

УДК 581.3.582

ОСОБЛИВОСТІ НАСІННОЇ РЕПРОДУКЦІЇ *COTONEASTER MELANOCARPUS* FISCH. EX BLYTT. (ROSACEAE) ІЗ ФЛОРИ УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ

В. Ю. Мандрик

Особливості насінної репродукції *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt. (Rosaceae) із флори Українських Карпат. — В. Ю. Мандрик. — Вивчений репродуктивний процес у *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt. В процесі мікроспорогенезу спостерігаються аномалії в мейозі. Утворюються уніваленти. Хромосоми, під час поділу ядра мікроспороцита, розходяться до полюсів нерівномірно. Цитокінез, при утворенні мікроспор, призводить до утворення поліад, ядра яких містять незбалансоване число хромосом. Проростання таких мікроспор супроводиться відхиленням в мітозі. Пилкові зерна, що утворюються – стерильні. Всього біля 20% пилкових зерен морфологічно нормальні і фертильні. Насінний зачаток геміанатропний красинуцелятний з двома інтегументами. Кількість первинних археспоріальних клітин варіабельна. Центральна спорогенна клітина трансформується в мегаспороцит і, згодом, дегенерує, а латеральні, поділяючись мітотично, примножують кількість клітин спорогенного комплексу. Функціонування спорогенних клітин в межах одного насінного зачатка може здійснюватись у двох напрямках. Спорогенні клітини трансформуються в мегаспороцити безпосередньо, чи, мітотично поділяючись, розвиваються в апоміктичні зародкові мішки (диплоспорія). Тетради мегаспор лінійні чи Т-подібні. Зародковий мішок нормального типу. Еуспоричні гаплідні зародкові мішки дегенерують. Спорогенний комплекс і його похідні витісняються і поглинаються апоспоричними зародковими мішками. Апоспоричні зародкові мішки розвиваються із соматичних клітин халазальної зони нуцелуса. Специфічною формою апоміксису для *C. melanocarpus* є апоспорія–партеногенез. Зрідка зустрічається псевдогамія. Ендосперм нуклеарний. Розвиток зародка здійснюється за типом *Asterad* var. *Geum*.

Ключові слова: насінний зачаток, археспорій, зародковий мішок, апоміксис, диплоспорія, апоспорія, ендосперм, зародок.

Адреса: Ужгородський національний університет, вул. Волошина, 32, Ужгород, 88000, Україна

Seed reproduction features in *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt. (Rosaceae) from Ukrainian Carpathian flora. — V. Mandryk. — The reproductive process has been studied in *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt. In the process of microsporogenesis some abnormalities can be observed in meiosis. Univalents are forming. Chromosomes are moving irregularly to the poles. Polyades, containing nuclei with the non-balanced chromosome number emerge in cytokinesis. As these microspores develop some deviations can be observed in mitosis. The pollen grains are sterile. Only 20 per cent of the pollen grains are morphologically normal and fertile. The ovule is hemianatropic, crassinucellate with two integuments. The number of archesporial cells varies. The central sporogenous cell transforms to the megasporocyte and then rapidly degenerates, the lateral ones undergo mitotic division and promote the number increase of the cells of sporogenous complex. Functioning of the sporogenous cells within the same ovule can be realised in two directions. The sporogenous cells become megasporocytes or by direct mitotic division develop into embryo sacs (diplospory). Megaspore tetrads are linear or T-form. The embryo sac is of normal type. The eusporic haploid embryo sacs degenerate. The sporogenous complex and its derivatives are displaced and absorbed by developing aposporic embryo sacs. The aposporic embryo sacs develop from somatic cells of nucellus chalazal zone.

Apospory, i.e. parthenogenesis, is a specific form of apomixis for *C. melanocarpus*. The inductive parthenogenesis was revealed in some rare cases. The endosperm is nuclear. The embryo develops according to the type *Asterad* var. *Geum*.

Key. words: Ovule, archesporium, embryo sac, apomixis, diplospory, apospory, endosperm, embryo.

Address: Uzhhorod National University, 32, A. Voloshyn St., Uzhhorod, 88000, Ukraine.

Вступ

До складу родини Rosaceae належать крупні роди, види яких характеризуються значним поліморфізмом, плоідністю і різноманітністю життєвих форм. Репродукція у них пов'язана з алогамією і статевим відтворенням. Одночасно, в межах окремих родів, існують види, що розмножуються апоміктично.

