

УДК 581.3,582.475.4

АКСЕЛЕРАЦИЯ ЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ У ДЕРЕВЬЕВ *PINUS SIBIRICA* С ОДНОЛЕТНИМ РЕПРОДУКТИВНЫМ ЦИКЛОМ

© 2016 г. И. Н. Третьякова, Н. В. Лукина

Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН
660036, Красноярск, Академгородок 50, стр. 28

E-mail: culture@ksc.krasn.ru

Поступила в редакцию 28.08.2014 г.

Окончательный вариант получен 13.02.2015 г.

Изучение формирования эмбриональных структур у форм *Pinus sibirica* с однолетним репродуктивным циклом показало, что ускорение эмбрионального процесса проявлялось в сокращении ценоцитной стадии развития женского гаметофита (1.5 мес. вместо 1 года). Оплодотворение яйцеклетки не происходило из-за асинхронности созревания женского и мужского гаметофитов. Формировались семена без зародыша. Предполагается, что акселерация репродуктивного процесса у особей *Pinus sibirica* связана с мутаций в женских генеративных органах.

Ключевые слова: *Pinus sibirica*, цитоэмбриология, акселерация, однолетний репродуктивный цикл.

DOI: 10.7868/S0475145016010067

У видов *Pinus* развитие семян осуществляется в течение двух вегетационных периодов. В первый год внепочечной жизни протекают процессы опыления и макроспорогенеза, формируется свободнойядерный мегагаметофит. Во второй вегетационный период завершается гаметофитогенез, осуществляются процессы оплодотворения и развития зародыша (Некрасова, 1972; Третьякова, 1990).

В естественных древостоях Западного Саяна редко, но систематически встречаются особи сосны сибирской (кедр сибирский, *Pinus sibirica* Du Tour) с однолетним репродуктивным циклом (Ирошников, 1974). Исследованиями, проведенными ранее, было показано, что такие деревья характеризуются мощным развитием кроны, нарушением хода морфогенеза побегов и полового процесса, склонностью к апомиксису (Минина, Ларионова, 1979; Третьякова, 1990; Третьякова и др., 2004). Акселерация развития шишек выражается в интенсивном разрастании семенных чешуй, образовании семян в год опыления и локализации женских шишек на кончиках побегов, где обычно располагается озимь (рис. 1). Аномальные шишки отличаются значительной активацией физиолого-биохимических процессов — повышенным содержанием в их тканях веществ гормональной природы, а также продуктов углеводно-азотного обмена (Минина, Ларионова, 1979).

Исследование феномена однолетнего цикла развития эмбриологических структур у *Pinus sibirica* имеет важное значение, поскольку такие фор-

мы являются уникальными природными моделями для изучения репродуктивных процессов, видообразования и эволюции у представителей рода *Pinus* и семейства Pinaceae в целом.

Цель настоящего исследования — изучение характера эмбрионального развития структур генеративных органов у форм *Pinus sibirica* с ускоренным однолетним репродуктивным циклом и особенностей семенной продуктивности женских шишек.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объекты исследования — семь деревьев *Pinus sibirica* с однолетним репродуктивным циклом, произрастающих в древостое Западного Саяна (“деревья-акселераты”) и пятнадцатилетние прививки из клонового архива Западно-Саянского опытного лесного хозяйства (106П), у которых в качестве привоя были использованы черенки дерева с однолетним репродуктивным циклом — № 106. Контролем служило типичное дерево с двухлетним репродуктивным циклом (№ 277), а также типичные деревья, произрастающие в древостое Западного Саяна, изучение которых проводилось в 1974–2013 гг. (Ирошников, 1974; Третьякова, 1990, Третьякова и др., 2014). Характеристика опытных деревьев приведена в табл. 1.

