

ОРИГИНАЛЬНЫЕ
СТАТЬИ

УДК 582.477.6:581.3

**МОРФОГЕНЕЗ И ФЕНОРИТМИКА ЖЕНСКИХ
РЕПРОДУКТИВНЫХ СТРУКТУР МОЖЖЕВЕЛЬНИКА
ОБЫКНОВЕННОГО В СЕВЕРНОЙ ТАЙГЕ***

© 2013 г. М. В. Сурсо

*Институт экологических проблем Севера УрО РАН
163000 г. Архангельск, наб. Северной Двины, 23
E-mail: surso@iepn.ru*

Поступила в редакцию 19.07.2011 г.

По результатам светомикроскопических исследований постоянных микротомных препаратов описаны процессы морфогенеза женских репродуктивных структур можжевельника: формирование мегаспорангия, макроспорогенез, макрогаметофитогенез, формирование архегониальных комплексов, эмбриогенез. Дано описание морфогенеза наружных покровов семязачатков и формирования паренхимы “шишкоягоды”. Показано, что в условиях северной тайги примордии макростробилов однозначно можно идентифицировать уже в середине июня, вскоре после “цветения”. Формирование спорогенных тканей начинается в год заложения репродуктивных органов и завершается в год опыления, перед началом мейоза макроспороцитов. Приведено описание механизма опыления у можжевельника. Оплодотворение происходит на второй год, спустя примерно 45 дней после опыления. Полная морфологическая дифференциация эмбриона завершается на третий год, в начале июля, когда “шишкоягоды” все еще остаются зелеными. Приведены данные по микрофенологии женского репродуктивного цикла можжевельника обыкновенного в северной тайге. Наиболее динамично развитие женских репродуктивных структур можжевельника протекает в семязачатках второго года развития.

Можжевельник, макростробил, семязачаток, интегумент, нуцеллус, макроспора, нуцеллярный тапетум, нуклеарный гаметофит, клеточный гаметофит, архегоний, эмбриогенез.

Знание особенностей репродуктивной биологии вида необходимо для селекционной практики, в семеноведении, при интродукции. В этом смысле можжевельник обыкновенный, произрастающий на Европейском Севере, изучен недостаточно полно. Эмбриология и репродуктивные структуры у видов семейства Cupressaceae фрагментарно описываются в ряде обзоров [4, 5, 13, 14, 21 и др.]. Морфогенезу репродуктивных структур рода *Juniperus* в отечественной литературе посвящено лишь несколько статей [1, 2, 8 и др.]. Ультраструктура архегониальных комплексов можжевельника обыкновенного исследована В.В. Трениным [12]. Общее описание механизмов опыления у видов семейства Cupressaceae дано в ряде обзоров [16, 18]. Закономерности опыления в семействе Cupressaceae, в том числе и для рода

Juniperus освещались в ряде работ [9, 10, 15, 17 и др.]. Микрофенология репродуктивного цикла можжевельника обыкновенного до настоящего времени остается недостаточно изученной.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исходный материал для анализа собран в северотаежных популяциях можжевельника (север Архангельской области) в период с 1992 по 2010 гг. Опытные участки представляли собой места компактного произрастания можжевельников по опушкам (Ижемское и Беломорское лесничества Архангельского лесхоза) и в редкостойных лиственничниках (Кепинское лесничество Архангельского лесхоза). Условия освещенности и характер размещения растений благоприятствовали формированию крон и заложению достаточного числа генеративных органов, а также успешности опыления семязачатков. Женские генеративные

* Исследования выполнены при поддержке РФФИ, проект № 09-04-00371-а.

