

## ЭМБРИОГЕНЕЗ И КАНЦЕРОГЕНЕЗ

УДК 581.3:582.475.4

### ЭМБРИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ МЕЖВИДОВОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ *PINUS SIBIRICA*

© 2017 г. И. Н. Третьякова\*, Н. В. Лукина

Федеральный исследовательский центр «Красноярский научный центр Сибирского отделения  
Российской академии наук» Обособленное подразделение Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН  
660036 Красноярск, Академгородок, 50, строение 28

\*E-mail: culture@ksc.krasn.ru

Поступила в редакцию 14.09.2016 г.  
Окончательный вариант получен 22.02.2017 г.

Цитоэмбриологическими исследованиями семяпочек в опытах по межвидовой гибридизации *Pinus sibirica* (опыление пылью *P. koraiensis*, *P. armandii*, *P. parviflora*, *P. strobus*, *P. hokkaidensis*, *P. wallichiana*, *P. monticola* и *P. cembra*) выявлено, что развитие мегагаметофитов шло по обычному сценарию и завершалось формированием зрелых архегониев. Пыльца успешно прорастала на нуцеллусе семяпочек. Однако, в процессе развития мужского гаметофита наблюдались нарушения, и к периоду созревания архегониев пылевые трубки на нуцеллусе уже не просматривались. Оплодотворение, как правило, отсутствовало. Развитие зародышевого канала детерминировано зрелостью яйцеклетки. Исключение составил вариант контролируемого опыления *Pinus sibirica* × *P. cembra*, при котором зародыш образуется.

**Ключевые слова:** *Pinus sibirica*, цитоэмбриология, контролируемое опыление, гибриды

**DOI:** 10.7868/S0475145017050081

#### ВВЕДЕНИЕ

Кульминационными моментами в половой репродукции у высших растений являются процессы опыления и оплодотворения. Опыление стимулирует развитие семяпочки, а от процесса оплодотворения зависит развитие зародыша. Именно в эти периоды проявляются процессы несовместимости, наблюдаемые при внутривидовой и особенно межвидовой гибридизации. Однако у *Coniferales* взаимодействие пыльцы с тканями нуцеллуса, характерное для цветковых растений, не обнаруживается (Hagman, 1975; Zavada, Taylor, 1986; Романовский, Хромова, 2013). При рассеивании пыльцы рецептивная фаза семяпочки продолжается в течение недели. У опыленных семяпочек видов семейства Pinaceae спорофитная ткань нуцеллуса длительное время разделяет оба гаметофита – мужской и женский: у *Abies*, *Larix*, *Picea* – 40 дней, а у *Pinus* – 1 год, т.е. тесного контакта между гаметофитами за этот период не происходит. Начальный этап развития женского и мужского гаметофита у представителей родов *Abies*, *Larix*, *Picea* и *Pinus sibirica* идет автономно. В семяпочках данных таксонов в период опыления может происходить мегаспорогенез и даже начальные этапы развития женского гаметофита. Успешное дальнейшее развитие свободнойядерного женского

гаметофита наблюдается только при прорастании пыльцы в ткань нуцеллуса (Третьякова, 1990).

Данные о развитии репродуктивных структур при межвидовом контролируемом опылении у представителей хвойных до сих пор практически отсутствуют, за исключением работы Хагмана и Миккола по *Pinus peuce* (Hagman, Mikkola, 1975) и Белостоцкой по *Pinus sylvestris* × *P. banksa* (1979). У межвидовых гибридов *P. peuce* × *P. cembra*, *P. peuce* × *P. koraiensis* эмбриональное развитие, включая и акт оплодотворения, происходит обычным путем. Но на первой стадии образования проэмбрио процесс останавливается (Hagman, Mikkola, 1963). В опытах по межвидовой гибридизации у *P. sylvestris* × *P. banksa* и *P. mugo* × *P. sylvestris* происходит деградация мужского и женского гаметофита между стадиями опыления и оплодотворения семяпочек. Однако, в ряде случаев наблюдалось развитие архегониев, которые на стадии яйцеклетки разрушались (Белостоцкая, 1979).

Цель данной работы заключалась в изучении цитоэмбриологических событий в семяпочках *Pinus sibirica* при межвидовой гибридизации.

#### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектом исследования служили 17–20-летние клоны сосны сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour, кедр

Таблица 1. Характеристика опытных клонов *Pinus sibirica*

| № клона             | Высота, м     | Диаметр ствола ( $D_{1/3}$ ) | Возраст, лет | Район произрастания   |
|---------------------|---------------|------------------------------|--------------|---|
| 275/20              | $4.7 \pm 0.1$ | $9.3 \pm 2.8$                | 19           | Западно-Саянское опытное лесное хозяйство (5 км от с. Ермаковское)  |
| 277/22              | $4.2 \pm 0.1$ | $8.9 \pm 4.4$                | 20           |   |
| 280/25              | $4.4 \pm 0.5$ | $9.5 \pm 0.97$               | 20           |   |
| 281/26              | $4.2 \pm 0.1$ | $8.5 \pm 0.7$                | 18           |   |
| 002                 | $4.8 \pm 0.2$ | $9.7 \pm 6.8$                | 18           |   |
| 145/4               | $4.6 \pm 0.8$ | $10.1 \pm 1.9$               | 19           |   |
| 153/13              | $4.5 \pm 0.3$ | $9.0 \pm 0.3$                | 19           |   |
| 90                  | 3.9           | 7.5                          | 17           | Научный стационар “Кедр” Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (с. Курлек, 30 км от г. Томск) |
| 02 “Ведьмина метла” | 2.3           | 3.7                          | 17           |   |

