

УДК 581.32:581.35:582.772.3

Н. В. ГЕРЦ, М. М. БАРНА

Тернопільський національний педагогічний університет ім. Володимира Гнатюка
вул. М. Кривоноса, 2, Тернопіль, 46027

ОСОБЛИВОСТІ РЕПРОДУКТИВНОЇ БІОЛОГІЇ ВИДІВ РОДУ *ACER* L. ЗА ЗМІНИ СТАТІ

Досліджено зміну статі у деяких видів роду *Acer* L., яка суттєво впливає на формування різних статевих типів квіток, порушення розвитку чоловічої та жіночої генеративної сфери, утворення плодів нетипової будови.

Ключові слова: *Acer*, зміна статі, однодомні рослини, дводомні рослини, полігамія, статеві типи квіток, цвітіння, макроспорогенез, мікроспорогенез, аномальні плоди.

Проблема статі у рослин є актуальною з наукової та практичної точок зору, оскільки тісно пов'язана з переходом рослин з одного біологічного стану в інший. Характер і час цього процесу обумовлені походженням, біологічними особливостями виду та впливом факторів навколишнього середовища. Дослідження проблеми статі у рослин знайшло своє відображення в багатьох фундаментальних працях, в яких розкриті еколого-географічні закономірності розповсюдження статевих форм, фізіологічні та біохімічні особливості їх формування, генетичні і селекційні проблеми статі, зміну статі під впливом умов зовнішнього середовища та ін. [3, 4, 6, 9, 12]. Водночас, значно менше уваги в літературі приділено дослідженню статевих форм та зміни статі у лісових деревних полікарпічних рослин. Майже не дослідженим вважається це питання для видів роду *Acer* у зв'язку з їх однодомністю та дводомністю, диморфізмом, гінандроморфізмом та інтерсексуальністю. Доцільно зазначити, що в літературі є лише поодинокі праці, присвячені зміні статі у видів роду *Acer*. Враховуючи вищенаведене, вважаємо за необхідне коротко зупинитися на особливостях репродуктивної біології видів роду *Acer* у зв'язку із зміною статі.

Матеріал і методи досліджень

Об'єктами досліджень взяті 7 видів роду *Acer* родини *Aceraceae*: *A. campestre* L., *A. Platanoides* L., *A. negundo* L., *A. pseudoplatanus* L., *A. sacharinum* L., *A. rubrum* L., *A. tataricum* L. Дослідження для вирішення поставленої мети проводили у природних та лабораторних умовах. Матеріал був зібраний протягом 2002-2009 рр. під час польових досліджень у ряді місцезростань видів роду *Acer* на території Тернопільської області. Здійснено морфометричне вивчення квіток, суцвіть і плодів, обробку зібраного матеріалу за загальноприйнятими в цитоембріології методиками [5, 10]. Зібраний матеріал фіксували у сумішах Карнуа (6:3:1), (3:1) і Навашина (10:4:1). Зрізи фарбували залізним гематоксиліном за Гайденгайном та різними барвниками (ліхтгрюн, еозин). Морфологію квіток вивчали візуально та з допомогою стереоскопічного мікроскопа МБС-9. У морфометричних дослідженнях лінійні розміри бруньок, квіток і плодів вимірювали за допомогою штангенциркуля за загальновідомими методами [5, 10]. Дослідження на постійних мікропрепаратах проводили візуально за допомогою мікроскопів МБИ-3, МБИ -6. Найтиповіші ознаки або аномалії в розвитку тих чи інших органів, що були виявлені в процесі візуального спостереження, замальовували за допомогою рисувального апарата РА-4. Зображення мікроструктур отримане за допомогою мікроскопа МБС-9 оцифровувалось за допомогою фотоапарату *Canon PowerShot S5* з насадкою - *Microscope Adapter for Canon PowerShot S2 IS, S3 IS, S5 IS Digital Cameras with 4X lens* та *Microscope video eyepiece camera usb* після чого аналізували ПЗ *UTHSCSA ImageTool for Windows Version 3.00*.

