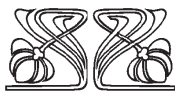
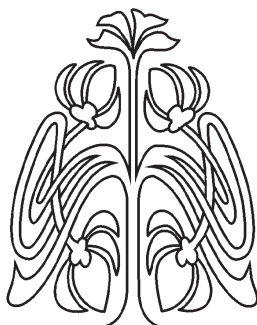
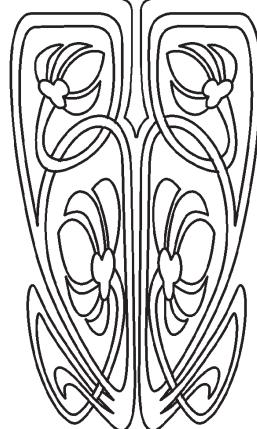




БИОЛОГИЯ



НАУЧНЫЙ
ОТДЕЛ



Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология. 2021. Т. 21, вып. 1. С. 48–55
Izvestiya of Saratov University. New Series. Series: Chemistry. Biology. Ecology, 2021, vol. 21, iss. 1, pp. 48–55

Научная статья
УДК 582.475.2:581.49:581.522.4
<https://doi.org/10.18500/1816-9775-2021-21-1-48-55>

Развитие женского гаметофита и эмбриогенез интродуцированных видов *Picea* A. Dietr. в таежной зоне (Карелия)

И. Т. Кищенко, **В. В. Тренин**

Петрозаводский государственный университет, Россия, 185910, г. Петрозаводск, просп. Ленина, д. 33

Кищенко Иван Тарасович, доктор биологических наук, профессор кафедры ботаники и физиологии растений, академик Российской академии естествознания, ivanki@karelia.ru, <https://orcid.org/0000-0002-1039-1020>

Тренин Виталий Васильевич, доктор биологических наук, профессор кафедры ботаники и физиологии растений

Аннотация. Цель исследований – установить особенности в макроспорогенезе, макрогаметогенезе и эмбриогенезе у видов *Picea* (аборигенного – *P. abies* и интродуцированных видов – *P. canadensis* и *P. pungens*) в Ботаническом саду Петрозаводского государственного университета (подзона средней тайги). Для изучения развития генеративной сферы с 10 деревьев срезами побегов с генеративными почками и стробилами с юго-западной стороны кроны и фиксировали в смеси спирта и глицерина. Развитие женского гаметофита и зародыша изучали на постоянных препаратах. Препараты для анатомического исследования почек были приготовлены по стандартной методике. При этом применяли двойную фиксацию в глутаральдегиде и осмии, проводку через спирт и ацетон, заключение в эпоксидную смолу. Срезы толщиной около 1 мкм готовили на ультрамикротоме и окрашивали в 1% водном растворе метиленового синего. Исследованиями установлено, что в середине мая женский гаметофит находится еще на свободной стадии, а к началу июня он уже имеет клеточное строение. Эмбриогенез начинается в конце июля и заканчивается во второй декаде августа. У интродуцированных видов в развитии женской генеративной сферы и в ходе эмбриогенеза наблюдаются различные отклонения. Главными из них являются дегенерация женского гаметофита на свободноядерной стадии и деструкция архегониев на стадии проэмбриогенеза. По этой причине от 37 до 51% семян интродуцентов лишены зародыша. Наибольший процент пустых семян и наиболее поздние сроки прохождения основных этапов морфогенеза отмечается у *P. pungens*. Это свидетельствует о наименьшей степени адаптированности генеративной сферы данного вида интродуцента к новым условиям.

Ключевые слова: интродукция, макроспорогенез, макрогаметогенез, эмбриогенез, женский гаметофит, хвойные, *Picea*

Для цитирования: Кищенко И. Т., Тренин В. В. Развитие женского гаметофита и эмбриогенез интродуцированных видов *Picea* A. Dietr. в таежной зоне (Карелия) // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология. 2021. Т. 21, вып. 1. С. 48–55. <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2021-21-1-48-55>

Статья опубликована на условиях лицензии Creative Commons Attribution License (CC-BY 4.0)



Article

<https://doi.org/10.18500/1816-9775-2021-21-1-48-55>

Development of female gametophyte and embryogenesis of introduced species *Picea* A. Dietr. in the Taiga Zone (Karelia)