органы можжевельника темпорально фиксировались в растворе Карнуа или в уксусном спирте. Периодичность фиксаций определялась стадией развития репродуктивных структур. При изготовлении постоянных микротомных препаратов осуществлялась общепринятая последовательность процедур [6]. Микротомные срезы толщиной 8–10 мкм окрашивали ацетожелезным гематоксилином по методу Гейденгайна, метиловым зеленым – пиронином G или галлоцианином [3, 7]. При необходимости окрашенные срезы дифференцировались, после чего заключались в канадский бальзам. Просмотр и фотографирование изображений выполняли при помощи лабораторного микроскопа AxioScope A1 в комплекте с цифровой фотокамерой Canon G10. Редактирование изображений производили при помощи лицензионной программы AxioVision LE Release 4.8.1.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

У можжевельника обыкновенного примордии макростробилов закладываются в начале вегетационного периода в пазухах 3-членных мутовок хвои на побегах 2-го года жизни. Дифференциация морфологических структур макростробила начинается с его нижней части. По наблюдениям Е.С. Александровского [2] у можжевельника обыкновенного, интродуцированного в Средней Азии, зачатки макростробилов в год их заложения остаются совершенно недифференцированными. Появление зачатков семяпочек у этого вида было отмечено им здесь лишь в конце февраля следующего года, а дифференцированные на интегумент и нуцеллус семяпочки наблюдались в конце марта, уже во время “цветения”. В условиях северной тайги к концу июня – началу июля почти весь объем вновь заложившихся макростробилов занимают видоизмененные чешуевидные листья, имеющие характерное строение: снаружи они покрыты двумя рядами мелких клеток с оптически плотной цитоплазмой (эпидермис и субэпидермальный слой). Почти весь внутренний объем этих чешуевидных листьев (особенно в их нижней, утолщенной части) занят крупными тонкостенными отмершими клетками, заполненными воздухом. Морфологическая дифференциация макростробила в это время протекает очень быстро. Уже к моменту формирования чешуевидных листьев стробила на внутренней стороне семенной чешуи, в ее нижней части, в результате трансформации одной или нескольких клеток наружного покрова или субэпидермальных слоев макроспорофилла в клетки первичного археспория и их митозов появляются меристематический бугорок (будущий ну-

целлус) и кольцообразный валик в его основании (зачаточный интегумент). Дифференциация этих зачаточных тканей приводит к образованию ортотропных крассинуцеллярных семяпочек, состоящих из нуцеллуса (собственно мегаспорангия) и интегумента (покровной ткани). В условиях северной тайги семяпочки можжевельника дифференцированы на нуцеллус и интегумент уже к концу июня. Семенные чешуи с семезачатками располагаются в самой верхней части стробила. К концу первого вегетационного периода макростробил почти полностью скрыт под чешуевидными листьями, из-под которых виднеются лишь кончики интегументов семяпочек (рис. 1, а).

Микропилярные каналы семяпочек остаются открытыми на зиму. В северной подзоне тайги уже к концу июня – началу июля в семяпочках можжевельника первого года развития начинается формирование спорогенных тканей. В халазальной части нуцеллуса обособляются несколько клеток (будущие материнские клетки макроспор), вокруг которых начинает формироваться комплекс из нескольких концентрических слоев клеток, которые, как и сами центральные клетки, морфологически почти не отличаются от других клеток мегаспорангия.

В самом начале следующего вегетационного периода (в условиях северной тайги – обычно в первых числах июня) происходит окончательная дифференциация нуцеллярного тапетума (губчатой ткани, состоящей из 2–3 концентрических слоев клеток) и его соматизация, завершается обособление материнских клеток макроспор (рис. 1, б). Интегумент срастается с нуцеллусом лишь на 1/4, в его базальной части. К этому времени интегумент еще не дифференцирован и состоит из 4–6 рядов клеток. Семенные чешуи макростробила начинают разрастаться еще до опыления семяпочек, однако формирование “шишкоягоды” завершается после опыления. В период рецептации микропилярные каналы семяпочек открыты, и кончики интегументов находятся чуть выше кончиков семенных чешуй макростробила. Позднее кончики семенных чешуй трансформируются в стигматы “шишкоягоды”. В условиях северной тайги мейоз материнских клеток макроспор в мегаспорангии можжевельника обычно происходит сразу после опыления (начало – середина второй декады июня). В результате редукционного деления каждого из макроспороцитов в мегаспорангии образуются комплексы из линейных тетрад (чаще триад) макроспор (рис. 1, в), из которых лишь одна, обычно ближе других расположенная к халазе, является функциональной, остальные дегенерируют. Продукты их распада служат, по-види-

