

УДК 581.3

DOI: 10.36305/2712-7788-2021-2-159-48-62

АНАЛИЗ ГЕТЕРОСПЕРМИИ У *RHODODENDRON LUTEUM* SWEET И *RHODODENDRON SCHLIPPENBACHII* MAXIM. (ERICACEAE)**Иван Иванович Шамров^{1,2}, Анастасия Александровна Бабро², Галина Михайловна Анисимова²**¹Российский государственный педагогический университет им. А.И. Герцена
191186 Санкт-Петербург, наб. р. Мойки, 48²Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: ivan.shamrov@gmail.com

Семенное размножение является одним из основных способов получения посадочного материала рододендронов. Для успешной интродукции растений особенно важно получение семян местной репродукции. У *Rhododendron schlippenbachii* Sweet и *R. luteum* Maxim. изучены особенности строения семязачатка перед опылением, развитие зародыша, эндосперма и семенной кожуры. Для исследованных видов характерна гетероспермия. Зрелые семена различаются по форме, размерам, внутреннему строению и жизнеспособности. Семена в зрелых плодах можно разделить на 3 фракции. Крупные семена часто содержат зародыш, эндосперм с эндоспермальной полостью. Такие семена в дальнейшем обычно прорастают. В семенах средней фракции эндосперм обычно не полностью сформирован, а зародыш может отсутствовать. Мелкие семена представлены в основном сохранившимися клетками интегумента и халазы с утолщенными оболочками, без признаков развития эмбриональных структур. У семян средней и, особенно, мелкой фракций *R. luteum* часто отсутствует крыловидная кайма, которая имеется у крупных семян этого вида. В них, а также в части семян крупной фракции обоих видов в основании фуникулярной области рафе формируются секреторные клетки, которые, возможно, выполняют функцию элайосом.

Ключевые слова: семязачаток; зародыш; эндосперм; семенная кожура; прорастание семян; разнокачественность семян; семенное размножение; рододендрон

Введение

Семязачаток и семя являются интегрированными динамическими системами, основные элементы которых определяют специфику развития зародышевого мешка, зародыша, эндосперма и, в конечном счете, семенное размножение. Выявление закономерностей их морфогенеза становится чрезвычайно актуальным для познания пластичности систем репродукции и является 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 и выявлением причин, вызывающих нарушения в протекании репродуктивных процессов. В ходе развития в некоторых семязачатках возникают отклонения в форме, строении и функциях. Такие семязачатки дегенерируют полностью (создавая пространство в завязи для развития оставшихся семязачатков) либо сохраняются, трансформируясь в аберрантные семена, которые могут участвовать в процессах диссеминации (Shamrov, 2020). Структурные, а часто физиологические различия семян внутри плода, растения или вида (формы, разновидности) являются основой разнокачественности семян, или гетероспермии. Аберрантные семязачатки и семена характерны преимущественно для растений с многосемянными плодами. Анализ аберрантных семязачатков представляет особый интерес при оценке их фертильности и стерильности. По качеству образующихся семян можно производить отбор урожайных форм растений (Шамров, 2008; Бухаров, 2020).

Семенное размножение различных видов рододендрона является наиболее доступным способом получения посадочного материала. *Rhododendron luteum* Sweet и *R. schlippenbachii* Maxim. в пределах своего естественного ареала обильно цветут и плодоносят, а при благоприятных почвенных условиях дают самосев. Они выращиваются во многих ботанических садах России и зарубежных стран. При интродукции в Главном ботаническом саду РАН (Москва) и ботанических садах Санкт-Петербурга у *R. luteum* отмечено плодоношение, а у *R. schlippenbachii* – способность к обильному цветению и нерегулярному плодоношению, при этом семенная продуктивность значительно ниже, чем в местах естественного произрастания (Зорикова, 1978; Александрова, 1989; Врищ, 2000). Для успешной интродукции растений особенно важно получение семян местной репродукции. При этом растения, выращенные из таких семян, более зимостойки (Александрова, 1989).

Обычно авторы, изучающие семенную продуктивность рододендронов, отмечают разнообразие семян в плоде по их массе, размерам, окраске. Однако явление гетероспермии остается без внимания исследователей. Как правило, анализируют только крупные выполненные семена, доля которых в плодах небольшая (Врищ, 2000). Именно поэтому мы предприняли исследование развития семязачатка и семени у *R. luteum* и *R. schlippenbachii*, чтобы оценить структурное разнообразие семян в формирующихся плодах и обсудить их возможное значение в биологии семенного размножения.

Объекты и методы исследования

Для исследования были выбраны два вида *Rhododendron* из сем. Ericaceae – *R. luteum* Sweet (рододендрон желтый) и *R. schlippenbachii* Maxim. (рододендрон Шлиппенбаха).

Материалом для изучения послужили растения открытого грунта Ботанического сада Петра Великого Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН. Цветки и плоды на разных стадиях развития фиксировали в смеси FAA (70° этиловый спирт, 40% формалин, ледяная уксусная кислота в пропорции 100:7:7). Затем проводили инфильтрацию парафином. Срезы толщиной 10–12 мкм окрашивали фуксин-сернистой кислотой по Фельгену и сафранином по Картису (ядра клеток) с подкраской гематоксилином по Эрлиху (цитоплазма) и алциановым синим (клеточные стенки) (Паушева, 1974). Для определения лабораторной всхожести семян их проращивали на свету при комнатной температуре и без предварительной стратификации (Николаева и др., 1985).

Анализ препаратов осуществляли с помощью микроскопов Carl Zeiss Jena и Carl Zeiss Axioskop 2. Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата PA-7У. Микрофотографии получены с помощью цифровой фотокамеры Nikon D70, установленной на стереоскопическом микроскопе Stemi 2000C (Zeiss), а также с помощью сканирующего электронного микроскопа JSM-35.

Результаты и обсуждение

Цветки у изученных нами видов зигоморфные, обоеполые. Количество цветков в соцветиях варьирует у разных экземпляров и зависит от условий их произрастания, состояния растения, погодных условий в период от закладки почек до цветения. Часть бутонов погибает или останавливается в развитии. У растений *R. schlippenbachii* в соцветии распускается от 1 до 6 цветков. Сроки цветения сильно варьируют. Обычно цветение начинается в конце третьей декады апреля-первой декаде мая и заканчивается в третьей декаде мая, иногда происходит в более поздние сроки. Соцветие *R. luteum*

обычно состоит из 10-16 цветков. Цветение начинается во второй-третьей декаде мая и продолжается до конца июня.

Гинецей у обоих видов синкарпный и состоит из 5 плодолистиков, завязь верхняя. Плод – пятигнездная септицидная коробочка, которая вскрывается продольными щелями. У *R. schlippenbachii* плодоношение в условиях Санкт-Петербурга нерегулярное, продуктивность сильно варьирует на различных экземплярах растений. У *R. luteum* плодоношение регулярное, однако в годы с особо неблагоприятными зимами оно может отсутствовать вследствие повреждения генеративных почек.