Ivan T. Kishchenko, <https://orcid.org/0000-0002-1039-1020>, ivanki@karelia.ru

Vitaliy V. Trenin

Petrozavodsk State University, 33 Lenin Ave., Petrozavodsk 185910, Russia

Abstract. The aim of the research was to establish features in macrosporogenesis, macrogametogenesis, and embryogenesis in *Picea* species (native species *P. abies* and introduced species *P. canadensis* and *P. pungens*) in the Botanical Garden of Petrozavodsk State University (middle taiga subzone). To study the development of the generative sphere, shoots with generative buds and strobiles from the southwestern side of the crown were cut from 10 trees and fixed in a mixture of alcohol and glycerin. The development of the female gametophyte and the embryo was studied with constant preparations. Preparations for anatomical examination of the kidneys were prepared according to standard methods. In this case, double fixation in glutaraldehyde and osmium was used, wiring through alcohol and acetone, and encapsulation in epoxy resin. Sections with a thickness of about 1 μm were prepared on an ultramicrotome and stained in a 1% aqueous solution of methylene blue. Studies have established that in mid-May, the female gametophyte is still at a free stage, and by the beginning of June it already has a cellular structure. Embryogenesis begins in late July and ends in the second decade of August. In introduced species, various deviations are observed in the development of the female generative sphere and during embryogenesis. The main ones are the degeneration of the female gametophyte at the free-nuclear stage and the destruction of archegonia at the stage of proembryogenesis. For this reason, from 37 to 51% of the seeds of introducers are devoid of the embryo. The largest percentage of empty seeds and the most recent stages of the passage of the main stages of morphogenesis are observed in *P. pungens*. This indicates the least degree of adaptability of the generative sphere of this species of introducer to new conditions.

Keywords: introduction, macrosporogenesis, macrogametogenesis, embryogenesis, female gametophyte, coniferous, *Picea*

For citation: Kishchenko I. T., Trenin V. V. Development of female gametophyte and embryogenesis of introduced species *Picea* A. Dietr. in the Taiga Zone (Karelia). *Izvestiya of Saratov University. New Series. Series: Chemistry. Biology. Ecology*, 2021, vol. 21, iss. 1, pp. 48–55. <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2021-21-1-48-55>

This is an open access article distributed under the terms of Creative Commons Attribution License (CC-BY 4.0)

Дендрофлора северо-запада России нуждается в обогащении новыми видами древесных растений, устойчивых к загрязнению среды. В связи с этим становится все более актуальным проведение интродукции. При этом особого внимания заслуживают представители рода *Picea*. Многие виды этого рода, отличаясь высокой газоустойчивостью и декоративностью, могут быть использованы для озеленения населенных пунктов, в пейзажных посадках при организации лесопарков и реконструкции лесов зеленых зон, а также введены в культуру.

Перспективность интродуцентов оценивается по ряду признаков. Важнейшим из них является степень соответствия ритмики роста и развития растений динамике экологических факторов места интродукции. Необходимо выяснение особенностей и изменений, происходящих внутри вегетативных и генеративных почек, а также в стробилах [1–5]. Именно от особенностей прохождения всех этапов развития генеративных органов и степени сформированности мужского и женского гаметофитов зависят количество и качество семеношения [6–9]. Только отбором наиболее адаптированных к новым условиям особей, выращенных из семян местной интродукции, новый вид можно ввести в культуру [4, 10, 11].

Цель настоящих исследований – установить календарные сроки прохождения отдельных стадий макроспорогенеза, макрогаметогенеза и эмбриогенеза у интродуцированных в Карелии видов *Picea* A. Dietr. Подобные исследования на северо-западе России ранее не проводились.

Материалы и методы

Исследования проводили в Ботаническом саду Петрозаводского государственного университета, расположенном в средней подзоне тайги (61° 47' с.ш., 34° 20' в.д.) в течение двух вегетационных периодов. Объектами исследования служили аборигенный вид – ель европейская *Picea abies* (L.) Karst. и два интродуцента – ель колючая форма голубая *Picea pungens* Engelm. f. *glauca* Regel. и ель канадская *Picea canadensis* (Mill.) Britt. (табл. 1).

Для изучения развития генеративной сферы с 10 деревьев каждого вида срезали по 1 побегу с генеративными почками, а затем стробилами с юго-западной стороны кроны через каждые 3 суток. Далее их фиксировали в смеси спирта и глицерина (соотношение 3 : 1). За дату начала того или иного этапа морфогенеза принимали то время, когда он отмечался не менее, чем у 30% почек того или иного вида. Объем выборки по каждому этапу морфогенеза составлял 10 почек, а затем стробилов для каждого вида. Развитие женского



Таблица 1 / Table 1

Возраст и высота деревьев изученных видов рода *Picea*, интродуцированных в Карелию
The age and height of the trees of the studied species of the genus *Picea*, introduced to Karelia

Вид / Species	Происхождение посадочного материала / Origin of planting material	Средний возраст, лет / Average age, years	Средняя высота, м / Average height, m	Наличие семеношения / Availability seed
<i>Picea pungens f. glauca</i>	С.-Петербург	45±3	16,2±0,7	есть
<i>P. canadensis</i>	С.-Петербург	42±4	16,7±0,9	->-
<i>P. abies</i>	Петрозаводск	56±5	19,1±1,1	->-

гаметофита и зародыша изучали на постоянных препаратах. Препараты для анатомического исследования почек готовили по стандартной методике [12, 13]. При этом применяли двойную фиксацию в глутаральдегиде и осмии, проводку через спирт и ацетон, заключение в эпоксидную смолу. Срезы толщиной около 1 мкм готовили на ультрамикротоме и окрашивали в 1% водном растворе метиленового синего.