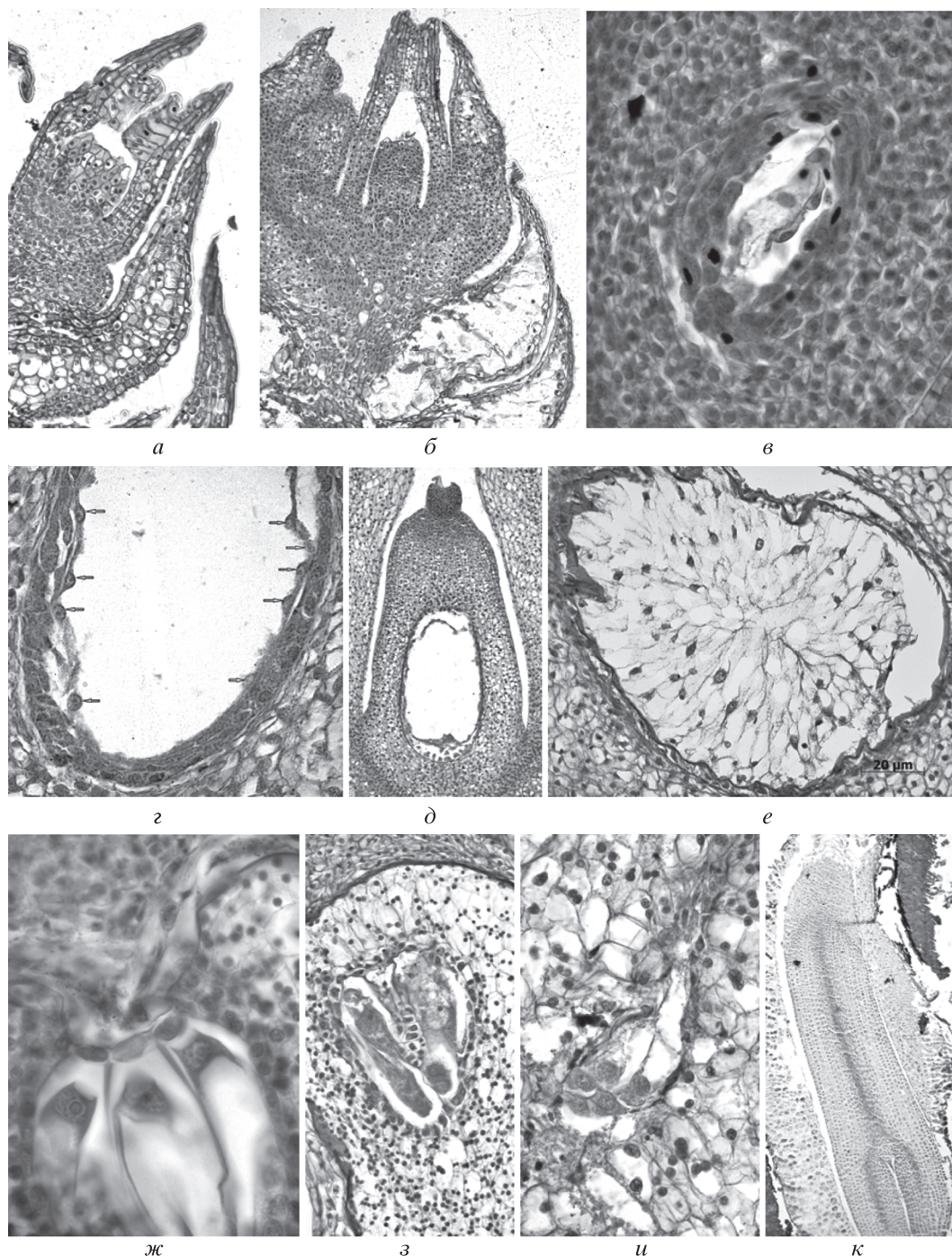


Рис. 1. Гистогенез женских репродуктивных структур и эмбриогенез можжевельника обыкновенного
a – семезачаток в год заложения, *б* – гистологические структуры семезачатка перед опылением, *в* – триада макроспор,
г – начало парietальной ориентации свободных ядер (показаны стрелками) нуклеарного гаметофита, *д* – вполне сформировавшийся нуклеарный гаметофит, *е* – альвеолизация женского гаметофита, *жс* – архегониальный комплекс, объединенный общей обкладкой, *з* – начало проэмбриогенеза, *и* – начало раннего эмбриогенеза, *к* – дифференцированный эмбрион
a – первый год развития, *б-и* – второй год развития, *к* – третий год развития

мому, питательной средой для формирующегося ценоцита на начальной стадии его развития. Первый митоз функциональной макроспоры является началом формирования женского гаметофита (рис. 1, *г*). Деление свободных ядер ценоцита про-

текает синхронно, по крайней мере, на начальных этапах. Постепенно эти ядра оттесняются в узкий пристенный слой цитоплазмы мегагаметофита, всю центральную часть которого занимает крупная вакуоль (рис. 1, *д*). К этому времени верхуш-

ка нуцеллуса приобретает характерное строение: довольно массивное плоско-выпуклое утолщение (так называемая пыльцевая подушка), состоящее из мелких, интенсивно окрашивающихся на препаратах клеток.

С формированием нуклеарного гаметофита связано начало характерных метаморфозов тканей семезачатков и стробилов, прежде всего, дифференциация интегумента, интенсивное увеличение объема макростробила (рост “шишкоягоды”), лизис нуцеллярного тапетума и начало формирования спородермы. Паренхима “шишкоягоды” формируется по схизогенному типу: приобретает ячеистое строение и состоит из изодиаметрических клеток с многочисленными межклеточными пустотами. В периферийных слоях паренхимы сросшихся мегаспорофиллов “шишкоягоды” образуются немногочисленные, но довольно крупные лизигенные полости, заполненные матриксом.

