

**ІНСТИТУТ БОТАНІКИ ІМ. М. Г. ХОЛОДНОГО
НАЦІОНАЛЬНОЇ АКАДЕМІЇ НАУК УКРАЇНИ**

ПОПОВИЧ ГАЛИНА БОГДАНІВНА

УДК 581.3:582.711.712(292.451/454)(043.3)

**ЕМБРІОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ НАСІННОЇ РЕПРОДУКЦІЇ
ДЕЯКИХ ВИДІВ *SPIRAEOIDEAE*, *ROSOIDEAE* (*ROSACEAE*) ІЗ ФЛОРИ
УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ**

03.00.05 – ботаніка

АВТОРЕФЕРАТ
дисертації на здобуття наукового ступеня
кандидата біологічних наук

Київ – 2010

Дисертацією є рукопис.

Робота виконана на кафедрі ботаніки державного вищого навчального закладу «Ужгородський національний університет» Міністерства освіти та науки України

Науковий керівник: доктор біологічних наук, професор

Мандрик Віра Юріївна

Державний вищий навчальний заклад «Ужгородський національний університет», професор

Офіційні опоненти: доктор біологічних наук, професор

Барна Микола Миколайович

Тернопільський державний педагогічний університет ім. В. Гнатюка, завідувач кафедри ботаніки хіміко-біологічного факультету;

кандидат біологічних наук, старший науковий співробітник

Кравець Олена Адольфівна

Інститут клітинної біології та генетичної інженерії НАН України, старший науковий співробітник відділу радіобіології та біофізики

Захист відбудеться „19” квітня 2010 р. о 10:00 годині на засіданні спеціалізованої вченої ради Д 26.211.01 Інституту ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України (01601, м. Київ, вул. Терещенківська, 2)

З дисертацією можна ознайомитися у бібліотеці Інституту ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України (м. Київ, вул. Велика Житомирська, 28)

Автореферат розісланий „___” березня 2010 р.

Вчений секретар
спеціалізованої вченої ради
канд. біол. н., с.н.с.

Виноградова О. М.

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

Актуальність теми. Флора Українських Карпат багата на види, які відносяться до великої поліморфної родини *Rosaceae*. Основна кількість видів цієї родини належить до підродини *Rosoideae*. Для багатьох родів властива складна таксономічна структура, що обумовлена значним поліморфізмом і поліплоїдністю. Види окремих родів мають широкий спектр форм апоміксису, що сприяє утворенню в їх межах мікротипів. Підродина *Spiraeoideae* характеризується наявністю як дикорослих, так і багатьох культурних – декоративних видів.

Вивчення функціонування особливостей репродуктивної біології в екологічно неоднорідних умовах природного ареалу Українських Карпат є важливим для встановлення способів насінної репродукції рослин – статевого відтворення чи апоміксису. Вказані способи репродукції є необхідними для визначення стратегії виду і збереження його в місцевому генофонді.

Окремі відомості по ембріології роду *Spiraea* зустрічаються в роботах J. Webb (1902) та K. Schnarf (1929). Повністю відсутні дані, щодо утворення і диференціювання тканин мікроспорангія і розвитку чоловічого гаметофіту, процесів запилення і запліднення, формування зародка та ендосперму. Що стосується цитоембріологічних досліджень представників *Spiraea japonica* L. і *S. salicifolia* L. інтродукованих в умовах Українських Карпат, то вони не проводилися взагалі.

R. canina L. і *R. corymbifera* Borkh. із секції *Caninae* (*Rosoideae*) у систематичному відношенні є комплексними видами, мінливість яких зумовлена дуже складною генетичною системою, поліплоїдністю та способом репродукції. У секції *Caninae* не відомо жодного диплоїдного виду ($2n=35$) (Хромосомные числа цветковых растений, 1969). Аналіз літературних відомостей (F. Gustafsson, 1931; A. Gustafsson, 1944; C. Hurst 1931 – 1932; G. Tackholm, 1922; В. Грант, 1984) свідчить, що для видів роду *Rosa* L. дискусійними залишаються питання щодо розвитку і функціонування жіночого археспорія, та способу репродукції, а саме: статевого відтворення чи апоміксису. Слід відмітити, що вид *R. canina* в ембріологічному аспекті малодосліджений, а відомості по *R. corymbifera* – взагалі відсутні як в Українських Карпатах, так і за їх межами.

У таксономічному відношенні рід *Alchemilla* L. є одним із найбільш поліморфних родів, характеризується значною поліплоїдністю та різноманітністю форм. Особливістю роду є його репродуктивний процес, пов'язаний із апоміксисом, що є варіабельним в популяціях в залежності від умов зростання в різних географічних зонах. Залишаються повністю не вивченими питання: мікроспорогенезу, формування та життєздатності пилкових зерен; наявності статевого відтворення чи апоміксису, і, власне, його форм; властива для виду одна форма апоміксису чи декілька його форм в межах одного зародкового мішка або нуцелуса; розвитку зародка й ендосперму. Від наявності статевого відтворення чи апоміксису залежать

спадкові ознаки особин, що складають популяцію, а також і спадкові ознаки виду в цілому.

Значну увагу слід приділити високогірним видам роду *Alchemilla* (Н. М. Сичак, 1996), які в ембріологічному відношенні зовсім не досліджені. Наявні літературні відомості (S. Mürbeck, 1901a, b, 1902; E. Strasburger, 1905; G. Vöös, 1917; К. П. Глазунова, 1981 – 1983а,б; R. Ismailow, 1982, 1984, 1986, 1994) торкаються інших видів цього роду. Цитоембріологічні дослідження роду *Alchemilla* в умовах Українських Карпат (В. Ю. Мандрик, 1976, 1990; О. Б. Колесник, 1996; Я. С. Гасинець, 2006) залишаються мало вивченими, зокрема, таких видів як *A. deyllii Plocek.*, *A. subcrenata (Bus.) Murb.*, *A. xanthochlora Rothm.* досі не проводилися.

Отже, виявлення особливостей репродукції видів, головним чином, процеси формування генеративних структур, запилення і запліднення, здатність до відтворення в природних місцезростаннях, а також співвідношення статевого відтворення й апоміксису в популяціях, обумовлюють актуальність досліджень репродуктивної біології.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Дисертація виконана на кафедрі ботаніки біологічного факультету державного вищого навчального закладу «Ужгородський національний університет» з 2005 р. по 2009 р., відповідно до плану кафедральної науково-дослідної теми: «Розробка наукових основ охорони і відновлення ареалів рідкісних і корисних видів Карпат; особливості репродукції видів родини *Rosaceae* в природних популяціях Українських Карпат» (№ держреєстрації 0100U005355).

Мета і завдання дослідження. Метою нашої роботи було виявити особливості формування системи насінної репродукції деяких видів підродин *Spiraeoideae* та *Rosoideae* родини *Rosaceae* у флорі Українських Карпат.

Були визначені наступні завдання:

1. морфогенез чоловічих і жіночих квіток у *A. sylvestris*;
2. темпи розвитку генеративних структур у представників підродини *Spiraeoideae*: *Aruncus sylvestris Rafin.*, *Spiraea japonica L.* і *S. salicifolia L.*;
3. ембріологічне дослідження видів роду *Rosa L. (Rosoideae)*: *R. canina L.*, *R. corymbifera Borkh.* для встановлення статевого чи апоміктичного способу репродукції;
4. способи насінного розмноження у рідкісних високогірних видів Українських Карпат з роду *Alchemilla*: *A. deyllii Plocek.*, *A. subcrenata (Bus.) Murb.*, *A. xanthochlora Rothm.* зокрема, дослідити мікроспорогенез і функціонування багатоклітинного жіночого археспорія, його похідних та соматичних клітин нуцелуса насінного зачатку; при виявленні апоміксису визначити його форми;
5. шляхи розвитку ендосперму та зародка;
6. особливості ембріональних процесів у видів підродин *Spiraeoideae* та *Rosoideae*.

Об'єкт дослідження – насінна репродукція деяких видів *Spiraeoideae* та *Rosoideae* родини *Rosaceae*.

Предмет дослідження – ембріональні процеси формування чоловічих та жіночих генеративних структур, шляхи насінного відтворення видів.

Методи дослідження: цитологічні, ембріологічні, біометричні.