В літературі [14, 15] є вказівки на те, що рід *Cotoneaster* Medik. має складну генетичну систему. Виникнення видів *Cotoneaster* зумовлено поєднанням ало- і автополіплоїдії, що, на думку Sax J. S. [14], сприяло широкому їх розповсюдженню та вплинуло на спосіб репродукції.

У природі існує близько 50 видів роду *Cotoneaster*, серед яких є диплоїди, триплоїди, тетраплоїди і поліплоїди. Більшість диплоїдних видів є вічнозеленими, а, отже, переважно субтропічними. Диплоїди мають обмежений ареал.

Ареал *C. melanocarpus* простягається від північного сходу Європи через Сибір до центральної та північно-східної Азії. За даними Sax [14], *C. melanocarpus* є тетраплоїдним видом ($2n=68$). В ембріологічному відношенні вид малодосліджений. Літературні відомості [2, 5, 6, 11] свідчать про фрагментарний характер ембріологічних досліджень і торкаються, переважно, інших видів *Cotoneaster*, в той час, як *C. melanocarpus* – вид з широким північним ареалом малодосліджений [5], а із флори Українських Карпат майже не вивчений.

Залишаються повністю не з'ясованими питання формування та функціонування чоловічих генеративних структур. Маловивченими є ембріональні процеси, пов'язані з диференціюванням та функціонуванням багатоклітинного жіночого археспорія. Одночасно виникла необхідність більш детально вивчити і встановити можливі способи репродукції, а саме: наявність або відсутність запліднення, псевдогамії або автономного апоміксису.

Метою нашого дослідження було: вивчити розвиток та функціонування чоловічих генеративних структур, можливість статевого відтворення, встановити фертильність пилкових зерен, наявність або відсутність автономного чи індукованого апоміксису та способів розвитку ендосперма і зародка.

Матеріал і методика досліджень

Ембріологічні дослідження *Cotoneaster melanocarpus* тривали протягом 1999–2004 років. Матеріал був зібраний у передгірній зоні Закарпатської області на висоті 200–600 м н.р.м. Темпоральну фіксацію проводили в період від утворення пуп'янків до завершення цвітіння. Матеріал фіксували за Навашиним (хромова кислота : формалін : льодяна оцтова кислота – 10:4:1), ФОС (формалін : оцтова кислота : спирт етиловий – 10:7:1) та Карнуа (спирт етиловий : оцтова кислота – 3:1) [7].

Препарати фарбували за Фельгеном та Гейденгайном, підфарбовуючи цитоплазму світлим зеленим та еритрозином. Для з'ясування наявності автономного апоміксису пуп'янки, після кастрації, ізолювали.

Результати досліджень та їх обговорення

Пилляки *C. melanocarpus* чотиригнізді, гнізда пилляків зближені попарно у дві теки. В розвитку мікроспорангії (гнізда пилляка) існує три періоди: премейотичний, мейотичний і постмейотичний.

У премейотичному періоді в кожній лопасті майбутнього гнізда пилляка – мікроспорангії із субепідермальних клітин диференціюється одношаро-

вий первинний археспорій. Внаслідок периклинальних поділів клітин первинного археспорія виникає первинний паріетальний шар, з якого формується стінка пилляка та вторинні археспоріальні клітини. Вторинні археспоріальні клітини мітотично поділяються і утворюють спорогенну тканину.

Мейотичний період характеризується: 1) диференціюванням стінки пилляка; 2) перетворенням спорогенної тканини у мікроспороцити; 3) мейотичним поділом – мікроспорогенезом і утворенням тетрад гаплоїдних мікроспор за симультанним типом; 4) функціонуванням клітин стінки пилляка, зокрема – тапетуму.

Постмейотичний період включає: 1) процес відокремлення мікроспор; 2) розвиток двоклітинних пилкових зерен – чоловічого гаметофіта; 3) дегенерацію внутрішніх шарів стінки пилляка.

Сформована стінка пилляка складається з епідерми, ендотеція або фіброзного шару, двох середніх шарів і тапетуму. Отже, згідно класифікації формування стінки пилляка за Davis G.Z. [9], для *C. melanocarpus* характерний дводольний тип розвитку і формування стінки пилляка.