Сборы макростробилов проводили в течение вегетационных периодов 2003–2013 гг. (с интервалом 3–4 дня). Семяпочки фиксировали в смеси этилового спирта и уксусной кислоты в соотно-

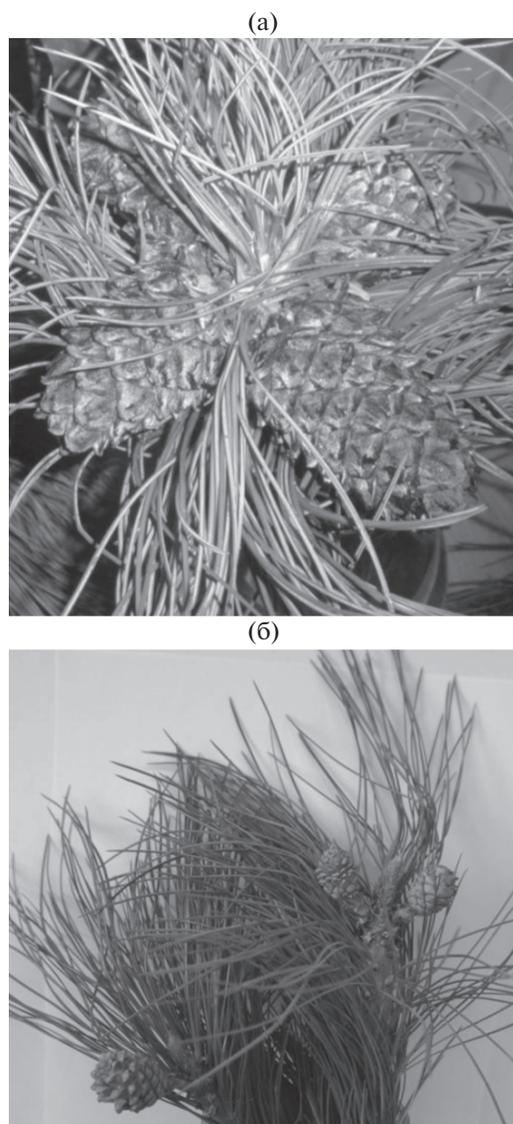


Рис. 1. Шишки *Pinus sibirica* первого года развития в начале сентября. а – с однолетним репродуктивным циклом (дерево № 107). б – с двухлетним репродуктивным циклом (дерево № 277).

шении 3 : 1. Дальнейшая обработка материала и приготовление постоянных препаратов проводили в соответствии с общепринятой методикой (Паушева, 1978). Микротомные срезы окрашивали проционовыми красителями (Иванов, 1983). Семенную продуктивность макростробилов определяли по методу Е.Г. Мининой и И.Н. Третьяковой (1983).

Препараты просматривали на микроскопе «МИКРОМЕД-6» ЛОМО. Замеры эмбриональных структур проводили при помощи системы Score Photo, с последующим переводом полученных единиц в микрометры. Статистическую об-

работку данных проводили по стандартным методикам (Рокицкий, 1973) при помощи программы Microsoft Excel 2003.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Особенности формирования эмбриологических структур в женских шишках с однолетним циклом развития

Результаты исследования показали, что опыление макростробилов *Pinus sibirica* с однолетним и двухлетним репродуктивным циклом проходило, как правило, в конце первой декады июня. В этот период в семяпочках в центре нуцеллуса просматривалась макроспора материнской клетки или шел макроспорогенез (рис. 2а). Макроспорогенез проходил за 5–7 дней. Как правило, наблюдалось образование триады макроспор (вместо тетрады) как у особей с однолетним, так и двухлетним репродуктивным циклом. Через 9–12 дней после завершения опыления большинство пыльцевых зерен прорастало в ткань нуцеллуса. Ядро сифогенной клетки (клетки – трубки) перемещалось из тела пыльцевого зерна в кончик пыльцевой трубки. Антеридиальная клетка располагалась в теле пыльцевого зерна. Пыльцевые трубки прорастали в ткань нуцеллуса на расстояние 200–220 мкм и к концу июня рост их останавливался.

Развитие женского гаметофита у изучаемых деревьев, также как у других видов семейства Pinaceae, протекало по ценоцитному типу. После опыления семяпочек в них формировался ценоцит женского гаметофита, который увеличивался в размере, и в нем шло синхронное деление свободных ядер. В начале июля (через 1 месяц после опыления) активность женского гаметофита у «деревьев акселератов» значительно усиливалась. В женском гаметофите деревьев с однолетним репродуктивным циклом просматривалось до 264 свободных ядер, в то время как у типичных деревьев только не более 64 ядер. В пыльцевых трубках мужской гаметофит оставался без изменения (рис. 2б). В пыльцевых трубках просматривалось два ядра (сифогенное и антеридиальное). В этот же период у деревьев с однолетним репродуктивным циклом начиналось разрастание семенных чешуй.