Наукова новизна одержаних результатів. Проведено ембріологічне дослідження у восьми видів родини *Rosaceae*. Вперше подано детальну ембріологічну характеристику представників підродин *Spiraeoideae* – *A. sylvestris* та *Rosoideae* – *R. corymbifera*, *A. deyllii*, *A. xanthochlora*, *A. subcrenata*, а також значно доповнені дані по ембріології *S. japonica*, *S. salicifolia* та *R. canina*. Досліджено процеси формування чоловічих та жіночих генеративних структур, способи насінної репродукції, шляхи розвитку ендосперму та зародка, особливості спряженої системи ендосперм-зародок у статевих та агамних видів. Детально вивчено фертильність та встановлено причини стерильності пилкових зерен всіх досліджуваних видів.

Вперше з'ясовано особливості та темпи розвитку генеративних структур у дводомного *A. sylvestris* та видів роду *Spiraea*, а також описано морфогенез чоловічих та жіночих квіток у *A. sylvestris*. Вперше виявлено особливості запилення і запліднення у *A. sylvestris*, *S. japonica*, *S. salicifolia* та *R. corymbifera*, доказано наявність у *R. canina* і *R. corymbifera* статевого способу відтворення. У досліджуваних видів роду *Alchemilla* вперше встановлено функціонування багатоклітинного археспорія, його похідних та соматичних клітин нуцелуса насінного зачатку, досліджено апоміктичний спосіб репродукції та виявлено адвентивну нуцелярну ембріонію.

Практичне значення одержаних результатів. Наведені дані по ембріології деяких видів *Spiraeoideae* та *Rosoideae* родини *Rosaceae* можуть бути впроваджені в навчальному процесі студентів біологічного факультету зі спецкурсу «Ембріологія квіткових рослин» та «Селекція рослин з основами генетичної інженерії» під час читання лекцій та проведення лабораторних робіт. Матеріали дисертації можна використати в генетико-селекційних роботах.

Цитоембріологічні дослідження можуть бути основою при вирішенні окремих питань систематики, філогенії та еволюції рослин родини *Rosaceae*. Наведені вперше дані насінної репродукції деяких видів підродин *Spiraeoideae* та *Rosoideae* значно доповнюють вже існуючі відомості родини *Rosaceae*.

Особистий внесок здобувача. Вивчення цитоембріології об'єктів дослідження (*Aruncus sylvestris* Rafin., *Spiraea japonica* L., *Spiraea salicifolia* L., *Rosa canina* L., *Rosa corymbifera* Borkh., *Alchemilla deyllii* Plocek., *Alchemilla subcrenata* (Bus.) Murb., *Alchemilla xanthochlora* Rothm.) виконано автором самостійно. Дисертантом опрацьовано та проаналізовано наукову літературу, зібрано матеріал для досліджень, опрацьовано тимчасові та постійні препарати, зроблено їх аналіз та описи, сформульовано основні поняття та висновки дисертаційної роботи.

Апробація результатів дисертації. Основні положення та результати дисертаційної роботи представлені і доповідалися щорічно на засіданні кафедри ботаніки біологічного факультету державного вищого навчального закладу «Ужгородський національний університет», а також на конференціях:

1) XII з'їзд українського ботанічного товариства (Одеса, 15 – 18 травня 2006 р.);

2) міжнародна регіональна конференція, присвячена 100-річчю від дня народження проф. С. С. Фодора «Актуальні питання досліджень рослинного покриву Українських Карпат» (4 – 6 жовтня 2007 р., м. Ужгород, Україна);

3) міжнародна конференція молодих учених-ботаніків «Актуальні проблеми ботаніки та екології» (17 – 20 вересня 2007 р., Київ);

4) міжнародна конференція молодих учених «Актуальні проблеми ботаніки та екології» (13 – 16 серпня 2008 р., м. Кам'янець-Подільський);

5) міжнародна конференція (24 – 25 жовтня 2008 р., м. Чернівці);

6) II регіональна конференція молодих вчених та студентів «Проблеми збереження біорізноманіття Українських Карпат» (17 квітня 2009 р., м. Ужгород);

7) міжнародна конференція молодих учених «Актуальні проблеми ботаніки та екології» (11 – 15 серпня 2009 р., м. Кременець).

Публікації. Згідно результатів дослідження опубліковано 11 наукових праць, з них п'ять статей у фахових наукових виданнях, затверджених ВАК України для біологічного напрямку (Науковий вісник державного вищого навчального закладу «Ужгородський національний університет», Науковий вісник Чернівецького національного університету, Український ботанічний журнал) та шість тез-доповідей наукових конференцій.

Структура дисертації. Дисертаційна робота викладена на 138 сторінках машинописного тексту, ілюстрована 4 таблицями і 90 рисунками. Складається із вступу, огляду літератури, 4 розділів власних досліджень, обговорення результатів дослідження та висновків. Список використаних джерел містить 172 посилання, з яких 98 – іноземних.

ОСНОВНИЙ ЗМІСТ РОБОТИ ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ

Аналіз літературних джерел по об'єктах дослідження показав наявність даних систематичного, загально-ботанічного, генетичного характеру, в яких відображено морфологію представників родини *Rosaceae* (J. Meynet et al., 1994; R. C. Evans, T. A. Dickinson, 1999; M. Uggla, H. Nybom, 1999; V. Wissermann, 1999; H. Nybom et al, 2004; S. M. Still et al, 2007; C. S. Campbell et al, 2007; D. Potter et al, 2007). Мало вивченими залишаються чоловічі та жіночі генеративні структури, питання реалізації насінної репродукції статевим шляхом або апоміктично у видів *Rosoideae*, а у видів роду *Spiraea L.* і *Aruncus L.* відомості зовсім відсутні. Основні ембріологічні дослідження роду *Rosa L.* (F. Gustafsson, 1931; A. Gustafsson, 1944; C. Hurst

1931–1932; G. Taskholm, 1922; В. Грант, 1984) стосуються в основному функціонування жіночого археспорія та способів репродукції. В ембріологічному аспекті роду *Alchemilla* L. наявні літературні дані (S. Mürbeck, 1901, 1902; E. Strasburger, 1905; G. Böös, 1917; К. П. Глазунова, 1981 – 1983; R. Ismailow, 1982, 1984, 1986, 1994; В. Ю. Мандрик, 1990; О. Б. Колесник, 1996; Я. С. Гасинець, 2006) торкаються інших видів цього роду.

ОБ'ЄКТИ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ. ТЕРМІНОЛОГІЯ

Об'єктами дослідження були види *Spiraeoideae* і *Rosoideae* (*Rosaceae*), які зростають на території Українських Карпат: *Aruncus sylvestris* Rafin., *Spiraea japonica* L., *S. salicifolia* L., *Rosa canina* L., *R. corymbifera* Borkh., *Alchemilla deylii* Plocek., *A. subcrenata* (Bus.) Murb., *A. xanthochlora* Rothm. Матеріал для цитоембріологічного вивчення зібрано на території Закарпатської області протягом 2005 – 2009 р.р.

Методика досліджень. Фіксацію матеріалу для цитоембріологічних досліджень проводили в період від початкових стадій розвитку насінного зачатка до утворення зародка та ендосперму. Постійні препарати виготовляли за загальноприйнятою в цитоембріології методикою (З. П. Паушева, 1974). В якості фіксатора використовували суміш Навашина – 1% хромово кислота: 16% формалін: льодяна оцтова кислота (10:4:1), суміш Карнуа – 96% спирт етиловий: хлороформ: льодяна оцтова кислота (6:3:1). Препарати фарбували за Фельгеном та залізним гематоксилином за Гейденгайном. Цитоплазму підфарбовували світлим зеленим та розчином еритрозину (Н. А. Наумов, В. Е. Козлов, 1954; З. П. Паушева, 1970). Товщина мікротомних зрізів – 10-12 мкм.

Аналіз зрілого пилку проводили на тимчасових препаратах. Життєздатність пилкових зерен визначали, пророщуючи їх на штучному живильному середовищі з додаванням 1% агар-агару та з концентрацією глюкози 10 і 15 %, застосовуючи ацетокармінову методику (С. С. Хохлов та ін., 1978). Загальна кількість пилкових зерен для одного досліджуваного виду становила близько 700 – 800 штук. Кількість пророслих пилкових зерен вираховували у п'яти полях зору мікроскопа.