Результаты и их обсуждение

В развитии женского гаметофита хвойных хорошо различаются две стадии: свободная и клеточная. Первые фиксации в 2012 и 2013 гг., проведенные соответственно 16–17. V, показали, что женский гаметофит у всех трех изучаемых видов рода *Picea* находится на свободной стадии (табл. 2). В середине нуцеллуса семязачатка находится полость, выстилаемая слоем клеток секреторной ткани, так называемого нуцеллярного тапетума. Свободные ядра макроспорогаметофита окружены мембраной, образующей на срезах круговую линию извилистой формы.

На препаратах, зафиксированных 1. VI (2012 г.) и 5. VI (2013 г.), видно, что инициация архегониев уже произошла, и гаметофит имеет клеточное строение (см. табл. 2). В это время центральная клетка архегония окружена однорядным слоем клеток обкладки. Созревание архегония изучаемых видов в 2013 г. продолжалось до начала июля, тогда как в 2012 г. этот процесс закончился уже в июне. В одном женском гаметофите обычно образуется несколько архегониев. У интродуцированных видов нередко наблюдаются признаки дегенерации архегониев [14]. Судя по литературным данным, причиной дегенерации архегониев в семязачатках хвойных растений чаще всего является недоопыление или опыление стерильной пылью [15–17]. Другая форма дегенерации женского гаметофита у интродуцированных видов наблюдается на более поздней стадии, а именно – на стадии раннего эмбриогенеза. При этой форме дегенерации архегонии разрушаются. Яйцеклетка и клетки обкладки при этом уже не различимы, частично сохраняются лишь оболочки клеток. Никаких следов проэмбрио или зародыша не обнаружено. Зародышевая полость

Таблица 2 / Table 2

Этапы развития женского гаметофита и эмбриогенеза изученных видов рода *Picea*, интродуцированных в Карелию
Stages of development of female gametophyte and embryogenesis of studied species of the genus *Picea* introduced into Karelia

Вид / Species	Год наблюдения / Year of observation	Этап					
		Свободно-ядерное строение / Free nuclear structure	Клеточное строение / Cell structure	Архегонии созрели / Archegonies are ripe	Ранний эмбриогенез / Late embryogenesis	Поздний эмбриогенез / Early embryogenesis	Семена с дегенерировавшими архегониями, % / Seeds with degenerated archaean, %
<i>Picea pungens f. glauca</i>	2012	16. V	1. VI	26. VI	28. VII	11. VIII	34
	2013	17. V	5. VI	7. VII	9. VIII	20. VIII	51
<i>P. canadensis</i>	2012	16. V	1. VI	21. VI	22. VII	7. VIII	27
	2013	17. V	5. VI	5. VII	30. VII	15. VIII	35
<i>P. abies</i>	2012	16. V	1. VI	15. VI	15. VII	1. VIII	3
	2013	17. V	5. VI	2. VII	28. VII	9. VIII	6



в формирующемся семени пустая. Эндосперм имеется, но клетки его более светлые, чем у нормальных семян. Подобная картина наблюдалась

у *Larix sibirica* [18] и *P. sibirica* [19]. Строение женского гаметофита *P. canadensis* на разных стадиях развития представлено на рис. 1.

