

УДК 581.3582

ОСОБЛИВОСТІ РОЗВИТКУ ЖІНОЧИХ РЕПРОДУКТИВНИХ СТРУКТУР У ДЕЯКИХ ВИДІВ РОДУ *CRATAEGUS* L.

Гасинець Я. С.

Особливості розвитку жіночих репродуктивних структур у деяких видів роду *Crataegus* L. — Я.С. Гасинець. — Досліджено розвиток жіночих репродуктивних структур тетраплоїдних видів: *Crataegus oxyacantha* L. і *C. monogyna* Jacq., що зростають в околицях с. Оноківці (Ужгородський район), та *C. corallina* hort. з ботанічного саду Ужгородського національного університету. Насінневий зачаток геміанатропний, красинуцелятний з двома інтегументами. Кількість археспоріальних клітин варіабельна. Спорогенний комплекс двошаровий. В мегаспороцити трансформуються одна – три спорогенні клітини. Халазальна або мікропілярна мегаспори розвиваються в зародковий мішок *Polygonum*-типу. Згодом еуспоричні зародкові мішки дегенерують. Запліднення яйцеклітини у них не виявлено. Апоспоричні зародкові мішки виникають із соматичних клітин халазальної зони нуцелуса і, розвиваючись, витісняють спорогенний комплекс та його похідні. Специфічною формою апоміксису для досліджених видів *Crataegus* є апоспорія – партеногенез. Виявлено злиття спермія з полярними ядрами або з ядром центральної клітини (псевдогамія).

Ключові слова: насінневий зачаток, археспорій, спорогенні клітини, мегаспороцит, зародковий мішок, апоміксис, диплоспорія, апоспорія, партеногенез, псевдогамія.

Адреса: Ужгородський національний університет, кафедра ботаніки, вул. А. Волошина, 32, м. Ужгород, 88000, Україна; e-mail: hasinets@mail.ru

Features of development of female reproductive structures in some types of *Crataegus* L. genus. — Ya. Hasynets. — Development of female reproductive structures has been studied the tetraploid species of *Crataegus oxyacantha* L. and *C. monogyna* Jacq., that grows on the outskirts of the village Onokivci (Uzhhorod distr.) and *C. corallina* hort. from the botanical garden of the Uzhhorod National University. The ovule is hemianatropic, crassinucellate with two integuments. The number of arche-sporial cells varies. The sporogenous complex is two-layer. One to three sporogenous cells transform into megasporocytes. The chalazal or micropylar megaspore develops into the embryo sac according to the *Polygonum* type. Eusporic embryo sacs degenerate after some time. Ovicell fertilization has not been revealed in them. The aposporic embryo sacs develop from somatic cells of nucellus chalazal zone and developing displaced sporogenous complex and its derivatives. Apospory, i.e. parthenogenesis, is a specific form of apomixis for the studied species of *Crataegus*. Fusion of the spermium with the polar nuclei or with the central cell nucleus has been found (pseudogamy).

Key words: ovule, archesporium, sporogenous cells, megasporocyte, embryo sac, apomixis, diplospory, apospory, parthenogenesis, pseudogamy.

Address: Uzhhorod National University, Dept. of Botany, 32, A. Voloshyn Str., Uzhhorod, 88000, Ukraine, e-mail: hasinets@mail.ru

Вступ

Рід *Crataegus* L. належить до підродини *Maloideae* та містить близько 200 видів, які розповсюджені в помірній зоні земної кулі. Проте, деякі систематики нараховують до 1200 видів у даного роду [9]. В Україні зростає 26 дикорослих видів *Crataegus*, з них понад 20 введено в культуру [4].

В літературі [10, 13, 17, 18] є вказівки на те, що рід *Crataegus* має складну генетичну систему. Його гаплоїдний набір хромосом становить $n = 17$, зрідка $n = 16$, що на думку дослідників [10, 13, 17, 18], обумовлено алополіплоїдією, яка в подальшому супроводжувалась автополіплоїдією. Поєднання ало- і автополіплоїдії сприяло не тільки інтенсивному видоутворенню в межах роду *Crataegus*, але і широкому розповсюдженню видів та вплинуло на спосіб їх репродукції [17, 18].

C. oxyacantha L., *C. monogyna* Jacq. і *C. corallina* hort. є тетраплоїдними видами, диплоїдний набір

хромосом яких становить $2n = 32, 34$ [10], а тетраплоїди, відповідно, мають $4n = 68$.

Згідно літературних відомостей [11, 13–15], репродуктивний процес у *Crataegus* пов'язаний з апоміксисом, хоча є дані про наявність і статевого способу розмноження.