Аналіз постійних препаратів проводили під мікроскопом CARL ZEISS – JENA, CARL ZEISS (Schweiz) AG з використанням об'єктивів і окулярів – 40×16, 100×10. Мікрофотографії зроблені, використовуючи цифрову фотокамеру Olympus FE – 100 / X – 710 (2,8 X OPTICAL ZOOM).

Кількісні дані, одержані в результаті досліджень, були опрацьовані статистично за загальноприйнятою методикою (Я. К. Колде, 1991). Назви видів рослин, використані у роботі, за С. К. Черепановим (1995).

Термінологія: терміни у дисертаційній роботі подано у даному розділі.

ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ГЕНЕРАТИВНИХ ОРГАНІВ ДОСЛІДЖУВАНИХ ВИДІВ *SPIRAEOIDEAE* І *ROSOIDEAE*

Явище дводомності у *Aruncus sylvestris* Rafin. У *A. sylvestris* квітки одностатеві. На перших етапах органогенезу квітки первинно можна розглядати як двостатеві, так як у них закладаються як чоловічі, так і жіночі генеративні органи. Отже, на ранніх етапах морфогенезу квітки *A. sylvestris* характеризуються закладанням як насінних зачатків, так і мікроспорангіїв. Таким чином, початок морфогенезу квітки у *A. sylvestris* свідчить про потенціальний розвиток двостатевих квіток.

Структура одностатевих чоловічих і жіночих квіток формується у наступній послідовності. У майбутніх морфологічно чоловічих статевих квітках суцвіття закладаються одночасно чоловічі і жіночі генеративні структури. Однак, в подальшому у межах чоловічих квіток нормально розвиваються тільки мікроспорангії, а на стадії двоклітинних пилкових зерен жіночі генеративні структури, у вигляді нуцелуса з первинними археспоріальними клітинами або тетрадами мегаспор, дегенерують.

У потенційно двостатевих жіночих квітках має місце чоловіча стерильність. Закладаються меристематичні клітини в горбочках мікроспорангіїв, які диференціюються у первинні археспоріальні клітини. Дегенерація чоловічих генеративних структур відбувається на стадії сформованої стінки мікроспорангії і закладання мікроспороцитів. Одночасно у насінних зачатках первинні археспоріальні клітини знаходяться на стадії мегаспороцитів.

Чоловічі генеративні структури. Формування стінки мікроспорангіїв. Пиляки на початкових стадіях розвитку у представників родини *Rosaceae*, зокрема у досліджуваних нами видів роду *Rosa* складаються із меристематичних клітин, оточених епідермою. Із субепідермального шару клітин мікроспорангіїв диференціюються первинні археспоріальні клітини, кількість яких варіює від трьох до п'яти.

Внаслідок периклинальних поділів клітин первинного археспорія, утворюються первинні паріетальні та вторинні археспоріальні клітини. Первинний паріетальний шар, шляхом периклинального поділу у премейотичному періоді, утворює вторинний паріетальний шар і тапетум. Клітини вторинного паріетального шару поділяються на середній шар і ендотецій. Середній шар, поділяючись, утворює два-три середні шари.

Отже, сформована стінка мікроспорангіїв складається з п'яти-шести шарів: епідерми, ендотеція, який стає фіброзним шаром, двох-трьох середніх шарів і тапетума.

За класифікацією Т. Б. Батигіної (1963) розвиток стінки мікроспорангіїв відбувається по I типу, який згодом назвали, як тип дводольних (G. Davis, 1966), за яким формування стінки мікроспорангіїв відбувається у відцентровому напрямку.

Мікроспорогенез та розвиток чоловічого гаметофіту. Вивчення мікроспорогенезу у дводомного виду *Aruncus sylvestris* проводилось на чоловічих екземплярах. Дослідження показали, що мейоз відбувається

нормально в межах всіх чотирьох мікроспорангіїв. В результаті формуються тетради мікроспор і двоклітинні пилкові зерна – чоловічий гаметофіт.

Дані статистичної обробки співвідношення нормальних, життєздатних та дефектних пилкових зерен свідчать, що для *A. sylvestris* характерна висока фертильність пилкових зерен, що вказує про нормальний перебіг мейозу при мікроспорогенезі та розвиток двоклітинного чоловічого гаметофіту. Стерильність пилкових зерен незначна і становить 3,58%. Фертильність пилкових зерен залежить від їх діаметра. В *A. sylvestris* він варіює від 6,2 до 24,8 мкм. Середній показник діаметра близько 97% пилкових зерен становить $13,87 \pm 0,10$. Одержані результати вважаються нормою, такі пилкові зерна – життєздатні (табл. 1).

Таблиця 1

Поліморфізм морфологічно нормальних пилкових зерен в залежності від діаметра (мкм)

№ п/п	Вид	\bar{x}	$\Delta \bar{x}$	S_x	$C_v, \%$	x_{\min}	x_{\max}
1	<i>Aruncus sylvestris Rafin.</i>	13,87	0,1	1,06	7,64	12,4	18,6
2	<i>Spiraea japonica L.</i>	15,3	0,2	3,83	25,03	12,4	21,7
3	<i>Spiraea salicifolia L.</i>	14,88	0,22	4,73	31,78	12,4	21,7
4	<i>Rosa canina L.</i>	30,36	0,21	2,13	7,02	24,8	37,2
5	<i>Rosa corymbifera Borkh.</i>	30,2	0,18	1,73	5,73	24,8	37,2
6	<i>Alchemilla deylii Plocek</i>	16,37	0,17	2,3	14,02	12,4	24,8
7	<i>Alchemilla subcrenata (Bus.) Murb.</i>	20,2	0,16	1,81	8,98	15,5	24,8
8	<i>Alchemilla xanthochlora Rothm.</i>	18,2	0,15	1,77	9,72	15,5	27,9

Пророщування пилкових зерен на штучному живильному середовищі з додаванням 1% агар-агару та глюкози (концентрація 10 і 15%) показало, що проростання краще відбувається при 10%. Середнє арифметичне довжини пилкової трубки при 10% рівне 119,47 мкм, а при 15% лише 30,38 мкм.

Дослідження розвитку мікроспорангіїв у статевому роду *Spiraea*, який утворює двостатеві квітки, а саме у *S. japonica* свідчать про нормальне проходження мейозу при мікроспорогенезі і при розвитку двоклітинного чоловічого гаметофіту, або з незначними відхиленнями. Формуються тетради мікроспор, з яких розвиваються фертильні пилкові зерна. У *S. salicifolia* виявлені значні відхилення в мейозі при утворенні мікроспор, що призводить до стерильності пилкових зерен.

Для *S. japonica* фертильність пилкових зерен становить близько 92%, з них життєздатних – пророслих на штучному живильному середовищі – 54%. Діаметр пилкових зерен варіює від 6,2 до 31 мкм. Близько 92% пилкових зерен мають середній показник діаметра $15,30 \pm 0,20$. Це життєздатні пилкові зерна (табл. 1).

Проростання пилкових зерен на штучному живильному середовищі з додаванням 1% агар-агару та концентрацією глюкози 10 і 15%, краще відбувається при 15% у *S. japonica*. Середнє арифметичне довжини пилкової трубки при 15% рівне 82,43 мкм, а при 10% 74,69 мкм. У *S. salicifolia* за показниками діаметру пилкових зерен нормальної величини близько 84%, в той же час вони дають негативну реакцію на ацетокармін. Пилкові зерна *S. salicifolia* зовсім не проростають, що можливо вказує на гібридне походження виду.

Очевидно, тільки діаметр пилкових зерен не може бути показником життєздатності пилкових зерен. Життєздатність їх визначається шляхом проростання на живильному середовищі.

У видів *Rosa canina* і *R. corymbifera* мейоз при мікроспорогенезі проходить з певними порушеннями, що відбуваються у першому і другому поділах мейозу, або тільки в анафазі другого поділу мейозу.