Семязачаток геми-кампилотропный, медионуцеллярный, унитегмальный, мезохалазальный и сессильный (согласно представлениям Шамрова, 2008). Нуцеллус разрушается перед оплодотворением. В 6-7-слойном интегументе из клеток внутренней эпидермы формируется ткань секреторного типа – интегументальный тапетум, или эндотелий. Гипостаза, формирующаяся в основании интегумента и нуцеллуса, состоит из двух слоев клеток с тонкими оболочками и разрушается в период раннего эмбриогенеза. Изученным видам присущи одноклеточный археспорий, линейная тетрада мегаспор и развитие зародышевого мешка по *Polygonum*-типу.

Уже до опыления часть семязачатков останавливается в развитии. В дальнейшем они не разрушаются и преобразуются в мелкие семена. Подобные семена представлены в основном сохранившимися клетками интегумента и халазы с лигнифицированными оболочками, без признаков развития эмбриональных структур.

После оплодотворения первым начинает развиваться эндосперм, а зигота переходит к делению только после формирования многоклеточного эндосперма. Следует подчеркнуть, что у *R. luteum* еще до деления первичной клетки эндосперма интегументальный тапетум становится нерегулярно-двуслойным. К началу деления ядро первичной клетки эндосперма перемещается из микропилярной части в центральную, где происходит поперечное деление и образуется перегородка. Возникают 2 клетки: микропилярная и халазальная. Клетки внутренней эпидермы, примыкающие к микропилярной клетке, начинают разрушаться (рис. 1, 1-3). Следующие деления обеих клеток эндосперма происходят также в поперечном направлении. Возникшие при этом четыре клетки располагаются линейно (рис. 1, 4). Ранние стадии развития эндосперма соответствуют Аннопа-вариации (Шамров, 2008).

На стадии четырехклеточного эндосперма терминальные клетки линейной тетрады начинают выделяться плотной цитоплазмой, при этом они удлинняются и становятся инициалами микропилярного и халазального гаусториев (рис. 1, 4). Изменение размеров этих клеток и возрастание их функциональной активности, как будущих гаусториев, интенсифицируют распад клеток внутренней эпидермы вблизи микропиле. В дальнейшем каждая из четырех клеток эндосперма делится продольно, и формируются четыре этажа клеток по две клетки в каждом. Апикальный этаж эндосперма образует микропилярный гаусторий. Его клетки сильно вытягиваются, а ядра приобретают продолговатую форму. У *R. schlippenbachii* клетки микропилярного гаустория делятся поперечно и гаусторий становится 4-клеточным. Клетки базального этажа делятся поперечно только один раз, в результате чего отделяются две клетки халазального гаустория, которые вытягиваются и увеличиваются почти в два раза по сравнению с исходными размерами. В клетках обоих гаусториев в дальнейшем происходят деления ядер, и таким образом терминальные гаустории становятся двуядерными (рис. 2, 1-3). Гаустории сохраняются во время всего периода эмбриогенеза. Собственно эндосперм занимает большую часть зрелого семени. Вокруг сформированного зародыша в результате лизиса окружающих клеток формируется эндоспермальная полость (рис. 3, 5).

