

ФАКТОРЫ СНИЖЕНИЯ СЕМЕННОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ У ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

© 2020 г. И. И. Шамров^{1,2, *}

¹Российский государственный педагогический университет им. А.И. Герцена,
Санкт-Петербург, Россия

²Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия
*e-mail: ivan.shamrov@gmail.com

Поступила в редакцию 14.11.2019 г.

После доработки 10.12.2019 г.

Принята к публикации 12.12.2019 г.

На развитие репродуктивных структур влияют различные биогенные и абиогенные факторы. Они могут вызывать различные аномалии в микроспорогенезе и приводить к снижению фертильности пыльцы, участвующей в процессе опыления и оплодотворения. В многосемянных плодах часто обнаруживаются aberrantные семязачатки и семена, в которых выявляются различные морфогенетические отклонения: изменение морфологического типа семязачатка; нарушения пространственно-временной координации в развитии нуцеллуса, интегумента, халазы и фуникулуса; преждевременная дегенерация, отсутствие или образование дополнительных структур. Дегенерации могут подвергаться археспориальные клетки, мегаспороциты, мегаспоры и зародышевые мешки. В aberrantных семязачатках обнаружены нарушения в транспорте метаболитов. Для их выявления предложены экспресс-тесты. Нарушения в ходе развития семязачатка и семени могут быть вызваны различными факторами (морфогенетическими, генетическими, физиологическими, антропоэкологическими, экологическими) приводящими к снижению семенной продуктивности.

Ключевые слова: aberrantные семязачатки и семена, строение, развитие, нарушения, семенная продуктивность

DOI: 10.31857/S0033994620010057

Центральной проблемой современной эмбриологии растений остается изучение закономерностей дифференциации структур, обеспечивающих нормальное развитие зародыша и эндосперма. Одним из наименее исследованных аспектов этой проблемы является выявление морфогенетических и морфофизиологических корреляций.

Семязачаток и семя являются интегрированными динамическими системами, основные элементы которых определяют специфику развития зародыша и, в конечном счете, семенную репродукцию. Выявление закономерностей их морфогенеза и разработка теоретических основ семенного размножения становятся чрезвычайно актуальными для познания пластичности систем репродукции и являются залогом успешного применения нестандартных технологий в генетике, селекции и семеноводстве, при прогнозировании запасов ресурсных растений. Особенно это крайне важно в связи с практической необходимостью интродукции ряда растений в новые места обитания и выявлением причин, вызывающих нарушения в протекании репродуктивных процессов. На развитие репродуктивных структур влияют биогенные и абиогенные факторы [1]. Они могут вы-

зывать различные отклонения в прохождении эмбриональных процессов, аномалии в строении гамет, зародыша, эндосперма и способствовать появлению aberrantных (остановившихся в развитии) семян, снижающих реальную семенную продуктивность [2, 3]. Одна из причин – воздействие агрессивных факторов окружающей среды (соли тяжелых металлов, SO₂, NO₂, HF, O₃ и др.). Реакция растений на эти воздействия наиболее выражена в критические периоды онтогенеза. Анализ aberrantных семязачатков представляет особый интерес при оценке их фертильности и стерильности. По качеству образующихся семян можно производить отбор урожайных форм растений. Это особенно важно при отдаленной гибридизации, когда получение жизнеспособных гибридов бывает весьма затруднительным.

Нарушения в развитии мужских эмбриональных структур. Наиболее уязвимой стадией развития пыльника является мейоз и образование тетрад гаплоидных микроспор. Нарушения в микроспорогенезе приводят к снижению фертильности пыльцы. У *Kalanchoe nyikae* (Crassulaceae) в зрелом пыльнике наряду с нормальными обнаружены аномальные пыльцевые зерна, отличающиеся

по размерам и строению. Они, как правило, имеют меньшие размеры, часто деформированы, вегетативная клетка со скудной цитоплазмой, а генеративная клетка в них отсутствует либо имеет нехарактерную, подковообразную форму. Для них присуще атипичное расположение борозд. Исследование фертильности пыльцы показало, что на искусственной питательной среде большая часть пыльцевых зерен прорастает и образует пыльцевые трубки. Фертильность пыльцы составила $81.29 \pm 1.94\%$ [4].

При образовании тетрад микроспор у *Poa pratensis*, *P. chaixii* и *P. badensis* (Poaceae) аномалии проявляются в отставании и нерасхождении хромосом во время анафазы первого и второго делений мейоза, появлении Т-образных триад и тетрад вместо изобилатеральных тетрад микроспор. Кроме того, описан механизм отсутствия редукции при образовании микроспор у мятликов, который лежит в основе формирования нередуцированных пыльцевых зерен [5]. У *P. pratensis* во время мейоза, который происходит с нарушениями (в среднем 8.8% микроспороцитов), также обнаружено образование хромосомных мостов, что является причиной появления анеуплоидной пыльцы [6, 7]. Таким образом, в пыльниках у изученных видов *Poa* наряду с нормальными гаплоидными формируются анеуплоидные и диплоидные пыльцевые зерна, что снижает уровень фертильности пыльцы.

До сих пор обсуждается разнообразие типов тетрад микроспор и их взаимосвязь с формой микроспороцитов перед мейозом. В исследовании описано 6 типов тетрад: тетраэдральный (тетраэдрический), изобилатеральный, крестообразный, ромбический, Т-образный, линейный. Считается, что при симультанном типе (характерен преимущественно для двудольных) образуются только тетраэдральные тетрады, а при сукцессивном типе – все формы, кроме тетраэдральных [8]. Изучение различных видов из порядка Asparagales (однодольные) показало, что сукцессивный тип сопровождается большим разнообразием типов тетрад: у *Hosta* sp. образуются тетраэдрические и крестообразные, *Hypoxida mabeensis* – тетраэдрические, *Albuca elsonii* – Т-образные, а у *Moraea aristata* – тетраэдрические и неправильные (линейные, а также тетрады с наклонными перегородками). Изобилатеральные тетрады, которые чаще всего формируются у однодольных, не обнаружены. Сделано заключение, что округлые микроспороциты дают тетраэдральные и крестообразные тетрады, а удлинённые – неправильные тетрады, которые не обязательно становятся аномальными и исключаются из процессов воспроизведения [9].

Под действием различных стрессовых факторов (избыток или недостаток влаги почвы, крайне

высокая или слишком низкая температура окружающей среды) во время мейоза и цветения растений происходят структурные и физиологические нарушения, оказывающие сильное влияние на формирование гамет и последующее развитие зародыша и эндосперма [10–13]. При обработке лукович на стадии мейоза у *Hyacinthus orientalis* (Liliaceae) возникают нарушения в развитии тапетума, что приводит к образованию значительного числа стерильной пыльцы. Из микроспор, возникших в ходе микроспорогенеза, образуются структуры, похожие на зародышевые мешки. Проводились опыты по искусственному оплодотворению таких зародышевых мешков, при этом наблюдалось увеличение числа ядер [14]. Аномальные пыльцевые зерна, похожие по строению на зародышевые мешки, были обнаружены в конце периода массового цветения у *Ceratophyllum platyacanthum* из сем. Ceratophyllaceae [15]. При выявлении причин отсутствия семян у *Chrysanthemum morifolium* (Asteraceae) было обнаружено, что у одного культивара со вскрывающимися пыльниками (Qx-097) эндотеций с фиброзными утолщениями, а у другого культивара (Qx-007) пыльники не вскрываются, так как в эндотеции не формируются фиброзные утолщения. Кроме того, у последнего обнаружено длительное существование тапетума, при этом полностью сохраняются стомум и септа в теке, происходит увеличение размеров клеток пыльника, выявляется сильная гидратация и высокое содержание ионов K^+ , Ca^{2+} . У первого культивара тапетум рано разрушается, размеры клеток в пыльнике не увеличиваются, наблюдается их обезвоживание, потеря содержимого клеток и снижение указанных ионов [16]. Подобный факт был описан у растений с мужской цитоплазматической стерильностью (ЦМС). При длительном существовании тапетума у форм с ЦМС наблюдается абортирование пыльцы, клетки эндотеция не переходят к формированию фиброзных поясков, и пыльники не вскрываются [17].

У *Cerasus vulgaris* (Rosaceae) под воздействием водного стресса (особенно в случае водного дефицита) увеличивается частота нарушений в процессе мейоза и снижается качество пыльцы. Нарушения особенно выражены у сортов-гибридов [18]. Изучение хлебных злаков в период прохождения мейоза в пыльниках позволило выявить у растений критический период к недостатку или избытку воды в почве. Нарушения во время прохождения этого периода являются причиной череззерницы и пустоколосья, что приводит к резкому снижению урожая [10]. У риса под влиянием низкой температуры в течение длительного периода колошения выявляются изменения в структуре клеток тапетума и аномалии в процессе формирования микроспор [19].

