

ОСОБЕННОСТИ ЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ У СОСНЫ СИБИРСКОЙ (*Pinus sibirica* DU TOUR) С ОДНОЛЕТНИМ ЦИКЛОМ РАЗВИТИЯ ЖЕНСКОЙ ШИШКИ В ГОРАХ ЗАПАДНОГО САЯНА

© 2004 г. И. Н. Третьякова, Н. В. Новоселова, Ю. А. Череповский

Институт леса им. В.Н. Сукачева Сибирского отделения Российской академии наук, Красноярск

Поступила в редакцию 14.10.2002 г.

Проводили морфологические и цитоэмбриологические исследования уникальных форм сосны сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) с однолетним циклом развития женских шишек. Показано, что морфогенез женских побегов у "аномальных" деревьев сосны сибирской с однолетним циклом развития направлен на акселерацию развития мегастробиллов - их необычайно интенсивный рост и ускоренное формирование половых структур. Цитоэмбриологические исследования семяпочек у данных деревьев показали значительное сокращение свободно-ядерной стадии развития гаметофитов (до 3-х нед. вместо 1 г.), сверххранное формирование архегониев и яйцеклеток. Однако оплодотворение яйцеклеток и развитие зародышей у "аномальных" форм не происходит; происходит деление ядра яйцеклетки в гаплоидном состоянии. Формируются развитые семена без зародыша. Предполагается, что причиной акселерации развития эмбриональных структур "аномальных" особей сосны сибирской является высокий уровень гормонального и углеводно-азотного обмена в тканях семяпочки.

Pinus sibirica - акселерация — почка — побег - морфогенез женской шишки — эмбриологические структуры

Среди особей сосны сибирской - кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) в древостоях Западного Саяна встречаются отдельные уникальные формы с признаками акселерации развития мегастробиллов. У таких форм деревьев наряду с двухлетним циклом развития женских шишек отмечалось массовое формирование шишек, у которых полный морфогенез и формирование семян происходили в год опыления в течение 1.5-2.5 мес. (вместо 14-15 мес.) [1-3]. Внешне "аномалии" проявлялись в локализации зрелых женских шишек на кончиках однолетних побегов там, где обычно располагается озимь. У "аномальных" женских шишек разрастание мегастробиллов наблюдалось в основании шишек [2, с. 132].

По данным физиолого-биохимических исследований однолетние женские шишки уникальных форм особей сосны сибирской характеризовались активным метаболизмом: содержали большое количество ауксинов и гибберелинов, а так-

же накапливали свободные аминокислоты и низкомолекулярные углеводы [2, с. 155-173]. Мининой [2, с. 174] было высказано предположение об "аномалии" женских шишек у сосны сибирской, как возможного проявления какой-то формы, близкой к апомиксису, возникшему у отдельных особей данного вида.

Предположение Мининой было подтверждено данными цитоэмбриологических исследований, проведенных на двух "аномальных" деревьях сосны сибирской (№ 808 и № 810). У "аномальных" особей через 1.5 мес. после опыления резко возросла активность женского гаметофита, через 2 мес. появлялись архегонии и формировались яйцеклетки, однако оплодотворения яйцеклетки не происходило из-за отсутствия роста пыльцевых трубок к архегонии. В то же время было показано, что ядро яйцеклетки делится в гаплоидном состоянии, т.е. в семяпочках "аномальных" особей проявляются свойства апомиксиса.

В начале 70-х и в конце 90-х гг. в древостоях Западного Саяна Ирошниковым и Череповским были обнаружены еще две особи сосны сибирской с "аномальными" однолетними женскими шишками. Акселерация женских шишек у данных особей была еще более заметной по сравнению с описанными деревьями. Уже через 1.5 мес.

Сокращение: НУК - нафтилуксусная кислота.

Адрес для корреспонденции: Третьякова Ираида Николаевна, 660036 Красноярск, Академгородок. Институт леса СО РАН. Факс: (3912) 43-36-86; электронная почта: institute@forest.akadem.ru

после опыления (конец 2-ой декады июня) у "аномальных" особей однолетние женские шишки были хорошо заметны в кроне деревьев на кончиках однолетних побегов. Общей морфологической характеристикой деревьев, отличающих их от описанных выше "аномальных" деревьев [1,2], является внешний вид женских побегов, несущих однолетние шишки - большая часть протяженности таких побегов была без хвои (рис. 1а). Хвоя располагалась только в части женских побегов, прилегающей к женским шишкам. У данных деревьев разрастание мегастробилов женской шишки происходило по всей ее оси.