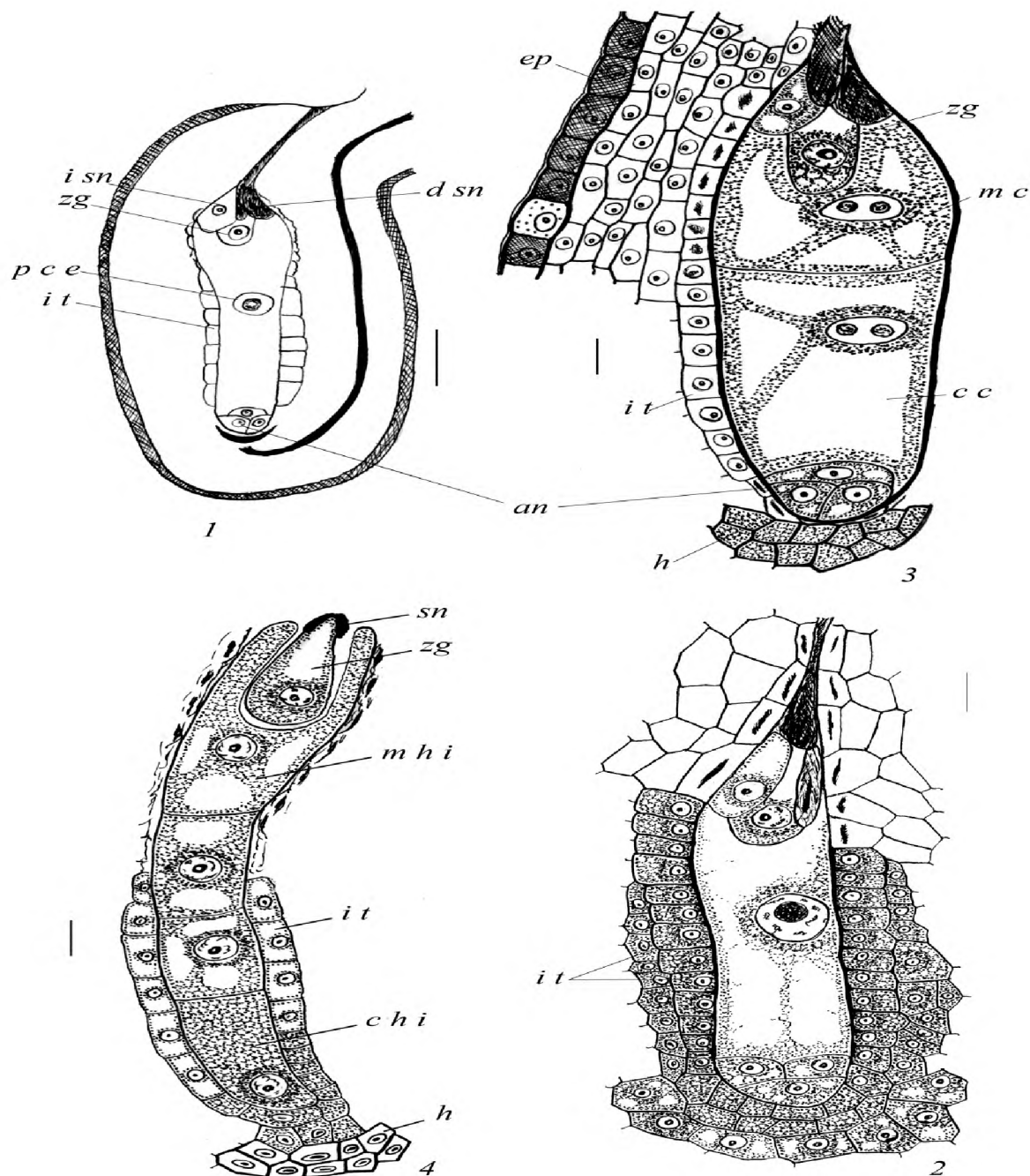


Рис. 1 Схема семени после оплодотворения (1), первичная клетка перед делением (2), образование 2-клеточного эндосперма у *Rhododendron luteum* Sweet (3) и 4-клеточного эндосперма у *Rhododendron schlippenbachii* Maxim. (4). *an* – антиподы, *c c* – халазальная клетка, *d sn* – дегенерирующая синергида, *ep* – эпидерма, *h* – гипостаза, *i sn* – интактная синергида, *i t* – интегументальный тапетум, *m c* – микропиллярная клетка, *p c e* – первичная клетка эндосперма, *zg* – зигота. Масштабные линейки, мкм: 1 – 50, 2- 4 – 10

Fig. 1 Seed scheme after fertilization (1), primaty cell of endosperm before division (2), formation of 2-celled endosperm in *Rhododendron luteum* Sweet (3) and 4-celled endosperm in *Rhododendron schlippenbachii* Maxim. (4). *an* – antipodals, *c c* – chalazal cell, *d sn* – degenerative synergid, *ep* – epiderm, *h* – hypostase, *i sn* – intact synergid, *i t* – integumentary tapetum, *m c* – micropylar cell, *p c e* – primaty cell of endosperm, *zg* – zygote. Scale bars, μm : 1 – 50, 2- 4 – 10

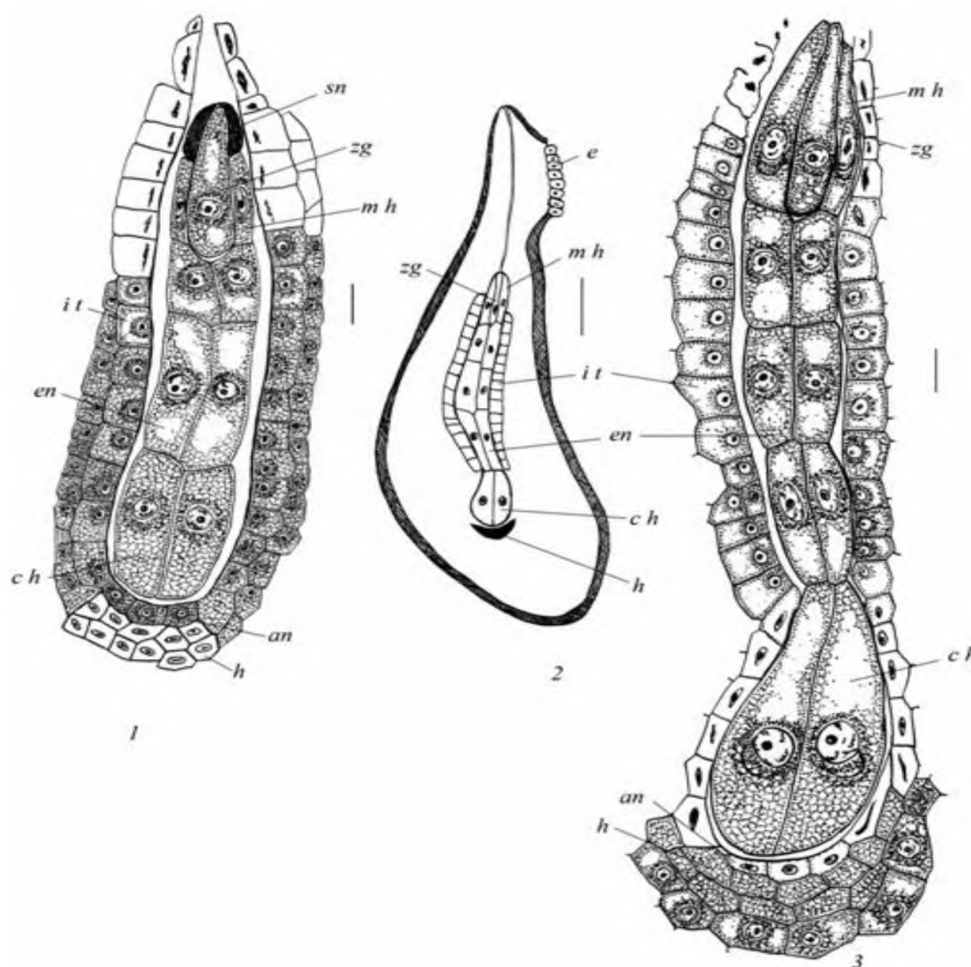


Рис. 2 Развитие эндосперма у *Rhododendron luteum* Sweet. Выделились микропилярный и халазальный гаустории эндосперма, интегументальный тапетум нерегулярно-двухслойный (1); схема строения семени (2); дифференцировались клетки микропилярного (4-клеточного) и халазального (2-клеточного) гаусториев (3). *an* – антиподы, *ch* – халазальный гаусторий, *e* – элайосома, *en* – эндосперм, *h* – гипостаза, *it* – интегументальный тапетум, *m h* – микропилярный гаусторий, *sn* – синергида, *zg* – зигота. Масштабные линейки, мкм: 1 – 50, 2-4 – 10

Fig. 2 Endosperm development in *Rhododendron luteum* Sweet. Micropylar and chalazal haustoria of endosperm are differentiated, integumentary tapetum is irregular two-layered (1); scheme of seed structure (2); cells of micropylar (4-celled) and chalazal (2-celled) haustoria are differentiated (3). *an* – antipodals, *ch* – chalazal haustorium, *e* – elaiosome, *en* – endosperm, *h* – hypostase, *it* – integumentary tapetum, *m h* – micropylar haustorium, *sn* – synergid, *zg* – zygote. Scale bars, μm : 1 – 50, 2-4 – 10

Эмбриогенез осуществляется по Solanad-типу. Зигота делится поперечной перегородкой и возникают 2 клетки: базальная клетка, более вытянутая в длину, чем апикальная. Обе клетки делятся также поперечно, в результате чего формируется 4-клеточный линейный проэмбрио. В дальнейшем производные клетки апикальной клетки делятся продольно, образуя квадранты и октанты (рис. 3, 1-4). В процессе развития зародыш проходит глобулярную, сердечковидную и торпедовидную стадии. Зрелый зародыш прямой, дифференцирован на семядоли, гипокотиль, апексы побега и корня (рис. 3, 5). В зародыше хорошо выражены тяжи (6-8) прокаμβиальных клеток.