Именно под действием низкой положительной температуры во время предобработки коло-

сьев у пшеницы происходят нарушения в прохождении мейоза и образования мужского гаметофита. При помещении пыльников в культуру *in vitro* возможно получение растений пшеницы из уклоняющихся от обычного хода развития микроспор. Большинство нормальных микроспор разрушаются, а из имеющихся в пыльнике естественных аномалий [20] возникают соматические односемядольные зародыши. Из таких аномалий особое значение приобретают ранние микроспоры (их число обычно не превышает 1%), характеризующиеся признаками меристематических клеток (крупное ядро в центре, большое число мелких вакуолей). Уклоняющиеся микроспоры подобно зиготе делятся на 2 равные или почти равные клетки. В дальнейшем в них идут многочисленные деления, при этом наблюдается либо прямой эмбриогенез, либо на стадии глобулярного зародыша происходит образование каллуса, и из его эпидермальных клеток возникают вторичные соматические зародыши [21].

Нарушения в развитии женских эмбриональных структур. В ходе развития семязачатков в некоторых из них возникают отклонения в форме, строении и функциях. Такие семязачатки дегенерируют полностью (создавая пространство в завязи для развития оставшихся семязачатков) либо сохраняются, трансформируясь в aberrantные семена, которые могут участвовать в процессах диссеминации. Структурные, а часто физиологические различия семян внутри плода, растения или вида (формы, разновидности) являются основой гетероспермии [1, 22, 23].

Аберрантные семязачатки характерны преимущественно для растений с многосемянными плодами. Время появления аномалий, их характер и степень выраженности являются таксоноспецифическими, при этом у разных видов растений деструкции подвержены различные структуры. В aberrantных семязачатках и семенах обнаруживаются, прежде всего, отклонения в развитии. При нарушении пространственно-временной координации аномальные семязачатки отличаются от фертильных меньшими размерами (*Oxalis magnifica*, Oxalidaceae [24]; *Saxifraga cernua*, Saxifragaceae [25]). Это может быть связано с остановкой роста зародышевого мешка в длину (*Prunus avium*, Rosaceae [26]), уменьшением размеров нуцеллуса и увеличением размеров интегументов, что приводит к изменению их соотношения (*Phytolacca americana*, Phytolaccaceae [27]).

Аберрантные семязачатки можно диагностировать по изменению морфологического типа (с анатропного семязачатка в норму — на ортотропный), наличию асимметричного интегумента, который не полностью окружает нуцеллус, а также по отсутствию микропиле или формированию слишком широкого микропиле (*Rhododendron nu-*

tallii, Ericaceae [28]). Абортирование семязачатков может вызываться разрастанием нуцеллуса и выходом его за пределы микропиле (*Saxegothea conspicua*, Rapateaceae [29]; *Rosa* sp., *Cerasus vulgaris*, Rosaceae [30]), дегенерацией фуникулуса (*Pistacia vera*, Anacardiaceae [31–33]) или халазы (*Persea americana*, Lauraceae [34]). В aberrantных семязачатках видов *Vaccinium* (Ericaceae) выявлена смена временных характеристик, запускающих дегенерацию нуцеллуса. В фертильных семязачатках этот процесс происходит на 2- или 4-ядерной стадии развития зародышевого мешка, тогда как в aberrantных — время дегенерации смещалось на 8-ядерную стадию и даже на период после опыления. По мнению ряда авторов [35], длительное сохранение нуцеллуса и сопутствующие процессы преждевременной деструкции интегумента ответственны за женскую стерильность у некоторых клонов *Vaccinium angustifolium*. У *V. myrtillus*, в отличие от *V. angustifolium*, в условиях промышленного загрязнения процессы дегенерации структур семязачатка смещены на самые ранние стадии (образование тетрад мегаспор), и в таких семязачатках формируется 2-слойный эндотелий вместо однослойного, а оболочки клеток гипостазы и интегументальной паренхимы лигнифицируются. Кроме того, в клетках экзотесты преждевременно накапливается слизь [36].

У *Saxifraga cernua* (Saxifragaceae) стерильные семязачатки отличаются от фертильных недоразвитием и дегенерацией нуцеллуса и интегументов, а также отсутствием сформированного микропиле [25]. В неоплодотворенных семязачатках *Daphne arbuscula* (Thymelaeaceae) первые признаки деструкции тканей и клеток обнаруживаются во внутреннем интегументе и нуцеллусе вблизи проводящего пучка, при этом отмечается преждевременная лигнификация клеточных оболочек гипостазы. Затем в этот процесс включаются клетки наружного интегумента, в котором имеется проводящий пучок, идущий из фуникулуса [37]. Очень часто aberrantные семязачатки и семена характеризуются процессами деструкции, начиная с ранних стадий развития. Дегенерации могут подвергаться мегаспороциты, мегаспоры и зародышевые мешки, при этом в последних выявлены нарушения синтеза крахмала в центральной клетке (*Medicago*, *Trifolium*, Fabaceae [38–43]).

Целый комплекс признаков-маркеров для идентификации аномальных семязачатков еще до оплодотворения был обнаружен у *Paeonia lactiflora* (Paeoniaceae): увеличение числа слоев и гипертрофия клеток интегументального тапетума и апикальной части внутреннего интегумента, преждевременная дегенерация нуцеллуса в микропиллярной и средней частях семязачатка, преждевременное накопление танинов в клетках наружной эпидермы наружного интегумента, иное строение клеток плацентарного obturatora. В не-

которых сохраняющихся зародышевых мешках таких семязачатков яйцеклетка и синергиды проявляют способность к апомиксису (партеногенез, синергидная апогаметия), при этом вхождение пыльцевых трубок в зародышевые мешки не обнаружено. Возникшие апомиктические зародыши до конца не развиваются и гибнут на ранних стадиях развития по мере деструкции тканей aberrантных семян [44].

Признаками, важными для диагностики aberrантных семязачатков, могут быть не только отклонения в их строении и развитии, но и специфика метаболизма в отдельных тканях. По мнению ряда авторов [45], только один фактор — характер транспорта метаболитов в семязачатке — лежит в основе стерилизации семязачатков. В aberrантных семязачатках еще до оплодотворения клетки халазы, интегументов, нуцеллуса и гипостазы приобретают мощные каллозные оболочки, что приводит к изменению путей транспорта веществ в семязачатке. Задержка лизиса клеток в апикальной части нуцеллуса препятствует проникновению пыльцевых трубок в зародышевый мешок видов семейств Brassicaceae, Fabaceae, Poaceae, Rosaceae, Solanaceae [38–43, 46, 47]. На основании проведенных исследований был предложен экспресс-тест для выявления таких семязачатков: свечение каллозы (Fabaceae, Solanaceae и др. [47]). В aberrантных семязачатках отложение каллозы начинается в халазальной области и обнаруживается затем в интегументе, нуцеллусе и вокруг зародышевого мешка. Данные по аккумуляции каллозы в aberrантных семязачатках, особенно в клетках гипостазы (в сочетании с преждевременной лигнификацией ее клеточных оболочек), свидетельствуют о том, что каллоза функционирует как молекулярный фильтр, препятствующий потоку веществ в зародышевый мешок [46, 47].

Однако исследования семязачатка перед оплодотворением у ряда видов не выявили наличие связи между свечением каллозы и стерильностью семязачатков. Флуоресценция каллозы была обнаружена в нуцеллусе *Oenothera hookeri* и *O. brevistylis* (Onagraceae), причем в местах интенсивных клеточных делений на ранних стадиях развития семязачатка. Кроме того, сильное свечение в халазе было обусловлено не каллозными, а лигнифицированными оболочками. Специфического свечения на каллозу не было обнаружено даже в стерильных семязачатках мутантного растения *O. brevistylis*. В семязачатках *Capsella bursa-pastoris* и *Sisymbrium loselii* (Brassicaceae) тест на каллозу был положительным лишь в микропилярной части, но это не было связано ни с подготовкой семязачатка к оплодотворению, ни со стерильностью. На основании гистохимического исследования были предложены реакции для диагностики фертильных и стерильных семязачатков:

реакции на пектиновые вещества, кислые полисахариды, кислую фосфатазу, липиды и ионы кальция в области микропиле перед оплодотворением [48–50].

Изучение передвижения уранина у *Prunus dulcis* (Rosaceae) после опыления показало, что проникновение этого красителя в abortивные семязачатки блокируется в области халазы, где оканчивается фуникулярный проводящий пучок и часть его ответвляется в наружный интегумент. В фертильных семязачатках уранин продолжает поступать во все ткани семязачатка [51].

