РОЗДІЛ 2. ЦИТОЕМБРІОЛОГІЧНІ ДОСЛІДЖЕННЯ РОСЛИННИХ УГРУПОВАНЬ ЗАХІДНОГО ПОДІЛЛЯ

Цитоембріологічні дослідження деревних рослин мають важливе значення для розуміння репродуктивної біології, генетичної варіативності та адаптаційних можливостей цих організмів. Ці дослідження включають вивчення клітинних та ембріональних процесів, які відбуваються від моменту запліднення до розвитку нового організму. Вони допомагають виявити механізми целюлярних поділів, диференціації та спеціалізації, які лежать в основі гісто- та органогенезу. Доцільним є використання цитоембріологічних методів для вивчення еволюційних процесів, розуміння генетичних змін та виявлення мутацій, що можуть впливати на адаптацію рослин до змінних умов середовища. Це має практичне застосування у селекції нових сортів деревних видів, що характеризуються покращеними характеристиками, такими як стійкість до шкідників, хвороб та екстремальних погодніх умов. Окрім того, цитоембріологічні дослідження, в свою чергу, підтримують розвиток методів біотехнології, таких як клітинні та тканинні культури, що дозволяють вирощування деревних рослин у контрольованих умовах. Це може сприяти збереженню рідкісних та зникаючих видів, а також розмноженню рослин з цінними властивостями. Усе вищезазначене підкреслює значення цитоембріологічних досліджень у сучасній біології та селекції деревних рослин, забезпечуючи фундаментальні знання та інноваційні технології для вирішення актуальних проблем.

Цитоембріологічні дослідження були присвячені узагальненню циклу наукових робіт, виконаних в лабораторії цитоембріології Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка, зокрема, присвячених вивченню репродуктивної біології полікарпічних видів родин *Salicaceae* Mirb., *Aceraceae* Juss., Juglandaceae A. Rich ex Kundh., *Fagaceae* Dumort та цитоембріологічних досліджень в Україні.

За результатами цитоембріологічних досліджень підготовлена монографія: М. Барна, Л. Барна, Н. Герц, О. Мацюк. Морфогенез вегетативних і

генеративних органів видів і гібридів родини *Salicaceae* Mirb. Тернопіль: ФО Осадца Ю.В. 2021. 176 с.: іл. [6].

З метою вшанування 120-річчя відкриття подвійного запліднення професором Університету святого Володимира Сергієм Гавриловичем Навашиним були проведені Наукові читання і опублікований збірник матеріалів [4; 8-9].

Об’єкти дослідження: види та гібриди родини *Salicaceae* Mirb., види полікарпічних деревних рослин родин *Aceraceae* Juєss., Juglandaceae A. Rich ex Kundh, *Fagaceae* Dumort.

2.1. Філогенія, еволюція та місце родини *Salicaceae* Mirb. в системі Квіткові рослини (*Magnoliophyta*)

Згідно аналізу літературних джерел [30-31], еволюція родини характеризується швидким розвитком і адаптацією до різноманітних екологічних умов, що може бути пов'язано з їхньою здатністю до швидкого росту та широкого розповсюдження. Їх морфологічні та фізіологічні адаптації дозволяють успішно колонізувати вологі середовища, береги річок та озер.

Родина *Salicaceae*, до якої входять такі роди, як *Salix* та *Populus* , займає важливе місце в системі квіткових рослин (*Magnoliophyta*). Філогенія цієї родини тісно пов'язана з дослідженням еволюційних зв'язків між її представниками, а також з іншими рослинними родинами [30-31]. Велика роль у становленні еволюційної теорії та побудови філогенетичної системи рослинного світу належить порівняльно-морфологічним та ембріологічним дослідженням представників різних родин і порядків. Значний інтерес для ботаніків у цьому зв’язку становить своєрідна в морфологічному та екологічному відношеннях велика, у кількісному змісті, родина Вербові (*Salicaceae* Mirb.), оскільки до сьогоднішнього часу остаточно не з’ясоване її місце в системі Квіткових рослин і дискусійним залишається питання щодо її родинних зв’язків і її походження [2; 9; 30-31].

Сучасні філогенетичні дослідження показують, що *Salicaceae* є частиною порядку *Malpighiales*. Раніше вербові часто об'єднували з іншими родинами у

порядок *Salicales*, але дані досліджень підтверджують їхнє тісніше споріднення з іншими членами *Malpighiales* [2; 9; 30-31].