Опыление у можжевельника, как и у всех хвойных, происходит стохастически. Пыльца улавливается липкой поверхностью эксудационной жидкости, капля которой в период рецептации пульсирует на кончиках стигматов интегументов. Эта жидкость секретируется клетками мегаспорангия но, возможно, также интегумента и мегagamетофита [18], и служит не только для улавливания пыльцы, но и для транслокации пыльцевых зерен через микропиллярный канал к нуцеллусу семязпочки (рис. 2, а).

Можжевельник обыкновенный является облигатным двудомным видом. Пожалуй, только О. Ренне [19] лишь однажды обнаружил гермафродитные стробилы у можжевельника обыкновенного, но более такого никто не отмечал [22]. Таким образом, опыление у можжевельника осуществляется исключительно по ксеногамному типу. Успешность опыления обусловлена динамикой плотности пыльцевого облачка и метеоусловиями в период рецептации. По нашим многолетним наблюдениям [11], пыление у можжевельника в условиях северной тайги чаще всего происходит во второй декаде июня. Суммарное количество пыльцы в воздухе за весь период пыления может очень сильно варьировать. Однако временной отрезок высокой концентрации пыльцы в воздухе (массовое пыление) всегда очень короткий: в наших опытах более 80% всего количества пыльцы улавливалось в течение 2 ч, более 90% – в течение 3–4 ч, и около 99% – в течение 6 ч. Весь период пыления можжевельника, в зависимости от погодных условий, может составлять от 2–3 суток до 1–1.5 недель, однако концентрации его пыльцы в воздухе, за исключением очень короткого про-