Результати досліджень та їх обговорення

Згідно класифікації Є. Л. Кордюм і Г. І. Глущенко [6] щодо статевих форм рослин, у досліджених видів роду *Acer* нами виділені такі статеві форми особин: однодомні (*A. campestre*), дводомні (*A. negundo*, *A. rubrum*), полігамні (*A. platanoides*), однодомні з

тенденцією до дводомності (*A. tataricum*, *A. saccharinum*, *A. pseudoplatanus*) – рослини, у яких на різних особинах одного виду формуються не лише одностатеві чоловічі та жіночі квітки, а й двостатеві та псевдодвостатеві квітки. Ознаки зміни статі, що проявлялись у формуванні квіток та суцвіть різних статевих типів, у яких виявлені порушення органо- та ембріогенезу, були нами відмічені в особин, які є однодомними з тенденцією до дводомності та полігамними особинами. У виділенні типів квіток і суцвіть за зміни статі та етапів їх органогенезу ми виходили з того, що поступові зміни в біохімічних та фізіологічних процесах періодично призводять до морфологічних змін органів. Згідно літературних даних [1, 6, 7, 11] у всіх видів роду *Acer*, окрім *A. negundo* формуються три статеві типи квіток: функціонально чоловічі або чоловічі зі слабким рудиментом маточки; функціонально жіночі або жіночі з менш розвиненими тичинками, які взагалі не утворюють пилок або утворюють його після зав'язування плодів; проміжні або двостатеві, з рівноцінно розвинутими елементами тієї чи іншої статі. Окрім двостатевих, тичинкових і маточкових квіток, у *A. platanoides* нами виділені такі типи квіток: функціонально чоловічі з недорозвинутою маточкою (рис. 1 а); функціонально жіночі з недорозвинутими тичинками (рис. 1 б); потенційно двостатеві з домінуванням жіночої статі, які потенційно утворюють плоди (рис. 1 в); потенційно двостатеві з домінуванням чоловічої статі, які потенційно не утворюють плоди, а після цвітіння такі квітки опадають (рис. 1 г).

За результатами наших спостережень у видів роду *Acer* формуються два типи суцвіть: китиця і щиток. Розміщення квіток різних статевих типів у згаданих суцвіттях може бути різним. Зокрема, характер розташування двостатевих та роздільностатевих, як чоловічих, так і жіночих квіток у межах одного і того ж типу суцвіття може бути різним.



а



б



в



г

Рис. 1. Типи квіток за зміни статі у *A. platanoides*: а — функціонально чоловіча з недорозвинутою маточкою; б — функціонально жіноча з недорозвинутими тичинками; в — потенційно двостатєва з домінуванням жіночої статі; г — потенційно двостатєва з домінуванням чоловічої статі

Найчастіше трапляються суцвіття, коли на їх головній осі розташовуються двостатеві та роздільностатеві чоловічі або жіночі квітки з різним їх співвідношенням. Причому, у *A. pseudoplatanus* відмічено утворення наступних типів суцвіть: суцвіття, в якому жіночі квітки, здебільшого, розміщені у нижній його частині, а в середній та верхній — чоловічі (рис. 3 а); суцвіття з розташуванням в нижній частині жіночих (маточкових) і поодиноких чоловічих

(тичинкових) квіток (рис. 3 б); суцвіття з двостатевих квіток із домінуванням жіночої статі (рис. 3 в); суцвіття лише з тичинкових квіток (рис. 3 г). Окрім того, у *A.campestre* нами відмічені китиці, в яких, окрім потенційних двостатевих квіток, розміщалися також функціонально чоловічі квітки з недорозвинутою маточкою (рис. 2).