Следует отметить, что в кедровых древостоях Западного Саяна осенью в период созревания урожая и опадения женских шишек периодически встречаются шишки с признаками акселерации мегастробилов. У таких шишек происходит заметное разрастание семенных чешуи.

В настоящей статье рассматриваются особенности онтогенеза женских побегов, структура урожая женских шишек и приводятся цитозембриологические данные уникальных особей сосны сибирской с однолетним циклом развития. Для размножения "аномальных" особей сосны были поставлены опыты по выращиванию мегагаметофитов в культуре *in vitro*.

МЕТОДИКА

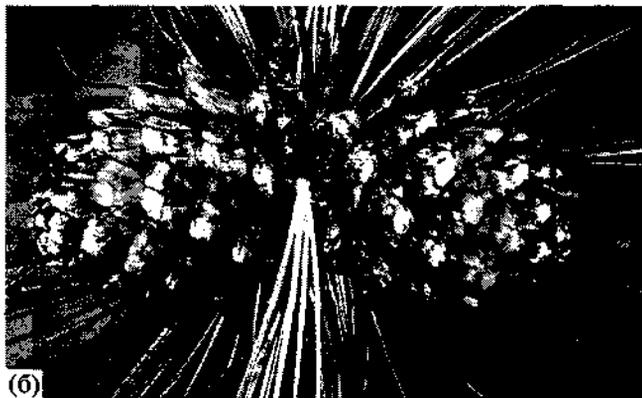
Объекты исследования - формы сосны сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) с однолетним циклом развития женских шишек, произрастающие в Западном Саяне: в Ермаковском районе (район реки Мутной) - дерево № 100 и в Шушенском районе (село Субботино) - дерево № 1ш. Для сравнения использовали типичные формы деревьев сосны сибирской с обычным двухлетним циклом развития женских шишек (деревья № 476 и № 492).

С указанных выше деревьев с момента опыления (конец первой декады июня) до момента их созревания (конец августа) через каждые 7-10 дн. производили сбор женских шишек. Из шишек извлекали семяпочки, которые делили на две партии: одну партию фиксировали раствором Навашина для цитозембриологических исследований, а другую вводили в культуру *in vitro*.

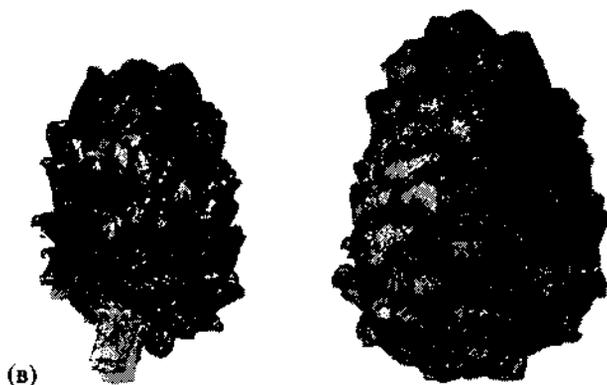
При исследовании онтогенеза женских побегов проводили изучение морфологических параметров приростов текущего года, и осуществляли гистологический анализ женских почек. При этом описывали характер заложения метамерных органов: кроющих чешуи, укороченных побегов (брахибластов) и мегастробилов, а также измеряли протяженность побега (L), протяженность побега, занятого хвоей (l), определяли степень охвоенности побегов (отношение l/L), под-



(а)



(б)



(в)

Рис. 1. Строение женских побегов (а) и внешний вид женских шишек (б, в) у особей сосны сибирской с однолетним циклом развития.

а - базипетальная часть побега лишена брахибластов; б - локализация однолетних женских шишек на кончиках однолетних побегов; в - внешний вид женских шишек; слева - шишка с однолетним циклом развития; справа - шишка с двухлетним циклом развития.

считывали число брахибластов на побеге, и измеряли длину хвои.