Тапетум секреторного типу. Максимального функціонування тапетум досягає після декількох мітотичних поділів ядер у тапетальних клітинах.

Мейоз при мікроспорогенезі відбувається із значними порушеннями. В розвитку мікроспорангіїв нами виявлені відхилення, які проявляються на різних етапах їх розвитку, є критичними і призводять до утворення нежиттєздатних пилкових зерен або дегенерації мікроспорангіїв в цілому. Відхилення проявляються на: спорогенному, мікроспороцитному, мікроспоровому і гаметофітному етапах розвитку мікроспорангіїв.

Найбільш ранні аномалії виникають на спорогенному етапі, який характеризується дегенерацією ініціальних клітин спорогенної тканини або вже сформованого спорогенного комплексу, клітини якого, при нормальному розвитку мікроспорангіїв, трансформуються в мікроспороцити.

Мікроспороцитний етап включає: стадію синапсису (рис. 1а), яка особливо є критичною і після якої мікроспороцити дегенерують; мейоз, коли аномалії проявляються в утворенні уні- і полівалентів, у нерівномірному розходженні хромосом до полюсів у анафазі I і II та у виникненні ядер з незбалансованим числом хромосом.

Мікроспоровий критичний етап полягає в утворенні поліад – мікроспор, яких буває більше, ніж чотири. Такі мікроспори містять одне або декілька макро- чи мікроядер, що відрізняються за набором хромосом і згодом дегенерують.

Гаметофітному етапу властивий аномальний розвиток чоловічого гаметофіта, що відбувається при проростанні зовнішньо морфологічно нормальної мікроспори і призводить до: 1) утворення двох вегетативних і одного генеративного ядер; 2)

одного вегетативного і двох генеративних або різної асоціації таких ядер у різній кількості; 3) відсутності генеративної клітини або в утворенні двох–трьох рівних за величиною ядер (рис. 16).

Підрахунки показали, що тільки у 20% із усіх утворених мікроспор розвиток чоловічого гаметофіта здійснюється нормально. Інші пилкові зерна дегенерують на різних стадіях аномального розвитку. Морфологічно нормальні двоклітинні пилкові зерна мають 40 мкм у діаметрі; карликові, дрібні – 10 мкм; великі – 60 мкм.

В основному аномалії і дегенераційні процеси активізуються на гаметофітному етапі, тобто на етапі розвитку мікроспор у чоловічий гаметофіт, який слід вважати для *C. melanocarpus* найбільш критичним. 80% мікроспор – одноядерних пилкових зерен не здатні в подальшому розвиватись нормально і утворювати фертильні двоклітинні пилкові зерна. Близько 10% вмісту гнізд пилків дегенерують на мікроспороцитній і мікроспоровій стадії розвитку. Вищевказані аномалії свідчать, що пилкові зерна *C. melanocarpus* малоприсадибні для здійснення статевого відтворення (рис. 16).

Насінний зачаток красинуцелятний з двома інтегументами. У субепідермальному шарі нуцелуса закладаються три первинні археспоріальні клітини. Нуцелярний ковпачок утворюється шляхом периклінальних поділів клітин епідерми і у мікропілярній частині має чотири–п’ятишарову будову. Первинні археспоріальні клітини, що розташовані в центральній частині нуцелуса, при поділі утворюють паріетальний шар та клітини вторинного археспорія. Центральна вторинна археспоріальна клітина здатна безпосередньо трансформуватись у мегаспороцит і, на стадії синапсису, дегенерує.

Латеральні вторинні археспоріальні клітини поділяються на дочірні, внаслідок чого збільшується кількість клітин у спорогенному комплексі. Такі клітини – похідні вторинного археспорія, після дегенерації центрального мегаспороцита здатні трансформуватись у мегаспороцити або безпосередньо розвиватись в апоміктичні зародкові мішки (диплоспорія).

Мейоз завершує, переважно, один мегаспороцит, що зумовлює утворення лінійної або Т-подібної тетради мегаспор. У разі виникнення двох тетрад, функціональними є обидві халазальні мегаспори.

У *C. melanocarpus* розвиваються як еуспоричні гаплоїдні зародкові мішки, так і нередуковані, диплоїдні апоміктичні, що виникають безпосередньо із спорогенних клітин шляхом мітозу (диплоспорія).