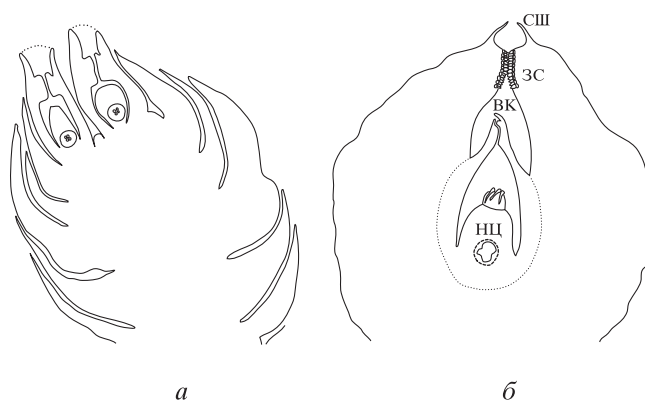


Рис. 2. Механизм опыления у *Juniperus communis* Продольный разрез женской шишки: а – в период “цветения”, б – вскоре после опыления (сш – стигматы “шишкоягоды”, зс – зубчатая сшивка, вк – вентиляционная камера, нц – нуцеллус). Контурные изображения воспроизведены по микрофотографиям постоянных микротомных препаратов женских шишек можжевельника

межутка массового пыления, приходящегося на ранние послеполуденные часы, остаются крайне низкими. Таким образом, неблагоприятные метеоусловия в период массового пыления могут снизить эффективность опыления. В этом случае развитие неопыленных семезачатков у можжевельника протекает по деструктивному типу, еще до формирования полноценного нуклеарного гаметофита. Некрозы в семезачатках начинаются с тканей мегagamетофита, затем деградируют и ткани мегаспорангия. Покровные ткани семезачатков далее не развиваются, и в значительной степени разрушаются. Таким образом, отсутствие опыления у можжевельника чаще всего приводит к снижению общего числа семян в “шишкоягодах” (с трех до двух, реже одного). Аналогичные картины наблюдал Е.С. Александровский [1] при межвидовых скрещиваниях арчи.

Вскоре после опыления верхушки мегаспорофиллов срастаются краями внутренних поверхностей (рис. 2, б). Наружные покровы “шишкоягоды” к этому времени состоят из двух слоев клеток: эпидермального и субэпидермального. Верхушки семенных чешуй срастаются за счет плотной “сшивки” зубчиков (выростов) клеток эпидермиса таким образом, что каждый такой зубчик одного мегаспорофилла входит в выемку эпидермиса смежного мегаспорофилла. При этом ядро каждой такой клетки переходит в кончик зубчика. Чуть позже происходит и смыкание микропиллярного канала семязпочки за счет поперечно вытянутых (поперек оси канала) клеток поверхностных слоев интегумента. Эти клетки образуют в нижней части канала друг против друга два полусферовидных выроста, смыкающих микропиле.

Стигматы “шишкоягоды” засыхают, их кончики обламываются и опадают.

Вскоре же после опыления начинается и дифференциация интегумента семяпочки. Через 7–10 дней после опыления интегумент слабо дифференцирован на три слоя: наружный – экзотесту (саркотесту), состоящую из 2 рядов мелких клеток, внутренний – эндотесту (паренхотесту), состоящую из 8–10 рядов тонкостенных плитчатых продольно удлинённых клеток, и средний – мезотесту (склеротесту), состоящую из 6–8 рядов более интенсивно окрашенных живых толстостенных клеток. В последующем внутренний (эндотеста) и, особенно, наружный (саркотеста) слои интегумента в значительной степени разрушаются, а из среднего слоя (склеротесты) в результате утолщения и отвердевания клеточных стенок и отмирания протоплазмы в основном и формируется необыкновенно твердая, каменная семенная кожура. Формирование нуклеарного гаметофита у можжевельника в условиях северной тайги заканчивается к концу июня – началу июля. К этому времени он уже занимает значительную (не менее 2/3) часть объема мегаспорангия (рис. 1, д).

