

**ФЕНОЛОГИЯ РЕПРОДУКТИВНЫХ ЦИКЛОВ
И КАЧЕСТВО СЕМЯН ХВОЙНЫХ (Pinaceae, Cupressaceae)
В СЕВЕРНОЙ ТАЙГЕ¹**

М.В. Сурсо*

*Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики имени академика Н.П. Лаврова РАН
(г. Архангельск)

Методами световой микроскопии изучена микрофенология репродуктивных циклов сосны (*Pinus sylvestris* L.), ели (*Picea abies* (L.) Karst. × *P. obovata* Ledeb.), лиственницы (*Larix sibirica* Ledeb.) и можжевельника (*Juniperus communis* L.) в северной тайге. Приведены результаты многолетних наблюдений за феноритмикой развития женских репродуктивных структур и эмбриогенеза хвойных видов. Выявлены и описаны нарушения в морфогенезе репродуктивных структур и дана оценка вклада этих нарушений в общую структуру урожая семян и их влияния на качество семян. На примере сосны и лиственницы показана роль условий опыления в формировании структуры урожая семян хвойных видов. Потенциальная семенная продуктивность и соотношение семян по категориям качества в структуре общего урожая вида, популяции и каждого отдельного дерева определяются большим количеством факторов и сильно варьируют. Показано, что опыление является одним из наиболее значимых факторов в формировании структуры урожая хвойных видов. Отсутствие опыления и опыление нежизнеспособной пылью приводит к деструктивному типу развития семязачатков на ранних стадиях у большинства видов, что является одной из причин формирования недоразвитых семян. Низкая энергия роста пыльцевых 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. Высказано предположение, что наиболее высокими адаптивными возможностями к репродукции в условиях Европейского Севера России обладает можжевельник. Менее всех среди изученных видов адаптирован к холодному климату репродуктивный цикл сосны.

Ключевые слова: северная тайга, хвойные виды, репродуктивные структуры, феноритмика, качество семян, структура урожая семян, условия опыления.

¹Работа выполнена в рамках фундаментальных научно-исследовательских работ «Структура и динамика компонентов лесных сообществ Европейского Севера России» (№ 0409-2014-0125).

Контактное лицо: Сурсо Михаил Вольдемарович, адрес: 163000, г. Архангельск, наб. Северной Двины, д. 23; e-mail: surso@fciarctic.ru

Для цитирования: Сурсо М.В. Фенология репродуктивных циклов и качество семян хвойных (Pinaceae, Cupressaceae) в северной тайге // Arctic Environmental Research. 2017. Т. 17, № 4. С. 355–367. DOI: 10.17238/issn2541-8416.2017.17.4.355

Качество семян анемофильных хвойных видов определяется эффективностью опыления и последующей интеракцией между структурами пыльцевой трубки и тканями и структурами мегаспорангия и женского гаметофита. Скоординированная взаимная интеракция мужского и женского гаметофитов, при отсутствии между ними прямого контакта вплоть до момента оплодотворения, подтверждается исследованиями биологии опыления и оплодотворения, опытами по контролируемому опылению и искусственному межвидовому и межродовому скрещиванию.

Все представители семейства Pinaceae являются однодомными раздельнополыми видами, однако в литературе описаны многочисленные случаи гермафродитизма у сосны (*Pinus sylvestris* L.) [1], ели (*Picea abies* (L.) Karst. × *P. obovata* Ledeb.) [2] и лиственницы (*Larix sibirica* Ledeb.) [3, 4]. Единственный представитель семейства Cupressaceae на Европейском Севере – можжевельник обыкновенный (*Juniperus communis* L.) – облигатный двудомный вид, случай однодомности у описан лишь однажды – в работе О. Реннэ [5].

Наличие фертильной пыльцы на нуцеллусе семязачатка – необходимое условие для формирования выполненных семян [6, 7]. Случаи партенокарпии у хвойных были описаны для *Pseudotsuga*, *Larix* и *Picea* [8, 9]. Партеногенетическое деление неоплодотворенного ядра яйцеклетки было обнаружено у *Pinus sylvestris*, *P. sibirica* и *Abies sibirica*, имевших врожденные аномалии развития [10], однако все попытки индуцировать стимулятивный тип партенокарпии при помощи экстрактов биологически активных веществ из свежесобранной пыльцы и опыления семяпочек стерильной пыльцой окончились неудачей.

Единственным механизмом, препятствующим самоопылению у Pinaceae, является ярусная локализация мужских и женских генеративных органов в кроне. У взрослых деревьев способность к заложению макростробилов снижается в базипетальном направлении, по-

этому женские шишки более приурочены к верхней части кроны, что особенно заметно у темнохвойных видов (ель, пихта) в урожайные годы. Способность к заложению мужских генеративных органов, наоборот, снижается акропетально, поэтому большая часть микростробилов локализована в среднем и нижнем ярусах кроны.

Эффективных механизмов, препятствующих самооплодотворению у Pinaceae, нет. В период роста пыльцевых трубок в тканях нуцеллуса развитие семязачатков у сосны при гейтоно- и ксеногамии мало чем отличается. 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 [11]. Это нашло подтверждение в многочисленных, хотя и не всегда успешных, опытах по межвидовым и межродовым скрещиваниям [12–14].

Последствия самоопыления и самооплодотворения у Pinaceae начинают проявляться в протэмбриогенезе и раннем эмбриогенезе из-за физиологической несовместимости тканей зародыша и женского гаметофита [7, 15–19]. Эти нарушения приводят к увеличению выхода «пустых» семян [20–27].

Целью работы являлось изучение микрофенологии женских репродуктивных циклов хвойных видов в северной тайге и влияния условий опыления на качество семян этих видов.

Материалы и методы. Материал для изучения морфогенеза женских репродуктивных структур сосны, ели, лиственницы и можжевельника собирали в северотаежных популяциях этих видов (север Архангельской области) с 1986 по 2016 год. Образцы женских шишек и семяпочек фиксировали по Навашину, Карнуа или в уксусном алкоголе. Периодичность фиксаций определялась стадией развития генера-

тивных органов и структур и составляла от 1-2 до 10-15 дней. Микротомные срезы толщиной 8–12 мкм окрашивали гематоксилином по Гейденгайну, метиловым зеленым – пиронином G или галлоцианином. Просмотр и фотографирование изображений выполняли при помощи лабораторного микроскопа «AxioScope A1» (Zeiss, Германия) в комплекте с цифровой фотокамерой «Canon G10». Редактирование изображений производили при помощи лицензионной программы «AxioVision LE Release 4.8.1».