На ранніх етапах розвитку спорогенний комплекс має мейотичну тенденцію. Клітини спорогенного комплексу функціонують подібно до статевих видів. Виникає центральний мегаспороцит, а після його дегенерації мегаспороцитами стають

також латеральні клітини, які здатні завершити мейоз і утворити тетраду мегаспор. Із халазальної мегаспори розвиваються еуспоричні зародкові мішки. Повного диференціювання досягає один еуспоричний зародковий мішок (рис. 2, 3).

У межах спорогенного комплексу мейоз здійснюється у напрямі від центру до периферії. Мейотична тенденція спорогенних клітин не у всіх насінних зачатках реалізується повністю. Паралельно, з утворенням тетради мегаспор, у нуцелусі із спорогенних клітин розвиваються апоміктичні диплоїдні диплоспоричні зародкові мішки, які утворюються внаслідок мітозу і досягають повної диференціації або тільки дво–чотириядерної стадії розвитку (рис. 4).

В інших насінних зачатках, в одного й того ж екземпляру рослини, із латеральних клітин спорогенного комплексу виникають виключно апоміктичні зародкові мішки. У таких насінних зачатках клітини спорогенного комплексу втрачають здатність трансформуватись у мегаспороцити, що є характерним для апоміктів.

Кінцевим етапом функціонування клітин нуцелуса та розвитку різних за генезисом зародкових мішків є активація соматичних клітин халазального кінця нуцелуса, які стають ініціалами апоспоричних апоміктичних зародкових мішків. Таких апоспоричних ініціальних клітин дві–три. Апоспоричні диплоїдні зародкові мішки згодом, диференціюючись, витісняють усі інші зародкові мішки спорогенного походження, в тому числі і диплоспоричні. Дво–, чотириядерної стадії досягають всі апоспоричні ініціали клітин, що виникають, але повністю диференціюються один, зрідка – два зародкові мішки. Від еуспоричного зародкового мішка апоміктичні диплоїдні зародкові мішки відрізняються розмірами, крупними елементами яйцевого апарату та видовженими полярними ядрами в центральній клітині (рис. 5).

Запліднення у еуспоричних зародкових мішках виявлено не було і такі зародкові мішки швидко дегенерують.

У диплоїдних апоспоричних зародкових мішках виявлено вхід пилкової трубки та злиття спермія з ядром центральної клітини. Одна із синергід при цьому знаходилась у стані дегенерації. Отже, у *C. melanocarpus* виявлена псевдогамія, коли ендосперм розвивається внаслідок злиття ядра центральної клітини зі спермієм, а зародок – партеногенетично (рис. 6).

Ендосперм нуклеарного типу. Спостерігається значний поліморфізм ендоспермальних ядер. На чотири–, шестиклітинній стадії розвитку зародка в халазальному кінці центральної клітини відбуваються інтенсивні мітотичні поділи ядер ендосперму, внаслідок чого виникають видовжені ендоспермальні ядра. Можна припустити, що такі поліпло-

ідні ядра утворюються шляхом злиття метафазних пластинок під час мітозу.

Розвиток зародка, згідно класифікації зародків за Jorgensen D. [12], здійснюється за типом *Asterad* var. *Geum*. Перший поділ ядра зиготи супроводжується утворенням поперечної перегородки. Виникають апікальна і базальна клітини, поділ яких здійснюється майже одночасно. Поділ базальної клітини – поперечний. В апікальній клітині виникають дві похилі перетинки, внаслідок чого виникає епіфізарна клітина. Утворення епіфізи є характерною ознакою для зародка, що розвивається за var. *Geum*.

У *C. melanocarpus* епіфізарна клітина невелика, але вона інтенсивно ділиться і дає початок групі епіфізарних клітин, з якої виникає конус наростання стебла.

Базальна клітина, після поділу, дає початок підвіску. Похідна від базальної, яка безпосередньо межує з клітинами, що виникають із апікальної, є гіпофізарною і утворює кореневий апекс. Подальше диференціювання її відбувається пізніше, ніж епіфізарної. Отже, у розвитку зародка бере участь як апікальна, так і базальна клітина, що відповідає *Asterad*-типу розвитку зародка [12].

У літературі [11] для інших видів *Cotoneaster* зазначається, що статевий процес трапляється рідко. Запліднення у гаплоїдних зародкових мішках не спостерігалось, а потомство має материнські ознаки.