Семенная кожура формируется за счет клеток интегумента, состоящего из 6-7 слоев. Семена являются экзотестальными, т. е. механическим слоем семени является наружный эпидермальный слой, образованный клетками с утолщенными оболочками. Нижележащие слои клеток, начиная со стадии глобулярного зародыша, постепенно

резорбируются (рис. 3, 6-8). Разрушаются и клетки интегументального тапетума, причем первыми дегенерируют клетки вокруг микропилярной части эндосперма. В клетках наружной эпидермы интегумента на стадии зиготы наблюдается накопление слизи полисахаридной природы и видны мелкие зерна крахмала, которые к стадии сердечковидного зародыша исчезают. На этой стадии в клетках начинают развиваться вторичные утолщения (особенно утолщаются радиальные и внутренние тангентальные стенки), которые достигают максимального развития на стадии сформированного зародыша. Наружные тангентальные стенки клеток эпидермы покрыта кутикулой, а сами стенки имеют слоистое строение: наружная область – светлая, а внутренняя – темная. При созревании семени они прогибаются внутрь в каждой клетке, образуя сетчатую поверхность.

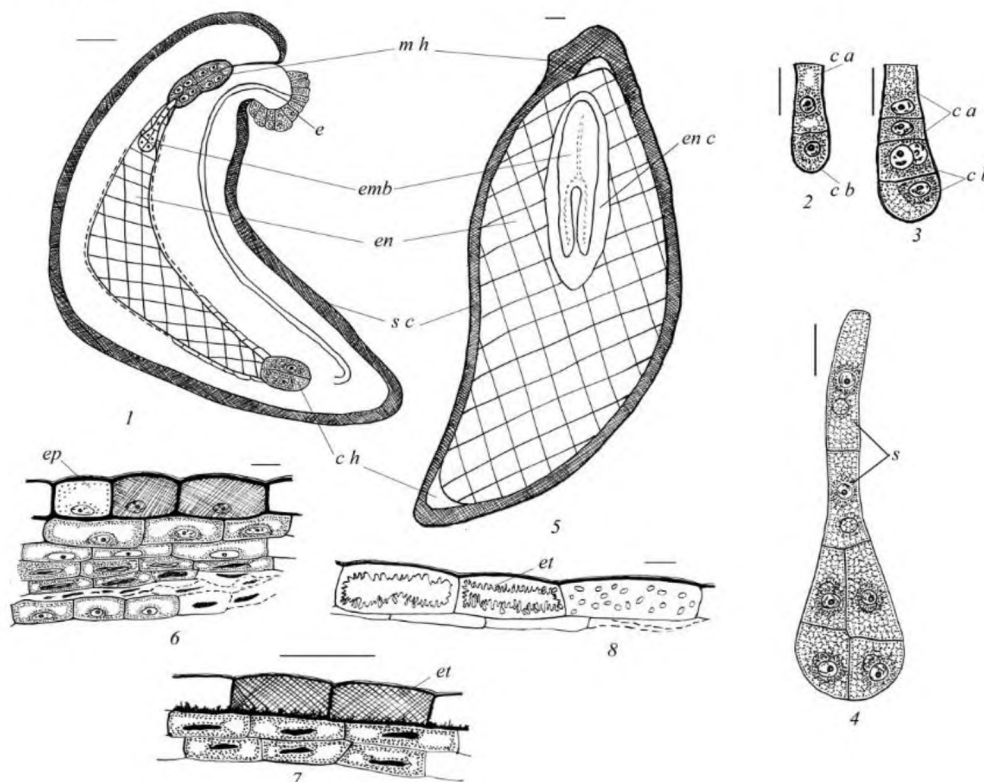


Рис. 3 Строение семени (1, 5), ранние стадии эмбриогенеза (2-4) и формирование семенной кожуры (6-8) у *Rhododendron schlippenbachii* Maxim. 1-4 – образование глобулярного зародыша; 5 – строение зрелого семени; 6-8 – строение семенной кожуры на стадиях сердечковидного (6), торпедовидного (7) и зрелого (8) зародыша. *ch* – халазальный гаусторий, *e* – элайосома, *emb* – зародыш, *en* – эндосперм, *enc* – эндоспермальная полость, *ep* – эпидерма, *et* – экзотеста, *mh* – микропилярный гаусторий, *sc* – семенная кожура. Масштабные линейки, мкм: 1, 5 – 50, 2-4, 6-8 – 10.

Fig. 3 Seed structure (1, 5), early stages of embryogenesis (2-4) and formation of seed coat (6-8) in *Rhododendron schlippenbachii* Maxim. 1-4 – globular embryo formation; 5 – mature seed structure; 6-8 – seed coat structure at the stages of heart (6), torpedo (7) and mature embryo (8). *ch* – chalazal haustorium, *e* – elaiosome, *emb* – embryo, *en* – endosperm, *enc* – endosperm cavity, *ep* – epiderm, *et* – экзотеста, *mh* – micropylar haustorium, *sc* – seed coat. Scale bars, μm: 1, 5 – 50, 2-4, 6-8 – 10

В ходе развития семязачатка для обеспечения прохождения пыльцевых трубок в зародышевый мешок возникают специализированные ткани секреторного типа, называемые обтураторами. Они представлены эпидермальными удлиненными клетками, которые растут в направлении микропиле и часто закрывают вход в него. У изученных нами видов рододендрона в семязачатке перед опылением возникает обтуратор из клеток фуникулуса, входящего в состав рафе. Обычно обтуратор

функционирует во время опыления и оплодотворения, а затем разрушается. У *R. schlippenbachii* и *R. luteum* его клетки сохраняются в период раннего эмбриогенеза (рис. 2, 2; 3, 1).

Зрелые семена исследованных видов различаются по форме, размерам, строению и жизнеспособности, т. е. для них характерна гетероспермия. Семена в зрелых плодах можно разделить на 3 фракции. Семена крупной фракции, как правило, выполнены, при этом 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. В семенах средней и мелкой фракций, а также в части семян крупной фракции в области будущего рубчика со стороны фуникулярной части рафе формируется кольцо клеток удлинненной формы, которые являются секреторными, выполняя, возможно, функцию элайосом. Семена крупной фракции, как правило, содержат крупный зародыш и эндосперм с эндоспермальной полостью и, как правило, в дальнейшем прорастают. 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 оболочками, без признаков развития эмбриональных структур (рис. 4, 1-3; 5, 1-9).



Рис. 4 Гетероспермия у *Rhododendron schlippenbachii* Maxim. Семена разных фракций на плаценте в созревающих плодах. 1 – одно крупное семя и мелкие семена, 2 – крупные и отдельные мелкие, 3 – крупные и средние. Масштабные линейки, мкм: 100

Fig. 4 Heterospermy in *Rhododendron schlippenbachii* Maxim. Seeds of different fractions in maturing fruits. 1 – one large seed and small seeds, 2 – large seeds and some small seeds, 3 – larges and middle seeds. Scale bars, μm : 100

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) Эндоспермальная полость отсутствует.