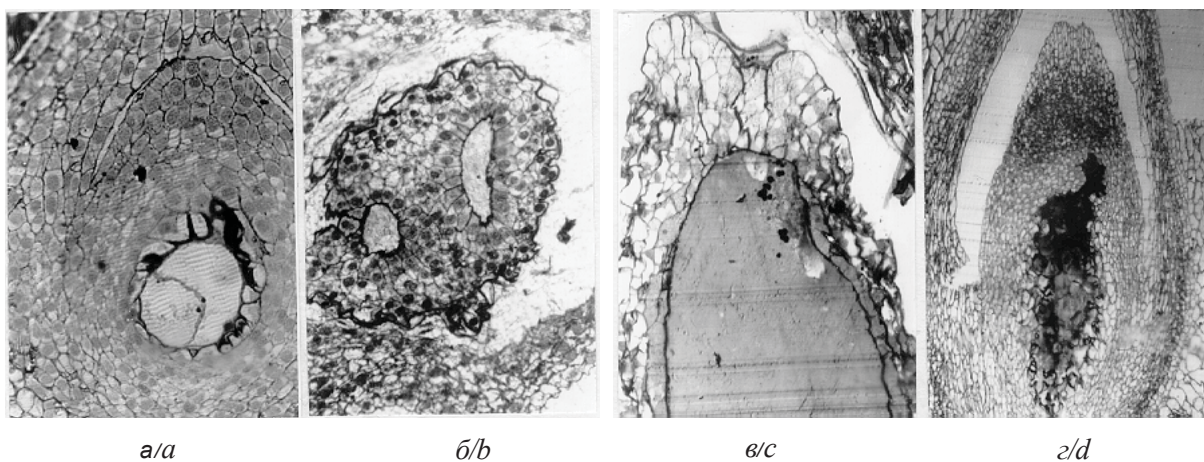


Рис. 1. Развитие женского гаметофита *P. canadensis* (2012 г.): а – ранняя стадия свободной ядерного гаметофита (17.V), б – клеточный гаметофит, молодые архегонии (5.VII), в – архегоний в момент оплодотворения (12.VII), г – дегенерирующий гаметофит. а, б, в – $\times 290$, г – $\times 95$ (фото В. В. Тренина)

Fig. 1. The development of female gametophyte *P. canadensis* (2012): а – early stage of a free nuclear gametophyte (17.V), б – cellular gametophyte, young archegonies (5.VII), в – archegonies at the time of fertilization (12.VII), г – degenerating gametophyte. а, б, в – $\times 290$, г – $\times 95$ (photo by V. V. Trenin)

Начальные стадии развития зародыша хвойных растений протекают в архегонии. После выхода зародыша из архегония выделяют две фазы – раннего и позднего эмбриогенеза. На препаратах семян *P. abies* и *P. canadensis*, зафиксированных в конце июля 2013 г., зародыш находился на завершающей стадии раннего эмбриогенеза. У *P. pungens* подобная стадия наступила лишь 9. VIII (см. табл. 2). Аналогичная зависимость отмечалась и в 2012 г. только на 1–2 недели раньше. Эмбрион на данной стадии уже имеет характерную для хвойных растений удлиненно-цилиндрическую форму. На дистальном конце зародыша можно различить примордии семядолей и плюмулу, или зачаточный апекс побега. Между дистальным и проксимальным полюсами зародыша нет резкой границы. Его клетки слабо дифференцированы и характеризуются меристематической организацией. Рост зародыша заканчивается быстро и уже во второй декаде августа в семенах изучаемых видов рода *Picea* он достигает нормальной величины и состоит из листоподобных образований, или семядолей, и расположенной ниже семядолей стеблевой части, или гипокотыля. Помимо зачаточного апекса побега у зародыша можно обнаружить зачаток корня, состоящего из меристемы и массивного корневого чехлика. После этой стадии видимых структурных изменений в зародыше уже не происходит [14]. Стадия позднего эмбриогенеза

ранее всего отмечалась у *P. abies* 1–9. VIII, а позднее всего – у *Picea pungens f. glauca* (11–20. VIII).

Зародыш в семенах рода *Picea*, как и других хвойных, окружен эндоспермом и защищен семенной кожурой. Эндосперм в семенах хвойных трансформируется из клеток женского гаметофита. Превращение клеток женского гаметофита в клетки запасочной ткани происходит в период оплодотворения и в фазе проэмбриогенеза. Резервные вещества эндосперма, по литературным данным, представлены запасными белками, жиром и крахмалом [20]. По типу запасных веществ в эндосперме выделяются две зоны. Клетки внутренней зоны, непосредственно окружающей формирующийся зародыш, содержат в основном крахмал. Внутренняя зона эндосперма в процессе эмбриогенеза полностью резорбируется. В зрелом семени зародыш окружен эндоспермом, содержащим липиды и белки. Эти запасные вещества утилизируются в ходе прорастания семени. Строение семени *Picea canadensis* на разных стадиях развития представлено на рис. 2.

Следует отметить, что от 37 до 51% семян интродуцентов лишены зародыша, но эндосперм они иногда содержат (см. табл. 2). Такое же явление в отношении *Pinus sibirica* в условиях интродукции наблюдали И. Н. Третьякова и др. [21] и В. С. Свинцова и И. Н. Третьякова [22].