В последующие 20 дней рост и развитие макростробилов форм с однолетним репродуктивным циклом характеризовалось наиболее стремительным темпом и достигало стадии, которую в норме типичные особи проходят только в начале второго года генеративного цикла (рис. 3). Уже в начале третьей декады июля женский гаметофит имел клеточную структуру. В этот период размер мегагаметофита деревьев с однолетним репродуктивным циклом достигал в длину 1000 мкм, в

Таблица 1. Характеристика деревьев *Pinus sibirica* с однолетним репродуктивным циклом в Западном Саяне

№	№ дерева	Возраст, лет	Высота, м	Диаметр, см	Длина хвои, мм	Цикл развития/годы наблюдений	Район произрастания
1	1К	48	18	35	144	Однолетний/2003–2006, 2009	Ермаковский район, 20 км от п. Танзыбей
2	107	100	25	48	151	Однолетний/2010–2013,	Ермаковский район, 0,5 км от п. Танзыбей
3	106	98	28	62	147	Однолетний, но в 2010 г. развитие шло по двухлетнему циклу/1999–2013	Шушенский район, 1 км от п. Субботино
4	106*П	15	3.8	18	143	Однолетний/2001–2013	Ермаковский район, Западно-Саянское опытное лесное хозяйство, 3 км от п. Ермаковское
5	1Ш	115	22	73	139	Однолетний (2013)	Шушенский район, 1 км от п. Шушенское
6	808	95	25	58	142	Однолетний и двухлетний/1974–2002, дерево погибло в 2002 году	Ермаковский район, 25 км от п. Ермаковское
7	810	104	30	61	144	Однолетний/1999–2006	Ермаковский район, 25 км от п. Танзыбей
8	100	90	22	45	141	Однолетний/2003	Ермаковский район, 12 км от п. Танзыбей
9	277	112	23	68	123	Двухлетний/2001–2013	Ермаковский район, 15 км от п. Ермаковское

* Прививка дерева 106 с однолетним генеративным циклом сделана в 1999 году. В качестве подвоя использовали потомство дерева 277.

ширину – 950 мкм, а у типичных особей только 400 и 450 мкм соответственно. В начале августа в микропиллярной зоне мегагаметофита дифференцировались архегонии, центральная клетка которых вакуолизировалась (рис. 2в). Число архегониев в семяпочке составляло от двух до четырех на клеточную структуру. В пыльцевых трубках как особей с однолетним, так и двухлетним циклом развития просматривалось три ядра (сифогенное, сперматогенное и стерильное).

В этот период в архегониях “деревьев акселератов” образовывались яйцеклетки, что свидетельствовало о завершении гаметофитогенеза и оогенеза во всех макростробилах, развивающихся по однолетнему репродуктивному циклу (рис. 2г). Размеры яйцеклеток составляли 530–570 мкм в длину и 300–340 мкм в ширину, т.е. не отличались от размеров типичных яйцеклеток у особей с двухлетним циклом развития. В то же время пыльцевые трубки в большей части семяпочек с однолетним репродуктивным циклом оставались в верхней части нуцеллуса, и только в единичных случаях в них шло образование спермиев и наблюдался вторичный рост. В отдельных семяпоч-

ках пыльцевые трубки дорастали до архегониев, происходило оплодотворение и шло образование проэмбрио (рис. 2д). В значительной части (около 50%) в ядрах неоплодотворенных яйцеклеток наблюдались тонкие и мелкие митотические хромосомы и нити веретена деления, т.е. шло гаплоидное деление неоплодотворенных яйцеклеток, явление, описанное ранее у деревьев с однолетним циклом развития (Третьякова, 1990).

В конце первой декады августа семяпочки особей с ускоренным циклом развития по форме и размерам оказались сходными с созревающими семенами. О завершении роста семяпочек и семян деревьев с однолетним циклом развития в год опыления свидетельствовало незначительное увеличение их размеров в последующий месяц.