Рис.2. Суцвіття *A. campestre*, яке складається з потенційно двостатевих квіток та функціонально чоловічих з недорозвинутою маточкою



а



б



в



г

Рис. 3. Типи суцвіть за зміни статі у *A. pseudoplatanus*: а — жіночі квітки розміщені у нижній частині, а в середній та верхній — чоловічі; б — суцвіття з розташуванням в нижній частині жіночих (маточкових) і поодиноких чоловічих (тичинкових) квіток; в — суцвіття з двостатевих квіток із домінуванням жіночої статі; г — суцвіття лише з тичинкових квіток

У особин з ознаками зміни статі (*A. tataricum*, *A. platanoides* та *A. saccharinum*) нами виявлені певні відхилення від норми у процесі формування чоловічих та жіночих генеративних структур. Так, тичинки в квітках різних статевих типів за зміни статі були різні: так, у функціонально жіночих квітках *A. platanoides* вони були недорозвинутими, мали вигляд невеликих ледь помітних горбочків, у потенційно двостатевих жіночих квітках пиляки досить великих розмірів розташовувались на тичинкових нитках довжиною 5-6 мм. Необхідно зазначити, що порушення у розвитку тичинкових квіток були настільки значними, що більшість з них засихали задовго до початку цвітіння та швидко опадали. Аномальні тичинкові квітки становили від 18 до 26%. У розвитку пиляка були відмічені деякі порушення формування стінки мікроспорангія, зокрема середніх шарів і тапетуму, що призводило до зміни форми та розмірів мікроспорангіїв (рис. 4.)

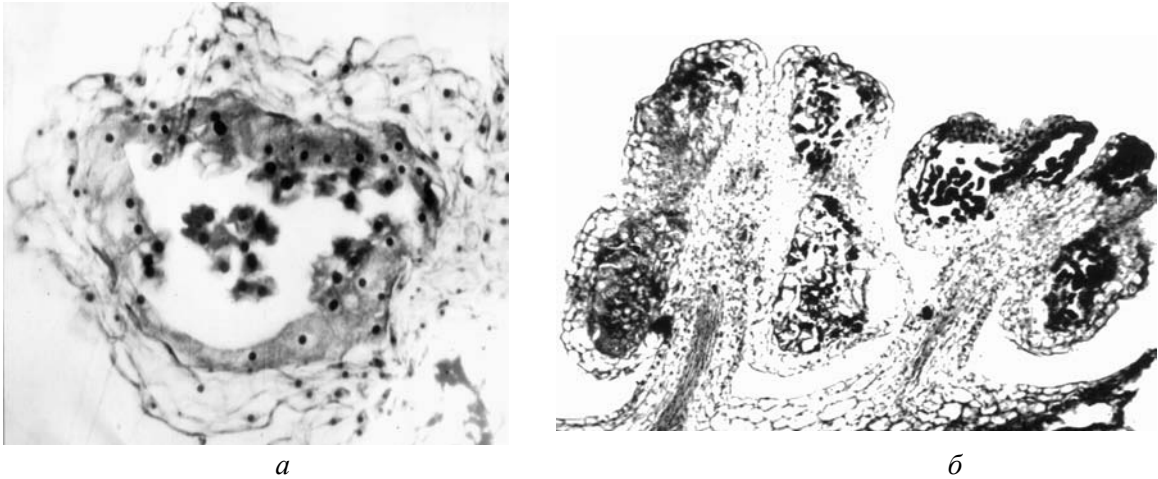


Рис. 4. Мікроспорангії в квітках за зміни статі: *A. platanoides* (а) (зб. ок. 10 х об. 8) та *A. tataricum* (б) (зб. ок. 10 х об. 40)

В таких мікроспорангіях спостерігалась часткова або повна дегенерація клітин тапетуму (рис. 5). Окрім того, нами виявлені випадки порушень в розвитку мікроспорангіїв, внаслідок чого не утворювалась одна з внутрішніх стінок мікроспорангіїв, що призводило до утворення трьох, а не типово чотирьох мікроспорангіїв (рис. 5). При проходженні мейозу в материнських клітинах мікроспор спостерігалось неодноразове розходження хромосом до полюсів. В анафазі-I відмічено відставання деяких хромосом на веретені поділу. Нами відмічено, що у деяких випадках утворення тетрад не відбувалось, оскільки одне з ядер діади не приступало до поділу, внаслідок чого утворювались триади. У випадку утворення тетрад виявлені різні за розмірами мікроспори.