Оценку семенной продуктивности женских шишек проводили по методу Сабинина, разработанному для злаковых культур и модифицированному для хвойных [4, с. 120]. Учитывали следующие показатели строения женских шишек: длину и ширину шишки, число семенных чешуи (общее,

НУК, БАП в соотношении НУК (0.1 мг/л): БАП (0.5 мг/л) и ИУК (0.2 мг/л): БАП (1 мг/л).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Морфогенез женских побегов

Исследования показали, что рост побегов у деревьев сосны сибирской заканчивается в конце второй декады июля. Внешне женские генеративные почки после окончания роста побегов у "аномальных" форм сосны сибирской не отличались от генеративных почек типичных форм. Длина почки составляла 12-15 мм. Однако гистологическое исследование показало определенные различия в последовательности заложения метамеров по оси женской почки у "аномальных" и типичных деревьев (рис. 2). У первых закладывались только кроющие чешуи, заложение зачатков укороченных побегов (брахибластов) начиналось с середины оси, последними в апикальной части почки закладывались 2-3 зачатка мегастробиллов. Таким образом, морфогенез женских генеративных почек у "аномальных" особей отличался от морфогенеза генеративных почек типичных деревьев сосны сибирской отсутствием метамеров брахибластов в дистальной части почки [2, 8-11].

Значительные отличия в строении женских побегов приростов текущего года наблюдались у "аномальных" особей сосны сибирской в период окончания их роста. Эти отличия выражались в отсутствии хвои (брахибластов) в основании побегов с женскими шишками и локализации женских шишек на верхушке побегов (рис. 1а, б). Охвоенность побегов колебалась от 25 до 67% (табл. 1). Длина хвои составляла 13.5-15.3 см, т.е. была больше, чем у типичных деревьев, описанных в литературе (5.0-14.2 см) [8-11]. Длина женских побегов колебалась от 38 до 113 мм, в то время как у типичных деревьев эта длина составляла от 100 до 200 мм [9]. В верхушечной части женских побегов как у "аномальных", так и у типичных деревьев развивались 2-3 шишки.

Таким образом, морфогенез женских побегов у "аномальных" деревьев сосны сибирской с однолетним циклом развития женской шишки направлен на акселерацию развития мегастробилов-их необычно интенсивный рост и ускоренное формирование половых структур.

Структура урожая женской шишки

Женские шишки "аномальных" особей сосны сибирской отличались от типичных с двухлетним циклом развития более мелкими размерами (рис. 1в, табл. 2). Между тем, еще Ирошников [1] указывал на встречаемость в низкогорной популяции Западного Саяна у типичных деревьев сосны сибирской мелких шишек (≈ 40 мм), т.е. раз-

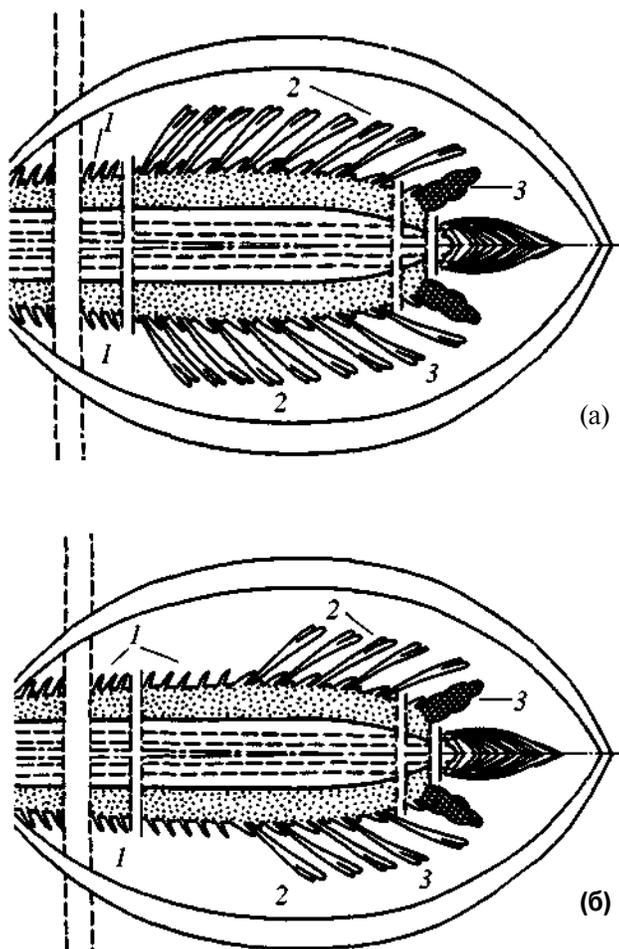


Рис. 2. Схема женских генеративных почек сосны сибирской в период окончания роста побегов.

а - типичная почка; б - "аномальная" почка; 1 - почечные чешуи; 2 - брахибласты; 3 - зачатки женских шишек.

Условные сроки заложения: / - май; 2 - июнь, июль; 3 - август.