Через 1 неделю после созревания яйцеклетки в семяпочках “деревьев акселератов” в центральной части женского гаметофита начиналось формирование коррозионной полости (зародышевого канала) (рис. 2е). Через неделю после созревания яйцеклетки в цитоплазме яйцеклетки появлялись многочисленные мелкие вакуоли и архегонии разрушались. На препаратах были видны лишь

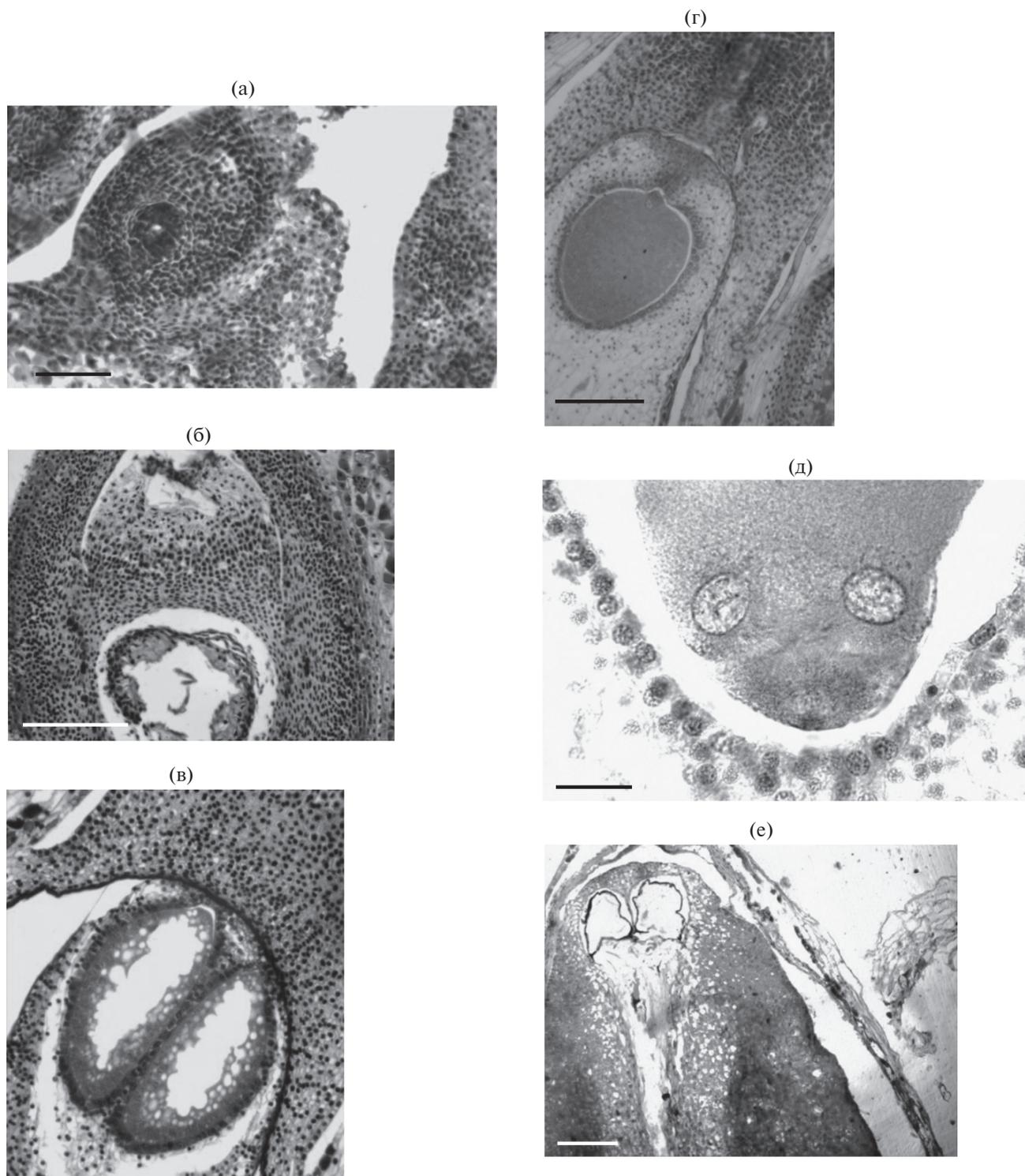


Рис. 2. Развитие эмбриологических структур в семечке *Pinus sibirica* с однолетним репродуктивным циклом. а – общий вид семечки. В центре нуцеллуса видна макроспора; б – семечка через месяц после опыления; в – два вакуолизованных архегония; г – зрелая яйцеклетка; д – ядра проэмбрио в основании архегония; е – разрушенные архегонии и коррозионная полость. Масштабная линейка: а, б, в, е = 150 мкм, г = 200 мкм, д = 300 мкм.