При наявності аномалій, відхилення в мейозі не проявляються до стадії зиготени першого поділу мейозу. В кінці профазі першого поділу мейозу на стадії діакінезу утворюється сім бівалентів, всі інші хромосоми унівалентні. У метафазі I формується метафазна пластинка, по периферії якої розташовуються уніваленти. Анафаза I і II при мікроспорогенезі характеризується нерівним розходженням унівалентів до полюсів. У телофазі II формуються морфологічно і генетично нерівноцінні ядра трьох розмірів – нормальні, карликові й гігантські. Нормальні ядра містять сім хромосом від бівалентів, гігантські – сім хромосом від бівалентів і частково унівалентні хромосоми і карликові – лише декілька унівалентних хромосом. Таким чином, внаслідок цитокінезу утворюються поліморфні пилкові зерна, які переважно стерильні і швидко дегенерують.

В результаті, при поділі ядра одного мікроспороцита утворюється п'ять і більше ядер з неоднаковою кількістю хромосом, що викликає низьку фертильність пилкових зерен. Мікроспори з кількістю хромосом $n=7$ життєздатні, утворюють двоклітинні пилкові зерна, що мають здатність проростати на штучному живильному середовищі.

Аномалії в процесі мейозу певною мірою залежать від екологічних умов місцезростання видів (певного висотного поясу), ступінь фертильності і стерильності залежить, очевидно, від генетичного фактору.

Досліджуючи пилкові зерна виявлено: у *R. canina* нормальних – 53,93%, гігантських – 2,62%, карликових – 43,45%; у *R. corymbifera* нормальних – 43,22%, гігантських – 1,40%, карликових – 55,38%. У *R. canina* діаметр пилкових зерен коливається від 6,2 до 48,05 мкм, у *R. corymbifera* варіює від 6,2 до 45,47 мкм. Близько 54% пилкових зерен у *R. canina* мають середній показник діаметра $32,00 \pm 0,21$, у *R. corymbifera* – $30,08 \pm 0,17$. Це життєздатні пилкові зерна. Дефектні пилкові зерна у *R. canina* і *R. corymbifera* дають негативну реакцію на ацетокармін і припиняють свій послідовний розвиток (табл. 1).

Проростання пилкових зерен на штучному живильному середовищі агар-агару з концентрацією глюкози 10 % і 15 %, краще відбувалося при 15 %

у обох видів. Проросли морфологічно нормальні пилкові зерна з середнім показником діаметра у *R. canina* – 30,36 мкм, у *R. corymbifera* – 30,20 мкм, проростання інших не спостерігалось. Середнє значення довжини пилкової трубки при 15% у *R. canina* – 191,35 мкм, у *R. corymbifera* – 211,89 мкм.

Мікроспорогенез у високогірних видів альпійського і субальпійського поясу – *Alchemilla deylii*, *A. subcrenata* і *A. xanthochlora* – проходить із значними порушеннями. Більша кількість спорогенних клітин трансформується в мікроспороцити, які дегенерують до стадії чи на стадії синапсису першого поділу мейозу. Частина може приступати до мейозу і утворювати тетради мікроспор. В результаті, формується незначна частина морфологічно нормальних пилкових зерен.

На штучному живильному середовищі пилкові зерна всіх трьох досліджуваних представників роду *Alchemilla* не проросли. Навіть при утворенні морфологічно нормальних пилкових зерен, процеси запилення і запліднення не спостерігалися. Це вказує на те, що карпатські види *Alchemilla* є апоміктичними.

Для *A. deylii*, *A. subcrenata* і *A. xanthochlora* характерне значне варіювання діаметра пилкових зерен. Морфологічна нормальність пилкових зерен і варіювання їх розмірів перебувають у обернено пропорційному взаємовідношенні. Чим більше варіювання їх розмірів, тим менший процент морфологічно нормального пилку. Кількість морфологічно нормальних пилкових зерен у досліджуваних видів становить: близько 28 % у *A. deylii*, 31% у *A. subcrenata* і 30% у *A. xanthochlora*. Середній показник діаметру пилкових зерен досліджуваних видів становить, відповідно, $16,37 \pm 0,17$, $20,20 \pm 0,16$ і $18,20 \pm 0,15$ мкм. Високий показник стерильності пилкових зерен пов'язаний з відхиленнями в процесі мейозу і вказує на їх нежиттєздатність (табл. 1).

Жіночі генеративні структури. Для досліджуваних нами представників родини *Rosaceae* характерний анатропний або геміанатропний насінний зачаток. Розвиток насінного зачатку відбувається внаслідок інтенсивних мітотичних поділів меристематичних горбочків нуцелуса. Одночасно розвивається один інтегумент. У верхній частині насінного зачатку кінці інтегумента не зростаються між собою, утворюючи мікропіле. У *Rosoideae* нуцелус потужний – красинуцелятний. У роду *Alchemilla* мікропіле відсутнє внаслідок щільного зростання країв інтегумента.

У видів підроду *Spiraeoideae* нуцелярний ковпачок відсутній. У *Rosoideae* внаслідок периклинальних поділів апікальних клітин епідерми нуцелуса у мікропілярній зоні розвивається нуцелярний ковпачок, який на стадії утворення мегаспороцитів стає чотири-десятишаровим.

Будова насінного зачатку та тип жіночого археспорію. У *Spiraea japonica* і *S. salicifolia* на початковій стадії розвитку квітки першими приступають до диференціювання мікроспорангії. Жіночі генеративні структури починають свій розвиток пізніше, коли вже чітко виділяється стінка мікроспорангії і спорогенна тканина.

Для видів *Aruncus sylvestris*, *S. japonica* і *S. salicifolia* характерне геміанатропне положення насінного зачатка. Останні закладаються на плаценті у зав'язі маточки і їх розвиток починається із меристематичних горбочків нуцелуса, клітини якого інтенсивно діляться.

Жіночий археспоріальний комплекс одно-трьохклітинний. На початкових етапах розвитку насінного зачатку, із субепідермальних клітин нуцелуса диференціюється від одного до трьох клітин первинного археспорія. Кожна з цих клітин, ділячися периклинально, формує дві клітини – покривну і вторинну археспоріальну клітину. Покривні клітини, діляться послідовно, внаслідок чого виникає покривний комплекс, тоді як вторинні археспоріальні клітини безпосередньо стають мегаспороцитами. До мейозу приступають один-два мегаспороцити, в результаті чого утворюються одна-дві тетради мегаспор. При утворенні одної первинної археспоріальної клітини формується один мегаспороцит і одна тетрада мегаспор, нижня – халазальна з яких, стає материнською клітиною зародкового мішка *Polygonum* типу. За наявності двох-трьох первинних археспоріальних клітин і, відповідно, утворенні двох-трьох тетрад мегаспор, мейоз відбувається у кожній з них.

У *Rosa canina* і *R. corymbifera* археспорій багатоклітинний. На ранній стадії розвитку насінного зачатку із субепідермальних клітин нуцелуса диференціюється три-пять первинних археспоріальних клітин. Першими до мітотичного поділу приступають центральна і латеральні клітини, в результаті чого утворюються покривні і вторинні археспоріальні клітини, що формують спорогенний комплекс.

Для видів роду *Rosa* властиво, що всі вторинні археспоріальні клітини здатні перетворюватися в мегаспороцити. Нуцелярний ковпачок складається із шести-десяти клітин. Функціонально вторинні археспоріальні клітини досить варіабельні. Центральна і суміжні з нею латеральні клітини здатні безпосередньо трансформуватися в мегаспороцити, або ж поділяючись мітотично, утворюють похідні – дочірні, які здатні ставати мегаспороцитами. У другому випадку спорогенний комплекс стає двох-трьох ярусним. При наявності дегенерації центральної спорогенної клітини, мегаспороцитами стають латеральні спорогенні клітини.

Мейоз у *R. canina* відбувається таким чином, що після першого поділу мейозу утворюються дві нерівні за величиною та плоідністю клітини-діади. Мікропілярна клітина діади значно більша за розміром. Такі клітини-діади виникають в результаті нерівномірного розходження хромосом в анафазі першого поділу мейозу.

У пентаплоїдній *R. canina* ($2n=35$) в профазі утворюється сім бівалентів і 21 унівалент (G. Taskholm, 1922). Розподіл їх в анафазі I проходить у такий спосіб, що в мікропілярну зону відходять сім хромосом від бівалентів і 21 унівалентів, а в халазальну тільки сім хромосом від бівалентів. Такий розподіл хромосом призводить до утворення нерівноцінних по плоідності діад і відображається на їх подальшому розвитку. Другий поділ мейозу

сприяє утворенню тетраплоїдних ядер у мікропілярній і субмікропілярній мегаспор, і гаплоїдних – у халазальній і епіхалазальній.