Процесс формирования клеточных стенок в женском гаметофите протекает от его периферии к центру по альвеолярному типу (рис. 1, е). Инициали архегониев появляются еще в период формирования клеточного гаметофита, в его апикальной части. В дальнейшем они трансформируются в архегониальные комплексы, состоящие обычно из 4–7 архегониев (рис. 1, ж), объединённых общей выстилающей тканью. Инициальная клетка каждого из формирующихся архегониев делится периклинально, образуя крупную нижнюю оогенную клетку и маленькую верхнюю шейковую клетку, формирующую впоследствии шейку архегония, состоящую из 1–2 рядов клеток. Вакулизация архегониев достигается к середине июля, а уже в конце июля происходит оплодотворение. Таким образом, оплодотворение у можжевельника происходит в тот же год, спустя примерно 45 дней после опыления. Сразу после оплодотворения зигота перемещается в нижнюю часть архегония и незамедлительно приступает к свободной ядерным делениям. Морфологическая дифференциация структур семяпочки и “шишкоягоды” в это время протекает весьма динамично. К зимнему покою вновь формирующийся спорофит переходит в середине стадии раннего эмбриогенеза, когда не дифференцированные еще зародыши шаровидной формы начинают проталкиваться вторичными суспензорами в ткань заростка. Семяпочки и “шишкоягоды” можжевельника к этому времени уже почти достигают своих максимальных размеров.

В начале третьего вегетационного периода вновь возобновляется развитие эмбриональных структур, связанное сначала с общим увеличением клеточного объема эмбриона, а затем с морфологической дифференциацией его тканей. Полная морфологическая дифференциация эмбриона у можжевельника в условиях северной тайги завершается уже к середине первой декады июля (рис. 1, к), когда “шишкоягоды” все еще остаются зелеными. В зрелом зародыше различаются зародышевый корешок с остатками вторичного суспензора и архегониев, гипокотиль, два зародышевых листочка (“семядоли”) и плюмула. Хорошо развитые зародыши занимают почти весь объем коррозионной полости эндосперма. Сам эндосперм прикрыт пленкой засохшего нуцеллуса, более толстой в микропиллярной части.

Нарушения в эмбриогенезе (особенно в проэмбриогенезе и раннем эмбриогенезе) могут приводить к гибели эмбриональных инициалей и эмбрионов на ранних стадиях развития. В этих случаях формирование мегagamетофитов (эндоспермов) также протекает деструктивно и приводит к образованию так называемых “пустых” семян, внешне не отличимых от нормально развитых – семян, имеющих хорошо развитую семенную кожуру, но с полностью деградировавшими мягкими тканями. Число пустых семян в общей структуре урожая у можжевельника в границах популяции имеет средний уровень индивидуальной изменчивости (коэффициент вариации обычно не превышает 20–30%). В значительно большей мере этот признак подвержен климатической географической изменчивости. С продвижением на север доля пустых семян закономерно снижается. Так, по нашим данным, число выполненных семян у можжевельника, произрастающего в тундре, лесотундре и северной тайге составляет, в среднем, 60–70%, в Восточных Карпатах – 20–30%, на Северном Кавказе (в Приэльбрусье) – около 5%, на Пиренеях – 1–3%.

По результатам рентгенографического анализа семян (всего для этих целей было проанализировано 1540 экз.) в северотаежных популяциях можжевельника наблюдается довольно высокий уровень полиэмбрионии. В среднем, число семян с двумя (крайне редко – более) зародышами у можжевельника здесь составляет 3.9%. Для сравнения, уровень полиэмбрионии в северотаежных популяциях сосны, по нашим данным, составляет, в среднем, 1.4%, ели – 1.6%, лиственницы – 0.7%. Все выявленные случаи полиэмбрионии у можжевельника относятся к простой (полизиготической) полиэмбрионии.

Феноритмика развития женских репродуктивных структур и эмбриогенеза можжевельника обыкновенного в северной тайге

Год развития семяпочки	Фаза (стадия)	Сумма эффективных температур, град	Процент от средне-многолетних значений
1	Начало обособления и дифференциации спорогенных тканей в мегаспорангии	430	27
2	Завершение дифференциации спорогенных тканей на комплексы макроспороцитов и нуцеллярный тапетум	243	15
	Мейоз в макроспороцитах, образование комплексов тетрад (триад)	288	18
	Формирование нуклеарного гаметофита	300–459	19–29
	Альвеолизация нуклеарного гаметофита, начало формирования клеточного гаметофита и появление инициалей архегониев	577–684	36–43
	Формирование архегониальных комплексов	715–885	45–55
	Оплодотворение и проэмбриогенез	900–960	56–60
	Начало раннего эмбриогенеза – недифференцированные эмбрионы шаровидной формы	960–1278	60–80
3	Начало морфологической дифференциации эмбриона (поздний эмбриогенез)	376	24
	Морфологически дифференцированный эмбрион	577	36