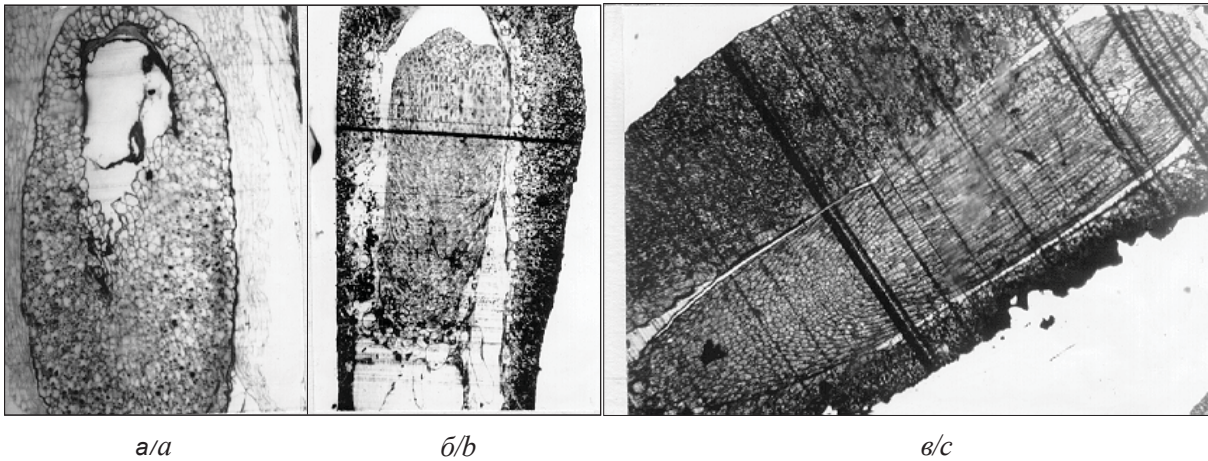


Рис. 2. Строение семени *P. canadensis* на разных стадия развития (2013 г.): а – дегенерация зародыша на ранней стадии эмбриогенеза (26.VII), б – зародыш на начальной стадии позднего эмбриогенеза (9.VIII), в – зрелый зародыш (16.VIII), $\times 95$ (фото В. В. Тренина)

Fig. 2. The structure of *P. canadensis* seed at different stages of development (2013): a – embryo degeneration at an early stage of embryogenesis (26.VII), b – the embryo at the initial stage of late embryogenesis (9.VIII), c – mature embryo (16.VIII), $\times 95$ (photo by V. V. Trenin)

Подобные отклонения у аборигенных видов встречаются гораздо реже [23]. Истинная природа отмеченной аномалии остается до конца не выясненной. Существует гипотеза о существовании так называемого скрытого генетического груза [24]. По мнению автора, при перекрестном опылении основная часть этого груза остается невыраженной. Однако даже при незначительном самоопылении действие рецессивных генов быстро обнаруживается. Большая часть видов хвойных растений, как известно, лишена механизмов, препятствующих самооплодотворению после самоопыления. Сравнительно небольшое число особей изучаемых видов и их удаленность друг от друга препятствует перекрестному опылению. Поэтому гипотеза о генетическом грузе, приводящем к образованию пустых семян, представляется весьма вероятной. По мнению И. И. Харовой [25] и М. Ф. Сурсо [17], дегенерационные процессы в неопыленных семязачатках и блокирование развития женского гаметофита у *P. sylvestris* также происходят в условиях свободного самоопыления. По мнению М. Ф. Сурсо [17], опыление, отсутствие опыления и опыление нежизнеспособной пылью приводит к деструктивному типу развития семязачатков на ранних стадиях у большинства видов хвойных, что является одной из причин формирования недоразвитых семян. Автор показал, что 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. Последствия самоопыления и самооплодотворения у Pinaceae начинают проявляться в проэмбриогенезе и раннем эмбриогенезе из-за физиологической несовместимости тканей зародыша и женского гаметофита [9, 26–29]. Эти нарушения приводят к увеличению выхода «пустых» семян [30–34]. Все это приводит к резкому снижению всхожести семян интродуцированных видов хвойных растений [35, 36]. Подобные отклонения у аборигенных видов встречаются гораздо реже [23, 37].

Таким образом, из всех изучаемых видов рода *Picea* максимальное запаздывание в прохождении всех основных этапов морфогенеза, а также наибольший процент пустых семян отмечается у *P. pungens*, что свидетельствует о наименьшей степени адаптированности генеративной сферы данного вида интродуцента к новым условиям.

Выводы

1. Процессы макрогаметогенеза и эмбриогенеза у аборигенного и интродуцированных видов характеризуются сходными этапами. В середине мая женский гаметофит находится еще на свободной стадии, а к началу июня он уже имеет клеточное строение. Эмбриогенез начинается в конце июля и заканчивается во второй декаде августа.