Для проведения сравнительного анализа были собраны плоды с семенами из естественных условий обитания (Приморский край). В каждом плоде *R. schlippenbachii* формируется 50-175 семян. Наиболее выполненные семена находятся в средней части коробочки, а по положению в кроне – в средней части. При интродукции (Санкт-Петербург) число семян в плоде составляет 46-265. Доля крупных семян составляет в среднем 17%, средних – 37%, мелких – 46%. У *R. luteum* распределение семян по фракциям следующее: крупных 45%, средних 13%, мелких 42%.

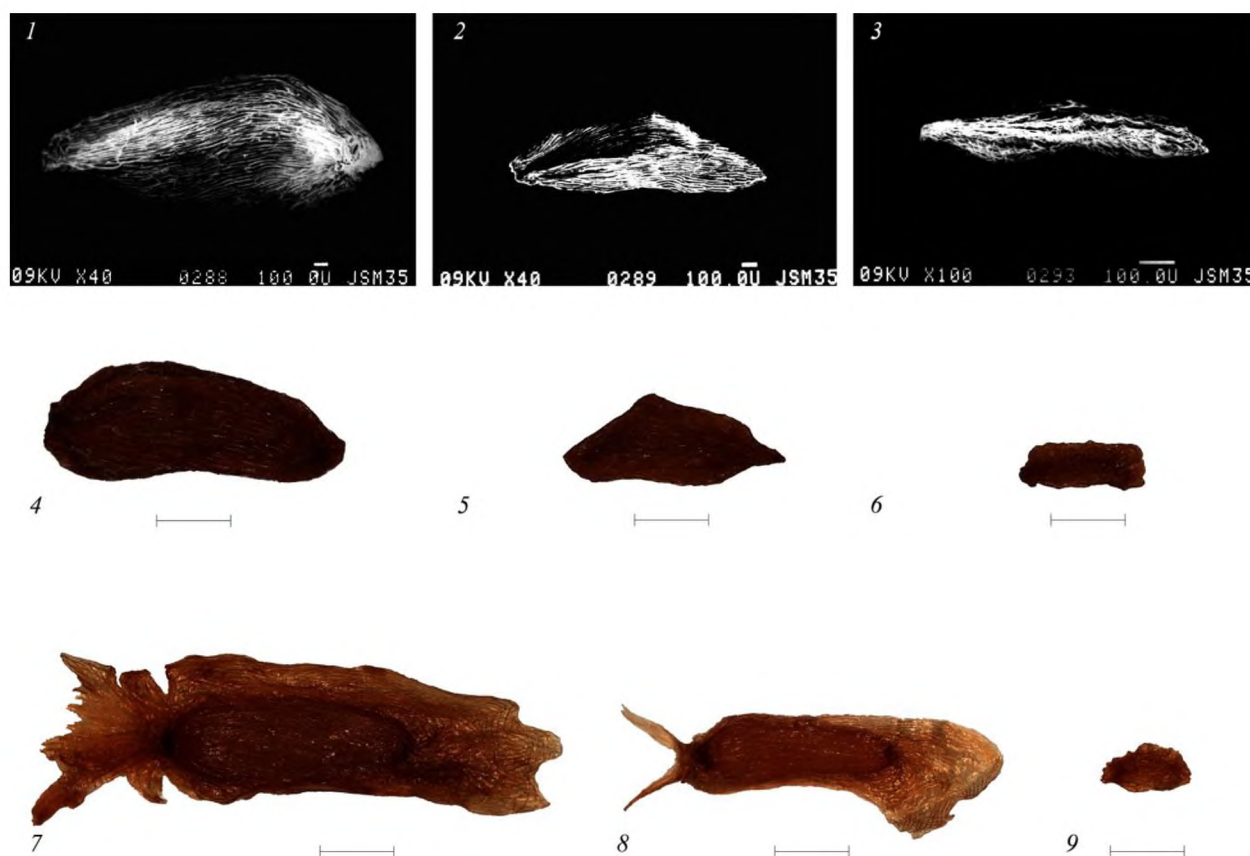


Рис. 5 Гетероспермия у *Rhododendron schlippenbachii* Maxim. (1-6) и *R. luteum* Sweet (7-9). Семена по фракциям: 1, 4, 7 – крупные; 2, 5, 8 – средние; 3, 6, 9 – мелкие. Масштабные линейки, мкм: 50
Fig. 5 Heterospermy in *Rhododendron schlippenbachii* Maxim. (1-6) and *R. luteum* Sweet (7-9). Fractions of seeds: 1, 4, 7 – large seeds; 2, 5, 8 – middle seeds; 3, 6, 9 – small seeds. Scale bars, μm: 50

В плодах на момент диссеминации выявлены различия в структурной дифференциации зародышей семян крупной фракции. У *R. schlippenbachii* зародыши чаще всего хорошо дифференцированы на семядоли (составляют примерно половину длины всего зародыша), гипокотиль, зародышевый корень с чехликом и апекс побега. Однако отмечены случаи формирования зародышей иного строения: с зачатками семядолей и разросшейся гипокотиллярной частью, как на торпедовидной стадии; с

гипокотилем, изогнутым на границе с семядолями; с изогнутыми в основании семядолями. В двух последних случаях искривленная форма зародыша соответствует геми-кампилотропной форме семени. У *R. luteum* наряду с зародышами, преобладающими в зрелых семенах крупной фракции (зародыш с семядолями, составляющими 1/3-1/4 общей длины, длинным гипокотилем и апексами побега и корня), были отмечены зародыши с очень короткими семядолями и зародыши на стадии раннего сердечка (рис. 6, 1-3).

Нами была определена лабораторная всхожесть семян крупной фракции местной репродукции (Ботанический сад БИН РАН). Семена проращивались на свету при комнатной температуре и без предварительной стратификации. Прорастание семян *R. schlippenbachii* началось на седьмой, а у *R. luteum* – на восьмой день после посева. У *R. schlippenbachii* всхожесть составила 89%, а у *R. luteum* – 85%, что указывает на хорошее качество семян этой фракции. Различные стадии прорастания и внешний вид проростков показаны на рис. 7 (1-7).

Анализ результатов проведенного исследования свидетельствует о том, что данные, полученные по строению семязачатка, особенностям развития эндосперма и зародыша, согласуются с литературными сведениями по другим видам рододендрона и семейства Ericaceae в целом (Якобсон, 1983; Palser *et al.*, 1989; Камелина, 2009).