Для *R. canina* характерно, що перевагу в розвитку мають мікропілярна і субмікропілярна мегаспори. Вони збільшуються в розмірах, але пізніше, як правило, домінують положення займає мікропілярна мегаспора. Зрідка функціонуючими є обидві – мікропілярна і субмікропілярна мегаспори, а халазальна і епіхалазальна, що містять по сім хромосом, дегенерують. Відмінністю *R. corymbifera* є те, що одночасно в межах одного насінного зачатка можуть утворитися дві тетради мегаспор, з яких лише халазальні функціонують і розвиваються у два еуспоричні зародкові мішки.

Рід *Alchemilla*. Насінний зачаток потужний – красинуцелятний з одним інтегументом, кінці якого на верхівці нуцелуса зростаються між собою і мікропіле, практично, відсутнє. Нуцелярний ковпачок має п'яти-семи шарову будову.

У видів роду *Alchemilla* жіночий археспорій багатоклітинний. На початкових стадіях розвитку насінного зачатку в центральній частині з субепідермальних клітин нуцелуса диференціюється чотири-п'ять первинних археспоріальних клітин. Кожна з цих клітин в результаті поділу периклінальними перегородками дає дві клітини – покривну, обернену в бік епідерми, і вторинну археспоріальну клітину, обернену в глибину нуцелуса. Покривні клітини шляхом поділів утворюють покривний двошаровий комплекс. Збільшення кількості спорогенних відбувається шляхом мітотичного поділу латеральних вторинних археспоріальних клітин. Похідні первинного археспорія – вторинні археспоріальні клітини – це центральна, латеральні та паріетальні клітини. Похідні всіх цих клітин можуть трансформуватися у мегаспороцити, або дати початок апоміктичним диплоспоричним зародковим мішкам. Як правило, в мегаспороцити трансформуються дві-три спорогенні клітини. При утворенні мегаспороцита із центральної клітини чи її похідних, латеральні клітини до мейозу не приступають. Мегаспороцити чітко проявляють тенденцію до мейозу, однак через тривалий час піддаються дегенерації і весь спорогенний комплекс витісняється диплоспоричними зародковими мішками або ініціалами апоспоричних зародкових мішків, що утворилися із соматичних клітин халазальної зони нуцелуса.

Генезис, структура і функціонування зародкових мішків. Рід *Aruncus*. В межах одного насінного зачатку розвиваються один-два зародкові мішки *Polygonum* типу, однак повного розвитку, як правило, досягає тільки один із них. Для *A. sylvestris* характерна така особливість, як варіабельність розвитку зародкових мішків із будь-якої мегаспори одної тетради (халазальної, субхалазальної, субмікропілярної та мікропілярної мегаспор).

Рід *Spiraea*. Утворюються один-три мегаспороцити, відповідно, формується стільки ж тетрад мегаспор. Таким чином, розвиваються один-три зародкові мішки, однак повного диференціювання досягає лише один із них. Отже, для *S. japonica* і *S. salicifolia* характерний еуспоричний зародковий мішок *Polygonum* типу.

Рід *Rosa*. Зародковий мішок *Polygonum* типу, розвивається із мікропілярної у *R. canina*, чи халазальної у *R. corymbifera* мегаспор тетради.

В результаті досліджень нами спостерігалися наступні варіанти функціонування клітин спорогенного комплексу: 1) центральна клітина стає мегаспороцитом, а латеральна – дочірня вакуолізується, і її ядро приступає до мітотичного поділу; 2) центральний мегаспороцит дегенерує, а латеральні клітини приступають до мітотичного поділу.

У видів *Alchemilla deylii*, *A. subcrenata*, *A. xanthochlora* виявлена поступова дегенерація центрального мегаспороцита, мегаспор або уже розвиненого еуспоричного зародкового мішка. Такі дегенеративні процеси призводять до розвитку диплоспоричних або апоспоричних зародкових мішків.

Таким чином, важливою ознакою роду *Alchemilla* є наявність диплоспорії та апоспорії. З часом всі похідні спорогенного комплексу дегенерують. Із латеральних спорогенних клітин шляхом мітозу утворюються диплоїдні апоміктичні зародкові мішки – диплоспорія. Апоспоричні диплоїдні зародкові мішки формуються із двох-трьох ініціальних соматичних клітин нуцелуса зони халази. Повного розвитку і диференціювання досягають апоспоричні зародкові мішки. Отже, диплоспоричні зародкові мішки утворюються внаслідок мітозу із спорогенних клітин, а апоспоричні – із соматичних клітин зони халази шляхом мітозу.

СТАТЕВЕ ВІДТВОРЕННЯ ТА АПОМІКСИС

Насінна репродукція досліджуваних видів підродин *Spiraeoideae* та *Rosoideae* (*Rosaceae*) здійснюється шляхом статевого відтворення та апоміксису. У статевих родів *Aruncus*, *Spiraea* та *Rosa* спільним є те, що пилкова трубка проникає в зародковий мішок насінного зачатку через мікропіле – порогамія, виливає свій вміст в одну із синергід через 20 – 48 годин після запилення. Потрійне злиття передує процесу запліднення яйцеклітини.

Рід *Aruncus*. Пилкова трубка досягає зародкового мішка, виливає свій вміст у одну із синергід. Друга синергіда певний час зберігає свою життєздатність, але згодом дегенерує. Деструктивні залишки синергід можуть зберігатися довгий час, до утворення зародка. Полярні ядра спочатку розміщуються у мікропілярній та халазальній зонах центральної клітини. Нижнє полярне ядро мігрує у мікропілярну зону. Деякий час перебуваючи у контакті між собою, полярні ядра зливаються, утворюючи вторинне ядро центральної клітини. Перед заплідненням яйцеклітини, вторинне ядро центральної клітини займає положення неподалік яйцевого апарату. Відбувається злиття ядра спермія із вторинним ядром центральної клітини. Зрідка відбувається одночасне злиття спермія із полярними ядрами. В процесі запліднення спостерігається тривале контактування ядра спермія з ядром яйцеклітини, в той час як потрійне злиття, а саме злиття ядра спермія з

полярними ядрами, відбувається значно швидше. Запліднення здійснюється за премітотичним типом.

Рід *Spiraea*. Пилкова трубка входить у зародковий мішок і виливає свій вміст у одну із синергід, яка швидко дегенерує. Друга синергіда певний час зберігає свою життєздатність. Полярні ядра розміщуються, відповідно, ближче до мікропілярної та халазальної зони. Пізніше мігрують і зосереджуються в центрі клітини, вступають у контакт одне з одним. Частіше за все, спермій зливається із верхнім, а пізніше приєднується нижнє полярне ядро. Внаслідок такого потрійного злиття формується первинне ядро ендосперму. Спермій, який контактує із ядром яйцеклітини, об'єднується з цим ядром значно пізніше, довго зберігає свою форму і структуру. Запліднення здійснюється за премітотичним типом. Отже, для *S. japonica* і *S. salicifolia* характерний виключно статевий спосіб відтворення.

У *Rosa canina* і *R. corymbifera* пилкова трубка проникає у зародковий мішок і вивільняє свій вміст у одну із синергід через 30 годин після запилення. Така синергіда піддається значним змінам і з часом дегенерує. Друга синергіда певний час зберігає свою життєздатність. Полярні ядра розміщуються частіше за все в середній зоні центральної клітини, або ж нижнє полярне ядро мігрує в мікропілярну зону, вони довгий час контактують між собою і зливаються незадовго до запліднення. Утворюється вторинне ядро центральної клітини, яке зміщується ближче до яйцевого апарату. Після виходу із синергід один із спермійів зливається з вторинним ядром центральної клітини чи одним із полярних ядер, після чого завершується потрійне злиття. Другий поступово входить в ядро яйцеклітини, виділяючи власну оболонку і ядерце. Таке повільне входження ядра спермія в ядро яйцеклітини дозволяє віднести запліднення до проміжної форми.

Очевидно, такий уповільнений темп злиття галоїдного ядра спермія з тетраплоїдним ядром яйцеклітини ($28+7$; $2n=35$) залежить від плоїдності ядра яйцеклітини і відноситься до складного гетерогамного процесу, що спостерігався G. Tackholm (1922) у *R. canina* і нами у *R. corymbifera*. Про тетраплоїдність ядра яйцеклітини свідчать крупні розміри ядра і ядерця.