2. В развитии женской генеративной сферы и в ходе эмбриогенеза у интродуцированных видов встречаются различного рода отклонения. Главными из них являются дегенерация жен-



ского гаметофита на свободнойядерной стадии и деструкция архегониев на стадии проэмбриогенеза. В результате от 37 до 51% семян лишены зародыша, хотя часто и имеют эндосперм.

3. Наиболее поздние сроки прохождения основных этапов морфогенеза, а также наибольший процент пустых семян отмечается у *P. pungens*, что свидетельствует о наименьшей степени адаптированности генеративной сферы данного вида интродуцента к новым условиям.

Список литературы

1. Singh H. Embryology of Gymnosperms // Encyclopedia of Plant Anatomy. Berlin: Gebrüder Borntraeger, 1978. Vol. X. 302 p.
2. Седаева М. И., Квитко О. В., Мельникова А. В. Характеристика пыльцы интродуцированных видов рода *Picea* A. Dietr. // Плодоводство, семеноводство, интродукция древесных растений. 2008. Т. XI. С. 90–93.
3. Воробьев Р. А., Тебенькова Д. Н. Развитие вегетативных и генеративных органов представителей рода ель (*Picea* A. Dietr.), интродуцированных в Нижегородской области // Вестник Московского государственного университета леса – Лесной вестник. 2013. № 7. С. 97–104.
4. Залывская О. С. Комплексная оценка адаптивной способности интродуцентовой // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. 2014. № 6 (342). С. 161–166.
5. Попова В. Т., Дорофеева В. Д., Попова А. А. Оценка перспективности некоторых видов хвойных растений для интродукции в условиях Центрального Черноземья // Тр. С.-Петерб. науч.-исслед. ин-та лес. хоз. 2016. № 4. С. 89–97.
6. Antosiewicz Z. Kilka spoztezen na tumal nasion brzozy i olsey // Las polski. 1961. Vol. 35, № 19 (462). P. 3–5.
7. Wilson L. R. A Study in variation of *Picea glauca* (Moench.) Voss. Pollen // Grana polynol. 1963. № 4, iss. 3. P. 33–49.
8. 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. № 9, iss. 2. P. 284–286.
9. Williams C. G. Conifer Reproductive Biology. Berlin : Springer, 2009. 172 p.
10. 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.
11. Попов П. П., Арефьев С. П., Гашева Н. А., Казанцева М. Н. Морфометрические показатели генеративных органов *Picea obovata* (Pinaceae) на севере Западной Сибири // Растительные ресурсы. 2015. Т. 51, № 1. С. 3–12.
12. Уикли Б. Электронная микроскопия для начинающих. М. : Наука, 1982. 101 с.
13. Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М. : Наука, 1988. 271 с.
14. Кищенко И. Т., Тренин В. В., Штанько А. В. Развитие женского гаметофита и эмбриогенез у ели канадской и колючей в условиях Карелии // Экологические проблемы интродукции растений на современном этапе: вопросы теории и практики : докл. на пленарном заседании междунар. науч. конф. Краснодар : Изд-во КГУ, 1994. С. 43–47.
15. Хромова Л. В. Эмбриологические процессы в неоплодотворенных семяпочках сосны обыкновенной при ксеногамии // Лесоведение. 1985. № 2. С. 47–52.
16. Mergen F., Jeffery B., Furnival J. 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.
17. Сурсо М. В. Фенология репродуктивных циклов и качество семян хвойных (Pinaceae, Cupressaceae) в северной тайге // Arctic Environmental Research. 2017. Vol. 17, № 4. P. 355–367.
18. Тренин В. В. Цитоэмбриология лиственницы. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1986. 88 с.
19. Третьякова И. Н. Эмбриология хвойных: физиологические аспекты. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1990. 157 с.
20. Häkansson A. Seed development of *Picea abies* and *Pinus sylvestris* // Medd. Stat. Skogsforskninst. 1956. No. 46. P. 1–23.
21. 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. Т. 51, № 1. С. 134–141.
22. Свицкова 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.
23. Бажина Е. В., Седаева М. И., Муратова Е. Н., Горячкина О. В. Особенности мейоза у ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в Средней Сибири // Плодоводство, семеноводство, интродукция древесных растений. 2018. Т. 1. С. 31–3423.
24. Коски В. Пустые семена – часть выраженного генетического груза // Половая репродукция хвойных. Ч. 2. Новосибирск : Наука. Сибир. отд-ние, 1973. С. 23–30.
25. Харова И. И. Цитоэмбриологические исследования семеношения сосны на лесосеменных плантациях // Лесная генетика, селекция и физиология древесных растений : материалы науч. конф. Воронеж, 25–30 сентября, 1989. М. : Наука, 1989. С. 143–145.