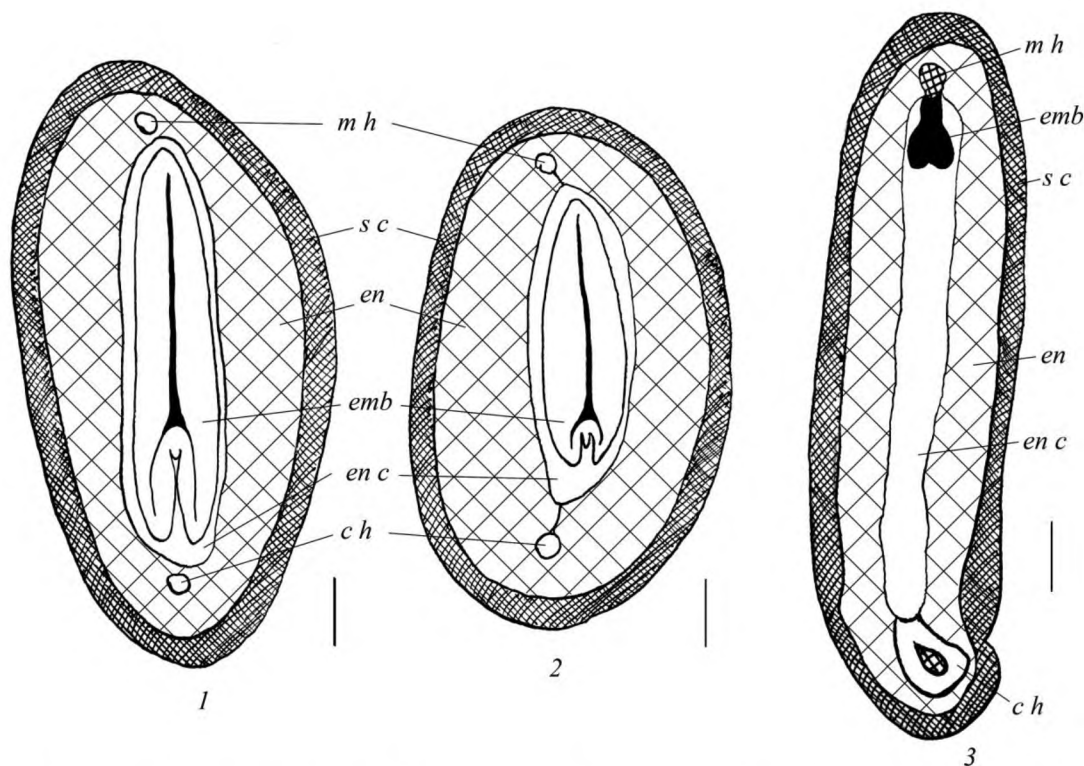


Рис. 6 Семена *Rhododendron luteum* Sweet крупной фракции с различным строением зародыша. Зародыш типичного строения (1); с укороченными семядолями (2); на ранней сердцевидной стадии (3). *c h* – халазальный гаусторий, *emb* – зародыш, *en* – эндосперм, *en c* – эндоспермальная полость, *m h* – микропиллярный гаусторий, *s c* – семенная кожура. Масштабные линейки, мкм: 20

Fig. 6 Seeds of large fraction in *Rhododendron luteum* Sweet with different embryo structure. Typical embryo (1); with short cotyledons (2); at early heart stage (3). *c h* – chalazal haustorium, *emb* – embryo, *en* – endosperm, *en c* – endosperm cavity, *m h* – micropylar haustorium, *s c* – seed coat. Scale bars, μm : 20

Форма семян изученных видов рододендрона сильно варьирует. Большинство семян продолговатые, реже овальные и эллиптические, и совсем редко трапециевидные или веретеновидные. Поверхность семян голая, чаще блестящая, иногда матовая. Формирование семенной кожуры и ее строение идентичны у *Rhododendron* и *Vaccinium myrtillus* L. Последний вид также относится к семейству Ericaceae (Анисимова и др., 2005). Механическим слоем из клеток с утолщенными оболочками является экзотеста. По данным Е. Ф. Черняковской (1992), крупные клетки семенной кожуры у большого числа видов имеют толстые пористые внутренние тангентальные и радиальные стенки. Поверхность семенной кожуры мелкосетчатая.



Рис. 7 Прорастающие семена и проростки *Rhododendron schlippenbachii* Maxim. 1 – прорастание семени; 2 – всходы; 3 – проросток с остатками семенной кожуры; 4 – проросток (общий вид); 5 – апикальная часть проростка, видна почечка. Масштабные линейки, мкм: 100

Fig. 7 Germinating seeds and seedlings in *Rhododendron schlippenbachii* Maxim. 1 – seed germination; 2 – seedlings; 3 – seedling with seed coat remnants; 4 – seedling (general view); 5 – apical part of seedling, plumule is seen. Scale bars, μm : 100

У *R. schlippenbachii* и *R. luteum* выявлена гетероспермия. Отмечены аномалии в ходе развития (обычно зародыши останавливаются на стадии зиготы), приводящие к снижению числа полноценных семян крупной фракции. Крупные семена, как правило, выполнены, микропилярный и халазальный полюса хорошо выражены. В них часто содержится крупный зародыш и эндосперм с эндоспермальной полостью. В дальнейшем такие семена обычно прорастают. Семена средней фракции имеют меньшие размеры, часто деформированы и уплощены. В них эндосперм обычно не полностью сформирован, а зародыш может отсутствовать. Семена мелкой фракции – пылевидные, их форма соответствует остановившимся в развитии семязачаткам. Мелкие семена представлены в основном сохранившимися клетками интегумента и халазы с утолщенными оболочками, без признаков развития эмбриональных структур. У семян средней и, особенно, мелкой фракций *R. luteum* часто отсутствует крыловидная кайма, которая имеется у крупных семян этого вида. В них, а также в части семян крупной фракции в области будущего рубчика с фуникулярной стороны рафе формируется кольцо клеток удлиненной формы, которые являются секреторными, выполняя, возможно, функцию элайосом.

Следует отметить, что плоды-коробочки у изученных нами видов вскрываются не одинаково: у *R. luteum* вскрываются продольными щелями по всей длине, а у *R. schlippenbachii* обычно только в верхней части. Это определяет специфику диссеминации, которая осуществляется анемохорно. У *R. luteum* полностью раскрывающиеся коробочки позволяют крупным семенам с хорошо выраженной каймой планировать и отлетать на значительное расстояние. Однако, большая часть высыпающихся средних и мелких семян с редуцированной каймой остаются рядом с материнским растением. У *R. schlippenbachii* семена высыпаются порционно из верхней части коробочек и только при колебании коробочек порывами ветра. Дальнейшая дисперсия осуществляется муравьями, которых привлекают элайосомы.