Аналіз публікацій [2, 11, 13–15, 17] з ембріології видів роду *Crataegus* свідчить, що питання насінневої репродукції, а саме утворення зародка шляхом запліднення або апоміксису – недостатньо з'ясовані.

Завданням нашої роботи було вивчити розвиток та будову насінневого зачатку, функціонування багатоклітинного жіночого археспорію, розвиток жіночого гаметофіта, форму апоміксису.

Матеріали і методика досліджень

Нами досліджувався розвиток жіночих репродуктивних структур у тетраплоїдних видів *C. oxyacantha*, *C. monogyna*, зібраних із околиць с. Оноківці (Ужго-

родський район) та *C. corallina* – з ботанічного саду Ужгородського національного університету.

Для цитоембріологічних досліджень, темпоральну фіксацію матеріалу проводили в період від початкових стадій розвитку насінневих зачатків до завершення цвітіння та утворення ендосперму і зародка. Матеріал фіксували сумішшю С.Г. Навашина (хром-оцтово-формалінова суміш – 10:4:1), ФОС (формалін : оцтова кислота : спирт етиловий – 10:7:1) та Карнуа (спирт етиловий : оцтова кислота – 3:1) на місці збору матеріалу. Зрізи фарбували за Фельгеном та залізним гематоксиліном за Гейденгайном, підфарбовую-

чи цитоплазму світлим зеленим та 0,5%-ним водним розчином еритрозину [3, 5].

Результати досліджень

У видів роду *Crataegus* гінецей належить до синкарпного підтипу ценокарпного типу. Зав'язь утворена з одного – п'ятьох плодолистків. На кожному з плодолистків закладаються по два насінневі зачатки, що розташовані один над одним, проте нормально розвивається тільки один. Насінневий зачаток геміанатропний, красинучелятний з двома інтегументами (рис. 1–3).



Рис. 1. *Crataegus corallina* hort. Спорогенний комплекс. Інтегументи. Нуцелярний ковпачок



Рис. 2. *Crataegus corallina* hort. Спорогенний комплекс. Інтегументи. Нуцелярний ковпачок



Рис. 3. *Crataegus corallina* hort. Спорогенний комплекс. Інтегументи. Мегаспороцит

Для *Crataegus* притаманний багатоклітинний жіночий археспорій. У субепідермальному шарі нуцелуса закладаються одна – п'ять первинних археспоріальних клітин. Останні в результаті периклінального поділу утворюють вторинні археспоріальні клітини (одну – п'ять) та паріетальний шар, який формує двошаровий покривний комплекс клітин. Із розвитком інтегументів насінневий зачаток набуває геміанатропного вигляду. Функціонування вторинних археспоріальних клітин варіабельне. Клітини вторинного археспорію або безпосередньо стають мегаспороцитами або, мітотично поділяючись, утворюють два яруси спорогенних клітин. Спорогенний комплекс, в залежності від положення його клітин у межах нуцелуса, складається з: центральної, латеральної та більш віддалених паріетальних клітин, що межують із соматичними клітинами нуцелуса.

Для *C. oxycantha* характерна наявність трьох – чотирьох, зрідка п'яти первинних археспоріальних клітин. Після виникнення двох покривних шарів, вторинні археспоріальні клітини, мітотично поділяючись утворюють дочірні, мікропілярні з яких перетворюються в мегаспороцити – один – три. Як правило, один мегаспороцит завершує мейоз, утворюючи тетраду мегаспор.

У *C. monogyne* переважно виникає одна первинна археспоріальна клітини, зрідка дві – три. В першому випадку центральна вторинна археспоріальна клітина стає мегаспороцитом і утворює тет-

раду мегаспор. У другому – вторинні археспоріальні клітини, мітотично поділяючись, утворюють дочірні, які здатні трансформуватись у мегаспороцити. В подальшому мейоз здійснюється в одному – центральному мегаспороциті. Латеральні спорогенні клітини в мегаспороциті перетворюються рідко.

Для *C. corallina* притаманні чотири варіанти функціонування центральної вторинної археспоріальної клітини: 1) вона безпосередньо трансформується в мегаспороцит, здійснює мейоз, виникає тетрада мегаспор, яка згодом дегенерує; 2) стає мегаспороцитом і дегенерує на стадії синапсису профазі першого поділу мейозу; 3) мітотично поділяється на похідні клітини, з яких мікропілярна – верхня стає мегаспороцитом, сягає стадії синапсису, на якій дегенерує; 4) ядро вторинної археспоріальної клітини, мітотично поділяючись, дає початок апоміктичному зародковому мішку диплоспоричного характеру, який теж підлягає дегенерації. Повної диференціації досягають зародкові мішки, що розвиваються із соматичних клітин нуцелуса зони халази.