26. 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.
27. 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.
28. Sarvas R. Investigations on the Flowering and Seed Crop of *Pinus sylvestris* // *Commun. Inst. Forest. Fenn.* 1962. Vol. 53, № 4. P. 1–198.
29. 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.
30. 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.
31. Moulalis D. Self-Incompatibility and Inbreeding of European Fir (*Abies alba* Mill.) // *Forstwissenschaftliches Centralblatt*. 1986. Vol. 105. P. 487–494.
32. 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.
33. Kormuták A., Lindgren D. Mating System and Empty Seeds in Silver Fir (*Abies alba* Mill.) // *Forest Genetics*. 1996. Vol. 3, № 4. P. 231–235.
34. 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.
35. Седяева М. И., Вяткина Е. И., Лобанов А. И., Вараксин Г. С. Качество семян древесных растений-интродуцентов, произрастающих на юге Средней Сибири // *Вестник Красноярского государственного аграрного университета*. 2008. № 4. С. 141–144.
36. Третьякова И. Н., Ворошилова Е. В. Особенности инициации эмбрионов из мегагаметофитов *Pinus sibirica* в культуре *in vitro* // *Онтогенез*. 2014. Т. 45, № 2. С. 112.
37. Сурсо М. В. Микрофенология женского репродуктивного цикла и структура урожая семян сосны обыкновенной в Северной тайге // *Известия высших учебных заведений. Лесной журнал*. 2015. № 2 (344). С. 50–62.
4. Zalyvskaya O. S. Comprehensive assessment of adaptive ability to introduce. *News of Higher Education Institutions. Forest Journal*, 2014, no. 6 (342), pp. 161–166 (in Russian).
5. Popova V. T., Dorofeeva V. D., Popova A. A. Evaluation of the prospects of some species of conifers for introduction in the conditions of the Central Black Earth Region. *Transactions of St. Petersburg Forestry Research Institute*, 2016, no 4, pp. 89–97 (in Russian).
6. Antosiewicz Z. Kilka spoztezen na tumal nasion brzozy i olsey. *Las polski*, 1961, vol. 35, no. 19 (462), pp. 3–5.
7. Wilson L. R. A Study in variation of *Picea glauca* (Moench.) Voss. Pollen. *Grana Polynol*, 1963, no. 4, iss. 3, pp. 33–49.
8. 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, no. 9, iss. 2, pp. 284–286.
9. Williams C. G. *Conifer Reproductive Biology*. Berlin, Springer, 2009. 172 p.
10. 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.
11. Popov P. P., Arefev S. P., Gasheva N. A., Kazantseva M. N. Morphometric indicators of generative organs of *Picea obovata* (Pinaceae) in the north of Western Siberia. *Plant Resources*, 2015, vol. 51, no. 1, pp. 3–12 (in Russian).
12. Wickley B. *Elektronnaya mikroskopiya dlya nachinayushchikh* [Electron microscopy for beginners]. Moscow, Nauka Publ., 1982. 101 p. (in Russian).
13. Pausheva Z. P. *Praktikum po tsitologii rasteniy* [Workshop on plant cytology]. Moscow, Nauka Publ., 1988. 271 p. (in Russian).
14. Kishchenko I. T., Trenin V. V., Shtanko A. V. Razvitiye zhenskogo gametofita i embriogenrza u yeli kanadskoi i kolyuchi v usloviyakh Karelii [The development of female gametophyte and embryogenesis in Canadian spruce and prickly in the conditions of Karelia]. In: *Ekologicheskie problemy introdukcii rastenij na sovremennom etape: voprosy teorii i praktiki: dokl. na plenarnom zasedanii mezhdunar. nauch. konf.* [Ecological problems of plant introduction at the present stage: theory and practice. Doc. in plenary. International scientific conference]. Krasnodar, Izd-vo KGU, 1994, pp. 43–47 (in Russian).
15. Khromova L. V. Embryological processes in the unfertilized ovules of Scots pine with xenogamy. *Forestry*, 1985, no. 2, pp. 47–52 (in Russian).
16. Mergen F., Jeffery B., Furnival J. 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.
17. Surso M. V. Phenology of reproductive cycles and the quality of coniferous seeds (Pinaceae, Cupressaceae) in the northern taiga. *Arctic Environmental Research*, 2017, vol. 17, no. 4, pp. 355–367 (in Russian).
18. Trenin V. V. *Tsitoembriologiya listvenitsy* [Larch cytoembryology]. Leningrad, Nauka. Leningradskoye otdeleniye Publ., 1986. 88 p. (in Russian).
19. Tretyakova I. N. *Embriologiya khvoynnykh: fiziologicheskiye aspekty* [Conifer embryology: physiological