При изучении структуры урожаяв семян объем выборки в каждой популяции составлял 30–40 деревьев, для каждого из них отбирали отдельный образец. Количество шишек в каждом таком образце составляло не менее 20 для сосны, 5 – для ели, 50 – для лиственницы и 20–50 для можжевельника. После высушивания шишек из них извлекали все семена, при необходимости шишки для этого разрушали. Семена можжевельника извлекали путем перетирания «шишкоягод». После обескряливания (кроме можжевельника) семена сортировали по следующим категориям: выполненные, «пустые», недоразвитые, механически поврежденные. У сосны и ели разделение выполненных и «пустых» семян производили механическим путем, у лиственницы и можжевельника – путем взрезывания каждого семени или после рентгенографического изучения. Определяли процентное соотношение разных категорий семян, их среднее количество в одной шишке, массу 1000 выполненных семян.

Опыты по искусственному опылению сосны и лиственницы проводили в искусственных посадках плантационного типа. Испытывали следующие варианты: изоляция без опыления, ксеногамия, гейтоногамия, опыление некротированной пылью (убитой высокотемпературным шоком). Использовали пыльцу, полученную в год проведения опытов. Пыльцу извлекали в лабораторных условиях, помещая ветви с микростробилами в вазоны с водой. При этом смешивание пыльцы разных дере-

вьев исключалось. После высыпания пыльцу просеивали через мелкие сита и хранили до использования в эксикаторах над хлористым кальцием при 0...+2 °С. Изоляцию макростробиллов производили до начала пыления единичных деревьев, при этом 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 осуществляли после смыкания семенных чешуй макростробиллов. После сбора созревших опытных шишек делали их морфометрию и из них извлекали все семена. Анализ опытных семян производили путем взрезывания каждого семени или рентгенографически. Семена разделяли на следующие категории: недоразвитые (семяпочки, погибшие на ранних стадиях развития); «пустые»; поврежденные (с поврежденными энтомовредителями наружными покровами, склерофицированными эндоспермами, с личинками семеедов внутри семени и т. д.); выполненные. Относительную автостерильность (R) определяли как отношение доли (%) выполненных семян при самоопылении к доле (%) выполненных семян при ксеногамии [28]. Число летальных эквивалентов на зиготу ($2B$) рассчитывали по упрощенной эмпирической формуле [29].

Результаты. Репродуктивный цикл сосны обыкновенной составляет 3 года. Макростробилы закладываются латерально вблизи апекса ауксибластов на побегах текущего года. К концу первого года зачаточные макростробилы состоят из покровных чешуй и примордиев брактей в нижней части стробиллов. Дифференциация тканей семязачатка начинается на второй год, незадолго до опыления. Ко времени опыления, которое в северной тайге на широте г. Архангельска чаще всего происходит в конце первой – начале второй декад июня, семязачатки сосны дифференцированы на интегумент, состоящий из 3–4 рядов клеток, и нуцеллус. Мейоз материнских клеток макроспор наблюдается

вскоре после опыления. Развитие нуклеарного гаметофита продолжается до конца вегетационного периода. В начале третьего вегетационного периода в женском гаметофите возобновляются свободоядерные деления. Инициали архегониев появляются в начале формирования клеточного гаметофита. Оплодотворение у сосны происходит примерно через 13 месяцев после опыления. На широте г. Архангельска оно случается обычно в середине июля. Морфологическая дифференциация зародышей у сосны обыкновенной на севере Архангельской области заканчивается в конце августа – начале сентября.

У ели макростробилы закладываются апикально, чаще всего на боковых побегах второго или третьего порядков ветвления. Примордии макростробилов к концу первого года развития более дифференцированы по сравнению с сосной. Мейоз в материнских клетках макроспор и формирование нуклеарного гаметофита в мегаспорангиях у ели в северной тайге происходят в конце мая – начале июня и совпадают по времени с опылением. Оплодотворение происходит в конце первой декады – в середине июля. Период между опылением и оплодотворением составляет около 40 дней. Морфологическая дифференциация эмбрионов у ели в северной тайге завершается к концу первой декады – середине августа.

У лиственницы макростробилы развиваются из почек брахибластов, из апикальной меристемы. Степень дифференциации заложившихся макростробилов в конце первого года их развития может варьировать по годам. Иногда семязачатки лиственницы переходят к состоянию зимнего покоя уже на стадии профазы I мейоза. Более выраженная дифференциация тканей женских генеративных органов у лиственницы, как и у ели, перед переходом их к зимнему покою объясняется тем, что мегаспорофит формируется в течение одного вегетационного периода [30]. Мейоз в материнских клетках макроспор происходит в середине мая и совпадает по времени с опылением. Функци-

ональная (халазальная) макроспора дает начало нуклеарному гаметофиту. Клеточный гаметофит начинает формироваться в начале июня, а уже в начале июля происходит оплодотворение. Морфологическая дифференциация зародыша у лиственницы на севере Архангельской области завершается к концу первой декады августа.

У можжевельника примордии макростробилов закладываются на женских растениях в пазухах хвои на побегах первого года жизни. В северной тайге семязачатки можжевельника к концу первого вегетационного периода уже дифференцированы на нуцеллус и интегумент. Семенные чешуи с семязачатками располагаются в самой верхней части стробила. К концу первого вегетационного периода макростробил почти полностью скрыт под чешуевидными листьями, из-под которых виднеются лишь кончики интегументов. Начало формирования спорогенных тканей чаще всего приурочено к началу второго года вегетации. Мейоз материнских клеток макроспор в мегаспорангии у можжевельника также происходит на второй год и совпадает по времени с опылением (конец первой – середина второй декады июня). Оплодотворение происходит лишь на следующий год, спустя примерно 400 дней после опыления. К зимнему покою вновь формирующийся спорофит переходит в стадии раннего эмбриогенеза (недифференцированные эмбрионы булаво-видной формы). Семязачатки и «шишкоягоды» к этому времени уже почти достигают своих максимальных размеров. Полная морфологическая дифференциация эмбриона у можжевельника в условиях северной тайги завершается лишь на четвертый год к середине первой декады июля, когда «шишкоягоды» все еще остаются зелеными.