оболочки архегониев. Зародышей в коррозийных полостях обнаружено не было. Через месяц после деградации архегониев у семян с однолетним репродуктивным циклом разрушался эндосперм, что приводило к формированию пустых семян. Таким образом, размножить данные особи семенным путем не предоставляется возможным.

Семенная продуктивность женских шишек особей с однолетним репродуктивным циклом

Зрелые шишки с однолетним репродуктивным циклом отличались от типичных (двухлетних шишек) более мелкими размерами (табл. 2). Однако в низкогорной популяции Западного Саяна встречаются деревья, у которых размер шишек составляет около 40 мм (Ирошников, 1974), т.е. размеры шишек с однолетним циклом развития лежат в пределах изменчивости двухлетних шишек. Женские шишки с однолетним циклом развития формируют такое же число семенных чешуй и семян, как и типичные двухлетние шишки. У деревьев № 107 и 106 число семян в шишке приближается к максимальному показателю двухлетних шишек. Следовательно, семенная продуктивность женской шишки также находится в пределах изменчивости двухлетних шишек. Деревья с однолетним репродуктивным циклом формируют мелкие семена — показатель массы семян у них в 2 раза ниже, чем у семян с двухлетним циклом развития.

Перспективы размножения деревьев с однолетним репродуктивным циклом

Для размножения деревьев кедр сибирского с однолетним репродуктивным циклом в течение десяти лет (2003–2013 г.) проводили экспериментальные работы по контролируемому опылению типичных деревьев (прививок), произрастающих на клоновой плантации пыльцой деревьев с однолетним циклом развития № 106 и 107. В результате проведенных работ было выявлено, что пыльца деревьев № 106 и 107 (однолетний репродуктивный цикл) не оказывала влияния на разрастание семенных чешуй шишек типичных деревьев (Третьякова, 2013, Третьякова и др., 2014б). Цитоэмбриологические исследования также не выявили ускоренного развития эмбриологических структур. Семяпочки опыленных деревьев формировались по двухлетнему генеративному циклу.

Следовательно, можно сделать заключение о том, что акселерация генеративного цикла у изучаемых деревьев связана с акселерацией женских генеративных структур, являющихся, вероятно, следствием мутационных изменений.

Для размножения уникальных деревьев *Pinus sibirica* с однолетним репродуктивным циклом были проведены работы по введению мегагамето-

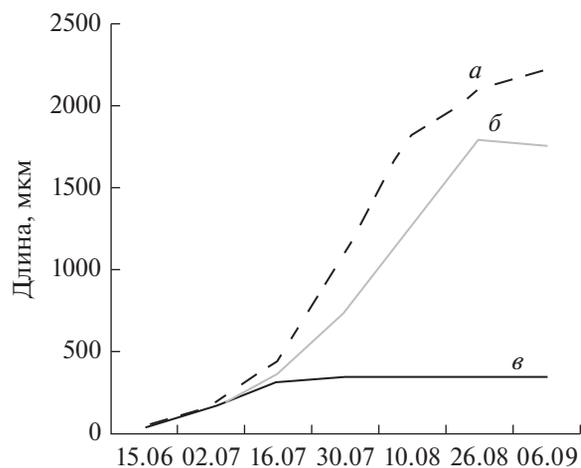


Рис. 3. Динамика роста мегагаметофитов *Pinus sibirica* с однолетним (а — дерево № 107, б — дерево № 106) и двухлетним репродуктивным циклом (в — дерево № 277).

фитов данных особей в культуру *in vitro* с целью репродукции через процесс соматического эмбриогенеза (Третьякова, Ворошилова, 2014а). В результате данной работы были получены первые соматических зародыши. Эти исследования продолжаются.

