

УДК 581.3582

ЕМБРИОЛОГІЧНЕ ДОСЛІДЖЕННЯ *ARUNCUS SYLVESTRIS* L. (ROSACEAE)

Г. Б. Лепіш

Ембріологія *Aruncus sylvestris* L. (Rosaceae). – Г. Б. Лепіш. – Досліджено формування структурно одностатевих квітів та репродуктивний процес у *Aruncus sylvestris* L. (Rosaceae). Насінний зачаток красинуцелятний з одним інтегументом. Кількість археспоріальних клітин варіабельна. Зародковий мішок може розвиватися з будь-якої з мегаспор тетради. Зародковий мішок нормального типу. Ендосперм нуклеарний. Розвиток зародка відбувається по типу *Asterad* var. *Geum*.

Ключові слова: насінний зачаток, археспоріальні клітини, зародковий мішок, зародок, ендосперм.

Адреса: Ужгородський національний університет, кафедра ботаніки, вул. А. Волошина, 32, м. Ужгород, 88000, Україна.

Embryology of *Aruncus sylvestris* L. (Rosaceae). – H. Lepish. – The moulding of structural unisexual flowers and reproductive process have been studied in *Aruncus sylvestris* L. (Rosaceae). Ovule is crassinucellate with one integuments. The number of archesporial cells varies. The embryo sac may develop from any of the macrospores of the tetrad. Embryo sac is of normal type. Endosperm is nuclear. The embryo develops by the type *Asterad* var. *Geum*.

Key words: ovule, archesporial cells, embryo sac, embryo, endosperm.

Address: Uzhhorod National University, Dept. of Botany, 54, A. Voloshyn Str., Uzhhorod, 88000, Ukraine.

У флорі Українських Карпат із роду *Aruncus* L. зростає тільки один вид *A. sylvestris*.

A. sylvestris належить до родини *Rosaceae*, а саме до підродини *Spireoideae*, представники якої в порівнянні з іншими підродинами *Rosaceae* – *Rosoideae*, *Maloideae*, *Prunoideae* мають примітивні мікроморфологічні ознаки, які проявляються під час розвитку репродуктивних структур.

Загальним ареалом поширення видів роду *Aruncus* L. є Середня Європа, Кавказ. В екологічному аспекті представники роду зустрічаються по лісах, чагарниках, порубах як дикорослі, в садах і парках як декоративні рослини [15].

A. sylvestris є дводомним видом. Дводомність широко поширена серед *Magnoliophyta* як для деревних, кущових, так і трав'янистих життєвих форм [6].

Представникам родини *Rosaceae* притаманна наявність двостатевих квітів, а одностатеві квіти та дводомність зустрічаються зрідка. Зокрема, це притаманно роду *Fragaria* L. [14]. Для цього роду характерно, що культурні форми утворюють одностатеві квіти на одному екземплярі, тобто спостерігається прояв однодомності, для інших представників родини *Rosaceae* це не є типовим.

У зв'язку з тим, що у представників родини *Rosaceae* дводомність зустрічається зрідка, значну увагу необхідно проявити мікроморфологічному формуванню генеративних органів чоловічих та

жіночих квіток в порівнянні з представниками інших родин *Magnoliophyta*.

Завданнями нашої роботи було:

- з'ясувати особливості та темпи розвитку генеративних органів у чоловічих та жіночих квітках;
- дослідити формування структурно одностатевих квітів при наявності дводомності;
- встановити на якому етапі розвитку жіночих генеративних структур чи, відповідно, чоловічих здійснюється редукція жіночих або чоловічих органів;
- вивчити репродуктивний процес у *A. sylvestris*.

Матеріал і методика досліджень

Об'єктом дослідження є вид роду *Aruncus* L.: *Aruncus sylvestris* L. (Kostel. n=7; 2n=14; ex. Maxim n=9; 2n=18) [16] – дводомні, багаторічні, трав'янисті рослини з високими стеблами та міцними здерев'янілими кореневищами. Екземпляри рослин зібрані на різних генеративних стадіях розвитку протягом 2005-2006 рр. в околицях м. Рахова та с. Невицьке.

Матеріал фіксовано у суміші С.Г. Навашина хром-формалін-оцтової кислоти [13]. Фарбування проводили залізним гематоксилином по Гейденгайну з підфарбуванням цитоплазми еритрозинном.

Результати досліджень та їх обговорення

У роду *Aruncus* L. перший етап органогенезу квітки характеризується закладанням як чоловічих, так і жіночих генеративних органів. На ранніх стадіях морфогенезу в межах квітки закладаються як насінні зачатки, так і мікроспорангії. Отже, початок морфогенезу квітки здійснюється за типом двостатевості.