Микрофенология репродуктивных циклов северотаежных хвойных видов адаптирована к климату и может быть описана в терминах сумм эффективных температур, выраженных в процентах от их среднесезонных значений (табл. 1).

Таблица 1

ФЕНОРИТМИКА РАЗВИТИЯ ЖЕНСКИХ РЕПРОДУКТИВНЫХ СТРУКТУР И ЭМБРИОГЕНЕЗА ХВОЙНЫХ ВИДОВ (Pinaceae, Cupressaceae) С НАЧАЛА РЕЦЕПТАЦИИ ДО ФОРМИРОВАНИЯ МОРФОЛОГИЧЕСКИ ДИФФЕРЕНЦИРОВАННОГО ЗАРОДЫША В СЕВЕРНОЙ ТАЙГЕ

Микрофенофаза	Сумма эффективных температур, % от среднеголетних значений (год развития)			
	Сосна	Ель	Лиственница	Можжевельник
Заложение примордиев макростробилов	80,0 (1)	70,2 (1)	65,3 (1)	74,3 (1)
Начало дифференциации семязачатков	17,4–18,0 (2)	74,3 (1)	70,2 (1)	82,2 (1)
Начало дифференциации спорогенных тканей в мега-спорангии	19,0–21,4 (2)	4,3 (2)	75,9 (1)	13,0 (2)
Завершение дифференциации спорогенных тканей. Мейоз материнских клеток макроспор и образование тетрады (триады) или комплексов тетрад (триад) макроспор	22,4–24,0 (2)	5,4 (2)	3,0–5,9 (2)	15,0–18,0 (2)
Начало формирования нуклеарного гаметофита	24,9 (2)	6,7 (2)	6,4 (2)	19,0 (3)
Начало формирования целлюлярного гаметофита и появление инициалей архегониев	16,1 (3)	15,4 (2)	11,4–18,4 (2)	36,0–43,0 (3)
Оогенез, образование ядра яйцеклетки и шейковых клеток, формирование обкладки архегониев (архегониальных комплексов), вакуолизация архегониев. Перемещение ядра яйцеклетки в центр архегония, оплодотворение и проэмбриогенез. Начало раннего эмбриогенеза – удлинение первичных суспензоров	24,9–47,5 (3)	24,0–45,6 (2)	19,1–40,7 (2)	45,0–60,0 (3)
Ранний эмбриогенез – недифференцированные эмбрионы шаровидной формы	51,4–59,1 (3)	48,5 (2)	41,7 (2)	60,0–80,0 (3)
Ранний эмбриогенез – недифференцированные эмбрионы булавовидной формы	60,1–67,5 (3)	50,4 (2)	50,4 (2)	18,0–22,0 (4)
Поздний эмбриогенез – начало морфологической дифференциации эмбриона	69,3 (3)	51,4–59,1 (2)	51,4–69,3 (2)	24,0 (4)
Полная морфологическая дифференциация зародыша	85,9 (3)	70,2 (2)	70,2 (2)	36,0 (4)

Потенциальная семенная продуктивность и соотношение семян по категориям качества в структуре общего урожая вида, популяции и каждого отдельного дерева сильно варьирует (табл. 2).

Отсутствие опыления у сосны ведет к дегенерации тканей мегаспорангия уже в течение первого года развития неопыленных семязачатков. В результате исключается возможность образования не только выполненных, но и «пу-

Таблица 2

**ПОТЕНЦИАЛЬНАЯ СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ И ДОЛЯ «ПУСТЫХ» СЕМЯН
В СТРУКТУРЕ УРОЖАЕВ ВИДОВ Pinaceae В СЕВЕРОТАЕЖНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ**

Показатель	Сосна	Ель	Лиственница
Количество фертильных мегаспорофиллов в макростробиле	$\frac{20,1 \pm 1,6}{19,3}$	$\frac{81,8 \pm 4,4}{16,0}$	$\frac{30,1 \pm 1,19}{13,3}$
Количество рецептивных семязачатков в макростробиле	$\frac{40,1 \pm 3,2}{19,3}$	$\frac{163,0 \pm 9,0}{16,6}$	$\frac{60,2 \pm 2,37}{13,4}$
Относительное количество «пустых» семян, % (от – до)	$\frac{10,5-30,0}{28,3-75,3}$	$\frac{12,3-57,0}{6,2-66,4}$	$\frac{43,8-80,8}{26,3-64,7}$
Количество недоразвитых семян, %	Не определялось	$\frac{4,8-41,5}{32,8-115,3}$	Не определялось

Примечание. В числителе – среднеарифметическое значение, в знаменателе – коэффициент вариации.

Опыты по искусственному опылению сосны показали, что опыление – необходимое условие дальнейшего развития семязачатка. В неопыленных стробилах дегенерация тканей семязачатков наблюдалась уже через 5–7 дней после окончания периода рецептации. Через 2 недели в неопыленных стробилах не было зарегистрировано ни одной нормально функционирующей семяпочки. Через 30 дней почти все неопыленные семяпочки погибли. Массовая гибель неопыленных стробил сосны, начавшаяся в конце первой декады июля почти одновременно у всех деревьев, завершилась через 70 дней после «цветения» (рис. 1).

Засыхание стробил происходит из-за дисфункции их проводящей системы. В месте соединения «ножки» стробила с побегом формируется разделительная ткань, и стробил отпадает (рис. 2).

«пустых» семян в шишках, достигших зрелости. Следствием этого является увеличение количества недоразвитых семян.

Для семяпочек, опыленных некротированной пылью, характерны все стадии дегенерации, наблюдавшиеся в неопыленных семяпочках. Однако дегенерация тканей семязачатков протекает медленнее, наблюдаются также тератологические изменения гаметофитов. При опылении стробил некротированной пылью отпад их начинается позже, длится значительно дольше и менее выражен по сравнению с неопыленными стробилами.