сибирский), произрастающие на клоновой прививочной плантации Западно-Саянского опытного лесного хозяйства (Третьякова, 2013) и 17-летние клоны на научном стационаре “Кедр” Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН. Характеристика деревьев представлена в табл. 1. На опытном клоне № 277/77 в Западном Саяне было проведено контролируемое опыление женских шишек *Pinus sibirica* пыльцой кедр корейского (*P. koraiensis*), собранной с географических культур кедр корейского, растущих в Ермаковском районе. На научном стационаре Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (Томская обл.) д.б.н. С.Н. Горошкевич с сотрудниками было проведено межвидовое контролируемое опыление клона 90 пыльцой *P. armandii*, *P. parviflora*, *P. strobus*, *P. hokkaidensis*, *P. wallichiana* и клона № 02 “Ведьмина метла”, пыльцой *P. armandii*, *P. monticola* и *P. cembra*.

В качестве контроля использовали свободно опыленные женские шишки семи клонов, произрастающих на клоновой прививочной плантации Западно-Саянского ОЛХ и клона № 90, растущего на научном стационаре “Кедр” Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (табл. 1).

С опытных и контрольных деревьев в течение вегетационного периода брались образцы семян с интервалом 10 дней для цитозембриологического анализа.

Цитозембриологические исследования проводили на постоянных препаратах, окрашенных проционовыми красителями (Иванов, 1982). Препараты просматривали на микроскопе “МИКРОМЕД-6” ЛОМО. Замеры эмбриональных структур проводили при помощи системы Score Photo, с после-

дующим переводом полученных единиц в мкм. Статистическую обработку данных проводили по стандартным методикам, используя Microsoft Excel 2003 и Statistica 10.0. Достоверность различий между средними оценена с помощью однофакторного дисперсионного анализа ANOVA (критерий Дункана)  $P \leq 0.05$ .

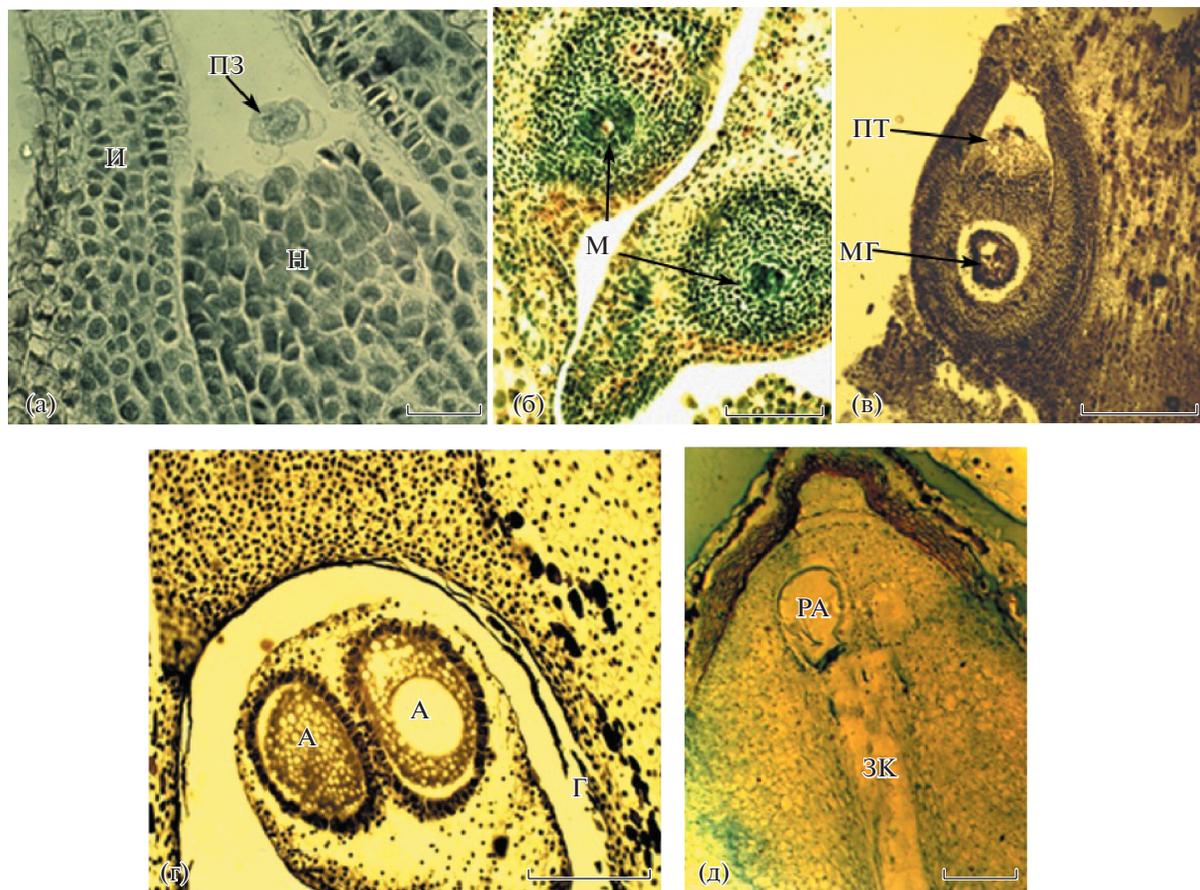
## РЕЗУЛЬТАТЫ

### *Опыты по межвидовой гибридизации Pinus sibirica × P. koraiensis*

Контролируемое опыление *Pinus sibirica* пыльцой *P. koraiensis* проводили на клоновой прививочной плантации в Западном Саяне (клон № 277/22).