В *Spireoideae* насінний зачаток анатропний чи гемітропний, положення його в зав'язі епітропне. Насінні зачатки закладаються на плаценті у зав'язі маточки і мають вигляд меристематичних горбочків. У першу чергу виникає нуцелус – центральна частина насінного зачатку. Одночасно розвиваються покриви, які на верхівці нуцелуса не зростаються, утворюючи мікропіле.

Для *A. sylvestris* структура одностатевих чоловічих і жіночих квітів формується в наступній послідовності. В майбутніх морфологічно чоловічих статевих квітах закладаються одночасно чоловічі і жіночі генеративні органи. В подальшому нормально розвиваються тільки мікроспорангії, а жіночі генеративні структури у вигляді нуцелуса з первинними археспоріальними клітинами або тетрадами мегаспор дегенерують на стадії мікроспорогенеза. При досягненні двоклітинного пілкового зерна в мікроспорангії нуцелус припиняє свій подальший розвиток.

У структурно одностатевих жіночих квітках має місце чоловіча стерильність. Закладаються горбочки пиляків, представлені однорідними меристематичними клітинами, проходить їх диференціювання до первинних археспоріальних клітин. Редукція відбувається на стадії мікроспороцитів. Розвиток насінних зачатків починається з меристематичних горбочків нуцелуса, клітини якого інтенсивно діляться. Для *A. sylvestris* характерно, що формується тільки один інтегумент.

Для родини Rosaceae характерно, що нуцелус містить багатоклітинний жіночий археспорій [7, 12].

В субепідермісі нуцелуса диференціюються від 1 до 3-4 археспоріальних клітин, кожна з них поділяється периклинально на дві клітини – покривну і вторинну археспоріальну клітину. Покривні клітини поділяються декілька разів, а вторинні археспоріальні клітини стають материнськими клітинами мегаспор.

Мейоз здійснюють переважно один-два мегаспороцити, внаслідок чого утворюються одна-дві тетради мегаспор. При наявності одної первинної археспоріальної клітини утворюється тільки один мегаспороцит і одна тетрада мегаспор, халазальна з яких розвивається в зародковий мішок нормального типу – *Polygonum*.

При наявності двох-трьох первинних археспоріальних клітин і утворенні, відповідно, двох-трьох вторинних похідних, мейоз здійснюється у

кожній з них. Для *A. sylvestris* притаманна така особливість, як варіабельність розвитку зародкових мішків із будь-якої мегаспори одної тетради, а саме: халазальної, середніх та мікропілярної мегаспор. Інші мегаспори поступово дегенерують.

При наявності двох тетрад мегаспор розвиваються два зародкові мішки, але запліднення яйцеклітини здійснюється тільки в одному.

Стиглий зародковий мішок у мікропілярній зоні містить яйцевий апарат, що складається з двох синергід і одної яйцеклітини. Синергіди грушоподібної форми і прилягають до яйцеклітини. У халазальній зоні розташовані три ефемерні антиподи. Центральна клітина містить два полярні ядра, які до процесу запліднення зливаються у велике ядро центральної клітини – вторинне ядро (рис. 1).

Запліднення здійснюється за премітотичним типом [4]. Розвиток зародка відбувається у такій послідовності. Внаслідок першого поділу зиготи формується перегородка і утворюється двоклітинний зародок. Розвиток проембрію відбувається за рахунок апікальної та базальної клітин. Апікальна клітина поділяється похилою перетинкою, утворюється епіфіза, клітини якої поділяються і формують конус наростання стебла. Базальна клітина поділяється поперечною перетинкою і формує частково зародок і підвісок. Ембріогенез у роду *Aruncus* L. відбувається за класифікацією Jogansen (1950) по типу *Asterad* var. *Geum* [22] (рис. 2).

Навколо зародка утворюється ядерний або нуклеарний тип ендосперму, ознакою якого на першому етапі розвитку є відсутність клітинних перегородок (рис. 2). Отже, у цитоплазмі центральної клітини зародкового мішка спостерігалася первинна стадія розвитку ядерного ендосперма – стадія вільних ядер. Згодом здійснюється цитокінез.

Дослідження чоловічої та жіночої стерильності у *Fragaria grandiflora* Ehrh. [17, 18] показало, що процеси органогенезу квіток різних частин суцвіття протікають однаково. Наявність стерильності не залежить від кількості квіток на рослині чи її віку. Стерильність квіток виникає в результаті дегенерації зародкових мішків на різних стадіях розвитку, іноді дегенерація відбувається ще на стадії материнських клітин макроспор.