При гейтоногамии число семяпочек, погибших на ранних этапах развития, значительно превышало аналогичные показатели при ксеногамии, что выражалось и в большем отпаде стробил. В дальнейшем все структуры семяпочки развивались нормально до момента оплодотворения. Если оплодотворение произо-

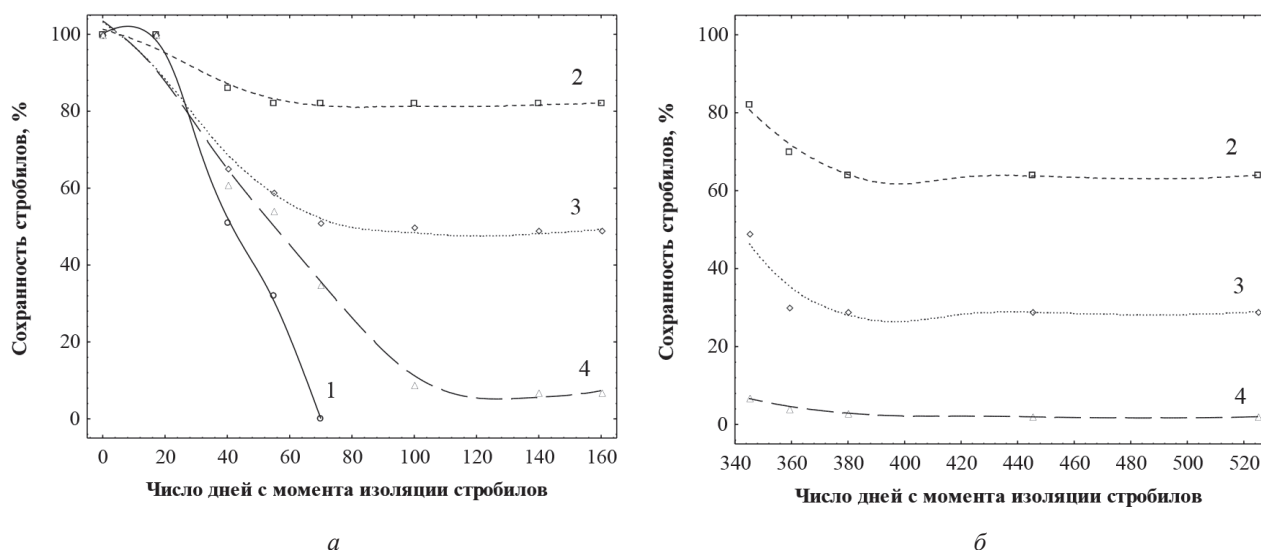


Рис. 1. Динамика отпада женских стробиллов сосны в опыте по контролируемому опылению в северной тайге: *а* – макростробилы второго года развития, *б* – макростробилы третьего года развития; 1 – изоляция без опыления, 2 – ксеногамия, 3 – гейтоногамия, 4 – опыление некротированной пылью

шло, развитие эмбриона могло прекратиться на стадии проэмбриогенеза. Проталкиваемые суспензорами в коррозионную полость эндосперма булавовидные зародыши обычно достигают зрелости и дают всхожие семена. При гейтоногамном типе опыления у сосны снижаются средняя масса зрелых шишек, среднее количество и общая масса семян в одной шишке, а также жизнеспособность семян, их техническая всхожесть и энергия прорастания, возрастает количество недоразвитых семян. Размеры шишек, масса выполненных семян, абсолютная всхожесть семян, средний семенной покой и длина гипокотиля практически не изменяются по сравнению с ксеногамным типом опыления.

Недоразвитие эмбрионов, неполное созревание семян или развитие их по полиэмбриональному типу может приводить также к разного рода случаям аномального прорастания семян, что особенно характерно для сосны обыкновенной. Чаще всего аномальное прорастание семян обусловлено дисфункцией апикальных меристем корня – подавлением либо слабой митотической активностью этих

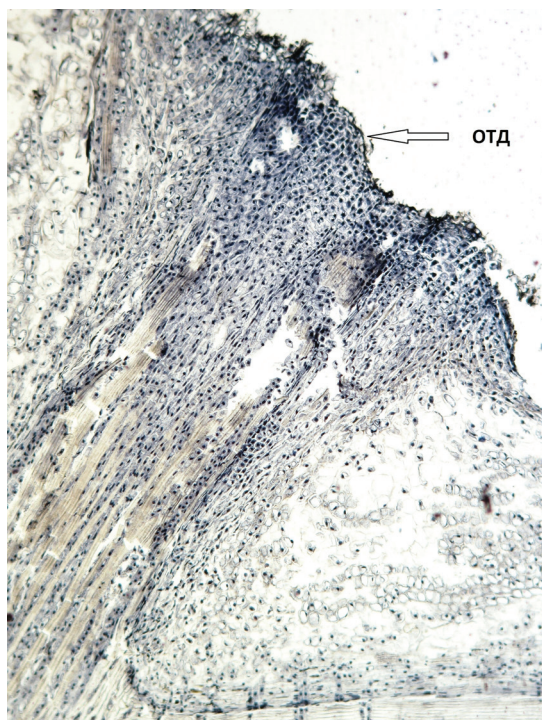


Рис. 2. Граница отделения «ножки» стробила сосны от побега (отделительный слой показан стрелкой)

меристем. Все аномальные проростки нежизнеспособны. Кливажные эмбрионы сосны в подавляющем большинстве случаев недоразвиты и также нежизнеспособны. Разнояйцевые эмбрионы, образующиеся в результате полизиготической полиэмбрионии, могут иногда прорасти оба, однако эти случаи довольно редки, и такие проростки чаще всего нежизнеспособны.

У лиственницы существенных различий в сохранности стробиллов и в средних размерах зрелых шишек в разных вариантах опытов не наблюдалось (табл. 3). Статистически недостоверны различия среднего количества семян в одной шишке при разных вариантах опыления. Отсутствие опыления не препятствовало формированию тканей спермодермы семязачатков. Семена, полученные из неопыленных женских стробиллов, ни по своим размерам, ни по окраске не отличались от семян, сформировавшихся после ксено- или гейтоногамного опыления.