Цитозембриологическое исследование семян первого года показало, что в варианте опыления *P. sibirica × P. koraiensis* развитие репродуктивных структур шло по сценарию, характерному для *Pinus sibirica*. Опыление и прорастание пыльцы *P. koraiensis* на нуцеллусе *P. sibirica* происходило через 10 дней после опыления у половины семян (51%) (рис. 1а). Через 20 дней после опыления пыльцевые трубки достигали длины 80–150 мкм и их рост останавливался. Мегаспорогенез и начальные этапы формирования женского гаметофита у свободноопыленных клонов и в варианте опыления *P. sibirica × P. koraiensis* осуществлялись независимо от опыления семян (рис. 1б). Женский гаметофит формировался по ценоцитному типу. В течение первого вегетационного периода ядро функциональной мегаспоры подвергалось двум–трем синхронным делениям (рис. 1в).

Во второй вегетационный период развитие семян в варианте опыления *P. sibirica × P. ko-*



**Рис. 1.** Развитие репродуктивных структур в семяпочке *Pinus sibirica* × *P. koraiensis*. а – опыление семяпочки. Пыльцевое зерно (ПЗ) приближается к нуцеллусу (Н), И – интегумент; б – семяпочка в период опыления. Виден мегаспорцит (М); в – мегаспорцит (МЦ); г – свободнаяядерный мегагаметофит (МГ). В верхней части нуцеллуса видны следы пыльцевых трубок (ПТ); д – вакуолизированные архегонии (А); е – разрушенные архегонии (РА). В центре мегагаметофита видна коррозионная полость (КР). Масштабная линейка: а, г, д, е – 500 мкм; б – 250 мкм; в – 700 мкм.

*raiensis* продолжалось. Однако, в начале вегетационного периода (середина мая) мужской гаметофит в семяпочках второго года развития не просматривался. Женский гаметофит продолжал развитие и в начале второй декады июля происходило образование 1–3 архегониев, в которых образовывались яйцеклетки (рис. 1г, 1д). Пыльцевые трубки в таких семяпочках обнаружены не были и оплодотворение не происходило.

В период созревания архегониев выделялись область клеток мегагаметофита, прилегающая к архегониям (в виде “треугольника”), которая интенсивно окрашивалась, затем клетки этой области лизировали – формировался зародышевый канал (рис. 1д). В августе содержимое зародышевого мешка полностью деградировало. Эндосперм состоял из пустых клеток, в которых отсутствовал крахмал и ядра. Шло образование пустых семян. Размеры семяпочек, зародышевых мешков и архегониев в варианте опыления *P. sibirica* × *P. koraiensis* при сравнении с вариантом свободного

опыления *Pinus sibirica* оказались не достоверными при уровне значимости  $P < 0.05$  (табл. 2).

*Опыты по межвидовой гибридизации P. sibirica* × *P. armandii*, *P. parviflora*, *P. strobus*, *P. hokkaidensis*, *P. wallichiana*, *P. cembra*

Цитоэмбриологический анализ семяпочек второго года развития у *P. sibirica*, полученных в результате межвидового контролируемого опыления клона № 90 пыльцой *P. armandii*, *P. parviflora*, *P. strobus*, *P. hokkaidensis*, *P. wallichiana* и клона № 02 “Ведьмина метла”, опыленного пыльцой *P. armandii*, *P. monticola* и *P. cembra*, шел по одному сценарию.

При опылении клона № 90 *P. sibirica* пыльцой *P. armandii*, *P. parviflora*, *P. strobus*, *P. hokkaidensis* и *P. wallichiana* и клона № 02 “Ведьмина метла” пыльцой *P. armandii*, *P. monticola* и *P. cembra* в семяпочках второго года развития развитие мегагаметофитов продолжалось. Но образование архегониев задерживалось по сравнению с *P. sibirica* и