ОБСУЖДЕНИЕ

Период рецептивной стадии женских стробилов *Pinus sibirica* с однолетним репродуктивным циклом, также как и типичных особей с двухлетним репродуктивным циклом, синхронизирован с массовым рассеиванием пыльцы, что обеспечивает успешность опыления макростробилов. Процессы макроспорогенеза у деревьев кедр сибирского идут независимо от опыления семяпочек — макроспорогенез может начаться до опыления, в период опыления и после опыления (Третьякова, 1990). При этом процесс макроспорогенеза и начальные этапы развития женского гаметофита у особей кедр сибирского с однолетним и двухлетним генеративным циклом не отличаются. Проведенные нами опыты по контролируемому опылению деревьев кедр сибирского пыльцой деревьев кедров акселератов не выявили различий в формировании женских шишек. Развитие мегастробилов шло по двухлетнему циклу и разрастания семенных чешуй женских шишек не происходило.

Таким образом, было выдвинуто предположение об акселерации генеративного развития у кедров с однолетним циклом эмбрионального развития в женских генеративных органах. Это предположение было подтверждено данными цитоэмбриологических исследований.

Значительные отклонения от нормального эмбрионального цикла развития у рассматриваемых

Таблица 2. Структура урожая женских шишек *Pinus sibirica* с однолетним репродуктивным циклом (над чертой $M \pm m$, под чертой — $Cv\%$)

№ дерева	Длина женской шишки, мм	Ширина женской шишки, мм	Отношение длина/ширина	Общее число семенных чешуй, шт	Число развитых семян, шт	Семенная продуктивность, %	Диаметр семени, мм	Масса полного семени, мг
1	38 ± 12 22.1	32 ± 7.3 10.0	1.2	68.6 ± 9.0 14.3	67.9 ± 9.3 21.1	49.5 ± 14.1 25.5	3.8 ± 0.2 3.0	142 ± 24 5.2
2	61.0 ± 1.0 13.4	42 ± 8.9 6.2	1.5	90.5 ± 5.4 9.7	138.3 ± 15.3 8.9	76.7 ± 10.7 16.2	4.8 ± 0.4 4.0	163 ± 20 4.8
3	55 ± 13 15.9	38 ± 6.9 9.1	1.5	88.3 ± 10.3 15.4	101.5 ± 12.5 22.1	57.4 ± 10.3 13.7	4.0 ± 0.2 3.4	154 ± 22 5.1
4	46 ± 9.1 17.3	31 ± 6.2 6.8	1.5	73.7 ± 11.9 12.3	55.1 ± 8.2 13.3	37.4 ± 6.3 15.0	3.9 ± 0.5 5.0	127 ± 27 7.5
5	42 ± 7.7 15.8	31 ± 7.0 8.1	1.4	77.9 ± 8.8 10.1	61.2 ± 10.4 14.3	39.2 ± 8.0 12.2	4.1 ± 0.3 4.2	115 ± 19.6 7.5
6	44 ± 9.3 19.0	34 ± 5.2 7.9	1.3	70.5 ± 10.5 11.7	59.2 ± 7.2 8.8	42.8 ± 7.1 9.1	4.2 ± 0.3 3.5	104 ± 21.5 8.1
7	40 ± 11.0 17	35 ± 6.3 7.5	1.2	66.9 ± 12.1 15.1	59.2 ± 9.0 9.2	55.1 ± 3.8 6.3	3.7 ± 0.2 4.3	129 ± 18.3 7.2
8	45.6 ± 4.5 14.7	29 ± 1.3 10.5	1.5	84.3 ± 8.4 13.2	70.2 ± 8.9 9.2	41.6 ± 4.8 7.0	4.0 ± 0.3 3.8	119 ± 13.6 6.2
9	79 ± 11 15.4	52 ± 8.1 6.7	1.5	73.6 ± 11.4 14.7	69.5 ± 9.4 10.0	83.1 ± 11.1 12.1	5.2 ± 0.3 3.2	338 ± 25.8 5.5
Лимиты для вида в древостоях Западного Саяна. (Ирошников, 1974; Третьякова, 1990)	5.1–8.0	4.1–5.8	1.0–1.6	68.0–97.6	54–140	64–95	6.2–8.5	155–329

* Средние данные за 2003–2010 гг. ** Средние данные за 2010–2013 гг. *** Средние данные за 2003–2013 гг. **** Единственный урожай в 2011 гг. ***** Данные за 2013 г.