Самоопыление существенно (в среднем в 10–25 раз по сравнению с перекрестным опылением) снижает вероятность формирования у лиственницы семян с полноценными зароды-

шами, однако не всегда ксеногамия дает лучшие результаты. Средние значения относительной автофертильности (R) и числа летальных эквивалентов на зиготу ($2B$) составили от 0,04 до 0,10 и от 9,2 до 12,9 соответственно. Приведенные данные согласуются со значениями летальных эквивалентов, полученными для других хвойных видов: *Pinus taeda* – 8,5 [31], *Pinus sylvestris* – 8,9 [32], *Picea abies* – 9,6 [32], *Picea glauca* – 9,8 [28], *Pseudotsuga menziesii* – 10,0 [33], *Larix laricina* – 10,8 [34]. В варианте опыления некротированной пыльцой из более чем 1,5 тыс. проанализированных семян было обнаружено одно с наличием развитого эндосперма.

Обсуждение. Структура урожая семян хвойных зависит от успешности прохождения всех фаз их репродуктивных циклов и определяется множеством факторов. Нарушения в морфогенезе женских репродуктивных структур приводят к деструктивному типу развития семязачатков.

У сосны и ели опыление является необходимым условием дальнейшего развития семязачатка.

Таблица 3

**ПОКАЗАТЕЛИ КАЧЕСТВА СЕМЯН ЛИСТВЕННИЦЫ В ЭКСПЕРИМЕНТЕ
ПО КОНТРОЛИРУЕМОМУ ОПЫЛЕНИЮ В СЕВЕРНОЙ ТАЙГЕ**

Вариант опыта	Среднее количество семян в одной шишке	Распределение семян по категориям, %					Масса 1000 семян, г	
		недоразвитые	механически поврежденные	«пустые»	с личинками семеедов	выполненные	несортированных	выполненных
Ксеногамия	29,0	5,4	18,7	64,2	4,8	6,9	5,49	10,71
Гейтоногамия	30,0	4,8	14,7	75,5	4,3	0,7	6,05	11,38
Опыление некротированной пыльцой	33,7	1,5	15,3	80,3	2,9	0*	6,53	–
Без опыления	25,4	7,7	13,2	77,0	2,1	0	4,29	–

Примечание: * – только одно семя было с эндоспермом, но без зародыша.

У сосны обыкновенной ко времени 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 и обусловлена как наследственными, так и ненаследственными факторами. Основные причины, приводящие к некрозу семязачатков: отсутствие опыления, низкая жизнеспособность или стерильность мужского и женского гаметофитов, гейтоногамия. В случае гибели семязачатка вскоре после опыления, до начала формирования нуклеарного гаметофита, на кончике крылатки остается лишь едва заметное пикнотическое образование – крылатки без семян (пикноты). Если некроз семязачатка произошел на стадии формирования нуклеарного гаметофита или на начальной стадии формирования клеточного гаметофита, образуются очень мелкие семена, по сути – засохшие семяпочки, с полностью некротированным внутренним содержимым и недоразвитой семенной кожурой. Гибель семязачатков на более поздних стадиях эмбрионального развития приводит к образованию «пустых» семян, по размерам близких к выполненным, но с полностью деструктурированными мягкими тканями.

Отсутствие опыления или опыление нежизнеспособной пылью у сосны приводит к дегенерации семязачатков на ранних стадиях их развития, следствием чего является увеличение количества пикнот и недоразвитых семян. Неопыленные стробилы засыхают и опадают уже к середине вегетационного периода.

Низкая энергия роста пыльцевых 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.

У ели ко времени опыления общее число случаев дегенерации и гибели семязачатков в фертильной зоне макростробилов не превышает 1 %. Начало дифференциации будущего урожая по качеству семян у ели также происходит

вскоре после опыления. Доля недоразвитых семян у ели в северной тайге довольно высокая: в годы со слабым или средним «цветением» количество таких семян в шишках у отдельных деревьев может достигать 90 % и более. «Пустые» семена образуются из-за низкой фертильности пыльцы, нарушений в проэмбриогенезе и гибели эмбрионов в раннем эмбриогенезе; доля таких семян в общей структуре урожая у ели в северной тайге также довольно большая и может достигать 50 % и более.

Результаты препарирования женских шишек лиственницы в период рецептации показали, что к этому времени в них практически отсутствовали некротные семязачатки. Прорастание пыльцевых зерен в пыльцевые трубки у лиственницы происходит спустя 5-6 недель после опыления, незадолго до оплодотворения. Спермодерма к этому времени дифференцирована на 3 слоя клеток (склеротесту, саркотесту и эндотесту). Некроз тканей мегагаметофита и мегаспорангия в неопыленных семязачатках у лиственницы совпадает с началом образования архегониев, когда семенная кожура уже сформировалась, поэтому ко времени созревания шишек такие семязачатки перерождаются в «пустые» семена, внешне неотличимые от выполненных. Таким образом, причинами формирования «пустых» семян в шишках лиственницы являются как стерильность пыльцы и гейтоногамия, так и отсутствие опыления. Доля «пустых» семян в структуре урожая у лиственницы в северотаежных популяциях составляет в среднем от 40 до 80 %, у отдельных деревьев она может достигать 98–99 %.

У можжевельника более половины нарушений в гистогенезе женских репродуктивных структур происходит еще до опыления, на ранних стадиях развития семязачатков. Дегradированные семязачатки можно наблюдать уже в год их заложения, до начала формирования спорогенных тканей. Это приводит к уменьшению общего количества семян в «шишкоягодах» ко времени их созревания. Нарушения в развитии клеточных гаметофитов и формировании архегониальных комплексов совпадают по времени

с началом дифференциации тканей семенной кожуры и приводят к образованию «пустых» семян. Нарушения в эмбриогенезе (особенно в проэмбриогенезе и раннем эмбриогенезе) могут вызывать гибель эмбриональных инициалей и эмбрионов на ранних стадиях развития. В этих случаях формирование мегагаметофитов протекает деструктивно и также приводит к образованию «пустых» семян. Количество «пустых» семян в общей структуре урожая у можжевельника имеет средний уровень индивидуальной изменчивости (коэффициент вариации обычно не превышает 20–30 %). В значительно большей мере этот признак подвержен климатической географической изменчивости. С продвижением на север доля «пустых» семян закономерно снижается. Так, по нашим данным, количество выполненных семян у можжевельника составляет в среднем: в тундре, лесотундре и северной тайге – 60–70 %, в Восточных Карпатах – 20–30 %, на Северном Кавказе (Приэльбрусье) – около 5 %, на Пиренеях – 1–3 %.