За даними Мандрик В.Ю. і Андрусак М.О. (1969) [10, 11] чоловічі і жіночі квітки *Ribes alpinum* L. і *Glossularia reclinata* Mill. є потенційно двостатевими. При формуванні чоловічих квіток відбувається дегенерація насінних зачатків і зав'язі. В процесі формування пиляків у жіночих квітках проходить диференціювання археспоріальних клітин. На цій стадії дегенерують тільки окремі археспоріальні клітини. Кінцева дегенерація материнських клітин мікроспор відбувається до часу формування двоядерного зародкового мішка. Дослідження показали, що розвиток мікро-

спорогенезу проходить в основному нормально, особливих відмінностей не виявлено. В процесі розвитку жіночої генеративної сфери спостерігаються значні родові відмінності.

У видів *Populus pyramidalis* Rozier і *P. tremula* L. початок диференціації чоловічого і жіночого суцвіть є морфологічно вихідними [1, 2, 3]. Структурно одностатевими утворюються і чоловічі квітки дводомної *P. balsamifera* L. у чоловічій квітці із меристематичних горбочків спочатку утворюються диски, а потім на їх поверхні утворюються зачатки тичинок [8, 9].

Згідно досліджень Г.І. Глущенко [5] структурно одностатеві жіночі квітки у *Sagittaria sagittifolia* L. утворюються в нижній частині суцвіття. Спочатку закладаються горбочки жіночих квіток. Диференціація квіткових горбочків проходить акропетально. Після збільшення горбочка майбутньої жіночої квітці до певного розміру по периферії випуклого квітколожа виникають зачатки

чашолистків, потім – багаточисленних плодолистків.

Структурно одностатевими є також чоловічі і жіночі квітки дводомної *Cannabis sativa* L., *Myrica nagi* Thumb., *M. esculenta* Buch. – Ham. var. *fraxuhariana* Wall. [19, 21], *Leitneria floridana* Chapm [21], *Melandrium album* (Mill.) Garcke [24], *Acer negundo* L., *Arceuthobium minutissimum* Hook. [20, 26], *Enhalus acoroides* (L.) Rich. ex. Steud. [23], *Morus alba* L., *Balanops sparsiflora*, *B. montana* C. T. White [21], *Garrya Miptia* Dougl. et Lindl. [25] та ін.

Таким чином, дослідження структурно одностатевих квіток свідчить про те, що на ранніх етапах розвитку квіткових горбочків закладаються зачатки тичинок і плодолистків, процес диференціації проходить однаково. Відмінності спостерігаються у послідуєчих етапах формування адорцея і гінецея.



Рис. 1–2, зліва направо: 1 — *Aruncus sylvestris* L. Зародковий мішок. Яйцевий апарат (20×40), 2 — *Aruncus sylvestris* L. Зародок. Ядерний ендосперм (20×40).

Fig. 1–2, left to right: 1 — *Aruncus sylvestris* L. Embryo sac. Egg apparatus (20×40), 2 — *Aruncus sylvestris* L. Embryo. Endosperm is nuclear (20×40).

Висновки

1. Серед представників родини *Rosaceae* утворення структурно одностатевих квіток є явищем малопоширеним. Аналіз проведених досліджень показав, що у виду *A. sylvestris* у межах квітці первинно закладаються як чоловічі, так і жіночі генеративні структури. Як одностатеві квіти, так і дводомність у *A. sylvestris* є вторинним явищем. Перші етапи морфогенезу квітці свідчать про потенціальний розвиток двостатевих квіток.

2. У *A. sylvestris* чоловічі квітки формуються на стадії редукції та дегенерації жіночого археспорія та насінних зачатків в цілому.

3. У статеві жіночих квітках дегенерація чоловічої генеративної сфери здійснюється на стадії закладання мікроспороцитів, яким притаманні ознаки дегенерації.

4. Жіночий археспорій багатоклітинний. В насінному зачатку утворюються два зародкові мішки Polygonum-типу.

5. Зародок розвивається за типом *Asterad* var. *Geum*. Ендосперм нуклеарний.