особей с однолетним репродуктивным циклом происходили через 1 месяц после опыления в развитии женского гаметофита, как указывалось нами ранее (Третьякова, 1990). В этот период активность женского гаметофита значительно усилилась, что выражалось в увеличении количества свободных ядер в мегагаметофите и его размеров. Внешне это проявлялось в интенсивном разрастании семенных чешуй и увеличении размеров макростробилов. Через 1.5 мес. у форм с однолетним репродуктивным циклом появлялись архегонии и созревали яйцеклетки. Развитие женских эмбриологических структур завершалось. В период созревания яйцеклеток у большинства семяпочек заканчивалось развитие мужского гаметофита: проходил сперматогенез, наблюдался вторичный рост и приближение их к архегониям. Однако оплодотворения не происходило из-за процессов дегенерации, наступающих в яйцеклетках. Лишь в единичных архегониях были обнаружены образцы проэмбрио. В целом наблюдалось формирование стерильных семян без зародыша с развитым эндоспермом. В дальнейшем в течение месяца эндосперм у большинства семян разрушался.

Причины остановки эмбрионального развития в семяпочках, развивающихся по однолетнему репродуктивному циклу в период полного созревания женского и мужского гаметофита, остаются неясными. Не исключено, что ускоренное развитие предполагает наличие специфических факторов, стимулирующих морфогенез. Усиление физиолого-биохимических процессов: биосинтеза фитогормонов, повышение уровня азотно-углеводного и аминокислотного обмена, а также изменения в составе низкомолекулярных углеводов в тканях женских шишек деревьев с однолетним репродуктивным циклом развития было описано ранее (Минина, Ларионова, 1979). Изменение метаболической активности тканей семяпочек и особенно повышение концентрации фитогормонов отражается на состоянии гаметофитов. Гаметогенез ускоряется, появляются архегонии, пыльцевые трубки начинают вторичный рост. Однако половой процесс нарушается и яйцеклетки особей с однолетним генеративным циклом подвергаются гаплоидному делению. Деление яйцеклетки без слияния ее с мужской гаметой свидетельствует о чрезвычайно высокой ее активности. Не исключено, что такие яйцеклетки могут развиваться по пути апомиксиса, на что указывалось нами ранее (Третьякова, 1992; Третьякова, 1992). Акселерация, проявляющаяся в развитии генеративных органов (полового процесса, склонность к апомиксису), позволила расценивать данные особи как гибриды, обладающие свойствами гетерозиса, на что указывал А.И. Ирошников (1974).

В литературе имеются данные, свидетельствующие о том, что у межвидовых гибридов сосен

(*P. peuce* × *P. cembra*, *P. peuce* × *P. koraiensis*) эмбриональное развитие, включая и акт оплодотворения происходит обычным путем. Но на первой стадии образования проэмбрио развитие останавливается (Hagman, Mikkola, 1963). Предполагается, что эмбриональные структуры при межвидовой гибридизации деградируют на стадии дифференциации нового организма. Ядра образовавшегося проэмбрио оказываются неспособными сообщаться с окружающей их цитоплазмой яйцеклетки и гибнут. У *Pinus sibirica* с однолетним циклом генеративного развития нарушение эмбрионального развития происходит в период сингамии на гаметофитном уровне. Данный феномен свидетельствует о возможном проявлении несовместимости, наблюдаемой при межвидовой гибридизации. На основании указанных признаков и, особенно, акселерации генеративного цикла и в целом развития женских шишек, а также наличия отдельных признаков апомиксиса, Е.Г. Мининой было высказано предположение, что данные особи в эволюционном плане обладают чертами прогрессивности. Не исключено, что естественные гибриды кедров сибирского с однолетним генеративным циклом “возникли в результате физиологически благоприятного сочетания “сексуализации” родительских партнеров, возникших в оптимальных условиях произрастания” (Минина, Ларионова, 1979, с. 134). Возможно речь идет об образовании нового вида в системе рода *Pinus*.

Однако имеется и другая точка зрения на происхождение особей кедров сибирского с однолетним циклом генеративного развития (Ирошников, 1974). А.И. Ирошников относит данные особи к реликтам, имеющим когда-то непрерывное развитие женских шишек и сохранивших эти свойства в оптимальных условиях существования кедров сибирского.