Рентгенографический анализ семян (всего для этих целей было проанализировано 1540 семян) в северотаежных популяциях можжевельника показал довольно высокий уровень

полиэмбрионии. В среднем количество семян с двумя (крайне редко – более) зародышами у можжевельника здесь составляет 3,9 %. Все выявленные случаи полиэмбрионии у можжевельника относятся к простой (полизиготической) полиэмбрионии. Уровень полиэмбрионии в северотаежных популяциях составляет в среднем: у сосны – 1,4 %, ели – 1,6 %, лиственницы – 0,7 %.

Наибольшими адаптивными возможностями к репродукции в условиях Европейского Севера обладает можжевельник, поскольку у этого вида раньше других наблюдается полная морфологическая дифференциация эмбриона, а сформировавшиеся семена могут дозревать в течение 1–3 лет в опавших «шишкоягодах». Адаптивные возможности к репродукции в условиях холодного климата у ели и лиственницы примерно одинаковы, но вызревание семян здесь у ели более вероятно, поскольку у этого вида раньше наблюдается переход к фазе позднего эмбриогенеза. Однако у ели, по сравнению с лиственницей, более выражена периодичность семеношения, что является одним из сдерживающих факторов ее расселения. Менее всех среди изученных видов адаптирован к холодному климату репродуктивный цикл сосны.

Список литературы

1. Козубов Г.М. Биология плодоношения хвойных на Севере. Л.: Наука, 1974. 135 с.
2. Elliott D.L. The Occurrence of Bisexual Strobiles on Black Spruce (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P. in the Forest-Tundra Ecotone: Keewatin, Northwest Territories // Canadian Journal of Forest Research. 1979. Vol. 9, № 2. P. 284–286.
3. Kirkwood J.E. Bisporangiate Cones of *Larix* // Botanical Gazette. 1916. Vol. 61, № 3. P. 256–257.
4. Chandler C. Bisporangiate Cones in Larch // Contributions of the Boyce Thompson Inst. 1959. Vol. 20. P. 107–110.
5. Renner O. Über Zwitterblüten bei *Juniperus communis* // Flora. 1904. Vol. 93. P. 297–300.
6. Singh H. Embryology of *Gymnosperms* // Encyclopedia of Plant Anatomy. Vol. X. Berlin: Gebrüder Borntraeger, 1978. 302 p.
7. Williams C.G. Conifer Reproductive Biology. Berlin: Springer, 2009. 172 p.
8. Allen G.S. Parthenocarpy, Parthenogenesis and Self-Sterility in Douglas Fir // Journal of Forestry. 1942. Vol. 40, № 8. P. 642–644.
9. Sarvas R. Investigations into the Flowering and Seed Quality of Forest Trees // Commun. Inst. Forest. Fenn. 1955. Vol. 45, № 7. P. 1–37.
10. Третьякова И.Н. Аномалии в эмбриологических процессах и возможные пути эволюции полового размножения хвойных // Проблемы макроэволюции. М., 1989. С. 95–96.
11. Müntzing A. Hybrid Incompatibility and the Origin of Polyploidy // Hereditas. 1933. Vol. 18, iss. 1-2. P. 33–55.