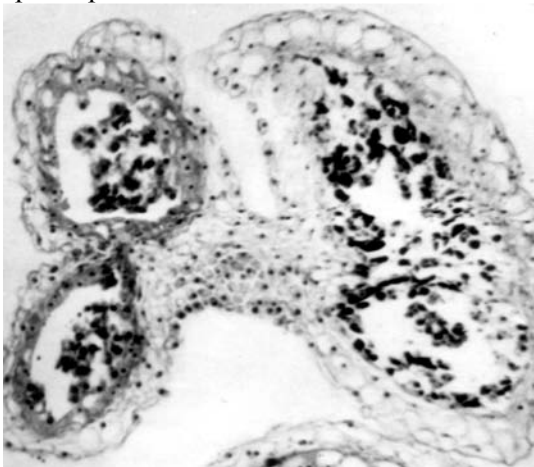


Рис. 5. Поперечний зріз пиляка *A. platanoides* з трьома мікроспорангіями (зб. ок. 10 х об. 20)

У пиляках деяких квіток з ознаками зміни статі поряд із нормально розвинутими двоклітинними пилковими зернами нами були виявлені одноядерні та без'ядерні мікроспори. У межах одного спорангія у деяких особин *A. platanoides* розвивався морфологічно неоднорідний пилкок. Тобто поруч із пилковими зернами нормального розміру траплялися як великі, які у два-три рази перевищували їх розміри, так і малі пилкові зерна різної форми, що в 1,5-2 рази були менші, ніж нормальні пилкові зерна.

У потенційно двостатевих жіночих квітках *A. platanoides*, *A. saccharinum* та *A. rubrum*, у яких домінувала жіноча генеративна сфера, порушення у розвитку мікроспорангіїв виявлені на стадії формування двоклітинних пилкових зерен. У *A. platanoides* та *A. rubrum* нами відмічено утворення триклітинного пилку.

У розвитку жіночої генеративної сфери також спостерігались певні відхилення від норми. Так, у деяких особин *A. saccharinum* та *A. platanoides* в потенційно чоловічих квітках спостерігався розвиток насінних зачатків з недорозвинутими інтегументами або «голих»

насінних зачатків без інтегументів. Такі насінні зачатки мали вигляд невеликих овальних меристематичних горбочків, часто без ознак диференціації на фунікулос та нуцелус (рис. 6). На стадії розвитку макроспороцита «голі» насінні зачатки займали атропне, а не анатропне положення, характерне для видів роду *Acer*.

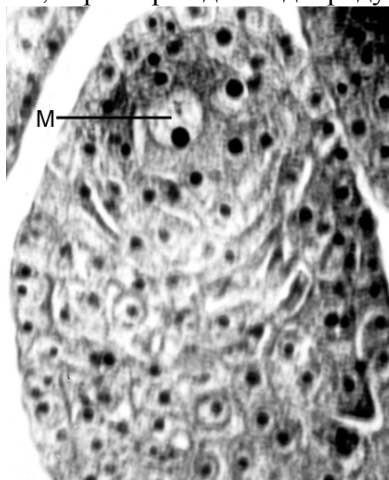


Рис. 6. Аномальний насінний зачаток *A. platanoides* без інтегументів, виділяється макроспороцит (м) в профазі мейозу (зб. ок. 10 x об. 20)