Таким чином, на ранніх етапах розвитку, в досліджуваних нами видів *Crataegus* центральна або центральні клітини вторинного археспорія виявлять мейотичну тенденцію й функціонують аналогічно до статевих видів. Мейотична тенденція притаманна і для латеральних ярусів клітин, але в випадку утворення мегаспороцитів із центральної клітини чи її похідних, мейози в латеральних клітинах спостерігаються рідко.

Характерним для видів *C. oxyacantha* та *C. monogyna* є розвиток гаплоїдного еуспоричного зародкового мішка із халазальної мегаспори. В *C. corallina* найбільш тривалу життєздатність, після халазальної, має мікропілярна мегаспора. Ознаки дегенерації у неї з'являються пізніше, ніж у середніх. Повної диференціації еуспоричний зародковий мішок досягає до початку цвітіння. Полярні ядра розміщуються в середній зоні центральної клітини, тривалий час контактують і зливаються. Можна висловити припущення про епізодичну можливість статевого відтворення в досліджуваних нами видів *Crataegus*, проте ймовірність цього в гаплоїдних еуспоричних зародкових мішках невелика, оскільки спостерігаються ознаки їх ранньої дегенерації. Запліднення яйцеклітини виявлено не було, що, очевидно, пояснюється тим, що гаплоїдні зародкові мішки дегенерують ще до розкриття пуп'янка, а також значною стерильністю пилкових зерен [1].

Якщо в *C. oxyacantha* та *C. monogyna* не спостерігалась диплоспорія, то в *C. corallina* в окремих насінневих зачатках нами виявлений розвиток апоміктичних диплоспоричних зародкових мішків, які швидко дегенерують.

Кінцевим етапом функціонування клітин нуцелуса у видів *Crataegus* є активація соматичних клітин халазальної зони нуцелуса. Останні стають ініціальними клітинами апоміктичних зародкових мішків апоспоричного характеру. Кількість апоспоричних ініціалей варіабельна (від двох до п'яти). Апоспоричні зародкові мішки, що розвиваються з таких ініціалей мітотично, поступово розростаються, диференціюються та конкуруючи між собою витісняють весь спорогенний комплекс та його похідні. Дво-чотириядерної стадії досягають всі апоспоричні ініціали, проте повної диференціації набуває тільки один, зрідка – два апоспоричні зародкові мішки (рис. 4–6).



Рис. 4. *Crataegus oxyacantha* L. Апо-споричний зародковий мішок. Яйцевий апарат. Яйцеклітина. Контакт полярних ядер



Рис. 5. *Crataegus monogyna* Jacq. Апо-споричний зародковий мішок. Яйцевий апарат. Полярні ядра. Дегенеровані антиподи

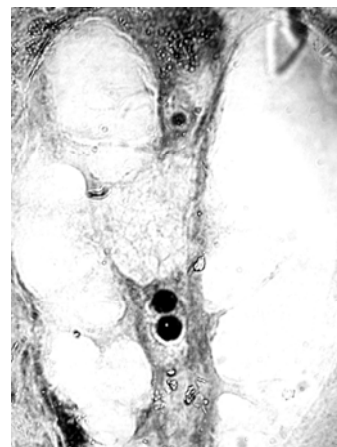


Рис. 6. *Crataegus corallina* hort. Апо-споричні зародкові мішки. В одному з них яйцеклітина та полярні ядра

Таким чином, функціонуючими є апоспоричні зародкові мішки, які виникають на більш пізніх стадіях розвитку та функціонування клітин нуцелуса. Від гаплоїдного, еуспоричного, апоспоричний зародковий мішок відрізняється наявністю більших за розмірами елементів яйцевого апарата, полярних ядер, а пізніше і ядра центральної клітини. Запліднення яйцеклітини нами не спостерігалось, отже можемо припустити, що розвиток зародка здійснюється із диплоїдної яйцеклітини партеногенетично. В окремих насінневих зачатках досліджуваних видів *Crataegus* паралельно з автономним апоміксом (апоспорія – партеногенез) нами встановлено наявність псевдогамії – контактування та злиття спермія з полярними ядрами або ядром центральної клітини (рис. 7–9). Отже, розвиток ендосперму, ймовірно, проходить внаслідок потрійного злиття. Це можна пояснити незначним відсотком фертильних пилкових зерен.

Дослідженим видам *Crataegus* характерний багатоклітинний археспорій, що узгоджується з даними

Dickinson T.A., Phipps J.B. [6, 7], Muniyamma M., Phipps J.B. [11, 12, 14], Ptak K. [15] для інших видів цього роду.