Апоміксис. Рід *Alchemilla L.* Входження пилкової трубки в зародковий мішок, злиття спермія з вторинним ядром центральної клітини або з одним із полярних ядер не виявлено. Запліднення також не спостерігалось.

Поведінка полярних ядер специфічна для кожного досліджуваного нами виду. Так, для *A. deylii* характерно, що полярні ядра апоспоричного зародкового мішка довго контактують між собою, а пізніше зливаються і утворюють вторинне ядро центральної клітини. Таке вторинне ядро центральної клітини довгий час не приступає до поділу. У *A. subcrenata* паралельно з утворенням зародка може відбуватися поділ вторинного ядра центральної клітини, або ж вторинне ядро центральної клітини ділиться уже при наявності дво- чи багатоклітинного зародка з добре вираженою стадією ембріодерми. У *A. xanthochlora* полярні ядра розміщені ближче до яйцевого апарату у мікропілярній частині насінного зачатка. Для всіх досліджуваних

популяції *Alchemilla* характерний диплоїдний партеногенез, а апоміксис в цілому – автономний.

У *A. deylii* і *A. xanthochlora* нами було виявлено адвентивну нуцелярну ембріонію. Ініціальні клітини адвентивних нуцелярних зародків виникають в мікропілярній та в халазальній зоні насінного зачатку. Ініціалі інтенсивно поділяються, утворюються кулеподібні зародки у яких відсутні підвіски.

РОЗВИТОК ЕНДОСПЕРМУ ТА ЗАРОДКА

У досліджуваних нами представників родини *Rosaceae* ендосперм по відношенню до зародка утворюється наступним чином: 1) у статевих видів *Aruncus sylvestris*, *Spiraea japonica*, *S. salicifolia*, *Rosa canina* та *R. corymbifera* першим розвивається ендосперм. В результаті злиття спермія з вторинним ядром центральної клітини формується первинне ядро ендосперму; 2) у агамних видів *Alchemilla deylii*, *A. subcrenata*, *A. xanthochlora* характерним є автономний шлях розвитку ендосперму. Початкові стадії розвитку зародка передують утворенню ендосперму. При автономному апоміксисі ендосперм розвивається без злиття спермія з вторинним ядром центральної клітини чи полярними ядрами.

Розвиток ендосперму. Для досліджуваних нами видів *Aruncus sylvestris*, *Spiraea japonica*, *S. salicifolia* характерний ядерний або нуклеарний тип ендосперму, ознакою якого на початковому етапі розвитку є відсутність цитокінезу при поділі ядер. На другому етапі ендосперм набуває клітинної будови. Первинне ядро ендосперму, як правило, утворюється внаслідок злиття спермія з вторинним ядром центральної клітини, або ж при одночасному злитті полярних ядер та спермія.

Таким чином, для видів, у яких розвиток ендосперму стимулюється спермієм, ендосперм розвивається раніше, ніж зигота приступає до поділу. Часто можна спостерігати, що при заплідненні яйцеклітини ендосперм уже двох-, чотирьох-, восьмиядерний. Відповідно, першому поділу ядра зиготи відповідає багатоядерний ендосперм. Поділ ядер до 10-12-ядерної стадії відбувається синхронно, але синхронність порушується на більш пізніх етапах розвитку ендосперму – целюлярній фазі.

У *Rosa canina* і *R. corymbifera* ендосперм нуклеарного типу. Первинне ядро ендосперму утворюється внаслідок злиття спермія з вторинним ядром центральної клітини, формування ендосперму передують розвитку зародка, тобто першому поділу зиготи. Перша фаза розвитку ендосперму – стадія вільних ядер. Клітинна стадія настає при глобулярній фазі розвитку зародка. Таким чином, у статевих видів *A. sylvestris*, *S. japonica*, *S. salicifolia*, *R. canina* та *R. corymbifera* розвиток ендосперму відбувається по нуклеарному типу і передують першому поділу зиготи.

Рід *Alchemilla*. Для агамних видів *A. deylii*, *A. subcrenata*, *A. xanthochlora* характерний автономний розвиток ендосперму. Полярні ядра згодом зливаючись утворюють вторинне ядро центральної клітини. В окремих випадках полярні ядра поділяються, не утворюючи вторинного ядра центральної клітини. Вторинне ядро центральної клітини приступає до

поділу і в результаті автономно розвивається в ядерний ендосперм. Отже, очевидно стимулом для утворення ендосперму є початкові стадії розвитку зародка, внаслідок чого виникає спряжена система ендосперм – зародок.

Розвиток зародка. У родів *Aruncus* і *Spiraea* розвиток зародка відбувається аналогічно. Внаслідок першого поділу ядра зиготи, формується поперечна перетинка, внаслідок чого виникають апікальна і базальна клітина. Другий поділ супроводжується утворенням похилої перетинки в апікальній клітині та майже одночасним виникненням поперечної перетинки в базальній клітині.

Для *A. sylvestris* характерний тонкий нитчастий, або ж багаторядний підвісок. У представників роду *Spiraea* – *S. japonica*, *S. salicifolia* довжина підвіска не значна, він дуже короткий і масивний, особливо в період утворення ембріодерми. Клітина підвіска, що прилягає до похідних термінальної клітини, бере незначну участь в утворенні колеоризи та первинного кореня.

Розвиток зародка у *Rosoideae* відбувається аналогічно, як у представників підродини *Spiraeoideae*. У досліджуваних кущових форм рослин роду *Rosa*, а саме у *R. canina* і *R. corymbifera* детально описано розвиток зародка. На відміну від трав'янистих видів рослин, у кущових *Spiraea* і *Rosa* базальна клітина проембрію менш видовжена.

У *R. canina* і *R. corymbifera* підвісок дуже короткий і масивний, особливо в період утворення ембріодерми. За цією ознакою вони подібні із кущовими видами роду *Spiraea*. Крім масивності підвіска, досліджені кущові роди *Spiraea* і *Rosa* характеризуються утворенням меншої епіфізірної клітини і її швидким поділом, порівняно із трав'янистими досліджуваними видами родини *Rosaceae*, внаслідок чого швидко виникає група епіфізарних клітин. У травянистих *Rosaceae* (*A. sylvestris*, видів роду *Alchemilla*) епіфіза поділяється пізніше клітин яруса q , на третій фазі генерації.

Дослідження розвитку зародка у агамних видів роду *Alchemilla*: *A. deylii*, *A. subcrenata*, *A. xanthochlora* показало, що ендосперм і зародок починають розвиватися ще в закритому бутоні, задовго до фази цвітіння. Розвиток зародка передує розвитку ендосперму і це може розглядатись як стимулюючий фактор для його утворення. У видів роду *Alchemilla* підвісок нитчастий, однак клітини, що його утворюють, широкі. Такий підвісок набуває масивного вигляду.

Апоміктичний спосіб репродукції на перших етапах проявляється у розвитку зародка. Вхідження пилкової трубки в зародковий мішок та злиття спермія з вторинним ядром центральної клітини чи з одним із полярних ядер нами не спостерігалось. Запліднення не виявлено. Першою до поділу приступає яйцеклітина, яка шляхом партеногенезу розвивається у зародок, чим стимулює утворення ендосперму. Перший поділ вторинного ядра центральної клітини здійснюється, коли зародок сягає 10-12 клітинної стадії. На послідовних етапах розвитку зародка, виникає єдина система ендосперм – зародок, що призводить до його подальшого диференціювання.

Отже, види роду *Alchemilla* є автономними апоміктами, коли першою до поділу приступає яйцеклітина, партеногенетично розвивається у зародок і є стимулом до розвитку ендосперму.

Зародок у досліджуваних нами представників родини *Rosaceae* розвивається за типом *Asterad var. Geum* – згідно класифікації зародків по D. A. Jogansen (1950). Тип *Geum* характеризується утворенням поперечної перегородки в базальній клітині і похилої – в апікальній.