Вище описані насінні зачатки здебільшого розвивались до тих пір, поки макроспороцит не досягав стану ранньої профазі мейозу, а відтак дегенерували. Таке явище спостерігалось нами як в окремих квітках, так і в межах всього суцвіття, що призводило до передчасного їх засихання та опадання ще задовго до початку цвітіння. Окрім вищеописаних аномалій в розвитку насінних зачатків у *A. saccharinum* і *A. tataricum* спостерігались такі відхилення від норми: закладання декількох археспоріальних клітин, які не переходили до мейозу; формування кількох макроспороцитів, які вступали в мейоз, але повного протікання макроспорогенезу в таких випадках не відбувалось. Нами були відмічені випадки утворення тріади замість тетради макроспор у *A. tataricum*. У випадку розвитку зародкового мішка із халазальної макроспори часто спостерігались порушення в організації окремих його елементів, а саме в розвитку яйцевого апарату. В деяких випадках яйцеклітина розташовувалась збоку, а в напрямку до мікропіле містилися синергіди. Траплялись зародкові мішки, в апікальній частині яких розміщувались яйцеклітина з двома ядрами, а в окремих випадках вона не містила ядра. Поряд з аномальними яйцеклітинами спостерігались аномальні зігнуті та із завуженими апікальними кінцями синергіди.

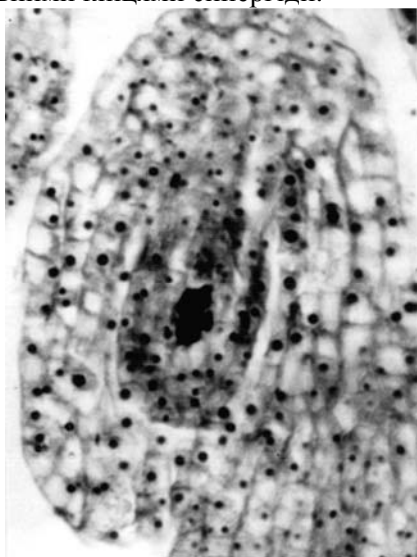


Рис. 7. Руйнування макроспор у насінному зачатку *A. tataricum* (зб. ок. 10 x об. 8)

Доцільно зауважити, що в деяких зародкових мішках ми спостерігали, що спочатку відбувалось запліднення яйцеклітини, згодом ядра центральної клітини, а в інших зародкових мішках – навпаки, запліднення ядра центральної клітини передувало заплідненню яйцеклітини.

У більшості потенційно двостатевих чоловічих квіток *A. platanoides* порушення в розвитку гінецея виявлені на стадії формування двох- та чотирьохядерного зародкового мішка, що призводило до формування стерильних насінних зачатків без зародкових мішків, в яких виявлені згустки зруйнованих клітин. Можемо стверджувати, що внаслідок руйнування макроспор зародковий мішок в таких випадках не утворювався (рис. 7). У такого типу насінних зачатків центральна частина нуцелуса виповнена прозенхімними клітинами з дрібними ядрами. Згодом, на пізніших етапах розвитку ці клітини починають поступово руйнуватись, що призводить до повної дегенерації усього насінного зачатка. Гінецей у таких квітках не розвивався, а мав вигляд деформованого горбочка.

Поряд із нормально сформованими плодами із двома крилоподібними виростами, нами виявлено утворення аномальних плодів із 3-ма та 4-ма крилами (рис. 8). Припускаємо, що такі аномальні плоди були утворені із таких же аномальних квіток, у яких формувались не два, а три- чи чотири плодолистки. Вважаємо, що умовами, які впливають на нормальний розвиток плодів є, мабуть, метеорологічні. На території Тернопільської області випадки аномального розвитку плодів нами виявлені лише у особин *A. saccharinum*, *A. tataricum* та *A. pseudoplatanus*. У інших досліджених видів (*A. rubrum*, *A. platanoides*, *A. campestre*, *A. negundo*) аномалій не спостерігалось. Кількість плодів з такими відхиленнями від норми (трикрилатки) у вищеназваних видів складала від 3 до 7% від загальної кількості. Окрім того, у особин *A. saccharinum* ми часто спостерігали формування двокрилаток із різною довжиною крил (рис. 9).