При интродукции и для семенного дела важно знание особенностей микрофенологии репродуктивных циклов растений. Р. Сарвас [20], изучавший динамику годичных циклов развития в репродуктивной сфере хвойных в Финляндии, предположил, что вся их фенологическая ритмика адаптирована к местным климатическим условиям, прежде всего, к среднемноголетним температурам воздуха. Общепринятым критерием физиологически активного тепла является сумма эффективных температур, выражаемая в градусоднях. Пороговой считается среднесуточная температура воздуха с минимальным значением +5 °С. Наступление той или иной фенофазы у данного вида в конкретной местности обусловлено суммой накопленного физиологически активного тепла, то есть суммой эффективных температур. Несмотря на очевидную односторонность, этот критерий принимается большинством исследователей. В таблице приводится феноритмика развития женских репродуктивных структур можжевельника в условиях северной тайги.

Следует отметить, что приведенные данные имеют усредненные значения, полученные на основе многолетних наблюдений. Разница в сроках прохождения той или иной микрофенофазы даже на относительно небольшой территории (в границах лесхоза) на разных участках может достигать 3–5 дней в зависимости от условий освещенности, прогреваемости почвы и других экологиче-

ских факторов. Кроме того, сроки наступления и продолжительность каждой из микрофенофаз зависят от индивидуальных особенностей женских особей и от локализации генеративных органов в кронах растений. Наиболее динамично развитие женских репродуктивных структур можжевельника протекает в семяпочках второго года развития. Наиболее продолжительными по времени являются стадия (фаза) формирования нуклеарного гаметофита в семяпочках второго года развития (в среднем она составляет 17 дней) и стадия (фаза) позднего эмбриогенеза в семяпочках третьего года развития (около 30 дней). Продолжительность стадии раннего эмбриогенеза, с учетом зимнего покоя, составляет около 11 месяцев.

Заключение. Репродуктивный цикл можжевельника обыкновенного в северной тайге составляет три года. Зачатки макростробилов можно однозначно идентифицировать уже в середине июня, а в конце июня – начале июля в семяпочках первого года развития начинается формирование спорогенных тканей, которое завершается в год опыления, непосредственно перед началом мейоза макроспороцитов. Наиболее динамично развитие женских репродуктивных структур можжевельника протекает в семяпочках второго года развития. Оплодотворение происходит в конце июля, примерно через 45 дней после опыления. К зимнему покою семяпочки второго года переходят на стадии раннего эмбриогенеза. Полная

