. By the results of experiments on pine artificial pollination the dynamics degradation processes in pine ovules depending on conditions and type of pollination is described. In not pollinated pine strobiles the degeneration of ovules tissues was observed in 5-7 days after the completion of receptation period, and in 2 weeks in not pollinated strobiles there was no normally functioning ovule. In 30 days almost all not pollinated ovules were died. Mass down-fall of not pollinated strobiles, begun in the end of the first decade of July almost simultaneously at all trees, approximately in 70 days after pine "flowering" has come to the end with almost full down-fall of all cones. The degeneration of tissues of the ovules, pollinated with necrotic pollen, proceeded more slowly, than not pollinated, and in some cases by the vegetation end in this variant of experiences normally functioning nuclear gametophytes were observed. At a geitonogamy the amount of the ovules which were lost at early stages of development was much more, than at a xenogamy, that was expressed in more down-fall of strobiles. Further all structures of ovule developed normally till the fertilization. At geitonogamy the average weight of mature cones, average quantity and total mass of seeds in one cone have been decreased, and also viability of seeds, their technical germinability and energy of germination have been decreased, the amount of fine-grained seeds has been increased. Thus the linear sizes of cones, weight of 1000 full seeds, absolute viability of seeds, average seed rest and length of hypocotyl did not change in comparison with xenogamy. Absolutely different ways of mutual interaction were observed at pollination by the weakened pollen. Pollination by such pollen led to various deviations from normal development of ovules. In all variants of experiences close positive correlation between percent of degenerating ovules and percent of the down-fall strobiles was observed only in a year of pollination.

Keywords: Scotch pine, female reproductive structures, histogenesis, rhythmophenology, seeds.

REFERENCES

1. Belostotskaya S.Kh. Osobennosti razvitiya muzhskogo i zhenskogo gametofitov sosny obyknovennoy pri vnutri- i mezhvidovoy gibridizatsii [Features of Development of Male and Female Gametophytes in Scotch Pine at Intra- and Interspecific Hybridization]. *Lesovedenie*, 1979, Vol. 5, pp. 61–72.

2. Jensen W. *Botanicheskaya gistokhimiya* [Botanical Histochemistry]. Moscow, 1965. 380 p.
3. Koveshnikova N.M., Sedel'nikova I.V. *Sokhrannost' neopylennykh strobilov sosny obyknovennoy i tsitoembriologicheskie osobennosti razvitiya semyapochek v nikh* [The Safety of Non-Pollinated Strobiles in Scotch Pine and Cytoembryological Features of the Development of Ovules in Them]. Voronezh, 1981. 14 p.
4. Pausheva Z.P. *Praktikum po tsitologii rasteniy* [Practical Handbook on Plants Cytology]. Moscow, 1970. 255 p.
5. Tret'yakova I.N. *Embriologiya khvoynykn: fiziologicheskie aspekty* [Embryology of Coniferous Trees: Physiological Aspects]. Novosibirsk, 1990. 157 p.
6. Allen G.S., Owens J.N. The life history of Douglas fir. Ottawa, 1972. 140 p.
7. Bingham R.T., Squillace A.E. Self-compatibility and effects of self-sterility in Western white pine. *For. Sci.* 1955, Vol. 1, pp. 8–121.
8. Forshell P.C. The development of cones and seeds in case of self- and cross-pollination in *Pinus silvestris* L. Meddeland. *Stat. Skogsfors. Inst.* 1953, Vol. 43, no. 11, pp. 1–42.
9. Kormuták A. Cytological evidence for incompatibility in the genus *Pinus* – *Biológia* (Bratislava), 1975, Vol. 30, no. 10, pp. 765–769.
10. Kormuták A. Some cytological and biochemical aspects of interspecific incompatibility in pines (*Pinus* sp.) *Acta Dendrobiol.* 1984, Vol. 7. 93 p.
11. Koski V. Embryonic lethals of *Picea abies* and *Pinus sylvestris* – *Comm. Inst. For. Fenn.* 1971, Vol. 75, no. 3, pp. 1–30.
12. Kriebel H.B. Embryo development and hybridity barriers in the white pines (Section *Strobus*) – *Silv. Genet.* 1972, Vol. 21, no. 1-2, pp. 39–44.
13. McWilliam J.R. The role of the micropyle in the pollination of *Pinus* – *Bot. Gaz.* 1958, Vol. 120, pp. 109–117.
14. McWilliam J.R. Interspecific incompatibility in *Pinus* – *Amer. J. Bot.* 1959, Vol. 46, no. 6, pp. 425–433.
15. Mergen F. Jeffery B., Furnival J.M. Embryo and seedling development in *Picea glauca* (Moench.) Voss. after self-, cross-, and wind-pollination – *Silv. Genet.* 1965, Vol. 14, pp. 188–194.
16. Müntzing A. Hybrid incompatibility and the origin of polyploidy – *Heredites.* 1933, no. 18, pp. 33–55.
17. Orr-Ewig A.L. A cytological study of the effects of self-pollination on *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco – *Silv. Genet.* 1957, Vol. 6, pp. 179–185.
18. Sarvas R. Investigations into the flowering and seed quality of forest trees – *Comm. Inst. For. Fennica.* 1955, Vol. 45, no. 7, pp. 1–37.
19. Sarvas R. Investigations on the flowering and seed crop of *Pinus sylvestris* – *Commun. Inst. For. Fenn.* 1962, Vol. 53, no. 4, pp. 1–198.
20. Singh H. *Embryology of Gymnosperms.* – Berl.-Stuttg.: Gerb. Borntraeg., 1978. 304 p.

Received on May, 22, 2014