Клетки эндотелия интегумента характеризуются признаками передаточных клеток, участвуя в переносе веществ в зародышевый мешок. Аномалии в его строении (увеличение числа слоев и гипертрофия клеток) связаны с нарушениями в метаболизме этой ткани. У ряда представителей рода *Datura* (Solanaceae) при несовместимых скрещиваниях происходит пролиферация клеток эндотелия, что в дальнейшем приводит к гибели гибридных зародышей и abortированию семян (соматопластическая стерильность). Обнаружено, что в разросшихся клетках эндотелия накапливаются вещества, являющиеся ингибиторами роста [52, 53].

Возможные факторы образования aberrантных семязачатков и семян. Анализ литературы свидетельствует о том, что аномалии в ходе развития семязачатка могут быть вызваны различными факторами: морфогенетическими, генетическими, физиологическими, антропоэкологическими, экологическими. Одна из причин связана с положением семязачатков в завязи. В этом случае оплодотворение первого семязачатка и начало развития семени в многосемянных плодах приводит, возможно, к перераспределению в поступлении питательных веществ. Как показало экспериментальное исследование поглощения C^{14} -сахарозы в условиях *in vitro* и влияния гормонов на соцветия *in vivo*, недоразвитие семян в нижней части плода (у *Pongamia pinnata* из сем. Fabaceae 2–3-семянный плод становится односемянным) связано с ингибирующим действием ростовых гормонов на растение после того, как произойдет оплодотворение верхних семязачатков [54]. У других представителей сем. Fabaceae abortированные семязачатки можно обнаружить в различных частях завязи: в базальной части [55], ближе к столбику [56] или на концах завязи [57]. Подобное, вероятно, имеет место и у других растений (например, у *Quercus gambelii*, Fagaceae [58, 59] и *Trapa natans*, Trapaaceae [60, 61]). Остановка в развитии зерновки сразу же после опыления может быть вызвана снижением поступления растворимых сахаров в завязь (*Zea mays*, Poaceae [62]). У пшеницы (сорт Capelle Desprez) под влиянием длительной высокой температуры и дефицита

влаги в почве во время цветения происходит снижение веса тысячи зерновок, что, по мнению авторов, обусловлено увеличением скорости накопления веществ в семени и уменьшением времени их аккумуляции. При этом снижается способность таких зерновок к прорастанию [63].

При изучении трех генотипов *Ulmus minor* (Ulmaceae), представляющих собой клоны из разных областей Испании, было выявлено, что в норме (генотип P-VV1) семена развиваются без отклонений и запасные вещества накапливаются в клетках зародыша [64]. У растений генотипов V-JR1 и M-SF1 обнаружены аномалии при формировании эндосперма, отсутствие запасных веществ в зародыше, что приводит к его гибели (у генотипа V-JR1 нарушения начинаются после стадии глобулярного зародыша, а у генотипа M-SF1 — после сердечковидной стадии), при этом в клетках эндосперма очень рано начинают откладываться ШИК-положительные гранулы.

Воспроизведение нового организма и размножение у растений, изменение соотношения аллометрических параметров их структур [65], а также репродуктивный успех в целом реализуются посредством эмбриональных процессов через системы скрещивания: аллогамии, автогамии. Высказано предположение, что эти различия сопряжены с определенными энергетическими затратами на опыление. Эти затраты на опыление одного цветка получили название “соотношение пыльцевых зерен и семязачатков” (англ. *pollen-ovule ratio* — *P/O*). Анализ 86 видов различных цветковых растений показал, что самое низкое значение *P/O* на один цветок (линейная зависимость) характерно для клейстогамных растений (4.7). Этот показатель увеличивается в направлении: облигатные автогамы (27.7) → факультативные автогамы (168.5) → факультативные аллогамы (796.6) → облигатные аллогамы (5859.2). В логарифмической зависимости значение показателя в этом ряду изменяется от 0.65 до 3.65 [66–68].

Определение коэффициента *P/O* становится необходимым элементом стратегии исследований в области репродуктивной биологии. В связи с выявлением факторов, обуславливающих низкую семенную продуктивность у тропических лиан *Combretum farinosum* и *C. fruticosum* (Combretaceae), было показано, что для этих растений характерна самонесовместимость. Они являются перекрестноопыляемыми, о чем свидетельствует высокое значение коэффициента *P/O* (4569.9). Независимо от активности опылителей степень аутокроссинга у них довольно низкая [69, 70]. У 6 тропических видов *Rhododendron* (Ericaceae), произрастающих в Южном Китае, семена при самоопылении не завязываются или их образуется очень мало. Для них характерны величины *P/O*, сравнимые с показателем *P/O* многих автогамных

растений. Число формирующихся семян лимитировано количеством пыльцы. В случае дополнительного искусственного опыления, когда число пыльцевых зерен (пыльца тетрадная и склеена висциновыми нитями) на семязачаток сильно возрастает, семена образуются, причем их больше всего у растений *R. simiarum* с наиболее высоким показателем *P/O* (1343). У видов с самым низким значением *P/O* (176 у *R. simsii* и 179 у *R. farrerae*) даже при перекрестном опылении величина реальной семенной продуктивности очень низкая. Эти виды отличаются самыми маленькими цветками и самым низким производством нектара [71].

В популяциях растений, особенно многолетних и опыляющихся исключительно перекрестно, накапливается “генетический груз” (рецессивные летальные мутации), что понижает общую жизнеспособность популяции. При конкуренции между семязачатками и плодами дегенерируют прежде всего семена с “вредными” мутациями, которые проявляются на ранних этапах онтогенеза [72]. Аномалии в развитии генеративных органов, в том числе и семязачатков, у некоторых видов рода *Medicago*, Fabaceae [39], а также *Paeonia majko* [73] и *P. lactiflora*, Paeoniaceae [44, 74] рассматриваются как результат гибридного происхождения этих растений.

О влиянии антэкологических факторов на образование aberrантных семязачатков свидетельствуют эксперименты с *Capsicum annuum* (Solanaeae). Оказалось, что при недостатке пыльцы во время цветения завязывается много плодов. Однако в них образуется значительное число abortивных семязачатков и семян. При дополнительном опылении число оплодотворенных семязачатков возрастает, но при этом происходит abortирование плодов, развивающихся вслед за первым [75].

Как уже было отмечено, наличие aberrантных семязачатков в завязи приводит к снижению реальной семенной продуктивности. При изучении гетероспермии у *Vaccinium myrtillus* (Ericaceae) было выявлено, что морфогенез семязачатков и семян в одном плоде характеризуется асинхронностью [76]. В процессе их развития выявлены различные аномалии: деструкция всего семязачатка или его отдельных структур на разных стадиях формирования; полная дегенерация зародышевых мешков на ядерной стадии развития; разрушение элементов зрелых зародышевых мешков; нарушения в клеткообразовании при формировании эндосперма. Кроме того, выявлено длительное сохранение обеих синергид, отсутствие деления зиготы и образование синергидных зародышей, когда эндосперм был уже почти сформирован. Все рассмотренные явления приводят к гетерогенности семян [23, 77]. В плодах *V. myrtillus*, собранных в период диссеминации, семена (около

100 в одном плоде) различаются по форме, размерам, цвету, наличию или отсутствию зародыша, а также степени формирования зародыша, эндосперма и семенной кожуры. Условно семена можно разделить на три фракции: крупная, средняя и мелкая. Количество семян в каждой из них варьирует в зависимости от места произрастания и года сбора материала. По данным Анисимовой, для Ленинградской обл. (Кировский р-н) соотношение крупных, средних и мелких семян в плоде составило 38.3 : 56.6 : 5.1 (1997 г.) и 33.6 : 45.7 : 20.7 (2004 г.). Исследование показало, что большинство выполненных семян крупной фракции сформировались после нормального прохождения двойного оплодотворения. Семена средней фракции характеризуются разного рода нарушениями в процессе опыления и оплодотворения. В семенах мелкой фракции процессы дегенерации эмбриональных структур произошли еще до оплодотворения. Таким образом, только семена крупной фракции, имеющие нормально развитые зародыш и эндосперм, способны дать проростки. Семена же средней и мелкой фракций являются аберрантными семенами, находящимися на разных стадиях дегенерации. Однако среди крупных семян были семена с недоразвитым глобулярным зародышем и нормально сформированным эндоспермом с эндоспермальной полостью. Известно, что у видов растений с доразвитием (Раеониасеае, Рапункуласеае) с глобулярной стадии развития вокруг зародыша в результате лизиса клеток эндосперма в центре образуется эндоспермальная полость. Эта полость становится более выраженной на момент опадения семени [44, 78]. Можно предположить, что семена черники с глобулярным зародышем и эндоспермальной полостью образуют почвенный банк семян, доразвитие и прорастание которых произойдет не в год созревания, а позже.