а



б

Рис. 8. Три- та чотирьокрилаті плоди у *A. saccharinum* та *A. tataricum*: а. трикрилатка у *A. saccharinum*; б. чотирьокрилатка у *A. tataricum*



Рис. 9. Етапи формування двокрилого схізокарпію з різною довжиною крил у *A. saccharinum*

Вважаємо, що недорозвиненість одного з крил може бути спричинена метеорологічними умовами або механічними пошкодженнями в процесі розвитку плодів. Кількість таких двокрилаток становила 10-12% від загальної кількості плодів.

Висновки

Встановлено, що у видів роду *Acer* процес розподілу статі ще не завершений. Це має важливе як філогенетичне, так і систематичне значення, що може бути використане для з'ясування філогенетичних взаємозв'язків родини *Aceraceae* з іншими квітковими родинями, а також для встановлення систематичних зв'язків між родами, секціями та видами цієї родини. Формування різних статевих типів квіток найбільш характерно у *A. platanoides*.

Зміна статі особин у видів роду *Acer* впливає на порушення розвитку чоловічої та жіночої генеративної сфери і як наслідок цього веде до зменшення кількості квіток і суцвіть, які могли б бути запилені та в яких зміг би відбуватися процес запліднення, ембріо- та ендоспермогенез, і плодоношення

У деяких особин *A. saccharinum*, *A. tataricum* та *A. pseudoplatanus* були виявлені особини з плодами нетипової будови, що обумовлено як порушеннями в процесі закладання плодолистиків, так і механічними пошкодженнями в процесі утворення та розвитку плодів.

1. Аксенова Н. А. Клены / Н. А. Аксенова. — М.: Изд-во МГУ, 1975. — 96 с.
2. Белостоков Г. П. О строении семян некоторых древесных пород. / Г. П. Белостоков. / Г. П. Белостоков // Ботан. журн. — 1962. — Т. 47, № 11. — С. 1611—1629.
3. Бреславец Л. П. Определение пола у растений / Л. П. Бреславец // Днев. всес. съезда ботаников в Ленинграде. — Л.: Изд. Русс. Бот. Общ. — 1928. — С. 62—73.
4. Джапаридзе Л. И. Пол у растений / Л. И. Джапаридзе. - Тбилиси: Мицниереба, 1965. - Ч. 2. - 302 с.
5. Клейн Р. М. Методы исследования растений. / Р. М. Клейн., Д. Т. Клейн.— М.: Колос, 1974. — 245 с.
6. Кордюм Е. Л. Цитоэмбриологические аспекты проблемы пола покрытосеменных. / Е. Л. Кордюм., Г. И. Глушенко. — К.: Наук. думка, 1976. — 199 с.
7. Кохно Н. А. Клены Украины. /Н. А. Кохно. - К.: Наук. думка, 1982 — 184 с.
8. Львова И. Н. Пол у растений. /И.Н. Львова.—М.: Изд-во МГУ, 1963. — 55 с.
9. Минина Е. Г. Смещение пола у растений воздействием факторов внешней среды. / Е. Г. Минина. — М.: Изд-во АН СССР, 1952. — 198 с.
10. Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. / З. П. Паушева. — М.: Колос, 1974. — 288 с.
11. Пятницкий С. С. Курс дендрологии. / С. С. Пятницкий. — Харьков: Изд-во Харьк. ун-та, 1966. — 423 с.
12. Чайлахян М. Х. Пол растений и его гормональная регуляция. / М. Х. Чайлахян, В. Н. Хрянин — М.: Наука, 1982. — 176 с.