Висновки

1. В результаті проведених досліджень встановлено, що на ранніх етапах органогенезу у дводомного *Aruncus sylvestris* квітки потенціально двостатеві. Різниця в будові квіток проявляється на послідуєчих етапах формування андроцея і гінецея. Дегенерація жіночих генеративних структур у чоловічих квітках здійснюється на стадії розвитку чоловічого гаметофіту – двоклітинного пилкового зерна. У жіночих квітках мікроспорангії дегенерують на стадії мегаспороцитів та тетрад мегаспор. У видів роду *Spiraea* розвитку жіночих генеративних структур передують диференціювання мікроспорангіїв та розвиток пилкових зерен.

2. В *A. sylvestris* і *S. japonica* мейоз у процесі мікроспорогенезу проходить без особливих відхилень, у *S. salicifolia* – з деякими відхиленнями в процесі I поділу мейозу. Фертильність пилкових зерен у *A. sylvestris* становить 97,85%, у *S. japonica* – 92,70%, у *S. salicifolia* – 84,60%. У представників підроду *Spiraeoideae* жіночий археспоріальний комплекс представлений одною-трьома клітинами. Розвиваються еуспоричні зародкові мішки. Для видів характерне виключно статеве відтворення.

3. У видів роду *Rosa* мейоз при мікроспорогенезі супроводжується аномаліями, що призводять до утворення у *R. canina* – 45,31%, у *R. corymbifera* – 58,92% стерильних пилкових зерен. Структура насінного зачатку у поліморфних і пентаплоїдних видів *R. canina* і *R. corymbifera*, ($2n=35$) пов'язана з потужним розвитком спорогенного комплексу. Всі спорогенні клітини здатні трансформуватися в мегаспороцити та здійснювати мейоз, внаслідок якого із мікропілярних або халазальних мегаспор виникають зародкові мішки. *R. canina* і *R. corymbifera* статеві види.

4. У роду *Alchemilla* виявлено значні аномалії в процесі мейозу при мікроспорогенезі, що обумовлює високу ступінь стерильності пилкових зерен – близько 70%. У високополіплоїдних видів *A. deylii*, *A. subcrenata*, *A. xanthochlora* клітини потужного археспоріального комплексу мають здатність функціонувати у напрямках: трансформуватись в мегаспороцити, які дегенерують; розвиватись в еуспоричні зародкові мішки з послідуєчою їх дегенерацією; мітотичним шляхом утворювати диплоспоричні зародкові мішки з послідуєчою дегенерацією всього спорогенного комплексу та його похідних. Аспоричні зародкові мішки розвиваються із соматичних клітин халазальної зони нуцелуса.

5. Основним показником автономного апоміксису у даних видів слід вважати: розвиток зародка передують розвитку ендосперму; розвинений

зародок спостерігається у матеріалах, одержаних із закритого бутона. У *Alchemilla* виявлено повний спектр форм апоміксису від диплоспорії – партеногенез, апоспорії – партеногенез до адвентивної нуцелярної ембріонії, що, очевидно, свідчить про варіабельність форм та нестійкість апоміктичного розмноження.

6. У статевих видів родів *Aruncus*, *Spiraea* і *Rosa* розвиток ендосперму відбувається внаслідок потрійного злиття. Для видів роду *Alchemilla* характерний партеногенез, ендосперм утворюється автономно. Розвиток зародка передуює утворенню ендосперму. Ендосперм нуклеарний. Зародок розвивається за типом *Asterad* var. *Geum*.

ПЕРЕЛІК РОБІТ, ОПУБЛІКОВАНИХ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

1. Лепіш Г. Б. Ембріологія *Alchemilla subcrenata* (Bus.) Murb. та *Alchemilla xanthochlora* Rothm. (Rosaceae) із флори Українських Карпат / Лепіш Г. Б. // Наук. вісник УжНУ, Серія: Біологія. – 2006. – № 19. – С. 55 – 59.

2. Лепіш Г. Б. Ембріологічне дослідження *Aruncus sylvestris* L. (Rosaceae) / Лепіш Г. Б. // Наук. вісник УжНУ, Серія: Біологія. – 2007. – № 20. – С. 96 – 99.

3. Попович Г. Б. Особливості насінного розмноження *Alchemilla deyllii* Plocek. / Попович Г. Б. // Наук. вісник УжНУ, Серія: Біологія. – 2008. – № 24. – С. 218 – 220.

4. Попович Г. Б. Особливості мікроспорогенезу і формування чоловічого гаметофіту *Rosa canina* L. і *Rosa corymbifera* Borkh. в умовах Закарпатської області / Попович Г. Б. // Наук. вісник Чернівецького університету, Серія: Біологія. – 2008. – № 416. – С. 191 – 196.

5. Попович Г. Б. Розвиток репродуктивних структур у деяких видів роду *Spiraea* L. і *Aruncus sylvestris* Rafin. (Spiraeoideae, Rosaceae) / Попович Г. Б. // Укр. ботан. журн. – 2009. – Т. 66, № 1. – С. 103 – 110.

6. Лепіш Г. Б. Ембріологічне дослідження *Alchemilla subcrenata* Buser. та *A. xanthochlora* Rothm. (Rosaceae) із флори Українських Карпат / Лепіш Г. Б. // Матеріали XII з'їзду Українського ботанічного товариства (м. Одеса, 15 – 18 травня 2006 р.). – Одеса, 2006. – С. 459.

7. Попович Г. Б. Ембріологічні особливості насінної репродукції деяких видів *Spiraeoideae* (Rosaceae) / Попович Г. Б. // Актуальні питання ботаніки та екології: Матеріали міжнародної конференції молодих учених-ботаніків (17 – 20 вересня 2007 року). Київ, 2007. – С. 112 – 113.

8. Попович Г. Б. Ембріологічне дослідження *Alchemilla deyllii* L. (Rosaceae) / Попович Г. Б. // Актуальні питання досліджень рослинного покриву Українських Карпат: Матеріали міжнародної регіональної конференції, присвяченої 100-річчю від дня народження проф. С. С. Фодора (4 – 6 жовтня 2007 року, м. Ужгород, Україна). – Ужгород – 2007. – С. 88 – 89.

9. Попович Г. Б. Мікроспорогенез та розвиток чоловічого гаметофіту у *Rosa canina* L. і *Rosa corymbifera* Borkh. / Попович Г. Б. // Актуальні проблеми

ботаніки та екології: Матеріали міжнародної конференції молодих учених (13 – 17 серпня 2008 року, м. Кам'янець-Подільський). – Київ – 2008. – С. 250 – 251.

10. Попович Г. Б. Диференціювання квіток чоловічої та жіночої статі на ранніх етапах органогенезу у дводомного виду *Aruncus sylvestris Rafin.* / Попович Г. Б. // Проблеми збереження біорізноманіття Українських Карпат: Матеріали II регіональної конференції молодих учених та студентів (23 квітня 2009 року, м. Ужгород). – Ужгород, 2009. – С. 38.

11. Попович Г. Б. Особливості мегаспорогенезу у деяких видів роду *Rosa L. (Rosaceae)* із флори Українських Карпат / Попович Г. Б. // Актуальні проблеми ботаніки та екології: Матеріали міжнародної конференції молодих учених (11 – 15 серпня 2009 року, м. Кременець, Україна). – Кременець, 2009. – С. 206 – 207.

АНОТАЦІЯ

Попович Г. Б. Ембріологічні особливості насінної репродукції деяких видів *Spiraeoideae*, *Rosoideae* (*Rosaceae*) із флори Українських Карпат. – Рукопис.

Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук зі спеціальності 03.00.05 – ботаніка. – Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України, м. Київ, 2010.

У дисертаційній роботі представлено результати цитоембріологічних досліджень особливостей насінної репродукції деяких видів підродин *Spiraeoideae* та *Rosoideae* родини *Rosaceae* із флори Українських Карпат. Дисертація присвячена детальному ембріологічному вивченню особливостей формування чоловічих та жіночих генеративних структур, способу репродукції (статевого чи апоміктичного), розвитку ендосперму та зародка.

Досліджено формування структурно одностатевих квіток у *Aruncus sylvestris Rafin.* і органогенез квітки у представників роду *Spiraea L. (Rosaceae)*. У всіх досліджуваних видів вивчено мікроспорогенез, розвиток чоловічого гаметофіту, фертильність та життєздатність пилкових зерен. У родів *Rosa L.* та *Alchemilla L.* встановлено зв'язок між поліморфізмом пилкових зерен і аномаліями в процесі мейозу.