Для *Rhododendron schlippenbachii* и *R. luteum*, относящихся как и *Vaccinium myrtillus* к сем. Егисасеае, характерна гетероспермия. В зрелых плодах семени можно разделить на 3 фракции. Семена крупной фракции, как правило, выполнены, микропилярный и халазальный полюса хорошо выражены. Семена средней фракции имеют меньшие размеры, часто деформированы и уплощены. Семена мелкой фракции – пылевидные, их форма соответствует остановившимся в развитии семязачаткам. У семян средней и, особенно, мелкой фракций *R. luteum* часто отсутствует крыловидная кайма, которая имеется у крупных семян этого вида. Семена крупной фракции, как правило, содержат крупный зародыш и эндосперм с эндоспермальной полостью. В семенах средней фракции эндосперм обычно не полностью сформирован, а зародыш часто отсутствует. Мелкие семена представлены в основном сохранившимися клетками интегумента и халазы с утолщенными обо-

лочками, без признаков развития эмбриональных структур. Отмечены аномалии в ходе развития (обычно зародыши останавливаются на стадии зиготы), приводящие к снижению числа полноценных семян крупной фракции: 1. Клетки интегумента вокруг микропилярного эндоспермального гаустория, а также клетки гипостазы приобретают утолщенные оболочки; 2. В слоях интегументальной паренхимы наблюдается преждевременная деструкция клеток, происходит утолщение оболочек некоторых клеток паренхимы интегумента, а также гипостазы; 3. Интегументальный тапетум не формируется, оболочки клеток гипостазы и клеток вокруг гаусториев эндосперма утолщены; 4. Отсутствие эндоспермальной полости. В естественных условиях (Приморский край) в каждом плоде *R. schlippenbachii* 50–175 семян, наиболее выполненные семена находятся в средней части коробочки, а по положению в кроне – в средней части. При интродукции (ботанические сады Санкт-Петербурга) число семян в плоде составляет 46–265. Доля крупных семян составляет в среднем 17% (их прорастание – 89%), средних – 37%, мелких – 46%. У *R. luteum* распределение семян по фракциям следующее: крупных 45% (прорастание 85%), средних 13%, мелких 42% [79].

Виды *Symphytum*, интродуцированные из природной флоры, используются в народном хозяйстве как кормовые, медоносные, лекарственные, пищевые и декоративные растения. Однако введение растений в культуру сдерживается рядом причин: неодновременностью созревания плодов, их осыпаемостью, а также низкой семенной продуктивностью. Выявлена взаимосвязь между семенной продуктивностью и строением семязачатков на разных стадиях развития. Выявлены 4 группы семязачатков: 1 группа – фертильные оплодотворенные семязачатки, развивающиеся в семена; 2 группа – фертильные оплодотворенные семязачатки, но дегенерирующие вследствие нарушений эмбриогенеза и эндоспермогенеза; 3 группа – фертильные неоплодотворенные семязачатки с нарушениями процесса опыления и отсутствием оплодотворения; 4 группа – стерильные семязачатки, в которых обнаружена дегенерация археспориальных клеток, мегаспор, образование зародышевых мешков меньших размеров до опыления, а также слабое развитие нуцеллуса. Соотношение групп семязачатков различается у исследованных видов. В расчете на побег потенциальная семенная продуктивность – 1787.6 (*S. officinale*), 1749.2 (*S. asperum*), 1672.8 (*S. carpaticum*), 984.4 (*S. tanaicense*), реальная семенная продуктивность – 330.7 (*S. officinale*), 42.7 (*S. asperum*), 366.3 (*S. carpaticum*), 199.8 (*S. tanaicense*). Однако коэффициент продуктивности у большинства видов оказался примерно одинаковым (кроме *S. asperum*) и составил 18.5 (*S. officinale*), 2.4 (*S. asperum*), 21.9 (*S. carpaticum*), 20.3 (*S. tanaicense*).

cense) [80]. Таким образом, благодаря высокому потенциалу плодовитости видов, даже при умеренном коэффициенте продуктивности, в конечном счете, образуется большое количество полноценных семян, что дает возможность организации практического семеноводства видов *Symphytum*.

Феномен образования aberrантных семязачатков и семян имеет широкое распространение. Такие семязачатки и семена встречаются преимущественно в многосемянных плодах и часто обнаруживаются у растений, плоды которых расселяются с помощью воды, ветра или животных. При этом уменьшается вес плодов, а в ряде случаев, как например у *Eucalyptus woodwardii* (Myrtaceae), abortируемые семязачатки и семена до конца не разрушаются и вместе с нормальными семенами сохраняют форму плода [45, 81, 82]. У видов *Vicia* (Fabaceae) размер плода коррелирует с общим числом семязачатков в завязи и числом abortируемых семян. Виды с мелкими плодами (*V. hirsuta*, *V. pubescens*) характеризуются небольшими семенами и низкой abortированностью, тогда как у видов с крупными плодами (*V. lutea*, *V. sativa*) наблюдается обратная зависимость [83]. Появление abortивных семязачатков, обусловленное перераспределением питательных веществ из дегенерирующих семязачатков в развивающиеся, рассматривают как способ адаптации к расселению и даже как один из элементов жизненной стратегии в крайних условиях существования [37].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Диагностика aberrантных семязачатков и семян и анализ гетероспермии являются крайне актуальными. Исследования приобретают особое значение в аспекте общей проблемы сохранения биологического разнообразия и в связи с поиском защитных механизмов от воздействия внешних неблагоприятных факторов на репродуктивные структуры и процессы. Выявление признаков-маркеров и разработка экспресс методов для оценки развивающихся семязачатков, особенно к моменту оплодотворения, остаются одной из первостепенных задач при исследовании репродуктивной биологии редких, исчезающих и хозяйственно-ценных видов растений.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН по теме АААА-А18-118031690084-9 “Структурно-функциональные основы развития и адаптации высших растений” (анализ литературных и оригинальных данных) и Российского государственного педагогического университета им. А.И. Герцена (тема ГРНТИ № 34.29.01 “Изучение и сохранение биологического разнообразия растений”) (написание теста статьи).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Левина Р.Е. 1981. Репродуктивная биология семенных растений. Обзор проблемы. М. 96 с.
2. Шамров И.И. 2005. Транспорт метаболитов и возможные причины образования aberrантных семязачатков. — Бот. Журн. 90(11): 1651–1675.
3. Шамров И.И., 2008. Семязачаток цветковых растений: строение, функции, происхождение. М. 356 с.
4. Анисимова Г.М. 2016. Строение пыльника, микроспорогенез и пыльцевое зерно у *Kalanchoe nyikae* (Crassulaceae). — Бот. Журн. 101(12): 1378–1389. <https://doi.org/10.1134/S0006813616120024>
5. Шакина Т.Н. 2007. Цитоэмбриологическая специфика системы размножения видов рода *Poa* L. (*P. pratensis* L., *P. chaixii* Vill., *P. badensis* Haenke): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов. 18 с.
6. Юдакова О.И. 2008. Особенности микроспорогенеза у апомиктичного *Poa pratensis* L. (Poaceae). — Бот. Журн. 93(2): 299–303.
7. Юдакова О.И., Шишкинская Н.А. 2008. Особенности эмбриологии апомиктичных злаков. Саратов. 105 с.
8. Сладков А.Н. 1989. О типах тетрад микроспор покрытосеменных растений. — Бюл. МОИП. Отд. биол. 94(6): 48–52.
9. Penet L. 2012. Premeiotic microsporocyte cell shape influences shape of tetrad during microsporogenesis. — Int. J. Plant Sci. 173(4): 375–381. <https://doi.org/10.1086/664716>
10. Сказкин Ф.Д. 1971. Критический период у растений по отношению к недостатку воды в почве. Л. 80 с.
11. Спицын И.П. 1994. Генетика, цитология, эмбриология вишни. Экология. Тамбов. 107 с.
12. Saini H.S., Lalonde S. 1998. Injuries to reproductive development under water stress, and their consequences for crop productivity. — J. Crop Product. 1: 223–248. https://doi.org/10.1300/J144v01n01_10
13. Saini H.S., Westgate M.E. 2000. Reproductive development in grain crops during drought. — Advances in Agronomy. 68: 59–96. [https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(08\)60843-3](https://doi.org/10.1016/S0065-2113(08)60843-3)
14. Nemeč B. 1898. Über den Pollen der petaloiden Antheren von *Hyacinthus orientalis* L. — Rozpr. Cs. Akad. Prag. 7: 17–23.
15. Шамров И.И. 1983. Антэкологическое исследование трех видов *Ceratophyllum* (Ceratophyllaceae). — Бот. Журн. 68(10): 1357–1366.
16. Fei J., Tan S., Zhang F., Hua L., Liao Y., Fang W., Chen F., Teng N. 2016. Morphological and physiological differences between dehiscent and indehiscent anthers of *Chrysanthemum morifolium*. — J. Plant Res. 129(6): 1069–1082. <https://doi.org/10.1007/s10265-016-0854-8>
17. Chauhan S.V.S., Gupta H.K. 2006. Suppression of endothecium development by malformed tapetum in the anthers of chemically treated *Lens culinaris*. — Phytomorphology. 56(1–2): 10–16.
18. Яндовка Л.Ф., Шамров И.И. 2006. Фертильность пыльцы *Cerasus vulgaris* и *Cerasus tomentosa* (Rosaceae). — Бот. Журн. 91(2): 208–220.
19. Gothandam K.M., Chung Y.-Y. 2006. Influence of temperature in rice anther development. — In: Book of Ab-