На нашу думку, відсутність запліднення у гаплоїдних еуспоричних зародкових мішках спричинена їх ранньою дегенерацією ще до розкриття пуп'янок. Другою істотною причиною цього явища є низька фертильність пилкових зерен.

Для з'ясування форми апоміксису необхідним є вивчення функціонування багатоклітинного археспорія та його похідних у межах нуцелуса насінного зачатку з метою встановлення походження зародкових мішків.

Структура спорогенного комплексу великих поліплоїдних родів *Rosaceae* має свою специфіку, яка пов'язана з особливостями виникнення та подальшого функціонування спорогенних клітин залежно від місцеположення їх в нуцелусі.

Мегаспорангій (нуцелус) *C. melanocarpus* належить до типу мегаспорангіїв *Rosaceae* [5], у спорогенному комплексі якого центральний мегаспороцит дегенерує на стадії синапсису. Нормально функціонують тільки латеральні спорогенні клітини, що є вихідними як для мегаспороцитів, так і для апоміктичних зародкових мішків диплоспоричного характеру.

Археспоріальні клітини, згідно теорії корпусу і туніки для вегетативних апексів та застосовуючи її до фоліарних меристем, виникають завжди із центральної групи клітин другого субепідермального шару туніки [3, 10].

Археспоріальні клітини, на відміну від інших, соматичних клітин нуцелуса, здійснюють ряд міотичних поділів, внаслідок чого утворюється покривний комплекс і спорогенні клітини. Отже, всі спорогенні клітини відрізняються від соматичних клітин нуцелуса вищим ступенем диференціювання (первинний археспорій – вторинний археспорій – спорогенні клітини). Така відміна в генезисі спорогенних клітин та латеральних соматичних клітин нуцелуса дає підставу вважати, що всі апоміктичні зародкові мішки, які виникають із латеральних спорогенних клітин, внаслідок випадання мейозу і заміною його мітозом, слід вважати диплоспоричними.

Апоміктичні зародкові мішки, що виникають із соматичних клітин у халазальному кінці нуцелуса, походять із корпусу [6]. Клітини корпусу, які знаходились під епідермальним шаром туніки, а в подальшому – під археспоріальними клітинами та їх похідними – спорогенними є соматичними. Внаслідок розвитку спорогенних клітин у нуцелусі, вони займають халазальне положення.

Отже, згідно з положенням про фоліарні меристеми, генезис апоспоричних зародкових мішків, що розвиваються з клітин корпусу, відмінний від генезису зародкових мішків диплоспоричного характеру, які виникають із спорогенних клітин.

C. melanocarpus належить до агамних видів, у яких інтенсивний розвиток апоспоричних ініціалей в зародкові мішки здійснюється паралельно з дегенерацією спорогенного комплексу та його похідних у цілому. Це явище, на нашу думку, сприятливе для апоспорії.

Розвиток і диференціація еуспоричних зародкових мішків завершується до розкриття пуп'янок. Під час цвітіння еуспоричні зародкові мішки, в зв'язку з відсутністю запилення і запліднення, зазнають дегенерації. В цей період розвиваються диплоспоричні зародкові мішки міотичним шляхом із спорогенних клітин нуцелуса. Апоміктичні диплоїдні диплоспоричні зародкові мішки зрідка досягають повної диференціації. Одночасно здійснюється активація соматичних клітин халазальної зони нуцелуса, які стають ініціальними клітинами апоміктичних зародкових мішків апоспоричного походження. Їх буває дві–три, з яких розвиваються один або два зародкові мішки.

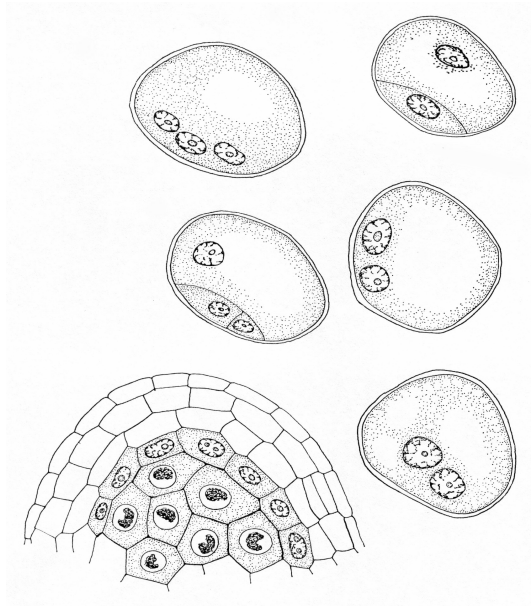


Рис. 1а, б. *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt. Поперечний зріз мікроспорангія. Мейоз. Стадія синapsису. Аномальні пилкові зерна.