**Таблица 2.** Размеры семяпочек и эмбриологических структур у *Pinus sibirica* (СО – свободное опыление)

| № клона | Вариант опыления       | Семяпочка, мм |            | Зародышевый мешок, мм |            | Архегоний, мкм |            |
|---------|------------------------|---------------|------------|-----------------------|------------|----------------|------------|
|         |                        | длина         | ширина     | длина                 | ширина     | длина          | ширина     |
| 275/20  | СО                     | 7.5 ± 0.08    | 4.5 ± 0.05 | 6.1 ± 0.25            | 2.9 ± 0.08 | 572 ± 12.2     | 320 ± 9.7  |
| 277/22  | СО                     | 8.2 ± 0.03    | 3.4 ± 0.06 | 7.2 ± 0.17            | 2.9 ± 0.11 | 620 ± 10.3     | 381 ± 9.4  |
| 280/25  | СО                     | 8.8 ± 0.05    | 3.7 ± 0.04 | 7.9 ± 0.08            | 3.2 ± 0.07 | 630 ± 6.0      | 373 ± 10.4 |
| 281/26  | СО                     | 8.0 ± 0.06    | 3.2 ± 0.04 | 5.8 ± 0.02            | 2.9 ± 0.01 | 690 ± 11.2     | 385 ± 9.7  |
| 002     | СО                     | 7.8 ± 0.07    | 3.0 ± 0.05 | 6.7 ± 0.07            | 2.8 ± 0.07 | 710 ± 9.8      | 390 ± 13.5 |
| 145/4   | СО                     | 6.9 ± 0.06    | 3.1 ± 0.02 | 5.8 ± 0.05            | 2.9 ± 0.07 | 690 ± 12.2     | 395 ± 10.9 |
| 153/13  | СО                     | 7.2 ± 0.08    | 3.0 ± 0.02 | 5.9 ± 0.04            | 2.7 ± 0.07 | 645 ± 21.1     | 373 ± 11.8 |
| 277/22  | <i>P. koraiensis</i>   | 7.5 ± 0.4     | 3.4 ± 0.1  | 6.6 ± 0.3             | 3.0 ± 0.1  | 610 ± 16.7     | 350 ± 11.9 |
| 90      | СО                     | 8.7 ± 0.5     | 5.7 ± 0.26 | 2.5 ± 0.2             | –          | 530 ± 11.7     | 252 ± 10.9 |
| 90      | <i>P. hokkaidensis</i> | 5.4 ± 1.4     | 3.3 ± 0.3  | 5.3 ± 0.3             | 3.2 ± 0.2  | 674 ± 14.3     | 257 ± 12.3 |
| 90      | <i>P. parviflora</i>   | 6.5 ± 0.2     | 4.0 ± 0.3  | 4.4 ± 0.2             | 2.4 ± 0.1  | 524 ± 11.8     | 248 ± 5.2  |
| 90      | <i>P. strobus</i>      | 7.4 ± 0.7     | 4.0 ± 0.5  | 6.9 ± 0.1             | 2.5 ± 0.3  | –              | –          |
| 90      | <i>P. wallichiana</i>  | 5.1 ± 0.3     | 3.7 ± 0.1  | 5.1 ± 0.2             | 3.7 ± 0.2  | 644 ± 3.0      | 254 ± 12.9 |
| 90      | <i>P. armandi</i>      | 5.0 ± 0.3     | 3.1 ± 0.05 | 5.0 ± 0.2             | 1.3 ± 0.1  | 636 ± 5.3      | 285 ± 18.5 |
| 02      | <i>P. armandi</i>      | 5.3 ± 0.4     | 3.5 ± 0.2  | 4.9 ± 0.2             | 2.3 ± 0.2  | 650 ± 10.2     | 325 ± 17.5 |
| 02      | <i>P. cembra</i>       | 6.2 ± 0.3     | 2.3 ± 0.1  | 5.8 ± 0.07            | 2.3 ± 0.1  | 473 ± 313      | 249 ± 12.1 |
| 02      | <i>P. monticola</i>    | 5.7 ± 0.3     | 2.4 ± 9.2  | 5.0 ± 0.3             | 2.1 ± 0.1  | 522 ± 11.7     | 315 ± 10.9 |

завершалось к концу июля. В семяпочках развивалось 2–4 архегония. Размеры семяпочек во всех вариантах контролируемого опыления при  $P < 0.05$  оказались достоверно ниже, чем у свободно опыленных клонов *P. sibirica*. В разных вариантах контролируемого опыления длина зародышевых мешков колебалась от 4.4 до 6.9 мм, ширина от 2 до 4.6 мм. Размеры зародышевых мешков и архегониев достоверно не отличались ( $P < 0.05$ ) и находились в пределах, характерных для *P. sibirica* (табл. 2). В зрелых архегониях во всех вариантах контролируемого опыления клона № 90 оплодотворения яйцеклеток не происходило. Пыльцевые трубки не просматривались (рис. 2). При отсутствии оплодотворения и зародыша шло формирование зародышевого канала. В августе содержимое мегагаметофита полностью деградировало. Формировались эндоспермы, состоящие из пустых клеток, в которых отсутствовали ядра и крахмал (рис. 3). Семена являлись невыполненными.