- str. XIXth Int. Congr. on Sexual Plant Repr. Hungary, Budapest. P. 90.
20. Батыгина Т.Б. 1987. Хлебное зерно. Атлас. Л. 102 с.
 21. Shamrov I.I., Alimova G.K., Koudarov B.R., Dyachuk T.I., Nikiforova I.D., Batygina T.B. 1992. Some morphogenetic aspects of secondary embryoidogeny (somatic embryogeny) in tissue culture. In: Abstr. XIII Congr. Eucarpia, Angers, France. P. 387–388.
 22. Макрушин Н.М. 1989. Основы гетеросперматологии. М. 288 с.
 23. Анисимова Г.М. 2000. Гетероспермия. — В кн.: Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб. Т. 3. С. 279–286.
 24. Guth C.J., Weller S.G. 1986. Pollination, fertilization and ovule abortion in *Oxalis magnifica*. — Amer. J. Bot. 73(2): 246–253.
<https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1986.tb08527.x>
 25. Капралов М.В., Кутлунина Н.А. 2005. Репродуктивная биология вивипарной камнеломки (*Saxifraga cernua*) на Урале. — Бот. Журн. 90(2): 227–233.
 26. Tukey H.B. 1933. Embryo abortion in early-ripening varieties of *Prunus avium*. — Bot. Gaz. 94(3): 433–468.
<https://doi.org/10.1086/334322>
 27. Mikesell J. 1990. Anatomy of terminal haustoria in the ovule of plantain (*Plantago major* L.) with taxonomic comparison to other angiosperm taxa. — Bot. Gaz. 151(4): 452–464.
<https://doi.org/10.1086/337845>
 28. Palsler B.F., Rouse J.L., Williams E.G. 1990. Aberrant ovules and megagametophytes in *Rhododendron nuttallii* (Ericaceae). — Bot. Gaz. 151(1): 73–87.
<https://doi.org/10.1086/337807>
 29. Noren C.O. 1908. Zur Kenntnis der Entwicklung von *Saxegothea conspicua* Lindl. — Svensk Bot. Tidskr. 2: 101–122.
 30. Савченко М.И. 1959. Об отклонениях в развитии семяпочки некоторых покрытосеменных растений. — Бот. журн. 44(6): 786–804.
 31. Grundwag M., Fahn A. 1969. The relation of embryology to the low seed set in *Pistacia vera* (Anacardiaceae). — Phytomorphology. 19(3): 225–235.
 32. Bradley M.V., Crane J.C. 1975. Abnormalities in seed development in *Pistacia vera* L. — J. Amer. Soc. Hort. Sci. 100: 461–464.
 33. Shuraki Y.D., Sedgley M. 1996. Fruit development of *Pistacia vera* (Anacardiaceae) in relation to embryo abortion and abnormalities at maturity. — Austr. J. Bot. 44(1): 35–45.
<https://doi.org/10.1071/BT9960035>
 34. Steyn E.M.A., Robbertse P.J., Smith D. 1993. An anatomical study of ovary-to-cuke development in consistently low-producing trees of the “Fuerte” avocado (*Persea americana* Mill.) with special reference to seed abortion. — Sex. Plant Reprod. 6(1): 87–97.
<https://doi.org/10.1007/BF00227653>
 35. Hall I.V., Aalders L.E., Wood G.W. 1966. Female sterility in the common lowbush blueberry, *Vaccinium angustifolium* Ait. — Can. J. Gen. Cytol. 7: 296–299.
<https://doi.org/10.1139/g66-036>
 36. Shamrov I.I., Anisimova G.M. 2003. Developmental abnormalities during ovule and seed formation in *Vaccinium myrtillus* L. (Ericaceae) under industrial pollution. — В сб.: Мат-лы IV Міжнар. наук. конфер. “Промислова ботаніка: стан та і перспективи розвитку”. Донецк. Україна. С. 169–171.
 37. Erdelská O. 1999. Successive tissue degeneration in unfertilized ovules of *Daphe arbuscula*. — Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 41: 163–167.
 38. Bingham E.T., Hawkins-Pfeiffer J. 1984. Female sterility in alfalfa due to recessive trait retarding integument development. — Heredity. 75(3): 231–233.
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.jhered.a109920>
 39. Орел Л.И., Константинова Л.Н., Огородникова В.Ф., Вишнякова М.А., Дзюбенко Н.И., Иванов А.И., Казачковская Е.Б. 1985. Отбор растений люцерны с высокой плодovitостью завязей. Методические указания. Л. 35 с.
 40. Огородникова В.Ф. 1989. Морфология семяпочек и зародышевых мешков клевера лугового (*Trifolium pratense*). — Цитология и анатомия культурных растений. 124: 14–18.
 41. Зимницкая С.А. 1992. Эмбриологические особенности *Trifolium trichocephalum* Vieb. и *Trifolium panonicum* Jacq. при интродукции на Среднем Урале в связи с низкой семенной продуктивностью: Автореф. дис. ... канд. биол. наук, СПб. 20 с.
 42. Казачковская Е.Б. 1992. Морфологическое проявление женской стерильности у люцерны. — In: Proc. XI Int. Symp. “Embryology and seed reproduction”, Leningrad, 1990. St. Petersburg. P. 256–257.
 43. Полошкина Е.Н. 1993. Развитие и строение семяпочки, зародышевого мешка фертильных и стерильных цветков сои: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ашгабат. 20 с.
 44. Шамров И.И. 1997. Развитие семязачатка и семени у *Paeonia lactiflora* (Paeoniaceae). — Бот. журн. 82(6): 24–46.
 45. Ganeshiaiah K.N., Uma Shaanker R. 1992. Frequency distribution of seed number per fruit in plants: a consequence of the self-organizing process? — Curr. Sci. (India). 62(4): 359–365.
 46. Briggs C.L., Westoby M., Selkirk P.M., Oldfield R.J. 1987. Embryology of early abortion due to limited material resources in *Pisum sativum* L. — Ann. Bot. 59(5): 611–619.
 47. Vishnyakova M.A. 1991. Callose as an indicator of sterile ovules. — Phytomorphology. 41(3–4): 245–252.
 48. Chudzik B., Śnieżko R. 1997. Testing the fertility in ovules of *Oenothera hookeri*, *Oe. brevistyliis*-female sterile form, *Capsella bursa-pastoris* and *Sisymbrium loeselii* by induction of callose fluorescence. — Bull. Pol. Acad. Sci. Biol. Sci. 45(2–4): 283–288.
 49. Chudzik B., Śnieżko R. 1999. Histochemical features signaling receptivity of ovules of *Oenothera hookeri* de Vries and *Oe. mut. brevistyliis* — Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 41: 119–129.
 50. Chudzik B., Śnieżko R. 2003. Calcium ion presence as trait of receptivity in tenuinucellar ovules of *Galanthus nivalis* L. — Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 45(1): 133–141.
 51. Pimienta E., Polito V.S. 1982. Ovule abortion in “Nonpareil” almond (*Prunus dulcis* [Mill.] D. A. Webb). — Amer. J. Bot. 69(6): 913–920.
<https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1982.tb13335.x>
 52. Satina S., Rappaport J., Blakeslee A.F. 1950. Ovular tumors connected with incompatible crosses in *Datura*. — Amer. J. Bot. 37: 576–586.
<https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1950.tb11046.x>