морфологическая дифференциация эмбриона наблюдается в семязпочках третьего года развития уже в начале июля, когда “шишкоягоды” все еще остаются зелеными.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Александровский Е.С. Причины стерильности шишкоягод арчи (видов *Juniperus*) при межвидовых скрещиваниях // Ботан. журн. 1966. Т. 51. № 9. С. 1319–1320.
2. Александровский Е.С. Развитие семязпочек и микроспорогенез у видов *Juniperus* // Ботан. журн. 1971. Т. 56. № 2. С. 193–201.
3. Дженсен У. Ботаническая гистохимия/ Пер. с англ. Н.В. Цингер. М.: Мир, 1965. 380 с.
4. Козубов Г.М. Биология плодоношения хвойных на Севере. Л.: Наука, 1974. 135 с.
5. Козубов Г.М., Тренин В.В., Тихова М.А., Кондратьева В.П. Репродуктивные структуры голосеменных (сравнительное описание). Л.: Наука, 1982. 104 с.
6. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. М.: Колос, 1970. 255 с.
7. Пирс Э. Гистохимия/ Пер. с англ. Н.В. Абросимова, А.А. Баева, Ю.М. Васильева, Т.В. Венкстерн, Н.Т. Райхлина, Р.И. Татарская. М.: ИЛ, 1962. 964 с.
8. Рубаник В.Г., Жеронкина Т.А. Развитие шишек *Juniperus virginiana* L. и *J. communis* L. в Алма-Ате // Ботан. журн. 1969. Т. 54. № 3. С. 464–470.
9. Ругузов И.А., Склонная Л.У., Чеботарь А.А. Об опылительной капле у хвойных // Ботан. журн. 1992. Т. 77. № 12. С. 40–52.
10. Ругузова А.И. Морфо-физиологические особенности формирования пыльцевых зерен и опыления у некоторых видов сем. Cupressaceae // Ботан. журн. 2004. Т. 87. № 7. С. 1111–1121.
11. Сурсо М.В. Пыльцевой режим в хвойных насаждениях Севера // Лесной вестник. 2009. № 3 (66). С. 33–38.
12. Тренин В.В. Ультраструктура архегониального комплекса можжевельника // Гаметогенез, оплодотворение и эмбриогенез семенных растений, папоротников и мхов: Тез. докл. IX Всесоюз. совещ. по эмбриологии растений, Кишинев, 1–2 декабря 1986 года. Кишинев: Штиинца, 1986. С. 29–30.
13. Тренин В.В. Введение в цитоэмбриологию хвойных. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1988. 152 с.
14. Chamberlain C.J. Gymnosperms: structure and evolution. Chicago: Chicago University Press, 1935. 484 p.
15. Colangeli A.M., Owens J.N. The relationship between time of pollination, pollination efficiency and cone size in western redcedar (*Thuja plicata*) // Can. J. For. Res. 1990. Vol. 69. P. 439–443.
16. Doyle J. Developmental lines in pollination mechanisms in the *Coniferales* // Sci. Proc. 1945. Vol. 24. № 5. P. 43–62.
17. Owens J.N., Simpson S., Molder M. The pollination mechanism in yellow cypress (*Chamaecyparis nootkatensis*) // Can. J. For. Res. 1980. Vol. 10. P. 564–572.
18. Owens J.N., Takaso T., Runions C.J. Pollination in conifers // Trends Plant Sci. 1998. Vol. 3. P. 479–485.
19. Renner O. Ueber Zwitterblüten bei *Juniperus communis* // Flora. 1905. Vol. 93. S. 297–300.
20. Sarvas R. Investigations on the annual cycle of development of forest trees. Active period // Commun. Inst. For. Fenn. 1973. Vol. 76. № 3. P. 1–110.
21. Singh H. Embryology of *Gymnosperms*. Berlin-Stuttgart: Gebruder Borntraeger, 1978. 304 p.
22. Thomas P.A., El-Barghathi M., Polwart A. Biological flora of the British Isles: *Juniperus communis* L. // J. Ecol. 2007. Vol. 95. P. 1404–1440.

Morphogenesis and Phenological Rhythms of Female Reproductive Structures in Common Juniper in the Northern Taiga Subzone

M. V. Surso

Processes of morphogenesis (formation of megasporangium, macrosporogenesis, macrogametophytogenesis, formation of archegonial complexes, and embryogenesis) in female reproductive structures of common juniper (*Juniperus communis*) were described using light microscopic investigations of permanent microtomed preparations. The morphogenesis of outer coverings of seed germs and the formation of the galberry parenchyma are described. In the northern taiga, macrostrobile primordia were shown to be identified even in mid-June, soon after “flowering”. The formation of sporogenous tissues begins in the year of forming reproductive organs and ends in the year of pollination before the meiosis of macrosporocytes. A pollination mechanism in juniper is described. Fertilization takes place on the second year in 45 days after the pollination. The complete morphological differentiation of embryo terminates on the third year, early in June, when galberries remain green. The data on microphenology of the female reproductive cycle in common juniper in the northern taiga are presented. The development of female reproductive structures in juniper is the most dynamic in ovules of the second year.

Juniperus communis, macrostrobile, ovule, integument, nucellus, macrospore, nucellar tapetum, nuclear gametophyte, cellular gametophyte, archegonium, embryogenesis.