12. Kriebel H.B. Embryo Development and Hybridity Barriers in the White Pines (Section *Strobus*) // *Silvae Genetica*. 1972. Vol. 21, iss. 1-2. P. 39–44.
13. Kormuták A. Cytological Evidence for Incompatibility in the Genus *Pinus* // *Biológia* (Bratislava). 1975. Vol. 30, № 10. P. 765–769.
14. Kormuták A. Some Cytological and Biochemical Aspects of Interspecific Incompatibility in Pines (*Pinus* sp.) // *Acta Dendrobiologica*. 1984. Vol. 7. 93 p.
15. Bingham R.T., Squillace A.E. Self-Compatibility and Effects of Self-Sterility in Western White Pine // *Forest Science*. 1955. Vol. 1, № 2. P. 121–129.
16. Orr-Ewig A.L. A Cytological Study of the Effects of Self-Pollination on *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco // *Silvae Genetica*. 1957. Vol. 6, iss. 6. P. 179–185.
17. Sarvas R. Investigations on the Flowering and Seed Crop of *Pinus sylvestris* // *Commun. Inst. Forest. Fenn.* 1962. Vol. 53, № 4. P. 1–198.
18. Mergen F., Burley J., Furnival G.M. Embryo and Seedling Development in *Picea glauca* (Moench.) Voss. after Self-, Cross-, and Wind-Pollination // *Silvae Genetica*. 1965. Vol. 14, iss. 6. P. 188–194.
19. Forshell P.C. Seed Development after Self-Pollination and Cross-Pollination of Scots Pine, *Pinus sylvestris* L. // *Studia Forestalia Suecica* 1974. Vol. 118. P. 1–37.
20. Hagman M., Mikkola L. Observations on Cross-, Self-, and Interspecific Pollinations in *Pinus peuce* Griseb. // *Silvae Genetica*. 1963. Vol. 12, iss. 3. P. 73–79.
21. Dieckert H. Einige Untersuchungen zur Selbststerilität und Inzucht bei Fichte und Lärche // *Silvae Genetica*. 1964. Vol. 13, iss. 3. P. 77–86.
22. Koski V. On Self-Pollination, Genetic Load, and Subsequent Inbreeding in Some Conifers // *Commun. Inst. Forest. Fenn.* 1973. Vol. 78. P. 1–42.
23. Cram W.H. Some Effects of Self-, Cross-, and Open-Pollinations in *Picea pungens* // *Canadian Journal of Botany*. 1984. Vol. 62, № 2. P. 392–395.
24. Moulalis D. Self-Incompatibility and Inbreeding of European Fir (*Abies alba* Mill.) // *Forstwissenschaftliches Centralblatt*. 1986. Vol. 105. P. 487–494.
25. Zavada M.S., Taylor T.N. The Role of Self-Incompatibility and Sexual Selection in the Gymnosperm – Angiosperm Transition: a Hypothesis // *American Naturalist*. 1986. Vol. 128, № 4. P. 538–550.
26. Kormuták A., Lindgren D. Mating System and Empty Seeds in Silver Fir (*Abies alba* Mill.) // *Forest Genetics*. 1996. Vol. 3, № 4. P. 231–235.
27. Slobodnik B. Pollination Success and Full Seed Percentage in European Larch (*Larix decidua* MILL.) // *Journal of Forest Science*. 2002. Vol. 48, № 6. P. 271–280.
28. Fowler D.P., Park Y.S. Population Studies of White Spruce. I. Effects of Self-Pollination // *Canadian Journal of Forest Research*. 1983. Vol. 13, № 6. P. 1133–1138.
29. Morton N.E., Crow J.F., Muller H.J. An Estimate of the Mutational Damage in Man from Data on Consanguineous Marriages // *Proc. National Academy of Science USA*. 1956. Vol. 42, № 11. P. 855–863.
30. Тренин В.В. Особенности репродукции видов семейства Pinaceae Lindl. в условиях северо-запада таежной зоны России (на примере Карелии): автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Петрозаводск, 2010. 34 с.
31. Franklin E.C. Genetic Load in Loblolly Pine // *American Naturalist*. 1972. Vol. 106, № 948. P. 262–265.
32. Koski V. Embryonic Lethals of *Picea abies* and *Pinus sylvestris* // *Commun. Inst. Forest. Fenn.* 1971. Vol. 75, № 3. P. 1–30.
33. Sorensen F.C., Miles R.S. Self-Pollination Effects of Douglas Fir and Ponderosa Pine Seeds and Seedlings // *Silvae Genetica*. 1974. Vol. 23, iss. 5. P. 135–138.
34. Park Y.S., Fowler D.P. Effects of Inbreeding and Genetic Variances in a Natural Population of Tamarack (*Larix laricina* (Du Roi) K. Koch) in Eastern Canada // *Silvae Genetica*. 1982. Vol. 31, iss. 1. P. 21–26.

References

1. Kozubov G.M. *Biologiya plodonosheniya khvoynykh na Severe* [Biology of Fruiting of Conifers in the North]. Leningrad, Nauka Publ., 1974. 135 p. (In Russ.)
2. Elliott D.L. The Occurrence of Bisexual Strobiles on Black Spruce (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) in the Forest-Tundra Ecotone: Keewatin, Northwest Territories. *Canadian Journal of Forest Research*, 1979, vol. 9, no. 2, pp. 284–286.

3. Kirkwood J.E. Bisporangiate Cones of *Larix*. *Botanical Gazette*, 1916, vol. 61, no. 3, pp. 256–257.
4. Chandler C. Bisporangiate Cones in Larch. *Contributions of the Boyce Thompson Inst.*, 1959, vol. 20, pp. 107–110.
5. Renner O. Über Zwitterblüten bei *Juniperus communis*. *Flora*, 1904, vol. 93, pp. 297–300.
6. Singh H. Embryology of *Gymnosperms*. *Encyclopedia of Plant Anatomy. Vol. X*. Berlin, Gebrüder Borntraeger, 1978. 302 p.
7. Williams C.G. *Conifer Reproductive Biology*. Berlin, Springer, 2009. 172 p.
8. Allen G.S. Parthenocarpy, Parthenogenesis, and Self-Sterility in Douglas Fir. *Journal of Forestry*, 1942, vol. 40, no. 8, pp. 642–644.
9. Sarvas R. Investigations into the Flowering and Seed Quality of Forest Trees. *Commun. Inst. Forest. Fenn.*, 1955, vol. 45, no. 7, pp. 1–37.
10. Tret'yakova I.N. Anomalii v embriologicheskikh protsessakh i vozmozhnye puti evolyutsii polovogo razmnozheniya khvoynnykh [Anomalies in the Embryological Processes and Possible Ways of Evolution of Conifers Sexual Reproduction]. *Problemy makroevolyutsii* [Problems of Macroevolution]. Moscow, 1989, pp. 95–96. (In Russ.)
11. Müntzing A. Hybrid Incompatibility and the Origin of Polyploidy. *Hereditas*, 1933, vol. 18, iss. 1-2, pp. 33–55.
12. Kriebel H.B. Embryo Development and Hybridity Barriers in the White Pines (Section *Strobus*). *Silvae Genetica*, 1972, vol. 21, iss. 1-2, pp. 39–44.
13. Kormuták A. Cytological Evidence for Incompatibility in the Genus *Pinus*. *Biológia (Bratislava)*, 1975, vol. 30, no. 10, pp. 765–769.
14. Kormuták A. Some Cytological and Biochemical Aspects of Interspecific Incompatibility in Pines (*Pinus* sp.). *Acta Dendrobiologica*, 1984, vol. 7. 93 p.
15. Bingham R.T., Squillace A.E. Self-Compatibility and Effects of Self-Fertility in Western White Pine. *Forest Science*, 1955, vol. 1, no. 2, pp. 121–129.
16. Orr-Ewing A.L. A Cytological Study of the Effects of Self-Pollination on *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco. *Silvae Genetica*, 1957, vol. 6, iss. 6, pp. 179–185.
17. Sarvas R. Investigations on the Flowering and Seed Crop of *Pinus sylvestris*. *Commun. Inst. Forest. Fenn.*, 1962, vol. 53, no. 4, pp. 1–198.
18. Mergen F., Burley J., Furnival G.M. Embryo and Seedling Development in *Picea glauca* (Moench.) Voss after Self-, Cross-, and Wind-Pollination. *Silvae Genetica*, 1965, vol. 14, iss. 6, pp. 188–194.
19. Forshell P.C. Seed Development after Self-Pollination and Cross-Pollination of Scots Pine, *Pinus sylvestris* L. *Studia Forestalia Suecica*, 1974, vol. 118, pp. 1–37.
20. Hagman M., Mikkola L. Observations on Cross-, Self-, and Interspecific Pollinations in *Pinus peuce* Griseb. *Silvae Genetica*, 1963, vol. 12, iss. 3, pp. 73–79.
21. Dieckert H. Einige Untersuchungen zur Selbststerilität und Inzucht bei Fichte und Lärche. *Silvae Genetica*, 1964, vol. 13, iss. 3, pp. 77–86.
22. Koski V. On Self-Pollination, Genetic Load, and Subsequent Inbreeding in Some Conifers. *Commun. Inst. Forest. Fenn.*, 1973, vol. 78, pp. 1–42.
23. Cram W.H. Some Effects of Self-, Cross-, and Open-Pollinations in *Picea pungens*. *Canadian Journal of Botany*, 1984, vol. 62, no. 2, pp. 392–395.
24. Moulalis D. Self-Incompatibility and Inbreeding of European Fir (*Abies alba* Mill.). *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 1986, vol. 105, pp. 487–494.
25. Zavada M.S., Taylor T.N. The Role of Self-Incompatibility and Sexual Selection in the Gymnosperm – Angiosperm Transition: a Hypothesis. *American Naturalist*, 1986, vol. 128, no. 4, pp. 538–550.
26. Kormuták A., Lindgren D. Mating System and Empty Seeds in Silver Fir (*Abies alba* Mill.). *Forest Genetics*, 1996, vol. 3, no. 4, pp. 231–235.
27. Slobodnik B. Pollination Success and Full Seed Percentage in European Larch (*Larix decidua* MILL.). *Journal of Forest Science*, 2002, vol. 48, no. 6, pp. 271–280.
28. Fowler D.P., Park Y.S. Population Studies of White Spruce. I. Effects of Self-Pollination. *Canadian Journal of Forest Research*, 1983, vol. 13, no. 6, pp. 1133–1138.
29. Morton N.E., Crow J.F., Muller H.J. An Estimate of the Mutational Damage in Man from Data on Consanguineous Marriages. *Proc. National Academy of Science USA*, 1956, vol. 42, no. 11, pp. 855–863.