развитых), число семян. Показатель семенной продуктивности считали как отношение числа семян к числу семенных чешуи, уменьшенных вдвое, и выражали в процентах.

Для цитологического анализа проводили фиксирование семяпочек и генеративных почек смесью Навашина; постоянные препараты готовили по общеизвестной методике [5]; препараты окрашивали проционовыми красителями [6], гематоксилином по Гайденгайну и реактивом Фельгена-Шиффа [5]. Просмотр микроскопических образцов осуществляли на микроскопе KS 300 Imaging System (Германия). Морфологические изменения фиксировали цифровой видеокамерой "Nikon" (Япония).

Культивирование семяпочек проводили на MS-среде [7] со следующими гормонами: ИУК,

Таблица 1. Характеристика женских побегов "аномальных" особей сосны сибирской

Год изучения	Длина побегов, мм						Длина хвои, мм
	общая	C*, %	без хвои	c, %	с хвоей	C, %	
Дерево № 100							
2001	48.6 ± 5.5	30	27.9 ± 2.6	25	20.7 ± 3.5	45	153 ± 2
2000	38.0 ± 13.8	81	23.6 ± 8.7	83	14.4 ± 5.4	84	135 ± 2
1999	51.7 ± 22.0	73	20.7 ± 8.1	68	31.0 ± 13.6	76	143 ± 2
Дерево № 1 ш							
2001	77.1 ± 9.9	34	32.1 ± 3.3	27	45.0 ± 7	41	155 ± 2
2000	52.9 ± 5.4	27	30.0 ± 3.1	27	22.9 ± 3.2	38	135 ± 1
1999	113.3 ± 18.6	28	43.3 ± 3.3	13	70.0 ± 15.3	38	145 ± 1

* C - коэффициент вариации.

Таблица 2. Размеры и структура урожая женских шишек сосны сибирской в Западно-Саянской популяции

№ дерева	Цикл развития	Год сбора	Размеры шишек, мм				Число чешуи, шт					Число семян, шт	Семенная продуктивность, %
			длина	C*, %	ширина	C, %	общее	C, %	развитых	C, %	% недоразвитых		
1 ш	одно-летний	2001	37.0 ± 2.0	16	27.6 ± 2.7	22	59 ± 6	21	45 ± 6	31	23.8	43 ± 5	36.4 ± 2.17
		2002	47.8 ± 1.8	12	35.1 ± 0.8	7	77 ± 3	13	44 ± 3	17	38.1	51 ± 7	33.1 ± 3.21
100	»	2001	42.0 ± 2.5	18	30.8 ± 2.0	18	83 ± 4	14	42 ± 7	45	49.6	42 ± 7	25.3 ± 1.73
		2002	49.3 ± 5.4	19	36.3 ± 0.7	3	84 ± 6	12	55 ± 6	17	37.7	98 ± 12	58.3 ± 3.17
492	двух-летний	2001	60.0 ± 2.8	12	40.0 ± 1.6	10	73 ± 2	6	54 ± 2	17	26.0	95 ± 4	80.0 ± 2.52
476	»	2001	55.0 ± 2.2	12	45.0 ± 1.7	7	70 ± 2	12	55 ± 2	12	21.4	96 ± 4	69.5 ± 1.04
Среднее по популяции [10]			61.0 ± 1.9	11	46.0 ± 0.8	7	87 ± 2	13	-	-	-	62 ± 4	45.1
Среднее по популяции [1]			61.0 ± 0.9	-	-	-	-	-	-	-	-	77 ± 4	-

Примечание, прочерк - измерения не проводили.

* C - коэффициент вариации.

меры шишек с однолетним циклом развития лежат в пределах изменчивости размеров шишек с двухлетним циклом. Женские шишки с однолетним циклом формируют такое же число семенных чешуи, как и типичные двухлетние шишки. Число сформированных семян в шишке у "аномальных" деревьев, как правило, ниже, чем у типичных. Однако в 2002 г. у дерева № 100 это число превышало аналогичную величину у типичных деревьев. Семенная продуктивность женских шишек с однолетним циклом развития ниже, чем у типичных деревьев, и в то же время у дерева № 100 в 2002 г. семенная продуктивность достигала 58.3%.

Таким образом, семенная продуктивность женских шишек сосны сибирской с однолетним циклом развития достаточно высока. Женские шишки отличались от типичных лишь размерами и продуцировали меньшее число семян, хотя в отдельные годы (2002 г., дерево № 100) эти различия сглаживались.