Fig. 1. *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt. Cross section of the microsporangium. Meiosis. The stage of synapsis. Abnormal pollen grains.

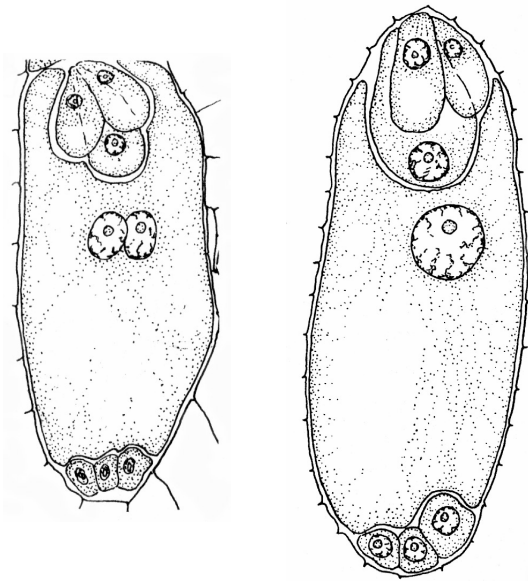


Рис. 2, 3. Еуспоричний зародковий мішок *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt.

Fig. 2, 3. Eusporic embryo sac of *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt.

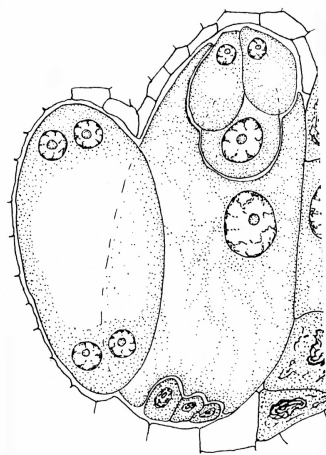


Рис. 4. Диплоспоричний зародковий мішок *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt.

Fig. 4. Diplosporic embryo sacs of *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt.

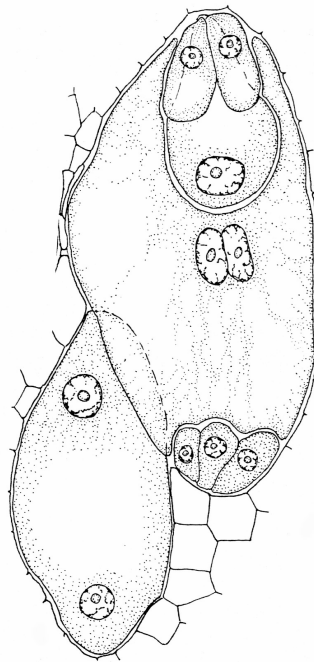


Рис. 5. Аспосоричні зародкові мішки of *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt.

Fig. 5. Aposporic embryo sacs of *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt.

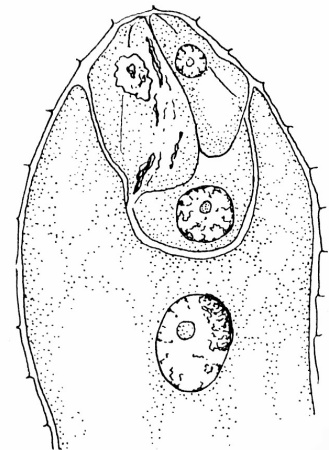


Рис. 6. Індукований партеногенез (псевдогамія) *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt.

Fig. 6. The inductive parthenogenesis *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt.

Конкурентна здатність таких апоміктичних зародкових мішків більша, порівняно із диплоспоричними, котрі, як і еуспоричні зародкові мішки, дегенерують. Отже, в період цвітіння повного диференціювання досягають апоспоричні зародкові мішки. У таких диплоїдних зародкових мішках апоспоричного походження було виявлено вхід пилкової трубки та явище псевдогамії – злиття спермія з ядром центральної клітини. Одна із синергід, у яку увійшла пилкова трубка, при цьому дегенерувала.