Співставивши результати всебічних досліджень щодо близькості родин *Salicaceae* і *Flacourtiaceae*, проведених різними авторами та палінологічних даних, одержаних Л. А. Купріяновою, вважаємо за доцільне висловити критичні зауваження з цього приводу [2]. На наш погляд, недостатнім можна вважати проведення аналізу родини *Salicaceae* чи порядку *Salicales* стосовно їх філогенетичних зв'язків з іншими родинами чи порядками Квіткових лише на основі однієї групи ознак (наприклад, палінологічних даних). Тим більше, коли на основі одержаних палінологічних даних аргументуються узагальнюючі висновки стосовно родинних зв'язків *Salicaceae* і *Flacourtiaceae*. Тому, для одержання достовірних даних щодо місця родини *Salicaceae* в системі Квіткових і встановлення її філогенетичних зв'язків з іншими родинами необхідно використовувати не лише дані однієї групи ознак, якими б повними і достовірними вони не були, а й дані досліджень різних галузей ботанічної науки, зокрема морфології, систематики, палеоботаніки, палінології, анатомії, цитології, урединології, ембріології та ін.

Вивчення філогенії та еволюції *Salicaceae* має важливе значення не лише для розуміння історії розвитку квіткових рослин, але й для практичних застосувань, зокрема, у лісовій господарці, ландшафтному дизайні та відновленні екосистем. Верби і тополі широко використовуються у боротьбі з ерозією ґрунтів, для очищення водойм і як джерело біомаси для виробництва енергії. Для більш глибокого розуміння філогенії та еволюційного розвитку Salicaceae необхідно продовжувати дослідження, зокрема з використанням новітніх методів молекулярної біології та геноміки.

2.2. Дослідження біології цвітіння деяких родів полікарпічних деревних рослин.

Дослідження біології цвітіння полікарпічних деревних рослин є важливою частиною ботаніки та екології, оскільки це допомагає зрозуміти репродуктивні стратегії рослин, їх взаємодію з навколишнім середовищем та

зміни, які можуть відбуватися внаслідок кліматичних змін або людської діяльності.

Полікарпічні рослини – це ті, що цвітуть і плодоносять багато разів протягом свого життя [1]. До таких рослин належать багато деревних видів рослин, серед яких, види родів *Quercus, Acer, Juglans*. Вивчення їх біології цвітіння може включати фенологію та сезонну ритміку цвітіння, механізми запилення, формування насіння, плодів та їх поширення, а також взаємодії з запилювачами та іншими рослинами та тваринами в екосистемі.

Вибір зазначених об’єктів досліджень зумовлений тим, що до останнього часу репродуктивна біологія Квіткових рослин найменше досліджена в лісових деревних рослин. Це, мабуть, можна пояснити тривалішим періодом формування генеративних органів порівняно з трав’янистими рослинами, що робить їх незручними об’єктами досліджень у галузі ембріології, особливо для з’ясування окремих питань ембріонального розвитку.

2.2.1. Біологія цвітіння деяких видів роду *Quercus* L.

Дослідження біології цвітіння здійснювали на однодомних особинах ранньої (*var. praecox* Czern.) і пізньої (*var. tardiflora* Czern.) форм дуба звичайного (*Quercus robur* L.) в умовах Західного Поділля (ТО). Досліджувані особини зростають у Тернопільському лісництві ДП «Тернопільліс», в міському дендропарку, що прилягає до навчального корпусу інженерно-педагогічного факультету університету та на рекреаційній ділянці дендрарію ТНПУ [9].

Упродовж трьох років фенологічних спостережень за біологією цвітіння ранньої і пізньої форм *Quercus robur* нами встановлені певні закономірності їх зацвітання. Не постійними є щорічні календарні терміни початку і кінця цвітіння, оскільки вони знаходяться у прямій залежності від дії кліматичних факторів (температури повітря, його відносної вологості, освітленості тощо). Так, у теплий сухий вегетаційний період 2016 р. чоловічі генеративні органи зацвіли на 7-10 діб (7.04.2016 р.) раніше порівняно з холодним дощовим весняним періодом 2015 р. (14.04.2015 р.). Температура повітря, кількість

опадів і вологість повітря за ці періоди становили – у 2016 р. – +11,00 °С, 60,60 %; у 2015 р. відповідно: – +2,60 °С, 70,47 %. У холодний вегетаційний період 2015 р. досліджувані особини зацвітали пізніше середньої дати (7.04. та 14.04), оскільки несприятливі погодні умови затримують розвиток ранньої і пізньої форм *Quercus robur* взагалі і цвітіння чоловічих генеративних органів зокрема. Ранні і теплі весни, навпаки, обумовлюють раннє цвітіння досліджуваного виду. Так, в 2016 р. цвітіння чоловічих квіток розпочалося 7.04. Температура повітря, вологість повітря за цей період становила – +2,60 °С; 70,47 %. Тривалість цвітіння чоловічих сережок становить від 6–ти до 10–ти діб [9].