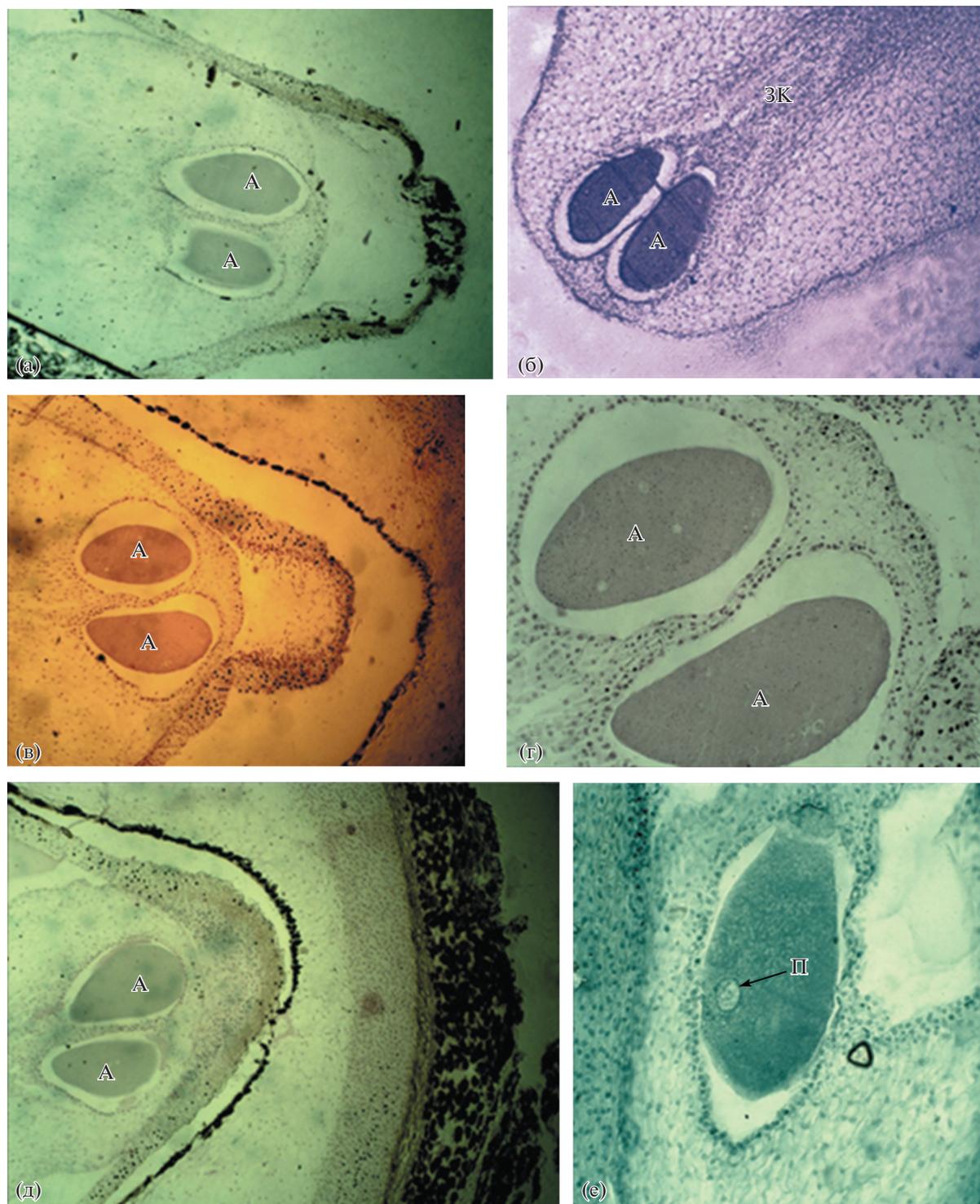
У клона № 02 “Ведьмина метла”, опыленных пыльцой *P. armandii* и пыльцой *P. monticola*, также происходило образование архегониев, которые вскоре разрушались (рис. 4а, 4б). Оплодотворение в данных вариантах опыления отсутствовало. Далее шла деградация эндосперма. Оплодотворение, образование проэмбрио и зародышей наблюдалось только в варианте опыления *P. sibirica* × *P. cembra* клона № 02 “Ведьмина метла” (рис. 4). В данном варианте формировались жизнеспособные семена с развитым эндоспермом и зародышем. Размеры се-

мяпочек и эмбриологических структур у *P. sibirica* × *P. cembra* не отличались от свободно опыленных клонов *P. sibirica* (табл. 2).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Внепочечное развитие репродуктивных органов у кедра сибирского осуществляется в течение двух лет. В первый вегетационный период идут процессы опыления и начальные этапы развития мужского и женского гаметофитов, а во второй проходят процессы оплодотворения и развития зародыша (Третьякова, 1990). Нарушения в эмбриональном развитии, возникающие на разных этапах генеративного цикла, приводят к образованию стерильных семян: мелких, недоразвитых и беззародышевых (Третьякова, 1990).