Вперше таке явище псевдогамії нами було виявлено ще у 1990 році [6]. Подальші дослідження показали, що для *C. melanocarpus* характерний індукований партеногенез (псевдогамія). Ендосперм розвивається внаслідок потрійного злиття двох полярних ядер (ядро центральної клітини) із спермієм.

Виявлений нами вперше у *C. melanocarpus* індукований партеногенез [6] і, в подальшому – підтверджений свідчить, що не всі види *Cotoneaster* є автономними апоміктами. Наявність псевдогамії – індукованого партеногенезу було виявлено і у інших *Cotoneaster* [8] та прибалтійських видів, що зростають в Естонії [13].

Вказана форма апоміксису встановлена і у декоративного виду *C. horizontalis* Decaisne [1], що зростає у ботанічному саду Ужгородського національного університету.

Встановлення наявності індукованого партеногенезу свідчить, що певний відсоток фертильних пилкових зерен може здійснювати запилення та ініціювати партеногенетичний розвиток зародка із диплоїдної яйцеклітини у апоспоричних зародкових мішках. Запліднення диплоїдних яйцеклітин не спостерігалось.

За даними Sax [14], *C. melanocarpus* – тетраплоїд, який у північних зонах не має конкурентів серед інших видів *Cotoneaster*, добре адаптований і займає значний ареал – від Середньої Європи до північно-західного Китаю, Монголії, Тибету. Sax висловив припущення, що *C. melanocarpus* є тетраплоїдною формою диплоїдного виду *C. acutifolia* Turcz., який поширений у південному Китаї. Його тетраплоїдна форма – *C. melanocarpus*, на шляху поширення на північ, не має конкурентних видів і розглядається як єдиний північний вид роду *Cotoneaster*. Тетраплоїдність, на думку автора, сприяла його адаптації і більш широкому ареалу, ніж інших диплоїдних видів *Cotoneaster*, ареал яких знаходиться у західному, центральному та південному Китаї (види *C. acuminata* Lindl., *C. acutifolia*, *C. frigida* Lindl. *C. microphylla* Lindl.).

Більш широкому ареалу *C. melanocarpus*, в порівнянні з триплоїдними видами (*C. rosea* Edgew., *C. nitens* Rehd. and Wils., *C. bulata* Bois., *C. obscura* Rehd. and Wils., *C. acutifolia* var. *villosula* [11]), на нашу думку, сприяло, очевидно, поєднання тетраплоїдності і апоміктичного розмноження та наяв-

ність різних форм апоміксису – диплоспорії, апоспорії, партеногенезу та псевдогамії. У літературі [11], відмічається, що із п'яти досліджених триплоїдних видів тільки у *C. rosea* спостерігалось утворення тетрад мегаспор, в той час, як, згідно шаних досліджень, у тетраплоїда *C. melanocarpus* латеральні мегаспороцити завершують мейоз і халазальна мегаспора розвивається в гаплоїдний зародковий мішок.

Hielmquist [11] зробив припущення, що, можливо, і в інших триплоїдних видів утворюються редуковані зародкові мішки. Для тетраплоїда *C. melanocarpus* утворення гаплоїдних зародкових мішків є явищем регулярним, але в таких зародкових мішках запліднення ми не спостерігали, оскільки вони дегенерують ще до розкриття пуп'янок.

Аналогічний спосіб функціонування спорогенного комплексу ми виявили і у представників родів *Alchemilla* L. і *Crataegus* L. [4, 5].

У *C. melanocarpus* можна виділити ознаки, котрі, в ембріологічному відношенні, є діагностичними і в сукупності можуть послужити критерієм агамності виду, для якого притаманний індукований партеногенез (псевдогамія).

Вивчаючи функціональну активність спорогенного комплексу *C. melanocarpus* слід відзначити:

1) послаблену мейотичну тенденцію центрального мегаспороцита, що призводить до його дегенерації, але неспроможність центрального мегаспороцита здійснити мейоз ще не свідчить про втрату мейотичної потенції спорогенним комплексом у цілому. Латеральні спорогенні клітини трансформуються у мегаспороцити і завершують мейоз. Отже, потенціал до статевого відтворення ще існує;

2) другою ознакою агамності можна вважати послаблення мейотичної тенденції спорогенного комплексу в цілому і відсутності потенції здійснювати мейоз. В окремих насінних зачатках виявлено, що дегенерація центрального мегаспороцита сприяє розвитку диплоспоричних апоміктичних зародкових мішків, що мітотично розвиваються із спорогенних клітин;

3) третім критерієм слід вважати розвиток апоспоричних зародкових мішків соматичного походження та повну дегенерацію структур, які є похідними спорогенного комплексу (мегаспороцитів, тетрад мегаспор, еуспоричних та диплоспоричних зародкових мішків).