Вторинні археспоріальні клітини здійснюють ряд мітотичних поділів, які призводять до формування двоярусного багатоклітинного спорогенного комплексу, що підтверджується дослідженнями Мандрик В.Ю. для *Crataegus mollis* Schell. [2].

За місцем розташування, від центру до периферії нуцелуса, у вторинному археспорії виділяють: центральну – осьову, латеральні, що межують із центральною та паріетальні, які прилягають до соматичних, клітини нуцелуса [16]. В результаті поділів первинного археспорію, як правило, тільки центральні та латеральні клітини здатні утворювати покривний комплекс і вторинний археспорій. Мейотична потенція спадає від центру до периферії, що, очевидно, свідчить про різний рівень диференціації вторинних археспоріальних клітин на початкових стадіях їх розвитку.



Рис. 7. *Crataegus oxyacantha* L. Контактівання спермія (СП) з полярними ядрами. Псевдогамія



Рис. 8. *Crataegus monogyna* Jacq. Контактівання спермія (СП) з полярними ядрами. Псевдогамія



Рис. 9. *Crataegus monogyna* Jacq. Злиття спермія (СП) з ядром центральної клітини. Псевдогамія

Для досліджуваних нами видів роду *Crataegus* притаманна незначна мейотична потенція спорогенного комплексу (її проявляють один – три мегаспороцити) або нездатність реалізувати її повністю, внаслідок чого на певних стадіях відбувається дегенерація мегаспороцитів та стимулювання апоміктичного розвитку зародкових мішків (диплоспорія). У такому разі мейоз випадає повністю, а в інших спорогенних клітинах замінюється мітозом, в результаті чого розвиваються нередуковані диплоспоричні апоміктичні зародкові мішки (*C. corallina*).

У видів *Crataegus*, яким притаманна апоспорія, спорогенний комплекс та його похідні – мегаспороцити, мегаспори, еуспоричні зародкові мішки та диплоспоричні ініціали, повністю підлягають дегенерації і витісняються апоспоричними зародковими мішками, що розвиваються з соматичних клітин нуцелуса зони халази. Перші ознаки дегенерації еуспоричних зародкових мішків і наступна дегенерація похідних усього спорогенного комплексу, ймовірно, є стимулюючим фактором розвитку апоспоричних зародкових мішків. Повної диференціації досягають – один, рідше два апоспоричні зародкові мішки, що відмічають також і інші дослідники для північноамериканських видів *Crataegus* [8].

У літературі [11, 12] відмічається, що у північноамериканського виду *Crataegus pruinosa* (Wendll.) C. Koch, мегаспори, як правило, дегенерують, а у випадку розвитку гаплоїдних еуспоричних зародкових мішків останні підлягають дегенерації. Висловлюється припущення, що при наявності апоспорії можлива псевдогамія, що узгоджується з одержаними нами даними для цього роду.

Дослідження *C. oxyacantha*, *C. monogyna* та *C. curvicaepala* [15], що зростають на території Польщі, свідчить про можливість нормального проходження мейозу при мегаспорогенезі. Апоміксис не виявлений. Припускають наявність статевого відтворення, хоча злиття сперміїв з ядром яйцеклітини не виявлено. Враховуючи досить незначні літе-

ратурні відомості про репродукцію видів роду *Crataegus*, необхідно відмітити, що автор досліджувала тільки ранні етапи розвитку насінневого зачатку, тобто в період розвитку еуспоричних зародкових мішків до початку функціонування апоспоричних ініціалей у зоні халази. Munijamma M., Phipps J.B. [11, 12], які вивчали більш пізні стадії розвитку насінневих зачатків у *C. pruinosa*, відмічають дегенерацію гаплоїдних зародкових мішків і наявність апоспорії.

Контактування ядра спермія з ядром яйцеклітини і ядром центральної клітини в *C. monogyna* [15], хоча і свідчать на користь можливості статевого відтворення, але відсутність злиття спермія з ядром яйцеклітини, дегенерація гаплоїдних зародкових мішків і розвиток апоспоричних є тими факторами, які підтверджують наявність апоміксису. Відповідно, для видів *Crataegus* домінуючим способом репродукції є автономний апоміксис – апоспорія – партеногенез.

Рід *Crataegus*, який вважається агамним, як показали ембріологічні дослідження [11, 12, 15] містить у своєму складі види, які здатні до статевого відтворення. Отже, всередині класичних агамних родів, які були відомі як облігатні апомікти виявлені види з можливим статевим і псевдогамним способом репродукції.