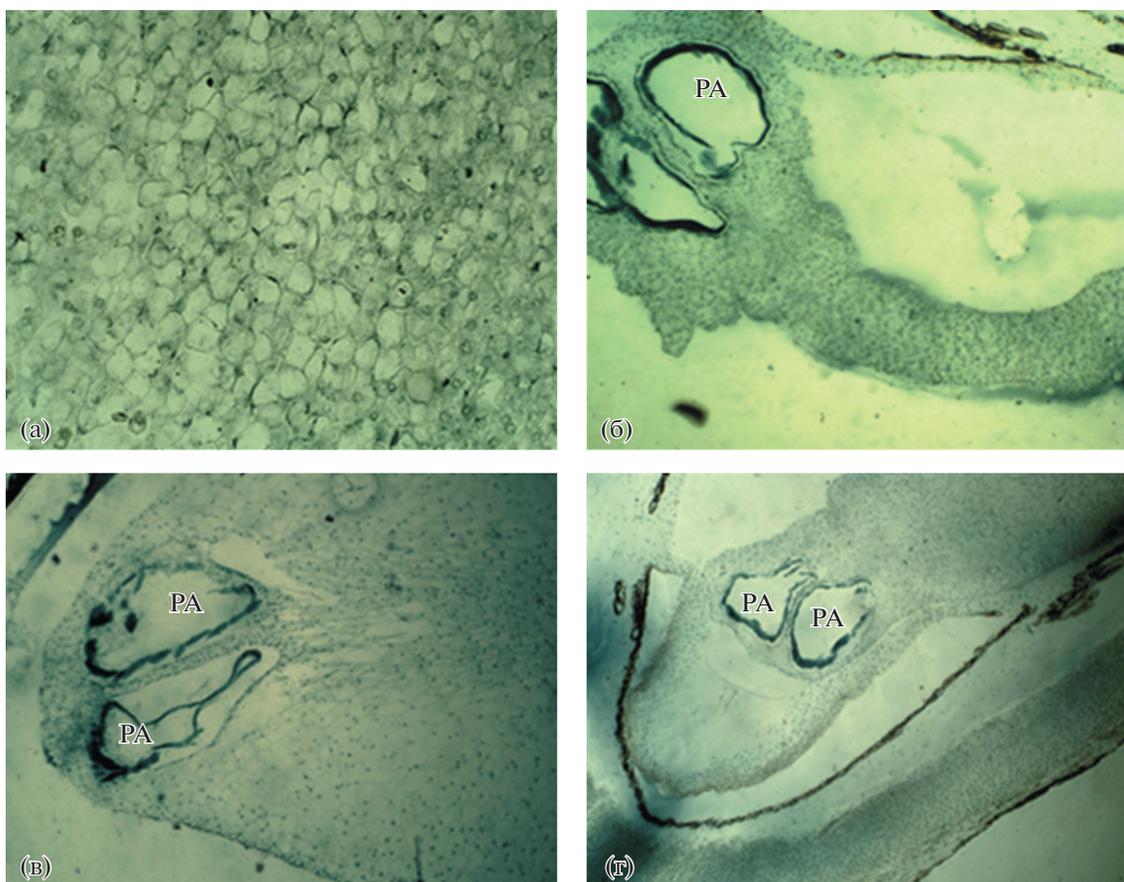
При изучении половой репродукции *P. sibirica* особого внимания заслуживают описанные нами ранее половые трансформации у кедров-акселератов с однолетним репродуктивным циклом и в опытах по внутривидовой гибридизации данного вида (Свинцова, Третьякова, 2014; Третьякова, Лукина, 2016). В процессе развития семяпочек мегагаметофиты у особей с однолетним развитием женской шишки проходят все стадии развития вплоть до зрелой яйцеклетки. Однако оплодотворения не происходит из-за замедленного роста пыльцевых трубок к яйцеклеткам в период, предшествующий оплодотворению. Возникает гаметная несовместимость. Было выдвинуто предположение,



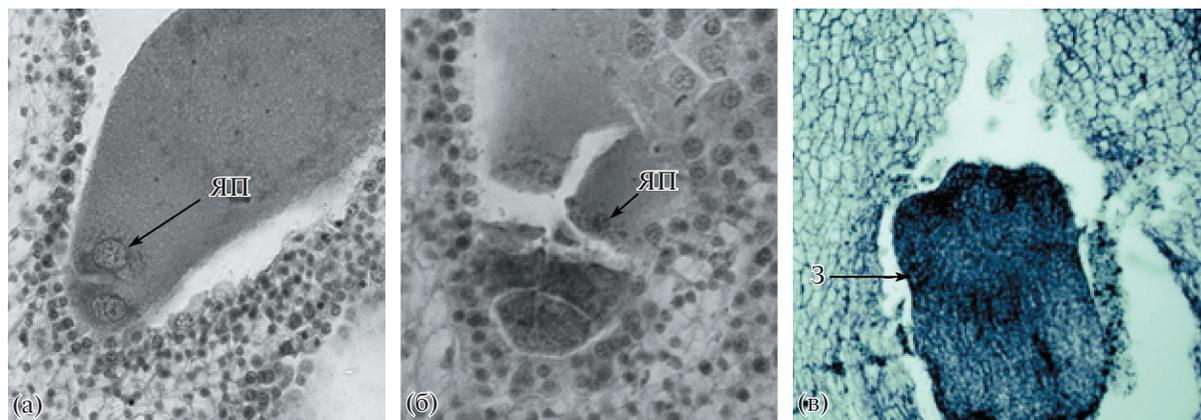
**Рис. 2.** Развитие репродуктивных структур *P. sibirica*, при различных вариантах опыления клона № 90. Видны зрелые архегонии (А): а – опыление пыльцой *Pinus parviflora*; б – опыление пыльцой *Pinus strobus*; в – опыление пыльцой *Pinus wallichiana*; г – опыление пыльцой *Pinus hokkaidensis*; д – опыление пыльцой *Pinus armandii*; е – свободное опыление. Видно ядро проэмбрио (ЯП). Масштабная линейка: а, б, в, д – 500 мкм; г, е – 250 мкм.