Цитозембриологические исследования

Цитозембриологические исследования "аномальных" особей (№ 1ш и № 100) сосны сибирской показали, что заложение генеративных структур и начальные этапы формирования женского гаметофита у них проходят без отклонений,

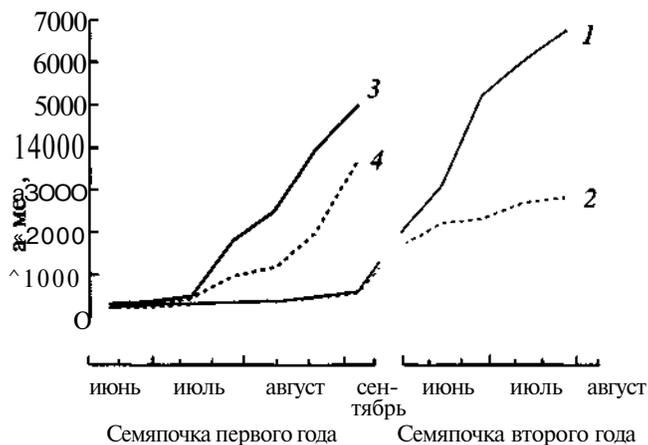


Рис. 3. Динамика роста зародышевого мешка (женского гаметофита) у типичных (с двухлетним циклом развития) (1,2) и "аномальных" (с однолетним циклом развития) (3,4) особей сосны сибирской. 1,3 - длина; 2,4 - ширина.

так же, как у типичных деревьев. Опыление у "аномальных" деревьев идет в те же сроки, что и у типичных (конец первой декады июня). Пыльца "аномальных" особей по морфологии и по размерам не отличается от пыльцы типичных деревьев (табл. 3). Прорастание пыльцы на питательных средах у типичных особей сосны сибирской в Западно-Саянской популяции колеблется от 39.3% до 90%, длина пыльцевых трубок - от 49.1 мкм до 200 мкм в разные годы. У деревьев с однолетним циклом развития женской шишки прорастание пыльцы составило от 40% до 90% (в среднем 65%), длина пыльцевых трубок колебалась от 76 мкм до 160 мкм.

Значительные отклонения от нормального эмбрионального цикла развития у "аномальных" особей сосны сибирской наблюдались в развитии женского гаметофита. После опыления в течение 3 нед. в женском гаметофите как у типичных, так и "аномальных" деревьев свободные ядра ценоцита синхронно делились. Размеры зародышевого мешка женского гаметофита у "аномальных"

Таблица 3. Размеры пыльцевых зерен у деревьев сосны сибирской в Западно-Саянской популяции

№ дерева	Цикл развития	Тело пыльцевого зерна	
		длина, мкм	высота, мкм
1 ш	однолетний	50 ± 0.2	46.0 ± 0.2
100	»	55 ± 0.2	45.5 ± 0.1
492	двухлетний	55 ± 0.2	45.5 ± 0.1
476	»	49 ± 0.2	45.0 ± 0.1
Среднее по популяции [3]		55 ± 0.2	44.0 ± 0.2

особей в этот период не отличались от размеров гаметофитов типичных деревьев. В середине июля в женском гаметофите у типичных деревьев сосны сибирской свободно-ядерные деления прекращались. Рост семяпочек и шишек останавливался до весны следующего года. У "аномальных" деревьев (№ 1ш и № 100) в этот период активность женского гаметофита наоборот увеличивалась - начинался активный рост зародышевого мешка (рис. 3). Женский гаметофит из ценоцитной стадии развития переходит в целлюлярную. Внешне это проявлялось в интенсивном разрастании семенных чешуи, увеличении размеров семяпочек и женских шишек в целом.

В начале 3-ей декады июля в женском гаметофите семяпочек деревьев № 1ш и № 100 отмечалось появление 2-3-х архегониев (рис. 4а). За неделю архегонии достигали полной зрелости. В них происходило деление центральной клетки с образованием яйцеклетки и брюшной канальцевой клетки (рис. 4б, 4в). Зрелые архегонии "аномальных" деревьев по размерам и структуре не отличались от архегониев шишек с двухлетним циклом развития (табл. 4). Различия заключались лишь в сроках созревания гаметофитов. Если у "аномальных" деревьев формирование архегониев было обнаружено через 40 дн. после опыления, то у типичных форм с двухлетним циклом развития шишек - только через 1 год.