При изучении гетероспермии у *Vaccinium myrtillus* было выявлено, что морфогенез семязачатков и семян в одном плоде характеризуется асинхронностью. В процессе их развития обнаружены 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 (Анисимова и др., 2005). 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: крупная, средняя и мелкая фракции. Количество семян в каждой из них варьирует в зависимости от места произрастания и года сбора материала. Для Ленинградской области (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. Мелкие и средние семена также характеризуются наличием элайосом. В отличие от видов рододендрона у черники плоды сочные, ягодовидные, невскрывающиеся. Все семена каждого плода остаются

вместе после распада тканей, что делает возможным рассеивание с помощью муравьев не только мелких и средних, но и крупных семян. 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 (*Ranunculaceae*) 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 (Бутузова, 2018). Можно предположить, что семена *V. myrtillus* с глобулярным зародышем и семена *R. luteum* и *R. schlippenbachii* с зачатками или короткими семядолями и эндоспермальной полостью образуют почвенный банк семян, доразвитие и прорастание которых произойдет не в год созревания, а позже.

При произрастании рододендронов *in situ* в каждом плоде *R. schlippenbachii* формируются 10-35 крупных семян (Врищ, 2000). Всхожесть семян составляет 84% (Зорикова, 1978), 95-97% (Врищ, 2000), иногда 100% (Александрова, 1989). Всхожесть семян, полученных при интродукции, у различных видов сильно варьирует (от 9 до 93%), что связано с условиями выращивания растений (Карамзин, 1980). Этот показатель у рододендронов, культивируемых в благоприятных условиях интродукции, составляет 80-90%, иногда до 100% (Кондратович, 1981). Наши данные свидетельствуют, что значения всхожести семян крупной фракции в условиях интродукции очень сходны с показателями в естественных условиях – у *R. schlippenbachii* всхожесть составила 89%, а у *R. luteum* 85%.

Согласно нашим данным, зародыши семян исследованных видов рододендрона нуждаются в доразвитии, о чем свидетельствует наличие эндоспермальной полости вокруг формирующегося зародыша. Имеется ряд исследований, посвященных проращиванию семян рододендронов и приемам повышения их всхожести. Семена большинства видов рододендронов светочувствительные, тип покоя физиологический неглубокий (Николаева и др., 1985). Предлагаются технологии массового семенного размножения рододендронов, предполагающие заделку семян 0.5 см слоем субстрата. При этом, учитывая светочувствительность семян, перед их заглублением необходима выдержка посевов на свету в течение недели (Шевчук, 2007).

Заключение

Феномен образования аберрантных семязачатков и семян имеет широкое распространение. У цветковых растений выработались различные репродуктивные модели, обеспечивающие как нормальное развитие семян, так и специфику диссеминации. Одной из таких стратегий является перераспределение питательных веществ из дегенерирующих семязачатков в развивающиеся, что рассматривают как способ адаптации к расселению и даже как один из элементов поведения растений в крайних условиях существования (Erdelská, 1999). У видов *Vicia* (*Fabaceae*) размер плода коррелирует с общим числом семязачатков в завязи и числом abortируемых семян. Виды с мелкими плодами характеризуются небольшими семенами и низкой abortированностью, тогда как у видов с крупными плодами наблюдается обратная зависимость (Ortega-Olivencia, Devesa, 1997). Важной стратегией явилось появление гетероспермии, при которой аберрантные семязачатки не исчезают, а сохраняются после опыления. Такие семязачатки и семена 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* Maiden (*Myrtaceae*),

абортируемые семязачатки и семена до конца не разрушаются и вместе с нормальными семенами сохраняют форму плода (Sedgley, 1989). У *Vaccinium myrtillus*, *Rhododendron luteum* и *R. schippenbachii* (Ericaceae) выявлены 3 фракции семян в зрелых плодах: крупные, средние, мелкие. Семена крупной фракции содержат зародыш и эндосперм и в дальнейшем прорастают. Семена средней фракции характеризуются разного рода нарушениями в процессе развития, лишены эндосперма либо зародыша (средние) или эмбриональные структуры отсутствуют вообще (мелкие). Мелкие и средние семена характеризуются наличием элайосом и участвуют в дисперсии семян с помощью муравьев после вскрывания коробочек (анемохория) или распада ягодовидных плодов. Еще одно достижение по оптимизации семенного размножения у указанных растений касается крупных семян *V. myrtillus* с глобулярным зародышем и *R. luteum* и *R. schippenbachii* с зачатками или короткими семядолями и эндоспермальной полостью, которые образуют почвенный банк семян, доразвитие и прорастание которых произойдет не в год созревания, а позже.

Благодарности / Acknowledgements

Работа выполнена в рамках государственного задания Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН по темам АААА-А18-118031690084-9 “Структурно-функциональные основы развития и адаптации высших растений”, АААА-А18-118051590112-8 “Поливариантность морфогенетических программ развития репродуктивных структур растений, естественные и искусственные модели их реализации” (сбор, обработка материала и обсуждение результатов) и № ГРНТИ 34.29.01 “Изучение и сохранение биологического разнообразия растений” (РГПУ им. А.И. Герцена) (описание результатов исследования).

The research was carried out within the framework of the institutional research projects “Structural-functional bases of development and adaptation in higher plants”, “Polyvariation of morphogenetic developmental programmes of plant reproductive structures, natural and artificial models of their realization” (Komarov Botanical Institute of RAS, state registration Nos. АААА-А18-118031690084-9, АААА-А18-118051590112-8 – collecting material, its treatment and result discussion), and “Study and conservation of plant biological diversity” (Herzen State Pedagogical University of Russia, No. 34.29.01 – description of the study results).

Литература / References

Александрова М.С. Рододендрон. Москва: Лесная промышленность, 1989. 72 с. [Aleksandrova M.S. Rhododendron. Moscow: Lesnaya promyshlennost, 1989. 72 p.]

Анисимова Г.М., Шамров И.И., Яковлева О.В. Семязачаток, семя и гетероспермия у *Vaccinium myrtillus* L. (Ericaceae) // Ботанический журнал. 2005. Т. 90. № 10. С. 1499–1516.

[Anisimova G.M., Shamrov I.I., Yakoveva O.V. Ovule, seed and heterospermy in *Vaccinium myrtillus* L. (Ericaceae). *Botanicheskii Zhurnal*. 2005. 90 (10): 1499–1516]

Бухаров А.Ф. Разнокачественность семян: теория и практика (обзор) // Овощи России. 2020. Вып. 2. С. 23–31. DOI: 10.18619/2072-9146-2020-2-23-31

[Bukharov A.F. Variability and heterogeneity of seeds: theory and practice (review). *Vegetable crops of Russia*. 2020. 2: 23–31. DOI: 10.18619/2072-9146-2020-2-23-31]

Бутузова О.Г. Особенности формирования семян у *Pulsatilla vulgaris* и *Helleborus niger* (Ranunculaceae) с доразвитием зародыша // Ботанический журнал. 2018. Т. 103. № 3. С. 313–330. DOI: 10.1134/S0006813618030031

[Butuzova O.G. Peculiarities of seed formation in *Pulsatilla vulgaris* and *Helleborus niger* (Ranunculaceae) with embryo postdevelopment. *Botanicheskii Zhurnal*. 2018. 103 (3): 313-330. DOI: 10.1134/S0006813618030031]

Вруц Д.Л. Особенности плодоношения и возобновления *Rhododendron schlippenbachii* (Ericaceae) на юге Приморского края // Труды ботанических садов ДВО РАН. Т. 2. Растения в природе и культуре. Владивосток: Дальнаука, 2000. С. 33–39.