что мегagamетофитогенез, образование архегониев и яйцеклетки, развитие зародышевого канала в мегagamетофитах при отсутствии оплодотворения являются детерминированными процессами (Тре-

тьякова, Лукина, 2016). Следовательно, завершение развития женского гаметофита и образование архегониев у кедра сибирского могут проходить без взаимодействия с мужским гаметофитом и, вероят-



**Рис. 3.** Дегенерации репродуктивных структур при различных вариантах опыления клона № 90: а – опыление пылью *P. hokkaidensis* – клетки эндосперма не содержащие ядер; б, в, г – опыление пылью *P. strobes* – дегенерация архегониев и эндосперма. Видны разрушенные архегонии (РА). Масштабная линейка: а–г = 500 мкм.



**Рис. 4.** Формирование гибридного зародыша *P. sibirica* × *P. cembra* (клон № 02). а – два ядра проэмбрио (ЯП) в основании архегониев; б – двенадцатиядерный проэмбрио; в – зародыш (З) на предсемядольной стадии в коррозионной полости. Масштабная линейка: а, б, в – 250 мкм, г – 500 мкм.

но, являются независимыми процессами. В любом случае, возникает гаметная несовместимость, в результате которой образуются семена без зародышей, и которая была рассмотрена нами ранее у *P. sibirica* с однолетним репродуктивным циклом

(Третьякова, 1990; Свинцова, Третьякова, 2014; Третьякова, Лукина, 2016).

Развитие беззародышевых семян у видов хвойных было описано еще в начале XX века. Так, Бухгольц (Buchholz, 1918) у семян хвойных наблюдал

развитие зародышевого канала при отсутствии зародыша. По мнению Пилгера (Pilger, 1926), у семян без зародыша архегонии могут выделять энзимы, способствующие образованию коррозионной полости. Следовательно, формирование зародышевого канала может происходить и без участия зародыша. Отсутствие зародыша и хорошо выраженный зародышевый канал в семяпочках деревьев *P. sibirica* с ускоренным репродуктивным циклом позволил по-новому оценить характер взаимоотношений между эндоспермом и зародышем, имеющих место при нормальном эмбриогенезе. Формирование зародышевого канала (коррозионной полости) обусловлено созреванием архегониев, т.е. это строго детерминированный процесс (Третьякова, 1992а).

Кроме того, ранее указывалось о вступлении семяпочек *P. sibirica* с однолетним репродуктивным циклом на путь апомиктического развития. Такое предположение было высказано Е.Г. Мининой на основании изучения физиолого-биохимических процессов семяпочек кедров-акселератов, которые отличались высокой активностью (Минина, Ларионова, 1979). В пользу этого предположения послужили и наблюдаемые нами данные деления неоплодотворенных яйцеклеток у изучаемых особей с однолетним циклом развития. В литературе встречались отдельные сообщения о наличии апомиксиса у голосеменных растений (Saxton, 1909; Dogra, 1966; Mehra, Dogra, 1975). Е.Г. Мининой (Минина, Ларионова, 1979) было выдвинуто предположение об эволюционной продвинутости особей с однолетним циклом развития в системе рода *Pinus*, которое было подтверждено нашими цитоэмбриологическими исследованиями (Третьякова, 1992б).

В опытах по межвидовой гибридизации *P. sibirica* с *P. koraiensis*, *P. armandii*, *P. parviflora*, *P. strobus*, *P. hokkaidensis*, *P. wallichiana* и *P. monticola* формирование эндосперма и зародышевого канала оказывалось также детерминированным, как и в семяпочках *P. sibirica* с однолетним циклом репродуктивного развития, и зависело от созревания архегониев. Иначе говоря, эти два процесса определяются не эмбриогенезом, а зрелостью яйцеклетки. Как результат, формируются беззародышевые семена, а затем деградируют клетки мегаспорофита и сохраняется только кожура семян, т.е. развивается пустосемянность.

В литературе имеются лишь немногочисленные данные о межвидовой гибридизации у сосен. Белостоцкая (1979), изучая межвидовую гибридизацию у *P. sylvestris* × *P. banksa* и *P. mugo* × *P. sylvestris*, показала деградацию мужского и женского гаметофита между стадиями оплодотворения семяпочек. Однако, в ряде случаев она наблюдала развитие архегониев, которые на стадии яйцеклетки разрушались (Белостоцкая,

1979). У межвидовых гибридов *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 репродуктивные структуры при межвидовой гибридизации деградируют. Ядра образовавшегося проэмбрио оказываются неспособными сообщаться с окружающей их цитоплазмой яйцеклетки и гибнут. Такую точку зрения ранее высказал Сарвас (Sarvas, 1992) при изучении *P. sylvestris*. В наших экспериментах по межвидовой гибридизации *P. sibirica* × *P. cembra* эмбриологические процессы завершались и зародыш развивался. Вероятно, наблюдаемая гаметная совместимость данных видов свидетельствует об их филогенетической близости.