References

1. Singh H. Embryology of Gymnosperms. *Encyclopedia of Plant Anatomy*. Berlin, Gebrüder Borntraeger, 1978, vol. X. 302 p.
2. Sedaeva M. I., Kvitko O. V., Melnikova A. V. Characteristics of pollen from introduced species of the genus *Picea* A. Dietr. *Fruit Growing, Seed Growing, Introduction of Woody Plants*, 2008, vol. XI, pp. 90–93 (in Russian).
3. Vorobyov R. A., Tebenkova D. N. The development of vegetative and generative organs of representatives of the spruce genus (*Picea* A. Dietr.) Introduced in the Nizhny Novgorod region. *Bulletin of Moscow State Forest University – Forest Bulletin*, 2013, no. 7, pp. 97–104 (in Russian).



- aspects]. Novosibirsk, Nauka. Sibirskoye otdeleniye Publ., 1990. 157 p. (in Russian).
20. Håkansson A. Seed development of *Picea abies* and *Pinus sylvestris*. *Medd. Stat. Skogsforskinst*, 1956, no. 46, pp. 1–23.
 21. Tretyakova I. N., Novoselova N. V., Cherepovsky Yu. A. Features of embryonic development in Siberian pine (*Pinus sibirica* Du Tour) with a one-year development cycle of the female cone in the mountains of the Western Sayan. *Plant Physiology*, 2004, vol. 51, no. 1, pp. 134–141 (in Russian).
 22. Svintsova V. S., Tretyakova I. N. Cytoembryological features of the accelerated reproductive cycle of *Pinus sibirica* (Pinaceae) under conditions of introduction in the coniferous-deciduous forest zone. *Botanical Journal*, 2014, vol. 99, no. 12, pp. 1353–1363 (in Russian).
 23. Bazhina E. V., Sedaeva M. I., Muratova E. N., Goryachkina O. V. Features of meiosis in Siberian spruce (*Picea obovata* Ledeb.) in Central Siberia. *Fruit Growing, Seed Growing, Introduction of Woody Plants*, 2018, vol. 1, pp. 31–34 (in Russian).
 24. Koski B. Pustye semena – chast vyrazhennogo geneticheskogo gruzha [Empty seeds – part of the expressed genetic load]. In: *Polovaya reproduksiya khvoynykh* [Sexual reproduction of conifers]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1973, part 2, pp. 23–30 (in Russian).
 25. Kharova I. I. Cytoembryological studies of pine seed on forest seed plantations. *Lesnaya genetika, seleksiya i fiziologiya drevesnykh rasteniy: materialy nauchnoy konferentsii. Voronezh, 25–30 sentyabrya 1989* [Forest genetics, selection and physiology wood plants. Voronezh, September 25–30, 1989]. Moscow, Nauka Publ., 1989, pp. 143–145 (in Russian).
 26. Bingham R. T., Squillace A. E. Self-Compatibility and Effects of Self-Sterility in Western White Pine. *Forest Science*, 1955, vol. 1, no. 2, pp. 121–129.
 27. 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, pp. 179–185.
 28. Sarvas R. Investigations on the Flowering and Seed Crop of *Pinus sylvestris*. *Commun. Inst. Forest. Fenn.*, 1962, vol. 53, no. 4, pp. 1–198.
 29. 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.
 30. 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.
 31. Moulalis D. Self-Incompatibility and Inbreeding of European Fir (*Abies alba* Mill.). *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 1986, vol. 105, pp. 487–494.
 32. 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.
 33. 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.
 34. 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.
 35. Sedaeva M. I., Vyatkina E. I., Lobanov A. I., Varaksin G. S. The quality of seeds of woody plants – introducers growing in the south of Central Siberia. *Bulletin of the Krasnoyarsk State Agrarian University*, 2008, no. 4, pp. 141–144 (in Russian).
 36. Tretyakova I. N., Voroshilova E. V. Features of the initiation of embryoids from *Pinus sibirica* megagametophytes in an in vitro culture. *Ontogenesis*, 2014, vol. 45, no. 2, pp. 112 (in Russian).
 37. Surso M. V. Microphenology of the female reproductive cycle and the structure of the seed yield of Scots pine in the Northern taiga. *Bulletin of Higher Educational Institutions. Forest Magazine*, 2015, no. 2 (344), pp. 50–62 (in Russian).

Поступила в редакцию 26.09.2019, после рецензирования 29.04.2020, принята к публикации 11.05.2020
 Received 26.09.2019, revised 29.04.2020, accepted 11.05.2020