1. Барна Н.Н. Морфогенез генеративних органів і ембріональне розвиток осини. – В кн.: Лесоводство и агролесомелиорация. – К.: Урожай, 1968. Вып. 15. – С. 126-135.
2. Барна М.М. Ембріологічне дослідження тополі пірамідальної (*Populus pyramidalis* Koz.). – Укр. ботан. журн., 1969. 26, 1. – С. 93-100.
3. Барна Н.Н. Цитоэмбриологическое исследование некоторых видов рода *Populus* L. в связи с гибридизацией. Автореф. канд. дис. – К., 1996. – 24 с.
4. Герасимова-Навашина Е.Н. Развитие зародышевого мешка, двойное оплодотворение и вопросы о происхождении покрытосеменных. Бот. журн., 1954. – Т. 39, 5.
5. Глущенко Г.І. Мікроскопічне дослідження репродуктивних органів у стрілиці звичайної (*Sagittaria sagittifolia* L.) і їжачої голівки простої (*Sparganium simplex* Huds.) у зв'язку з формуванням статевих ознак. – Укр. ботан. журн., 1976, 28, 1. – С. 49-57.
6. Кордюм Е.Л., Глущенко Г.І. Цитоэмбриологические аспекты проблемы пола покрытосеменных. – К.: Наук. думка, 1976. – 197 с.
7. Кордюм Е.Л. Эволюционная цитоэмбриология покрытосеменных растений. – К.: Наук. думка, 1978. – 220 с.
8. Лешковцева И.М., Минина Е.Г. Цитохимическое изучение мужских спорогенных клеток тополя бальзамического в связи с вопросами сексуализации. – Физиология растений, 1965, 12, 5. – С. 832-836.
9. Лешковцева И.М. Неоднородность пыльцевых зерен тополя бальзамического по цитохимическим данным и размерам (в связи с условиями развития и питания его цветков). Автореф. канд. дис. – М., 1969. – 18 с.
10. Мандрик В.Ю. Макроспорогенез и развитие женского гаметофита у крыжовника (*Glossularia reclinata* Mill.) и альпийской смородины (*Ribes alpinum* L.). – Биол. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол., 1969, 74, 5. – С. 101-108.
11. Мандрик В.Ю., Андрусак М. О. Цитоэмбриологическое исследование микроспорогенеза крыжовника *Glossularia reclinata* Mill. и смородины *Ribes alpinum* L.. – Бот. журн., изд-во Наука, 1969. – 54. – С. 1388-1396.
12. Мандрик В.Ю. Особенности семенной репродукции видов сем. *Rosaceae* в природных популяциях (на примере флоры Карпат): Автореф. дис. ...д-ра биол. наук. – Л., 1990. – 48 с.
13. Наумов Н.А., Козлов В.Е. Основы ботанической микротехники. – М.: Сов. наука, 1954. – 307 с.
14. Сухарева Н.Б. Элементы апомиксиса у земляники // Апомиксис и селекция. – М., 1970. – С. 116-120.
15. Флора УРСР. Київ: Вид-во АН УРСР, 1954. – 6. – 301 с.
16. Хромосомные числа цветковых растений. М.: Изд-во АН СССР, 1969. – 637 с.
17. Юрцева Н.С., Философова Т.П. Особенности проявления истинной стерильности в цветках садовой земляники. – Сельскохозяй. биол., 1969, 4, 5. – С. 745-752.
18. Юрцева Н.С. О причинах стерильности пестиков у садовой земляники. – В кн.: V Всесоюзное совещание по эмбриологии растений. Кишинев, Штиинца, 1971. – С. 216-218.
19. Abbe E.C. The inflorescence and flower in male *Myrica esculenta* var. *farguhariana*. – Bot. Gaz., 1972, 133, 3. – P. 206-213.
20. Bhandari N.N., Nanda K. Studies in Viscaceae. I. Morphology and Embryology of the Indian Dwarf Mistletoe – *Arceuthobium minutissimum*. – Phytomorphology, 1968, 18, 4. – P. 435-450.
21. Hjelmquist H. Studies in the floral morphology and phylogeny of the Amentiferae. – Bot. Not., 1948, 2 (Suppl.). – P. 1-171.
22. Jogansen D. Plant embryology. – 1950. – 305 p.
23. Kaul R. B. Floral morphology and phylogeny in the Hydrocharitaceae. – Phytomorphology, 1968, 18, 1. – P. 13-35.
24. Leins P., Galle P. Entwicklungsgeschichte Untersuchungen an Cucurbitaceen Blüten. – Oesterr. Bot. Z., 1971, 119, 4-5. – P. 531-548.
25. Reeve R. M. Comparative ontogeny of the inflorescence and the axillary vegetative shoot in *Garrya elliptica*. – Amer. J. Bot., 1943, 30, 8. – P. 608-618.
26. Tainer F. H. The embryology of *Arceuthobium pusillum*. – Canad. J. Bot., 1968, 46, 12. – P. 1473-1476.

Отримано: 20 січня 2007 р.

Прийнято до друку: 1 лютого 2007 р.