Архегонии в семяпочках у деревьев с однолетним циклом № 1ш и № 100 оставались без изменений около 7 сут. За этот период у большей половины семяпочек (53%) возобновлялся вторичный рост пыльцевых трубок к архегониям. На отдельных препаратах видно приближение спермиев к архегониям (рис. 4г). Однако оплодотворение обнаружить не удалось. В ряде случаев (40%) наблюдался митоз ядра яйцеклетки, т.е. деление его в гаплоидном состоянии (рис. 4д). Между тем ядра проэмбрио не обнаруживались, т.е. деление яйцеклетки оставалось нереализованным и в дальнейшем яйцеклетки подвергались деструкции (рис. 4е).

Таким образом, оплодотворения у рассматриваемых форм сосны сибирской с однолетним циклом развития не происходило. Эмбриональное развитие у данных форм кедра прекращалось, и развивались только мегагаметофиты, в которых зародыш не обнаруживался. В целом, развитие генеративных структур (от почки до созревания семян) у "аномальных" особей завершилось за 16 мес, вместо 27 мес.

Культивирование изолированных мегагаметофитов "аномальных" особей сосны сибирской в культуре *in vitro* на агаризованной MS-среде с разным содержанием гормонов показало, что мегагаметофиты увеличивали свои размеры в 2-3 раза и сохраняли жизнеспособность в культуре *in vitro* в течение 2-3 мес. Никаких визуальных изменений

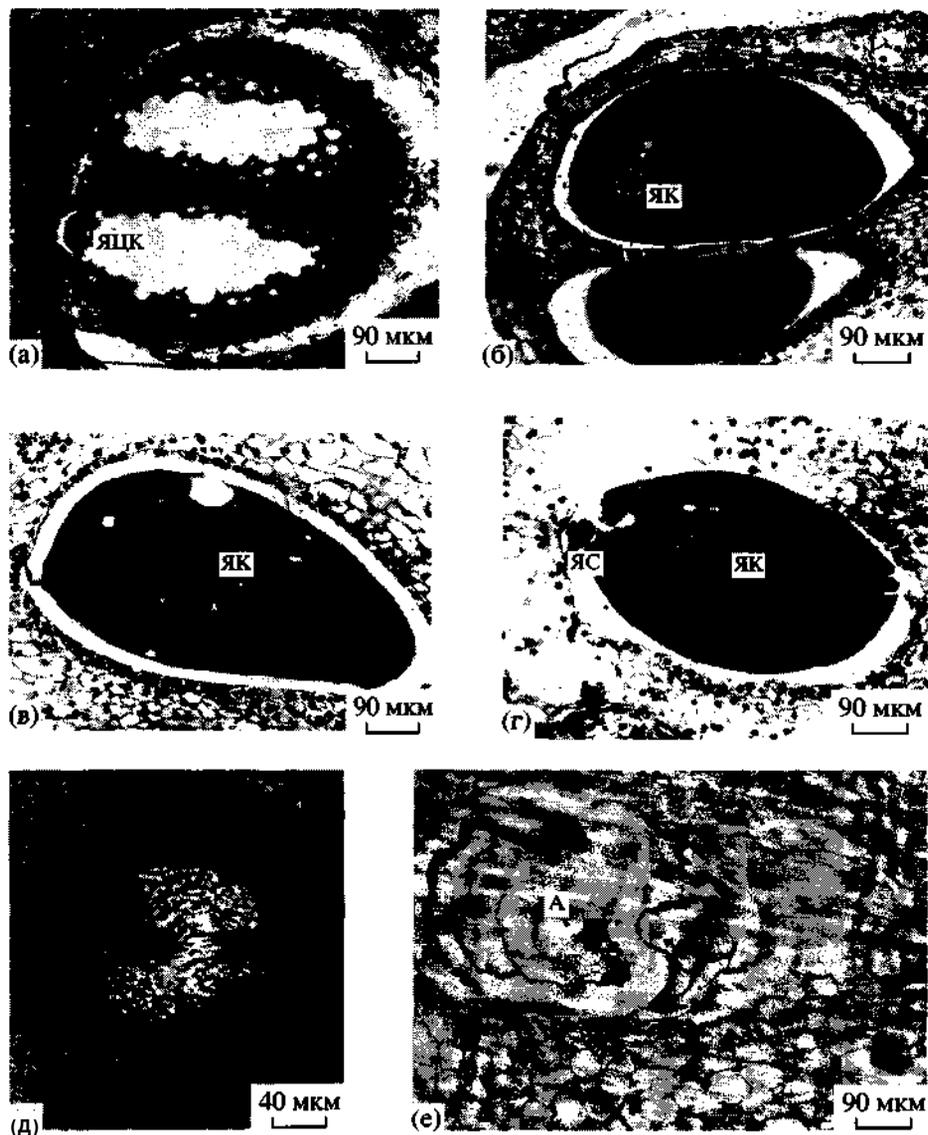


Рис. 4. Развитие архегониев и яйцеклетки у сосны сибирской с однолетним циклом развития.