Висновки

1. Аналіз функціонування клітин – похідних багатоклітинного археспорія, свідчить про те, що для агамних видів роду *Crataegus* властиві: незначна кількість мегаспороцитів (один – три), дегенерація центрального і латеральних мегаспороцитів, тетрад мегаспор, еуспоричних зародкових мішків, утворення диплоспоричних зародкових мішків (*C. corallina*), дегенерація спорогенного комплексу і його похідних в цілому, розвиток і диференціювання апоспоричних зародкових мішків.

2. Розвиток еуспоричних гаплоїдних зародкових мішків та незначна кількість фертильних пилоквих

зерен свідчать про те, що статеве відтворення може здійснюватися епізодично у досліджених нами видів *Crataegus*.

3. Для видів *Crataegus* характерний гаметофітний апоміксис – апоспорія і партеногенез. Для окремих видів нами виявлена і псевдогамія.

1. Гасинець Я. С. Особливості розвитку чоловічих репродуктивних структур у деяких видів роду *Crataegus* L. // Наук. вісник Ужгор. ун-ту. Серія Біологія. – 2008. – Вип. 23. – С. 213–217.
2. Мандрик В. Ю. Особливості насінної репродукції *Crataegus mollis* Schell. (Rosaceae) // Наук. вісник Ужгор. ун-ту. Серія Біологія. – 2004. – Вип. 14. – С. 85–91.
3. Паушева З. П. Практикум по цитології растений. – М.: Колос, 1970. – 255 с.
4. Флора УРСР. – К.: Вид-во АН УРСР, 1954. – Т. 6. – 301 с.
5. Юдакова О. И. Методы цитозембриологического анализа: Учеб.-метод. пособие. – Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1999. – 20 с.
6. Dickinson T. A., Phipps J. B. Studies in *Crataegus* L. (Rosaceae: Maloideae) XIII. Degree and pattern of variation in *Crataegus* section *Crus-galli* in Ontario // Syst. Bot. – 1985. – 10. – P. 322–337.
7. Dickinson T. A., Phipps J. B. Studies in *Crataegus* L. (Rosaceae: Maloideae) XIV. The breeding system of *Crataegus crus-galli* sensu lato in Ontario // Amer. J. Bot. – 1986. – 73. – P. 116–130.
8. Dickinson T. A., Belaoussoff S., Love R. M., Munijamma M. North American black-fruited hawthorns. Variation in floral construction, breeding system correlates, and their possible evolutionary significance in *Crataegus* sect. *Douglasii* Loudon // Folia Geobotanica & Phytotaxonomica. – 1996. – 31. – P. 355–371.
9. Dönmez Ali A. The genus *Crataegus* L. (Rosaceae) with special reference to hybridisation and biodiversity in Turkey // Turk. J. Bot. – 2004. – 28. – P. 29–37.
10. Longley A. E. Cytological studies in the genus *Crataegus* // Amer. J. Bot. – 1924. – 11. – P. 249–282.
11. Munijamma M., Phipps J. B. Cytological proof of apomixis in *Crataegus* (Rosaceae) // Amer. J. Bot. – 1979. – 66, № 2. – P. 149–166.
12. Munijamma M., Phipps J. B. Meiosis and polyploidy in Ontario species of *Crataegus* in relation to their systematics // Canad. J. Genet. Cytol. – 1979. – 21. – P. 231–241.
13. Munijamma M., Phipps J. B. Studies in *Crataegus*. A note on the occurrence of diplospory in *Crataegus dissona* Sarg. (Maloideae, Rosaceae) // Can. J. Genet. Cytol. – 1984. – 26. – P. 249–252.
14. Munijamma M., Phipps J. B. Cytological evidence for sexuality in some diploid and tetraploid species of North American hawthorns // Can. J. Bot. – 1985. – 63. – P. 1319–1324.
15. Ptak K. Cyto-embryological investigations on the Polish representatives of the genus *Crataegus* L. Chromosome numbers; embryology of diploid and tetraploid species // Acta Biol. Crac. Bot. – 1986. – 28. – P. 107–122.
16. Rutishauser A. Fortpflanzungsmodus und meiose apomiktischer Blütenpflanzen // Protoplasmatologia. – 1967. – 6, № 3. – P. 1–245.
17. Sax J. S. Polyploid and apomixis in *Cotoneaster* // J. Arnold. Arbor. – 1954. – 35. – P. 334–365.
18. Stebbins G. L. The inviability weakness and sterility of interspecific hybrids // Adv. Genet. – 1958. – 9. – P. 147–215.

Отримано: 10 червня 2010 р.

Прийнято до друку: 24 червня 2010 р.