30. Trenin V.V. *Osobennosti reproduksii vidov semeystva Pinaceae Lindl. v usloviyakh severo-zapada taezhnoy zony Rossii (na primere Karelii): avtoref. dis. ... d-ra biol. nauk* [Features of Reproduction of Pinaceae Lindl. Family in the North-West of the Taiga Zone of Russia (the Case of Karelia): Dr. Biol. Sci. Diss. Abs.]. Petrozavodsk, 2010. 44 p.
31. Franklin E.C. Genetic Load in Loblolly Pine. *American Naturalist*, 1972, vol. 106, no. 948, pp. 262–265.
32. Koski V. Embryonic Lethals of *Picea abies* and *Pinus sylvestris*. *Commun. Inst. Forest. Fenn.*, 1971, vol. 75, no. 3, pp. 1–30.
33. Sorensen F.C., Miles R.S. Self-Pollination Effects of Douglas Fir and Ponderosa Pine Seeds and Seedlings. *Silvae Genetica*, 1974, vol. 23, iss. 5, pp. 135–138.
34. Park Y.S., Fowler D.P. Effects of Inbreeding and Genetic Variances in a Natural Population of Tamarack (*Larix laricina* (Du Roi) K. Koch) in Eastern Canada. *Silvae Genetica*, 1982, vol. 31, iss. 1, pp. 21–26.

DOI: 10.17238/issn2541-8416.2017.17.4.355

Received on October 11, 2017

Mikhail V. Surso*

*Federal Center for Integrated Arctic Research
named after Academician N.P. Laverov, Russian Academy of Sciences
(Arkhangelsk, Russian Federation)

PHENOLOGY OF REPRODUCTIVE CYCLES AND QUALITY OF CONIFER SEEDS (Pinaceae, Cupressaceae) IN THE NORTHERN TAIGA

Microphenology of reproductive cycles of pine (*Pinus sylvestris* L.), spruce (*Picea abies* (L.) Karst. × *P. obovata* Ledeb.), larch (*Larix sibirica* Ledeb.) and juniper (*Juniperus communis* L.) is studied by light microscopy methods in the northern taiga. The paper presents the results of long-term observations of the pheno-rhythmic development of female reproductive structures and embryogenesis of conifers. Disorders in morphogenesis of reproductive structures are revealed and described. The contribution of these disorders to the overall structure of the seed yield and their influence on the seeds quality are estimated. We demonstrate the role of pollination conditions in the formation of the coniferous seed yield formula by the example of pine and larch. Potential seed production and seed ratio by quality categories in the total yield structure of species, population and each individual tree are determined by a large number of factors and vary greatly. Pollination is one of the most important factors in the formation of the structure of yields of coniferous species. The absence of pollination and pollination with unviable pollen leads to the destructive development of ovules in the early stages in most species. This is one of the reasons for the formation of abortive seeds. The low energy growth of pollen tubes, the sterility of the male gametophyte, and the death of embryos in early embryogenesis leads to necrosis of ovules at the later stages of their development, resulting in the formation of “empty” seeds. It is suggested that juniper has the highest adaptive capacity for reproduction in the European North of Russia. The reproductive cycle of pine is less than all among the studied species adapted to the cold climate.

Keywords: northern taiga, conifers, reproductive structure, pheno-rhythmics, seed quality, seed yield formula, pollination conditions.

Corresponding author: Mikhail Surso, address: Naberezhnaya Severnoy Dviny, 23, Arkhangelsk, 163000, Russian Federation; e-mail: surso@fciarctic.ru

For citation: Surso M.V. Phenology of Reproductive Cycles and Quality of Conifer Seeds (Pinaceae, Cupressaceae) in the Northern Taiga. *Arctic Environmental Research*, 2017, vol. 17, no. 4, pp. 355–367. DOI: 10.17238/issn2541-8416.2017.17.4.355