53. *Rietsema J., Satina S., Blakeslee A. F.* 1954. On the nature of embryo inhibitor in ovular tumors of *Datura*. — Proc. Nat. Acad. Sci. Wash. 40: 424–431. <https://doi.org/10.1073/pnas.40.6.424>
54. *Arathi H.S., Ganeshiaiah K.N., Uma Shaanker R., Hegde S.G.* 1999. Seed abortion in *Pongamia pinnata* (Fabaceae). — Amer. J. Bot. 86(5): 659–662. <https://doi.org/10.2307/2656574>
55. *Bawa K.S., Webb C.J.* 1984. Flower, fruit and seed abortion in tropical forest trees: implications for the evolution of paternal and maternal reproductive patterns. — Amer. J. Bot. 71(5): 736–751. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1984.tb14181.x>
56. *Horovitz A., Meiri L., Beiles A.* 1976. Effects of ovule position in fabaceous flowers on seed set and outcrossing rates. — Bot. Gaz. 137(3): 250–254. <https://doi.org/10.1086/336866>
57. *Link A.J.* 1961. The morphological development of the fruit of *Pisum sativum* var. Alaska. — Phytomorphology. 11(1): 79–84.
58. *Mogensen H.L.* 1975. Ovule abortion in *Quercus* (Fagaceae). — Amer. J. Bot. 62(2): 160–165. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1975.tb14047.x>
59. *Челак В.П.* 1998. Особенности опыления, оплодотворения и формирования семян у дуба в связи с плодоношением в дубравах Молдовы. — В сб.: Тез. докл. II (X) съезда РБО “Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI веков”. СПб. Т. 1. С. 139–140.
60. *Тимова Г.Е., Захарова А.А.* 2000. Адаптивные возможности и репродуктивная стратегия водноореховых (Trapaeeae). — В кн.: Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб. Т. 3. С. 451–469.
61. *Titova G.E., Shamrov I.I., Zakharova A.A.* 1997. Ovule and seed development in *Trapa natans* L. in connection with the specific embryo sac structure, absence of endosperm and pseudomonocotyle. — Bull. Polish. Acad. Sci. 45(2–4): 81–92.
62. *Mäkelä P., McLaughlin J.E., Boyer J.S.* 2005. Imaging and quantifying carbohydrate transport to the developing ovaries of maize. — Ann. Bot. 96(5): 939–949. <https://doi.org/10.1093/aob/mci246>
63. *Jäger K., Fábrián A., Barnabás B.* 2006. Effect of heat stress and water deficit on embryo development in wheat (*Triticum aestivum* L.). — In: Book of Abstr. XIXth Int. Congr. on sexual plant repr. Hungary, Budapest. P. 74–75.
64. *López-Almansa J.C., Yeung E.C., Gil L.* 2004. Abortive seed development in *Ulmus minor* (Ulmaceae). — Bot. J. Linn. Soc. 145: 455–467. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2004.00297.x>
65. *Niklas K.J.* 2004. Plant allometry: is there a grand unifying theory? — Biol. Rev. 79(4): 871–889. <https://doi.org/10.1017/S1464793104006499>
66. *Cruden R.W.* 1976a. Intraspecific variation in pollen-ovule ratios and nectar secretion — preliminary evidence of ecotypic adaptation. — Ann. Missouri Bot. Gard. 63(2): 277–289. <https://doi.org/10.2307/2395306>
67. *Cruden R.W.* 1976b. Fecundity as a function of nectar production and pollen-ovule ratios. — In: Variation, breeding and conservation of tropical forest trees / Ed. Burley J. New York: Academic Press. P. 171–178.
68. *Cruden R.W.* 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. — Evolution. 31(1): 32–46. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1977.tb00979.x>
69. *Schemske D.W.* 1980. Floral ecology and hummingbird pollination of *Combretum farinosum* in Costa Rica. — Biotropica. 12(3): 169–181. <https://doi.org/10.2307/2387968>
70. *Bernardello L., Galetto L., Rodriguez I.G.* 1994. Reproductive biology, variability of nectar features and pollination of *Combretum fruticosum* (Combretaceae) in Argentina. — Bot. J. Linn. Soc. 114(3): 293–308. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1994.tb01938.x>
71. *Ng S.C., Corlett R.T.* 2000. Comparative reproductive biology of the six species *Rhododendron* (Ericaceae) in Hong Kong, South China. — Can. J. Bot. 78(2): 221–229. <https://doi.org/10.1139/cjb-78-2-221>
72. *Charlesworth D.* 1989. Why do plants produce so many more ovules than seeds? — Nature. 338(6210): 21–22. <https://doi.org/10.1038/338021a0>
73. *Жгенту Л.П.* 1978. Апомиксис у видов рода *Raeonia*. — Вестн. Груз. бот. общ-ва АН ГССР. 7: 113–126.
74. *Шамров И.И.* 1995. Аберрантность семязачатков у *Raeonia lactiflora*: диагностика и возможные причины. — В сб.: Мат-лы. научн. конф. “Биологическое разнообразие. Интродукция растений”. СПб. С. 61–62.
75. *Marcelis L.F.M., Baan Hofman-Eijer L.R.* 1997. Effects of seed number on competition and dominance among fruits in *Capsicum annum* L. — Ann. Bot. 79(6): 687–693. <https://doi.org/10.1006/anbo.1997.0398>
76. *Анисимова Г.М., Шамров И.И., Яковлева О.В.* 2005. Семязачаток, семя и гетероспермия у *Vaccinium myrtillus* L. (Ericaceae). — Ботан. Журн. 90(10): 1499–1516.
77. *Анисимова Г.М.* 1997. Гетерогенность семян у *Vaccinium myrtillus* (Ericaceae). — В сб.: Тр. межд. конф. по анатомии и морфологии растений. СПб. С. 8–9.
78. *Бутузова О.Г.* 2018. Особенности формирования семян у *Pulsatilla vulgaris* и *Helleborus niger* (Ranunculaceae) с доразвитием зародыша. — Бот. Журн. 103(3): 313–330. <https://doi.org/10.1134/S0006813618030031>
79. *Бабро А.А., Шамров И.И., Анисимова Г.М.* 2019. Развитие семени и семенное размножение рододендронов в условиях Санкт-Петербурга. — Научные труды Чебоксарского филиала Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН. 13: 108–114.
80. *Найда Н.М.* 2000. Семенная продуктивность видов рода *Symphytum* L. (Boraginaceae). — В кн.: Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб: Мир и семья. Т. 3. С. 262–266.
81. *Augspurger C.K., Hogan K.P.* 1983. Wind dispersal of fruits with variable seed number in a tropical tree (*Lonchocarpus pentaphyllus*: Leguminosae). — Amer. J. Bot. 70(7): 1031–1037. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1983.tb07903.x>
82. *Sedgley M.* 1989. Ovule and seed development in *Eucalyptus woodwardii* Maiden (Symphyomyrtus). — Bot. Gaz. 150(3): 271–280. <https://doi.org/10.1086/337772>
83. *Ortega-Olivencia A., Devesa J.A.* 1997. Seed set and germination in some wild species of *Vicia* from SW Europe (Spain). — Nord. J. Bot. 17(6): 639–648. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1997.tb00360.x>

Factors Reducing Seed Productivity in Flowering Plants

I. I. Shamrov^{a, b, *}

^aHerzen State Pedagogical University of Russia, Saint Petersburg, Russia

^bKomarov Botanical Institute of RAS, Saint Petersburg, Russia

*e-mail: ivan.shamrov@gmail.com

Abstract—The development of reproductive structures is influenced by various biogenic and abiogenic factors. They can cause various anomalies in microsporogenesis and lead to a decrease in pollen fertility. In multi-seeded fruits, aberrant ovules and seeds are often found in which various morphogenetic deviations are revealed: a change in the morphological type of ovule; disturbances of spatial and temporal coordination in the development of nucellus, integument, chalaza and funiculus; premature degeneration, absence or formation of additional structures. Degenerations can occur in archesporial cells, megasporocytes, megasporangia, and embryo sacs. In aberrant ovules, disturbances in the metabolite transport were detected. For their identification, rapid tests are proposed. Disturbances in the development of ovules and seeds can be caused by various factors leading to a decrease in seed productivity.

Keywords: aberrant ovules and seeds, structure, development, disturbances, seed productivity

ACKNOWLEDGMENTS

The research was carried out within the framework of the institutional research project “Structural-functional bases of development and adaptation in higher plants” (Komarov Botanical Institute of RAS, state registration № AAAA-A18-118031690084-9 – analysis of literature and original data), and “Study and conservation of plant biological diversity” (Herzen State Pedagogical University of Russia, № 34.29.01 - writing of paper text).