Н. В. Герц, Н. Н. Барна

Тернопольский национальный педагогический университет им. Владимира Гнатюка, Украина

ОСОБЕННОСТИ РЕПРОДУКТИВНОЙ БИОЛОГИИ ВИДОВ РОДА *ACER* L. ПРИ ИЗМЕНЕНИИ ПОЛА

Проведены исследования по изменению пола у некоторых видов рода *Acer* L., которое существенно влияет на формирование различных половых типов цветков, нарушение развития мужской и женской генеративной сфер, образование плодов нетипичного строения.

Ключевые слова: *Acer*, изменение пола, двудомные растения, однодомные растения, полигамия, половые типы цветков, макроспорогенез, микроспорогенез, аномальные плоды

N.V. Herts, M.M. Barna

Volodymyr Hnatiuk Ternopil National Pedagogical University, Ukraine

FEARURES OF GENESIAL BIOLOGY OF TYPES OF FAMILY ACER L. OF SEX CHANGE

Change of sex in kinds gender *Acer* takes place in morphological changes of flowers, conducting of processes of embriogenesis, organogenesis and creation of abnormal fruits.

Key words: Acer, sex change, sex types of flowers, polygamy, macrosporogenesis, microsporogenesis, abnormal fruits

Рекомендує до друку

Надійшла 16.09.2010

Н.М. Дробик

УДК 581. 522.4 : 633.367

І.А. ГУЦАЛО¹, С.В. ПИДА², О.А. МЕЛЬНИЧУК¹

¹Кременецький ботанічний сад

вул. Ботанічна, 5, Кременець, 47003

²Тернопільський національний педагогічний університет ім. Володимира Гнатюка

вул. М. Кривоноса, 2, Тернопіль, 46027

ІНТРОДУКЦІЯ *LUPINUS ELEGANS* Н.В.К. У КРЕМЕНЕЦЬКОМУ БОТАНІЧНОМУ САДУ

Досліджено особливості росту, розвитку, фенологічних фаз та насінневого розмноження *Lupinus elegans*. Встановлена перспективність цього виду щодо його інтродукції в умовах Кременецького горбогір'я.

Ключові слова: інтродукція, Lupinus elegans Н.В.К, онтогенез, фенологічні фази, ріст, насіннева продуктивність

За умов посилення антропогенного впливу на навколишнє середовище проблема збереження рослинного світу, зокрема, трав'янистих рослин, стає надзвичайно актуальною. У збереженні та збагаченні фіторізноманіття важливу роль відіграють ботанічні сади. Інтродукцію рослин у ботанічних садах розглядають як систему розумного використання планетарної різноманітності рослин через розширене відтворення видів за межами їх природних ареалів і як ефективний засіб збереження їх генетичного потенціалу. Тому наявність інформації про особливості індивідуального розвитку певного виду у зв'язку з новими умовами існування є необхідною умовою введення його в культуру [2].

Lupinus elegans Н.В.К. – високоросла однорічна рослина, що походить із Північної Америки. Характерним є симподіальне галузження, при якому звичайно розвиваються два, три або чотири верхні бічні пагони на головному стеблі. На них уже й утворюються боби. У пізньостиглих форм також розвиваються й моноподіальні пагони. Стебло потужне, грановане, зеленого, темно-зеленого або антоціанового забарвлення. Листки великі, на довгих (від 6,5 до 11,0 см) черешках, число листочків 7 – 10, за формою листочки оберненояцеподібні, дещо зігнуті по головній жилці. Довжина листочків 4,0 – 5,5 см, ширина 1,2 – 1,7 см. Прилистки великі, клиноподібні, до середини зрослі із черешком. Суцвіття невелике, рідкоцвіте, що зазвичай складається з 5 – 6 мутовок, по 5 – 6 квіток у кожній. Квітки на довгих квітконіжках. Парус у два рази ширший весел [6, 7].

Метою роботи було дослідження особливостей процесів росту, розвитку, проходження фенологічних фаз, насінневого розмноження та встановлення перспективності виду в умовах Кременецького горбогір'я.