а - вакуолизированные архегонии; б - образование яйцеклетки; в - зрелая яйцеклетка; г - ядро спермия подходит к архегонию; д - гаплоидное деление яйцеклетки; е - разрушенные архегонии.

ЯЦК - ядро центральной клетки, ЯК - ядро яйцеклетки, ЯС - ядро спермия, А - разрушенный архегонии.

в них не отмечалось. В разных условиях культивирования не удалось индуцировать развитие гаплоидных зародышей в мегагаметофитах с однолетним циклом развития. Попытки получить митоз ядра яйцеклетки с помощью стимуляторов, в частности цитокининов, не дали положительных результатов. Опыты по культивированию семяпочек "аномальных" особей сосны сибирской продолжаются.

ОБСУЖДЕНИЕ

Известно, что развитие семяпочек у сосны сибирской и формирование женского гаметофита в них занимает два вегетационных периода. В пер-

вый год внепочечной жизни женской шишки происходит развитие семяпочек и формируется женский гаметофит. Наиболее продолжительным из этапов формирования женского гаметофита является стадия свободных ядер (ценоцитная фаза). Она продолжается около 1 года, и только на второй год развития женских шишек в семяпочках идут процессы оплодотворения и развития зародыша.

Значительное ускорение развития эмбриональных структур наблюдаются у "аномальных" особей сосны сибирской. У данных особей ускоряется прохождение свободно-ядерной стадии развития, происходит сверххранное образование

Таблица 4. Размеры архегониев особей сосны сибирской с однолетним и двухлетним циклом развития

№ дерева	Цикл развития женской шишки	Время созревания мегагаметофитов	Размеры архегониев, мкм		Размер мегагаметофитов, мкм	
			длина	ширина	длина	ширина
100	однолетний	25.07	644±6	340 ± 5	2100 ± 7	1000±5
1ш	»	25.07	643 ± 5	339 ± 1	1800 ± 11	960 ± 5
808*	»	25.08	550 ± 5	340 ± 7	1100 ± 7	960 ± 7
810*	»	25.08	527 ± 11	286 ± 2	1200 ± 5	960 ± 7
476	двухлетний	9.06	650 ± 5	345±4	3100 ± 11	2215 ± 12
492	»	9.06	712±6	392 ± 3	3075 ± 11	2110± 10

* По данным Третьяковой [3].

архегониев и яйцеклетки. Однако ускоренное половое развитие у "аномальных" деревьев остается нереализованным, из-за отсутствия сингамии. Формируются беззародышевые семена с развитым эндоспермом. Акселерация развития эмбриональных структур сопровождается усилением метаболизма тканей семяпочек. Доказательством последнего являются результаты физиолого-биохимического изучения семяпочек "аномальных" особей: усиление биосинтеза фитогормонов, повышение уровня азотно-углеводного и аминокислотного обмена, а также изменение в составе низкомолекулярных углеводов [2].

Изменение метаболической активности тканей семяпочки, и особенно повышение концентрации фитогормонов, отражается на состоянии гаметофитов. Половой процесс нарушается и ядра неоплодотворенных яйцеклеток "аномальных" особей делятся в гаплоидном состоянии. Деление ядра яйцеклетки без слияния с мужской гаметой свидетельствует об исключительно высокой активности яйцеклетки "аномальных" деревьев сосны сибирской, которая не нуждается в стимулирующем воздействии акта оплодотворения. Это характерно для большинства покрытосеменных растений, размножающихся апомиктическим путем.

Не исключено, что весь метаболизм побегов "аномальных" особей сосны сибирской направлен на их усиленную женскую сексуализацию. Внешнее строение женских побегов, несущих однолетние шишки на кончиках ветвей, заложение и развитие брахибластов в части побегов, прилегающих к женским шишкам, ускоренное формирование мегастробилов и, наконец, акселерация эмбрионального процесса и деление ядра яйцеклетки в гаплоидном состоянии - все это свидетельствует о напряженности метаболизма, направленного на женскую сексуализацию "аномальных" деревьев сосны сибирской. Следствием напряженности метаболизма побегов у аномальных форм является формирование более длинной хвои по сравнению с типичными формами [8-11].