Висновки

1. Стерильність пилкових зерен обумовлена аномаліями, що супроводжують мейоз при мікроспорогенезі та в процесі розвитку чоловічого гаметофіта.
2. Функціонування клітин – похідних багатоклітинного археспорія свідчить, що *Cotoneaster melanocarpus* належить до агамних видів, для яких

властивими є: незначна кількість мегаспороцитів; дегенерація центрального мегаспороцита, тетрад мегаспор та еуспоричних зародкових мішків; диплоспорія; здатність до дегенерації спорогенного комплексу та його похідних; розвиток, диференціювання та функціонування диплоїдних апоміктичних аспосоричних зародкових мішків із соматичних клітин халазальної зони нуцелуса; індукований партеногенез.

3. Для *C. melanocarpus* притаманний гаметофітний апоміксис – аспосорія–партеногенез. При індукованому партеногенезі (псевдогамія) розвиток ендосперма здійснюється внаслідок злиття спермія з ядром центральної клітини. Ендосперм нуклеарного типу. Зародок розвивається за типом *Asterad* var. *Geum*.

1. Гасинець Я. С. Ембріологія *Cotoneaster horizontalis* Decaisne (Rosaceae) // Наук. вісник УжНУ (Ужгород). Сер. Біологія.– 2005.– №16.– С. 69–73.
2. Каргаманова Ф. В. Некоторые вопросы эмбриологии Кизильника кистецветного // Всесоюз. симпозиум по эмбриологии растений: Тез. докл. (Киев, 19–21 апреля 1978).– Киев: Наук. думка, 1978.– С. 21–23.
3. Кордюм Е. Л. Эволюционная цитозембриология покрытосеменных растений.– Киев: Наук. думка, 1978.– 220 с.
4. Мандрик В. Ю. Ембріологічне дослідження видів роду *Alchemilla* L. // Укр. ботан. журн.– 1976.– 33, №6.– С. 476–480.
5. Мандрик В. Ю. Особенности семенной репродукции видов сем. Rosaceae в природных популяциях (на примере флоры Карпат): Автореф. дис. ... д –ра биол. наук.– Ленинград, 1990.– 48 с.
6. Мандрик В. Ю. Ембріологічне дослідження *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt. (Rosaceae) // Укр. ботан. журн.– 1994.– 51, №1.– С. 86–93.
7. Наумов Н. А., Козлов В. Е. Основы ботанической микротехники.– М.: Сов. наука, 1954.– 307 с.
8. Bartish I. V., Hylmц B., Nybom H. RAPD analytis of interspecific relationships in presumably apomictic *Cotoneaster species* // Euphytica. InternacionaI Jurnal of Plant Breeding.– 2001.– 120, N2.– P. 273–280.
9. Davis G. Z. Systematic embryology of the Angiosperms.– New York Wiley, 1966.– 528 p.
10. Gifford E. M. The sood apex in Angiosperms // Bot. Rev.– 1954.– 20, N8.– P. 477–529.
11. Hielmquist H. The embryo sac development of some *Cotoneaster species* // Bot. Notis.– 1962.– 115, N2.– P. 208–236.
12. Jogansen D. A. Plant embryology.– Waltham: Maas, 1950.– 305 p.
13. Ploompuu T. Native *Cotoneasters* of Estonia // Dendroloogilised uurimused Eestis.– Tallinn, 1999.– P. 38–54.
14. Sax J. S. Polyploid and apomixis in *Cotoneaster* // J. Arnold. Arbor.– 1954.– 35.– P. 334–365.
15. Stebbins G. L. The inviability, weaknees and sterility of interspecific hybrids // Adv. Genet.– 1958.– 9.– P. 147–215.

Отримано: 10 січня 2006 р.

Прийнято до друку: 19 січня 2006 р.