У сезонній ритміці цвітіння ранньої і пізньої форм *Quercus robur* в усі роки досліджень ми спостерігали короткочасні спади його інтенсивності, обумовлені, головним чином, випаданням опадів. У дощову погоду різко знижується кількість квіток, що розкрилися, проте повністю цей процес не припиняється. В цих умовах спочатку пиляки розкривалися на сонячному боці сережки, а пізніше – на тіньовому. За нашими спостереженнями, зниження середньодобової температури повітря має менш істотний вплив на інтенсивність цвітіння *Quercus robur*, ніж опади.

Отже, в сезонній ритміці цвітіння чоловічої генеративної сфери ранньої і пізньої форм дуба звичайного протягом трьох років спостереження відмічена залежність періоду початку цвітіння та всього періоду цвітіння від погодних умов, вирішальними з яких є температурний режим та опади. Добовий ритм розпускання тичинкових квіток у досліджуваного виду – денний. Квітки починають розкриватися вранці (з 7–9 год.) і цей процес продовжується протягом кількох діб цвітіння.

Результати спостереження вказують на те, що у теплу сонячну погоду квітки у суцвіттях починають розпускатися приблизно з 7.30 до 8.00 год. ранку, поступове розпускання квіток продовжується до 17–18 год. дня. Максимальна кількість суцвіть із розкритими квітками нами відмічена між 12.00 та 15.00 год. Оптимальними умовами для розпускання квіток особин є +14,5–16 °С, вологість повітря 50–70%. Опади у вигляді дощу тимчасово гальмують

розкривання квіток. Як правило, першими починають цвісти особини, що зростають на відкритих, добре освітлених місцях, що спостерігалось на території міського дендропарку. Порядок розпускання квіток у суцвіттях в ярусах крони особин різний. Так, цвітіння настає швидше у тій частині крони, яка краще освітлена [9].

У процесі дослідження нами з'ясовано, що у *Quercus robur* не постійними є щорічні календарні терміни початку і кінця цвітіння. Аналіз погодніх умов (температури, опадів, вологості повітря) за трирічний період спостережень показав, що ці процеси знаходяться у прямій залежності від дії кліматичних факторів (температури повітря, його відносної вологості, освітленості тощо). Так, у теплий сухий вегетаційний період 2016 р. жіночі генеративні органи особин *Quercus robur* зацвіли на 5–6 днів (7.04.2016 р.) раніше порівняно з холодним дощовим весняним періодом 2015 р. (13.05.2015 р.). Ранні і теплі весни, навпаки, обумовлюють раннє цвітіння досліджуваного виду. Період цвітіння жіночих квіток триває від 5 до 8 днів, залежно від погодних умов. Тривалість життєдіяльності приймочок маточкових квіток складала 3–5 діб, що сприяє більшій імовірності процесу перехресного запилення. Не запиленні маточкові квітки протягом деякого часу зберігали життєздатність, а відтак опадали.

Сезонний ритм цвітіння жіночої генеративної сфери, так само як чоловічої залежить від двох чинників – біологічних особливостей виду та погодних умов, вирішальне значення з яких має температура повітря.

Отже, на основі проведених досліджень можна зробити висновок, що сезонна і добова ритміки цвітіння є специфічними біологічними особливостями виду і являються вираженням історично сформованої фізіологічної ритміки функціонування генеративних органів як ранньої, так і пізньої форм дуба звичайного. Як виявилося, щорічні календарні терміни початку і кінця цвітіння перебувають у прямій залежності від погодних умов, вирішальне значення з яких мають температура і вологість повітря. В умовах Західного Поділля (ТО) цвітіння триває в середньому 10–14 днів [8-10].

Результати досліджень біології цвітіння ранньої (var. praecox Czern.) і пізньої (var. tardiflora Czern.) форм дуба звичайного (Quercus robur L.) в умовах Західного Поділля (ТО) з використанням порівняльно-ембріологічного, морфометричного, цитологічного і гістологічного методів дослідження дозволили уточнити і по-новому висвітлити ряд особливостей біології цвітіння ранньої (var. praecox Czern.) і пізньої (var. tardiflora Czern.) форм дуба звичайного в умовах Західного Поділля. Підтверджено, що біологія цвітіння ранньої (var. praecox Czern.) і пізньої (var. tardiflora Czern.) форм дуба звичайного в умовах Західного Поділля зумовлена біологічними властивостями форм виду та діяльністю апікальних меристем і процесами їх сексуалізації. Цвітіння жіночої генеративної сфери у обох форм, порівняно з чоловічою, відбувається значно пізніше і коливається від двох до трьох тижнів. У біологічному відношенні ранні етапи цвітіння в обох форм протікають подібно. Відмінність виявляється в у тому, що терміни настання початку цвітіння тичинкових і маточкових квіток у ранньої форми починаються на два-три тижні скоріше, ніж у пізньої форми. Водночас встановлено, що сезонний і добовий ритм цвітіння чоловічої і жіночої генеративних сфер ранньої форми дуба звичайного в умовах Західного Поділля протікають щорічно на 16–20 днів раніше, ніж у пізньої [8-10].