Рассматривая причины появления "аномальных" форм у сосны сибирской, нельзя не обратить внимание на ряд отличий в прохождении эмбрионального процесса у данного вида по сравнению с другими соснами [12]. Прежде всего, эти отличия связаны с акселерацией развития эмбриологических структур у данного вида. Первое из них проявляется в период формирования женского гаметофита при опылении семяпочек. В этот период женский гаметофит у сосны сибирской находится в свободно-ядерной стадии развития, в то время как у других сосен эта стадия формирующегося женского гаметофита осуществляется только после опыления. Второе отличие связано с акселерацией развития мужского гаметофита. Мужской гаметофит сосны сибирской в год опыления развивается до 3-клеточной структуры (т.е. проходит четыре митоза из пяти), в то время как у других сосен развитие мужского гаметофита идет до 2-клеточной структуры [12]. Таким образом, семяпочки сосны сибирской отличаются от семяпочек других сосен признаками продвинутой стадии развития. Об этом же свидетельствует и появление форм-акселератов у сосны сибирской, у которой эмбриональное развитие осуществляется за один вегетационный период (вместо двух). Наконец, факты деления ядра яйцеклетки в гаплоидном состоянии, свидетельствуют о том, что семяпочка сосны сибирской может развиваться по пути апомиксиса, на что указывала Минина [2]. Следует обратить внимание и на то, что "аномальные" формы-акселераты редко, но систематически встречаются в древостоях Западного Саяна. Не исключено, что появление таких форм у сосны сибирской может быть связано с процессом видообразования.

В целом, "аномальные" формы сосны сибирской с ускоренным циклом развития женских шишек являются ценным материалом не только для биологических и генетико-селекционных исследований по изучению закономерностей семенного размножения, но и представляют большой ин-

терес для изучения эволюционного процесса у хвойных.

Проведенные исследования посвящены светлой памяти известного русского ученого-физиолога древесных растений, Е.Г. Мининой, которой в 2003 г. исполнилось бы 100 лет. Авторы благодарны судьбе, подарившей общение с этим замечательным человеком, чьи научные идеи легли в основу объяснения природы уникальных форм сосны сибирской с однолетним циклом развития женских шишек.

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (грант № 02-04-48168).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Ирошников А.И.* Изменчивость некоторых морфологических признаков и эколого-физиологических свойств кедров сибирского // Изменчивость древесных растений Сибири / Под ред. Мининой Е.Г., Ирошников А.И. Красноярск: Изд-во СО АН СССР, 1974. С. 77-103.
2. *Минина Е.Г., Ларионова Н.А.* Морфогенез и проявление пола у хвойных. М.: Наука, 1979. 215 с.
3. *Третьякова И.Н.* Эмбриология хвойных: физиологические аспекты. Новосибирск: Наука, 1990. 157 с.
4. *Минина Е.Г., Третьякова И.Н.* Геотропизм и пол у хвойных. Новосибирск: Наука, 1983. 200 с.
5. *Паушева З.П.* Практикум по цитологии растений. М.: Колос, 1980. 340 с.
6. *Иванов В.Б.* Активные красители в биологии. М.: Наука, 1982. 214 с.
7. *Murashige T., Skoog F.* A Revised Medium for Rapid Growth and Bioassays with Tobacco Tissue Cultures // *Physiol. Plant.* 1962. V. 15. P. 473-497.
8. *Некрасова Т.П.* Биологические основы семеношения кедров сибирского. Новосибирск: Наука, 1972. 272 с.
9. *Воробьев В.Н., Воробьева Н.А., Горошкевич С.И.* Рост и пол кедров сибирского. Новосибирск: Наука, 1989. 168 с.
10. *Горошкевич С.Н.* Влияние погодных условий на органогенез и рост мужских и женских побегов кедров сибирского в условиях средней подзоны тайги // Проблемы кедров: Экология кедровых лесов / Под ред. Воробьева В.Н. и др. Томск: Томский НЦ СО АН СССР, 1992. № 5. С. 19-27.
11. *Кузнецова Г.В.* Особенности роста и развития кедровых сосен на лесосеменных объектах Средней Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск: ИЛ СО РАН, 2001. 25 с.
12. *Третьякова И.Н.* Об эволюции гаметофита в семействе Pinaceae // Общебиологические аспекты филогении растений (Материалы конф.). М.: Наука, 1991. С. 103-105.