[Vrishch D. L. Features of fruiting and renewal of *Rhododendron schlippenbachii* (Ericaceae) in the south of Primorsky Krai. *Proceeding of botanical gardens of DVO RAN*. Vol. 2. Plants in nature and under introduction. Vladivostok: Dalnauka, 2000. P. 33–39]

Зорикова В.Т. К вопросу охраны рододендрона Шлиппенбаха в Приморье // Актуальные вопросы охраны природы на Дальнем Востоке. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1978. С. 60–62.

[Zorikova V.T. On the protection of *Rhododendron schlippenbachii* in Primorye. *Topical issues of nature protection in the Far East*. Vladivostok: Press House "Izdatelstvo DVNC AN SSSR", 1980. P. 76–80]

Камелина О.П. Систематическая эмбриология цветковых растений. Двудольные. Барнаул: АРТИКА, 2009. 501 с.

[Kamelina O.P. Systematic embryology of flowering plants. Dicotyledons. Barnaul: ARTIKA, 2009. 501 p.]

Кармазин Р.В. Биология цветения и плодоношения рододендрона японского (*Rhododendron japonicum* (Gray.) Suringar.) // Охрана, изучение и обогащение растительного мира: Республиканский межведомственный научный сборник. Киев: Изд-во «Вища школа», 1980. Вып.7. С. 51–58.

[Karmasin R.V. Biology of flowering and fruiting of *Rhododendron japonicum* (Gray.) Suringar. *Protection, study and enrichment of the plant world: Republican interdepartmental scientific collection*. Kiev: Press House "Vishcha shkola", 1980. 7: 51–58]

Кондратович Р.Я. Рододендроны. Рига: Авотс, 1981. 231 с.

[Kondratovich R.Ya. Rhododendrons. Riga: Avots, 1981. 231 p.]

Николаева М.Г., Разумова М.В., Гладкова В.Н. Справочник по проращиванию покоящихся семян. Ленинград: Наука, 1985. 348 с.

[Nikolaeva M.G., Rasumova M.V., Gladkova V.N. Dormant seed germination guide. Leningrad: Nauka, 1985. 348 p.]

Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. Москва: Колос, 1974. 288 с.

[Pausheva Z. P. Workshop on cytology of plants. Moscow: Kolos, 1974. 288 p.]

Черняковская Е.Ф. Семейство Ericaceae // Сравнительная анатомия семян. Санкт-Петербург: Наука, 1992. Т. 4. С. 25–35.

[Chernyakovskaya E.F. Ericaceae family. Comparative anatomy of seeds. St. Petersburg: Nauka, 1992. 4: 25–35]

Шамров И.И. Семязачаток цветковых растений: строение, функции, происхождение. Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 356 с.

[Shamrov I. I. 2008. Ovule of flowering plants: structure, functions, origin. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 356 p.]

Шевчук С.В. Возможности заглубленного посева семян при контейнеризованном выращивании рододендронов // Биологическое разнообразие. Интродукция растений. Матер. международ. научной конференции. Санкт-Петербург: РАН, 2007. С. 639–641.

[Shevchuk S.V. Possibilities of buried sowing of seeds for containerized cultivation of rhododendrons. *Biological diversity. Plant introduction*. Proceedings of an international scientific conference. St. Petersburg: RAN, 2007. P. 639–641]

Якобсон Л.Я. Семейство Ericaceae: Подсемейства Rhododendroideae, Ericoideae, Vaccinioideae // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Phytolaccaceae–Thymelaeaceae. Ленинград: Наука, 1983. С. 202–206.

[Yacobson L.Ya. Ericaceae family: Rhododendroideae, Ericoideae, Vaccinioideae subfamilies. *Comparative embryology of flowering plants. Phytolaccaceae – Thymelaeaceae*. Leningrad: Nauka, 1983. P. 202–206]

Erdelská O. Successive tissue degeneration in unfertilized ovules of *Daphne arbuscula* // Acta Biologica Cracoviensia. Series Botany. 1999. Vol. 41. P. 163–167.

Ortega-Olivencia A., Devesa J.A. Seed set and germination in some wild species of *Vicia* from SW Europe (Spain) // Nordic Journal of Botany. 1997. Vol. 17 (6). P. 639–648.

Palser B.F., Philipson W.R., Philipson M.N. Development of ovule, megagametophyte and early endosperm in representative species of *Rhododendron* L. (Ericaceae) // Botanical Journal of the Linnean Society. 1989. Vol. 101 (44). P. 363–393.

Sedgley M. Ovule and seed development in *Eucalyptus woodwardii* Maiden (Symphyomyrtus) // Botanical Gazette. 1989. Vol. 150 (3). P. 271–280.

Shamrov I.I. Structure and development of coenocarpous gynoecium in angiosperms // Wulfenia. 2020. Vol. 27. P. 145–182.

Статья поступила в редакцию 12.04.2021 г.

Shamrov I.I., Babro A.A., Anisimova G.M. Heterospermy analysis in *Rhododendron luteum* Sweet and *Rhododendron schlippenbachii* Maxim. (Ericaceae) // Plant Biology and Horticulture: theory, innovation. 2021. № 2 (159). P. 48–62.

Seed propagation is one of the main methods of rhododendron planting stock. Obtaining of the seeds from introduced plants (native reproduction) is very important for successful introduction. In *Rhododendron schlippenbachii* and *R. luteum* the structural features of the ovule before pollination, the development of the embryo, endosperm, and seed coat are studied. The studied species are characterized by heterospermy. Mature seeds differ in shape, size, internal structure, and vitality. Seeds in ripe fruits can be divided into 3 fractions. Large seeds often contain an embryo, an endosperm with an endosperm cavity, and later usually germinate. In the seeds of the middle fraction, the endosperm is usually not fully formed, and the embryo may be absent. Small seeds are mainly represented by preserved integument and chalaza cells with thickened cell walls, without signs of the development of embryonic structures. Seeds of medium and, especially, small fractions of *R. luteum* often lack a wing border, which is present in large seeds of this species. In them, as well as in some of the seeds of the large fraction of both species, secretory cells are formed in the base of funicular region of raphe, which, possibly, perform the function of elaiosomes.

Keywords: ovule; embryo; endosperm; seed coat; seed germination; heterogeneity; seed propagation; rhododendron