REFERENCES

1. *Levina R.E.* 1981. Reproductive biology of seed plants. Review of the problem. Moscow. 96 p. (In Russian)
2. *Shamrov I.I.* 2005. Metabolite transport and possible reasons of aberrant ovule arising. — *Botanicheskii Zhurnal.* 90(11): 1651–1675. (In Russian)
3. *Shamrov I.I.* 2008. Ovule of flowering plants: structure, functions, origin. Moscow. 356 p. (In Russian)
4. *Anisimova G.M.* 2016. Anther structure, microsporogenesis and pollen grain in *Kalanchoe nyikae* (Crassulaceae). — *Botanicheskii Zhurnal.* 101(12): 1378–1389. (In Russian)
<https://doi.org/10.1134/S0006813616120024>
5. *Shakina T.N.* 2007. Cytoembryological specific character of propagation system of species of *Poa* L. (*P. pratensis* L., *P. chaixii* Vill., *P. badensis* Haenke): Avtoref. dis. ... cand. biol. nauk. Saratov. 18 p. (In Russian)
6. *Yudakova O.I.* 2008. Microsporogenesis peculiarities in apomictic *Poa pratensis* L. (Poaceae). — *Botanicheskii Zhurnal.* 93(2): 299–303. (In Russian)
7. *Yudakova O.I., Shishkinskaya N.A.* 2008. Embryology peculiarities of apomictic cereals. Saratov. 105 p. (In Russian)
8. *Sladkov A.N.* 1989. Microspore tetrad types of flowering plants. — *Bull. Moscow Soc. of Naturalists. Otd. Biol.* 94(6): 48–52. (In Russian)
9. *Penet L.* 2012. Premeiotic microsporocyte cell shape influences shape of tetrad during microsporogenesis. — *Int. J. Plant Sci.* 173(4): 375–381.
<https://doi.org/10.1086/664716>
10. *Skazkin F.D.* 1971. Critical period in plants relating to water deficit in the soil. Leningrad. 80 p. (In Russian)
11. *Spytsin I.P.* 1994. Genetics, cytology, embryology of cherry-tree. Ecology. Tambov. 107 p. (In Russian)
12. *Saini H.S., Lalonde S.* 1998. Injuries to reproductive development under water stress, and their consequences for crop productivity. — *J. Crop Product.* 1: 223–248.
https://doi.org/10.1300/J144v01n01_10
13. *Saini H.S., Westgate M.E.* 2000. Reproductive development in grain crops during drought. — *Advances in Agronomy.* 68: 59–96.
[https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(08\)60843-3](https://doi.org/10.1016/S0065-2113(08)60843-3)
14. *Nemeč B.* 1898. Über den Pollen der petaloiden Antheren von *Hyacinthus orientalis* L. — *Rozpr. Cs. Akad. Prag.* 7: 17–23.
15. *Shamrov I.I.* 1983. Anthecological investigation of three species of *Ceratophyllum* (Ceratophyllaceae). — *Botanicheskii Zhurnal.* 68(10): 1357–1366. (In Russian)
16. *Fei J., Tan S., Zhang F., Hua L., Liao Y., Fang W., Chen F., Teng N.* 2016. Morphological and physiological differences between dehiscent and in dehiscent anthers of *Chrysanthemum morifolium*. — *J. Plant Res.* 129(6): 1069–1082.
<https://doi.org/10.1007/s10265-016-0854-8>
17. *Chauhan S.V.S., Gupta H.K.* 2006. Suppression of endothecium development by malformed tapetum in the anthers of chemically treated *Lens culinaris*. — *Phytomorphology.* 56(1–2): 10–16.
18. *Yandovka L.F., Shamrov I.I.* 2006. Pollen fertility of *Cerasus vulgaris* and *Cerasus tomentosa* (Rosaceae). — *Botanicheskii Zhurnal.* 91(2): 208–220. (In Russian)
19. *Gothandam K.M., Chung Y.-Y.* 2006. Influence of temperature in rice anther development. — In: *Book of Abstr. XIXth Int. Congr. on Sexual Plant Repr.* Hungary, Budapest. P. 90.
20. *Batygina T.B.* 1987. Cereal grain. Atlas. Leningrad. 102 p. (In Russian)
21. *Shamrov I.I., Alimova G.K., Koudarov B.R., Dyachuk T.I., Nikiforova I.D., Batygina T.B.* 1992. Some morphogenetic aspects of secondary embryoidogeny (somatic embryogeny) in tissue culture. In: *Abstr. XIII Congr. Eucarpia, Angers, France.* P. 387–388.

22. Makrushin N.M. 1989. The basis of heterospermatology. Moscow. 288 p. (In Russian)
23. Anisimova G.M. 2000. Heterospermy. — In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. St. Petersburg. Vol. 3. P. 279–286. (In Russian)
24. Guth C.J., Weller S.G. 1986. Pollination, fertilization and ovule abortion in *Oxalis magnifica*. — Amer. J. Bot. 73(2): 246–253.
<https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1986.tb08527.x>
25. Kapralov M.V., Kuitlunina N.A. 2005. Reproductive biology of viviparous *Saxifraga cernua* in Ural. — Botanicheskii Zhurnal. 90(2): 227–233. (In Russian)
26. Tukey H.B. 1933. Embryo abortion in early-ripening varieties of *Prunus avium*. — Bot. Gaz. 94(3): 433–468.
<https://doi.org/10.1086/334322>
27. Mikesell J. 1990. Anatomy of terminal haustoria in the ovule of plantain (*Plantago major* L.) with taxonomic comparison to other angiosperm taxa. — Bot. Gaz. 151(4): 452–464.
<https://doi.org/10.1086/337845>
28. Palsler B.F., Rouse J.L., Williams E.G. 1990. Aberrant ovules and megagametophytes in *Rhododendron nuttallii* (Ericaceae). — Bot. Gaz. 151(1): 73–87.
<https://doi.org/10.1086/337807>
29. Noren C.O. 1908. Zur Kenntnis der Entwicklung von *Saxegothea conspicua* Lindl. — Svensk Bot. Tidskr. 2: 101–122.
30. Savchenko M.I. 1959. Abnormalities in ovule development of some flowering plants. — Botanicheskii Zhurnal. 44(6): 786–804. (In Russian)
31. Grundwag M., Fahn A. 1969. The relation of embryology to the low seed set in *Pistacia vera* (Anacardiaceae). — Phytomorphology. 19(3): 225–235.
32. Bradley M.V., Crane J.C. 1975. Abnormalities in seed development in *Pistacia vera* L. — J. Amer. Soc. Hort. Sci. 100: 461–464.
33. Shuraki Y.D., Sedgley M. 1996. Fruit development of *Pistacia vera* (Anacardiaceae) in relation to embryo abortion and abnormalities at maturity. — Austr. J. Bot. 44(1): 35–45.
<https://doi.org/10.1071/BT9960035>
34. Steyn E.M.A., Robbertse P.J., Smith D. 1993. An anatomical study of ovary-to-cuke development in consistently low-producing trees of the “Fuerte” avocado (*Persea americana* Mill.) with special reference to seed abortion. — Sex. Plant Reprod. 6(1): 87–97.
<https://doi.org/10.1007/BF00227653>
35. Hall I.V., Aalders L.E., Wood G.W. 1966. Female sterility in the common lowbush blueberry, *Vaccinium angustifolium* Ait. — Can. J. Gen. Cytol. 7: 296–299.
<https://doi.org/10.1139/g66-036>
36. Shamrov I.I., Anisimova G.M. 2003. Developmental abnormalities during ovule and seed formation in *Vaccinium myrtillus* L. (Ericaceae) under industrial pollution. — В сб.: Мат-лы IV Міжнар. наук. конфер. “Промислова ботаніка: стан та і перспективи розвитку”. Донецьк. Україна. С. 169–171.
37. Erdelská O. 1999. Successive tissue degeneration in unfertilized ovules of *Daphe arbuscula*. — Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 41: 163–167.
38. Bingham E.T., Hawkins-Pfeiffer J. 1984. Female sterility in alfalfa due to recessive trait retarding integument development. — Heredity. 75(3): 231–233.
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.jhered.a109920>
39. Oryol L.I., Konstantinova L.N., Ogorognikova V.F., Vishnyakova M.A., Dzubenko N.I., Ivanov A.I., Kazachkovskaya E.B. 1985. Selection of *Medicago* plants with high fruitification of ovaries. Methodical recommendations. Leningrad. 35 p. (In Russian)
40. Ogorognikova V.F. 1989. Morphology of ovules and embryo sacs in *Trifolium pratense*. — Cytology and anatomy of cultivated plants. 124: 14–18. (In Russian).
41. Zimnitskaya S.A. 1992. Embryological peculiarities of *Trifolium trichocephalum* Bieb. и *Trifolium pannonicum* Jacq. under introduction in Middle Ural in connection with low seed productivity: Avtoref. dis. ... cand. biol. nauk. St. Petersburg. 20 c. (In Russian)
42. Kazachkovskaya E.B. 1992. Morphological manifestation of female sterility in *Medicago*. — In: Proc. XI Int. Symp. “Embryology and seed reproduction”, Leningrad, 1990. St. Petersburg. P. 256–257. (In Russian)
43. Polyushkina E.N. 1993. Development and structure of ovule/ embryo sac of fertile and sterile flowers of soya: Avtoref. dis. ... cand. biol. nauk. Ashgabat. 20 p. (In Russian)
44. Shamrov I.I. 1997. Ovule and seed development in *Paeonia lactiflora* (Paeoniaceae). — Botanicheskii Zhurnal. 82(6): 24–46. (In Russian)
45. Ganeshaiyah K.N., Uma Shaanker R. 1992. Frequency distribution of seed number per fruit in plants: a consequence of the self-organizing process? — Curr. Sci. (India). 62(4): 359–365.
46. Briggs C.L., Westoby M., Selkirk P.M., Oldfield R.J. 1987. Embryology of early abortion due to limited material resources in *Pisum sativum* L. — Ann. Bot. 59(5): 611–619.
47. Vishnyakova M.A. 1991. Callose as an indicator of sterile ovules. — Phytomorphology. 41(3–4): 245–252.
48. Chudzik B., Śnieżko R. 1997. Testing the fertility in ovules of *Oenothera hookeri*, *Oe. brevistylis*-female sterile form, *Capsella bursa-pastoris* and *Sisymbrium loeselii* by induction of callose fluorescence. — Bull. Pol. Acad. Sci. Biol. Sci. 45(2–4): 283–288.
49. Chudzik B., Śnieżko R. 1999. Histochemical features signaling receptivity of ovules of *Oenothera hookeri* de Vries and *Oe. mut. brevistylis* — Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 41: 119–129.
50. Chudzik B., Śnieżko R. 2003. Calcium ion presence as trait of receptivity in tenuinucellar ovules of *Galanthus nivalis* L. — Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 45(1): 133–141.
51. Pimienta E., Polito V.S. 1982. Ovule abortion in “Nonpareil” almond (*Prunus dulcis* [Mill.] D. A. Webb). — Amer. J. Bot. 69(6): 913–920.
<https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1982.tb13335.x>
52. Satina S., Rappaport J., Blakeslee A.F. 1950. Ovular tumors connected with incompatible crosses in *Datura*. — Amer. J. Bot. 37: 576–586.
<https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1950.tb11046.x>
53. Rietsema J., Satina S., Blakeslee A.F. 1954. On the nature of embryo inhibitor in ovular tumors of *Datura*. — Proc. Nat. Acad. Sci. Wash. 40: 424–431.
<https://doi.org/10.1073/pnas.40.6.424>
54. Arathi H.S., Ganeshaiyah K.N., Uma Shaanker R., Hegde S.G. 1999. Seed abortion in *Pongamia pinnata*