Встановлено тип жіночого археспорія, функціонування клітин спорогенного комплексу, шляхи розвитку зародкових мішків у представників *Spiraeoideae* та *Rosoideae*. Структура насінного зачатку у *Rosoideae* пов'язана з потужним розвитком клітин як первинного, так і вторинного археспорія за рахунок їх мітотичних поділів. У видів роду *Rosa* нами виявлено тільки статеве відтворення, що пов'язане з утворенням потужного спорогенного комплексу, трансформацією багатьох спорогенних клітин у мегаспороцити та особливостями їх мейотичного поділу, що призводить до розвитку і збереження визначеного числа хромосом у окремих мегаспор і зародкових мішків, що з них розвиваються. Другий напрям функціонування призводить до апоміксису, що характерно для видів роду *Alchemilla*, у яких клітини потужного спорогенного комплексу здатні трансформуватись в

мегаспороцити, що дегенерують, та здатності спорогенних клітин мітотичним шляхом розвиватися в диплоспоричні зародкові мішки. У високогірних видів типовою формою апоміксису є апоспорія – партеногенез і адвентивна нуцелярна ембріонія. Ендосперм нуклеарний. Зародок розвивається по типу *Asterad var. Geum*.

З'ясовано, що насінна репродукція досліджуваних видів підродин *Spiraeoideae* та *Rosoideae* відбувається статевим відтворенням (*A. sylvestris*, *S. japonica*, *S. salicifolia*, *R. canina*, *R. corymbifera*) чи апоміксисом – апоспорія–партеногенез (*A. deyllii*, *A. subcrenata*, *A. xanthochlora*).

Ключові слова: мікроспорогенез, мегаспорогенез, запліднення, еуспорія, апоміксис, диплоспорія, апоспорія, ендосперм, зародок, насінна репродукція.

АННОТАЦІЯ

Попович Г. Б. Эмбриологические особенности семенной репродукции некоторых видов *Spiraeoideae*, *Rosoideae* (*Rosaceae*) флоры Украинских Карпат. – Рукопись.

Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.00.05 – ботаника. – Институт ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины, г. Киев, 2010.

В диссертационной работе представлены результаты цитоэмбриологических исследований особенностей семенной репродукции некоторых видов *Spiraeoideae*, *Rosoideae* (*Rosaceae*) флоры Украинских Карпат. Диссертация посвящена детальному эмбриологическому изучению особенностей формирования мужских и женских генеративных структур, способу репродукции (полового или апомиктического), развитию эндосперма и зародыша.

Установлено, что в цветке *A. sylvestris* закладываются как мужские, так и женские генеративные структуры. Первые этапы морфогенеза цветка свидетельствуют о потенциальном развитии двуполых цветков. У *A. sylvestris* мужские цветки формируются на стадии редукции и дегенерации женского археспория и семязпочек в целом. При формировании женских половых цветков дегенерация мужской генеративной сферы осуществляется во время заложения в них мегаспороцитов. У видов рода *Spiraea* в пределах соцветия наблюдаются разные стадии развития семязпочек. Первыми дифференцируются микроспорангии. Функционирование женских репродуктивных структур и их развитие происходит на стадии формирования стенки микроспорангия и спорогенных клеток.

У всех исследованных видов изучено микроспорогенез, развитие мужского гаметофита, фертильность и жизнеспособность пыльцевых зерен. У родов *Rosa* L. и *Alchemilla* L. установлено связь между полиморфизмом пыльцевых зерен и аномалиями в процессе мейоза.

Анализ эмбриологических исследований женского археспория свидетельствует о том, что у представителей *Spiraeoideae* женский археспориальный комплекс представлен одной-тремя клетками, а у

Rosoideae женский археспорий – многоклеточный. Зародышевый мешок *Polygonum* типа.

У полиморфных полиплоидных видов подсемейства *Rosoideae* структура семяпочки связана с увеличением количества клеток вторичного археспория за счёт их митотических делений. У видов рода *Rosa* функционирование многоклеточного археспория характеризуется мейотической активностью спорогенной ткани. Обнаружено только половое воспроизведение, что связано с трансформацией многих спорогенных клеток в мегаспороциты и особенностями их мейотического деления, что приводит к образованию мегаспор разной величины и пloidности, микропилярная или субмикропилярная из которых у *R. canina* и халазальная или эпихалазальная у *R. corymbifera* развивается в зародышевый мешок.

Второе направление размножения ведёт к апомиксису, что характерно для видов рода *Alchemilla*, у которых клетки массивного археспориального комплекса имеют возможность трансформироваться в мегаспороциты, которые дегенерируют, и возможности спорогенных клеток митотическим путём развиваться в диплоспорические зародышевые мешки. Для агамных высокогорных видов типичной формой апомиксиса является апоспория – партеногенез, диплоспория – партеногенез и адвентивная нуцелярная эмбриония.

Для половых видов родов *Aruncus*, *Spiraea* и *Rosa* характерно развитие эндосперма вследствие тройного слияния. У видов рода *Alchemilla* эндосперм образуется автономно. Развитие зародыша предшествует образованию эндосперма. Эндосперм нуклеарный. Зародыш развивается по типу *Asterad* var. *Geum*.

Установлено, что семенная репродукция исследованных видов подсемейства *Spiraeoideae* та *Rosoideae* осуществляется половым путём (*A. sylvestris*, *S. japonica*, *S. salicifolia*, *R. canina*, *R. corymbifera*) или апомиктически (*A. deyllii*, *A. subcrenata*, *A. xanthochlora*).

Ключевые слова: микроспорогенез, мегаспорогенез, оплодотворение, еуспория, апомиксис, диплоспория, апоспория, эндосперм, зародыш, семенная репродукция.

SUMMARY

Popovych H.B Embryological features of seed production in some *Spiraeoideae*, *Rosoideae* (*Rosaceae*) species from the flora of the Ukrainian Carpathians. – Manuscript.

Thesis for obtaining the scientific degree of candidate of biological sciences on a speciality 03.00.05 – botany. – M. G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Science of Ukraine, Kyiv, 2010.

The results of a cytoembryological research of the seed production features in some species of the subgenera *Spiraeoideae* and *Rosoideae* of the genus *Rosaceae* those belong to the flora of the Ukrainian Carpathians are performed in this study. The thesis is devoted to detailed embryological investigation of features in the formation of male and female reproductive structures, the patterns of

reproductive process (sexual and apomictic), the development of endosperm and: embryo.

The formation of a structurally unisexual flower in the *Aruncus sylvestris* Rafin. species and flower's organogenesis of some species of the genus *Spiraea* L. (*Rosaceae*) were investigated. Microsporogenesis, the development of male gametophyte, the fertility and viability of pollen grain of all investigate species were studied. The dependence between pollen grain's polymorphism and anomalies in the meiosis process for the genera *Rosa* L. and *Alchemilla* L. was determined.

The type of female archesporium, the functioning of sporogenous cells, the patterns of development of female gametophyte (embryo sac) for some species of the genera *Spiraeoideae* and *Rosoideae* were determined. The structure of *Rosoideae* spp. seed's germ is concerned with plentiful development of cells as a primary archesporium by mitotic division. We observed only sexual reproduction in *Rosa* spp. It is caused by strong sporogenous system, transformation most of sporogenous cells to megasporocytes and the features of meiotic division. Those features result the development and maintenance of permanent chromosome's number in separate megaspores and then in embryo sacs which are grown from them. The second direction of functioning results in apomixic. It is typical for the species of the genus *Alchemilla*. The cells of their strong sporogenous system are able to be transformed into megasporocytes. Also it results in the development of embryo diplosporosacs by mitotic division. Apospory as well as parthenogenesis and adventive nucellar embryony are typical kinds of apomixic for mountain species. Endosperm is nuclear. Embryo is developing as *Asterad* var. *Geum*. type.

We determined that seed reproduction of the investigated species of subgenera *Spiraeoideae* and *Rosoideae* is occur by sexual reproduction (*A. sylvestris*, *S. japonica*, *S. salicifolia*, *R. canina*, *R. corymbifera*) or by apomixic – apospory – parthenogenesis (*A. deylii*, *A. subcrenata*, *A. xanthochlora*).

Key words: microsporogenesis, megasporogenesis, conception, euspory, apomixic, diplospory, apospory, endosperm, embryo, seed reproduction.