Такими условиями для кедров сибирского является низкогорная область Западного Саяна и Алтая. Наши исследования показывают, что формы кедров сибирского с акселерацией генеративного цикла являются эволюционно прогрессивными. Акселерация генеративного процесса и эмбриональные нарушения, наблюдаемые в период оплодотворения, вероятно, свидетельствуют о проявлении гаметофитной несовместимости, которая возникает при отдаленной гибридизации.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Гаметофитогенез, образование архегониев и другие процессы, сопровождающие эмбриональное развитие у особей кедров сибирского с однолетним репродуктивным циклом идут по одному сценарию:

- сокращению свободноядерной стадии развития женского гаметофита (до 1.5 мес. вместо 1 года),
- сверхраннему развитию архегониев и полному созреванию яйцеклетки,
- отсутствию оплодотворения,
- формированию семян с развитым эндоспермом и коррозийной полостью,
- отсутствию зародыша.

Работа была поддержана грантами РФФИ № 13-04-98045 p_siberia_a и № 15-04-01427.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Иванов В.Б.* Прозионные красители в биологии М.: Наука, 1982. 214 с.
- Ирошников А.И.* Полиморфизм популяций кедров сибирского // Изменчивость древесных растений Сибири: Красноярск, 1974. С. 77–103.
- Минина Е.Г., Ларионова Н.А.* Морфогенез и проявление пола у хвойных. М.: Наука, 1979. 216 с.
- Некрасова Т.П.* Биологические основы семеношения кедров сибирского. Новосибирск: Наука, 1972. 273 с.
- Паушева З.П.* Практикум по цитологии растений. М.: Колос, 1970. 254 с.
- Рокицкий П.Ф.* Биологическая статистика. Минск: “Высшая школа”, 1973. 320 с.
- Третьякова И.Н.* Эмбриология хвойных. Новосибирск: Наука, 1990. 15.
- Третьякова И.Н.* О проявлении детерминации в развитии семени хвойных // Онтогенез. 1992. Т. 23. № 2. С. 160–170.
- Третьякова И.Н.* Репродуктивный потенциал сосны сибирской при контролируемом опылении на клоновой прививочной плантации в Западном Саяне // Лесоведение. 2013. № 3. С. 46–53.
- Третьякова И.Н., Ворошилова Е.В.* Особенности инициации эмбрионидов из мегагаметофитов *Sibirica* в культуре *in vitro* // Онтогенез. 2014а. Т. 45. № 2. С. 112–120.
- Третьякова И.Н., Ворошилова Е.В., Шуваев Д.Н.* Каллусогенез и индукция соматического эмбриогенеза у гибридных зародышей семян *Pinus sibirica* // Физиология растений. 2014б. Т. 61. № 2. С. 297–303.
- Третьякова И.Н., Новоселова Н.В., Череповский Ю.А.* Особенности эмбрионального развития у сосны сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) с однолетним циклом развития женской шишки в горах Западного Саяна // Физиология растений. 2004. № 1. С. 134–141.
- Hagman M., Mikkola L.* Observations on cross-self and interspecific pollination in *Pinus peuce grieseb* // Silvae genet., 1963. V. 12. P. 73–79.
- Tret'yakova I.N.* Possibility of apomixes in Conifers // Apomixes Newsletter Mexico. 1992. № 4. P. 22–24.

Acceleration of Embryonic Development of *Pinus sibirica* Trees with a One-Year Reproductive Cycle

I. N. Tret'yakova and N. V. Lukina

Sukachev Institute of Forestry, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Akademgorodok 50, bld. 28, Krasnoyarsk, 660036 Russia
e-mail: culture@ksc.krasn.ru

Received August 28, 2014; in final form, February 13, 2015

The study of the formation of embryonic structures in *Pinus sibirica* forms with a one-year reproductive cycle showed that the acceleration of the embryonic process manifested itself as a reduction of the coenocytic stage of the female gametophyte development (1.5 months instead of 1 year). The egg was not fertilized because of the asynchronous maturation of male and female gametophytes. Seeds without embryos were formed. We assumed that the acceleration of the reproductive process in *Pinus sibirica* was caused by a mutation in the female generative organs.

Keywords: *Pinus sibirica*, cytoembryology, acceleration, one-year reproductive cycle