- (Fabaceae). — Amer. J. Bot. 86(5): 659–662.
<https://doi.org/10.2307/2656574>
55. Bawa K.S., Webb C.J. 1984. Flower, fruit and seed abortion in tropical forest trees: implications for the evolution of paternal and maternal reproductive patterns. — Amer. J. Bot. 71(5): 736–751.
<https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1984.tb14181.x>
56. Horovitz A., Meiri L., Beiles A. 1976. Effects of ovule position in fabaceous flowers on seed set and outcrossing rates. — Bot. Gaz. 137(3): 250–254.
<https://doi.org/10.1086/336866>
57. Link A.J. 1961. The morphological development of the fruit of *Pisum sativum* var. Alaska. — Phytomorphology. 11(1): 79–84.
58. Mogensen H.L. 1975. Ovule abortion in *Quercus* (Fagaceae). — Amer. J. Bot. 62(2): 160–165.
<https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1975.tb14047.x>
59. Chelak V.R. 1998. Peculiarities of pollination/ fertilization and seed formation in oak-three in connection of fruitification in oak forest of Moldavia. — In: Abstr. II (X) symposium of RBO “Problems of botany on borders of XX–XXI centuries”. St. Petersburg, Vol.1. P. 139–140. (In Russian)
60. Titova G.E., Zakharova A.A. 2000. Adaptive possibilities and reproductive strategy in Trapaceae. — In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. St. Petersburg, V. 3. P. 451–469. (In Russian)
61. Titova G.E., Shamrov I.I., Zakharova A.A. 1997. Ovule and seed development in *Trapa natans* L. in connection with the specific embryo sac structure, absence of endosperm and pseudomonocotyly. — Bull. Polish. Acad. Sci. 45(2–4): 81–92.
62. Mäkelä P., McLaughlin J.E., Boyer J.S. 2005. Imaging and quantifying carbohydrate transport to the developing ovaries of maize. — Ann. Bot. 96(5): 939–949.
<https://doi.org/10.1093/aob/mci246>
63. Jäger K., Fábrián A., Barnabás B. 2006. Effect of heat stress and water deficit on embryo development in wheat (*Triticum aestivum* L.). — In: Book of Abstr. XIXth Int. Congr. on sexual plant repr. Hungary, Budapest. P.74–75.
64. López-Almansa J.C., Yeung E.C., Gil L. 2004. Abortive seed development in *Ulmus minor* (Ulmaceae). — Bot. J. Linn. Soc. 145: 455–467.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2004.00297.x>
65. Niklas K.J. 2004. Plant allometry: is there a grand unifying theory? — Biol. Rev. 79(4): 871–889.
<https://doi.org/10.1017/S1464793104006499>
66. Cruden R.W. 1976a. Intraspecific variation in pollen-ovule ratios and nectar secretion — preliminary evidence of ecotypic adaptation. — Ann. Missouri Bot. Gard. 63(2): 277–289.
<https://doi.org/10.2307/2395306>
67. Cruden R.W. 1976b. Fecundity as a function of nectar production and pollen-ovule ratios. — In: Variation, breeding and conservation of tropical forest trees / Ed. Burley J. New York: Academic Press. P.171–178.
68. Cruden R.W. 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. — Evolution. 31(1): 32–46.
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1977.tb00979.x>
69. Schemske D.W. 1980. Floral ecology and hummingbird pollination of *Combretum farinosum* in Costa Rica. — Biotropica. 12(3): 169–181.
<https://doi.org/10.2307/2387968>
70. Bernardello L., Galetto L., Rodriguez I.G. 1994. Reproductive biology, variability of nectar features and pollination of *Combretum fruticosum* (Combretaceae) in Argentina. — Bot. J. Linn. Soc. 114(3): 293–308.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1994.tb01938.x>
71. Ng S.C., Corlett R.T. 2000. Comparative reproductive biology of the six species *Rhododendron* (Ericaceae) in Hong Kong, South China. — Can. J. Bot. 78(2): 221–229.
<https://doi.org/10.1139/cjb-78-2-221>
72. Charlesworth D. 1989. Why do plants produce so many more ovules than seeds? — Nature. 338(6210): 21–22.
<https://doi.org/10.1038/338021a0>
73. Zhgenti L. P. 1978. Apomixis in species of *Paeonia*. — Vestn. Grus. Bot. obshch AN GSSR. 7: 113–126. (In Russian)
74. Shamrov I.I. 1995. Abberant ovules in *Paeonia lactiflora*: diagnostics and possible reasons. — In: Proc. Sci. Conf. “Biological diversity. Introduction of plants”. St. Petersburg. P. 61–62. (In Russian)
75. Marcelis L.F.M., Baan Hofman-Eijer L.R. 1997. Effects of seed number on competition and dominance among fruits in *Capsicum annuum* L. — Ann. Bot. 79(6): 687–693.
<https://doi.org/10.1006/anbo.1997.0398>
76. Anisimova G.M., Shamrov I.I., Yakovleva O.V. 2005. Ovule, seed and heterospermy in *Vaccinium myrtillus* L. (Ericaceae). — Botanicheskii Zhurnal. 90(10): 1499–1516. (In Russian)
77. Anisimova G.M. 1997. Heterogeneity of seeds in *Vaccinium myrtillus* (Ericaceae). — In: Proc. Intern. Conf. Anat. and Morphol. Plants. St. Petersburg. P. 8–9. (In Russian)
78. Butuzova O.G. 2018. Peculiarities of seed formation in *Pulsatilla vulgaris* and *Helleborus niger* (Ranunculaceae) with embryo postdevelopment. — Botanicheskii Zhurnal. 103(3): 313–330.
<https://doi.org/10.1134/S0006813618030031>
79. Babro A.A., Shamrov I.I., Anisimova G. M. 2019. Seed development and seed propagation of *Rhododendron* species in St. Petersburg. — Proc. Cheboksary branch of Tsytsyn Main Bot. Garden of RAS. 13: 108–114. (In Russian)
80. Nayda N.M. 2000. Seed productivity in *Symphytum* L. (Boraginaceae). — In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. St. Petersburg, Vol. 3. P. 262–266. (In Russian)
81. Augspurger C.K., Hogan K.P. 1983. Wind dispersal of fruits with variable seed number in a tropical tree (*Lonchocarpus pentaphyllus*: Leguminosae). — Amer. J. Bot. 70(7): 1031–1037.
<https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1983.tb07903.x>
82. Sedgley M. 1989. Ovule and seed development in *Eucalyptus woodwardii* Maiden (Symphyomyrtus). — Bot. Gaz. 150(3): 271–280.
<https://doi.org/10.1086/337772>
83. Ortega-Olivencia A., Devesa J.A. 1997. Seed set and germination in some wild species of *Vicia* from SW Europe (Spain). — Nord. J. Bot. 17(6): 639–648.
<https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1997.tb00360.x>