Опыты по межвидовой гибридизации *P. sibirica* свидетельствуют о том, что женские генеративные структуры *P. sibirica*, как вероятно и других видов хвойных, могут сохранять длительную жизнеспособность, и у межвидовых гибридов даже образовывать зародыши (*P. sibirica* × *P. cembra*), из которых возникнут новые гибридные организмы. Несовместимость, наблюдаемая при внутривидовой и межвидовой гибридизации у *Pinus sibirica*, происходит в период оплодотворения, когда половой процесс может остановиться из-за “чужого” мужского гаметофита, не свойственного в норме *P. sibirica*.

Автор приносит искреннюю благодарность д. б. н., проф. С.Н. Горошкевичу за предоставление образцов гибридных шишек *Pinus sibirica*.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, грант № 15-04-01427 и Правительства Красноярского края, Красноярского краевого фонда поддержки научной и научно-технической деятельности, грант № 16-44-240509.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белостоцкая С.Х. Особенность развития мужского и женского гаметофита при внутри- и межвидовой гибридизации // Лесоведение. 1979. № 5. С. 61–72.
- Иванов В.Б. Прочионовые красители в биологии. М.: Наука, 1982. 214 с.
- Минина Е.Г., Ларионова Н.А. Морфогенез и проявление пола у хвойных. М.: Наука, 1979. 215 с.
- Романовский М.Г., Хромова Л.В. Совместимость тканей в эмбриогенезе сосны // Лесоведение. 2013. № 2. С. 53–68.
- Свицова В.С., Третьякова И.Н. Цитоэмбриологические особенности ускоренного репродуктивного цикла *Pinus sibirica* (Pinaceae) в условиях интродукции в зоне хвойно-широколиственных лесов // Бот. журн. 2014. Т. 99. № 12. С. 1353–1363.

- Третьякова И.Н. Эмбриология хвойных: физиологические аспекты. Новосибирск: Наука, 1990. 157 с.
- Третьякова И.Н. О детерминации в развитии семян хвойных // Онтогенез. 1992а. Т. 23. № 2. С. 32.
- Третьякова И.Н. Об эволюции гаметофита в семействе Pinaceae // Материалы VIII Московского совещания по филогении растений. М., Наука, 1992б. С. 22–24.
- Третьякова И.Н. Контролируемое опыление сосны сибирской на клоновой прививочной плантации // Лесоведение. 2013. № 3. С. 46–53.
- Третьякова И.Н., Лукина А.В. Акселерация эмбрионального развития у деревьев *Pinus sibirica* с однолетним репродуктивным циклом // Онтогенез. 2016. Т. 47. № 1. С. 1–8.
- Buchholz J.T. Suspensor and early embryo of *Pinus* // Bot. Gaz. 1918. V. 66. P. 185–228.
- Dogra P.D. Observation on *Abies pindrow* with a discussion on the question of occurrence of apomixes in Gymnosperms // Silvae Genet. 1966. V. 15. № 1. P. 11–20.
- Hagman M. Incompatibility in forest trees // Proc. Roy Soc. London. D. Diol Sci. 1975. V. 188. № 1092. P. 313.
- Hagman M., Mikkola L. Observations on cross-self and interspecific pollination in *Pinus peuce* Grieseb // Silvae Genet. 1963. V. 12. № 3. P. 73–79.
- Mehra P.N., Dogra P.D. Embryogeny of Pinaceae // Proembryogeny / Proc. Indian. Nat. Sci. Acad. 1975. A 41. № 5. P. 486–497.
- Pilger R. Gymnosperms. Die Naturlichen Pflanzenfamilien 2 Aufl. Leipzig, 1926.
- Sarvas R. Investigation of the flowering and seed crop of *Pinus silvestris* // W. T. Commun. Inst. Forest. Fenn. 1962. V. 53. № 4. P. 1–198.
- Saxton W.T. Partenogenes in *Pinus pinaster* // Bot. Gaz. 1909. V. 47. P. 406–409.
- Zavada M., Taylor T.N. The role of self-incompatibility and sexual selection in the compatibility in the gymnosperms-angiosperm transition: hypothesis // American Society of Naturalist University of Chicago Press. 1988. V. 128. № 4. P. 538–550.

## Embryological Peculiarities of Interspecific Hybridization in *Pinus sibirica*

I. N. Tretyakova\* and N. V. Lukina

Federal Research Center, Krasnoyarsk Scientific Center, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Special Department of the Forest Institute, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Krasnoyarsk, 660036 Russia

\*e-mail: culture@ksc.krasn.ru

Received September 14, 2016; in final form, February 22, 2016

Cytoembryological research of the ovules in experiments with interspecific hybridization of *Pinus sibirica* (pollination by the pollen of *P. koraiensis*, *P. armandii*, *P. parviflora*, *P. strobus*, *P. hokkaidensis*, *P. wallichiana*, *P. monticola*, and *P. cembra*) revealed that the development of megagametophytes occurred in them by the usual scenario and resulted in the formation of mature archegonia. Pollen successfully germinated on the nucellus of ovules. However, disturbances were observed in the process of male gametophyte development, and pollen tubes on the nucellus were not visible by the period of archegonia maturation. Fertilization was usually absent. The development of embryonic channel is determined by egg cell maturity. The only exception was the variant of the controlled pollination of *Pinus sibirica* × *P. cembra*, in which the embryo has been formed.

**Keywords:** *Pinus sibirica*, cytoembryology, controlled pollination, hybrids