Одержані нами результати досліджень біології цвітіння ранньої (var. praecox Czern.) і пізньої (var. tardiflora Czern.) форм дуба звичайного (Quercus robur L.) в умовах Західного Поділля допоможуть доповнити дані щодо особливостей репродуктивної біології видів родини Букові (Fagaceae Dumort.), а також можуть бути використані в селекційній роботі з видами роду Дуб (Quercus L.).

2.2.2. Біологія цвітіння видів роду *Acer* L.

Дослідження біології цвітіння видів роду *Acer* мають значне екологічне, біологічне та прикладне значення. Клени є важливими компонентами лісових екосистем в багатьох частинах світу, від помірних до тропічних зон, і відіграють ключову роль у біорізноманітті, лісовому господарстві та

ландшафтному дизайні [22; 30; 32; 35; 41; 57]. Дослідження допомагають зрозуміти, як клени адаптуються до різноманітних екологічних умов через свої репродуктивні стратегії, включаючи цвітіння, опилення та поширення насіння. Особливості цвітіння впливають на генетичну структуру популяцій кленів, що є ключовим для збереження біорізноманіття та адаптації видів до змінних умов [43-44].

Знання про біологію цвітіння кленів допомагає у розробці стратегій відновлення лісів, збереження генетичного різноманіття та стійкого використання лісових ресурсів [47].

Час і інтенсивність цвітіння кленів можуть слугувати індикаторами змін клімату. Спостереження за фенологією цвітіння дозволяють виявляти ранні ознаки впливу змін клімату на лісові екосистеми. Розуміння циклів цвітіння та естетичних якостей кленів допомагає у плануванні та реалізації ландшафтних проектів, створюючи ефективні і привабливі зелені простори [41].

Дослідження біології цвітіння кленів мають велике значення для збереження цих видів та їх екосистем, особливо в умовах глобальних змін. Вони також сприяють кращому розумінню взаємозв'язків між рослинами та їх середовищем, що є критично важливим для екологічного планування та управління природними ресурсами [48; 51; 55].

Матеріалами досліджень були взяті види роду *Acer*, що належить до родини *Aceraceae* Juss. порядку Sapindales Bentham et J. D. Hooker.[32] Це зумовлено тим, що на сьогодні, для видів роду *Acer* залишаються не до кінця вивченими закономірності морфогенезу генеративних структур, етапи органогенезу квіток і суцвіть різних статевих типів, процеси цвітіння, споро- та гаметогенезу, особливості запилення та запліднення, ембріогенезу, ендоспермогенезу, формування насіння і плодів. Тому, успішне проведення генетико-селекційних і гібридизаційних робіт з видами роду *Acer* неможливе без глибокого і всебічного вивчення їх біології цвітіння, а також закономірностей та особливостей репродуктивного процесу.

Квітки у досліджених видів роду *Acer* зібрані в суцвіття типу китиця та щиток. Дотримуючись термінології Є. Л. Кордюм і Г. І. Глущенко та залежно від статі, нами виділені такі типи квіток: чоловіча, яка містить лише тичинки; жіноча, яка містить лише маточки; гермафродитна (двостатева), яка містить і тичинки, і маточку [33-34].

Вивчивши особливості органогенезу репродуктивних структур досліджених видів роду *Acer*, проаналізувавши літературні джерела щодо утворення генеративних органів різних статевих типів та взявши за основу класифікацію етапів органогенезу суцвіть різних статевих типів, запропоновану М. М. Барною для видів родини *Salicaceae*, ми виділили наступні етапи органогенезу квіток різних статевих типів.

У досліджених видів роду Acer нами виділені два типи суцвіть: китицю і щиток. За термінологією М. М. Барни [1], китиця – це просте ботричне (рацемозне) суцвіття, у якого на головній осі розміщені квітки на квітконіжках приблизно однакової довжини. Суцвіття типу китиця нами відмічені у *A. negundo, A. pseudoplatanus* [17; 24; 25]. Щиток – це просте ботричне суцвіття, в якого нижні квітконіжки, що сидять на нижній видовженій осі, довші, ніж верхні, внаслідок чого всі квітки розміщені майже на одному рівні [1]. Суцвіття типу щиток нами описані у *A. platanoides, A. campestre, A. saccharinum, A. rubrum, A. tataricum* [17; 24; 25].

Упродовж восьми років дослідження у видів роду *Acer* нами виявлені й описані такі типи китиці: чоловіча китиця – суцвіття, яке містить лише чоловічі квітки і трапляється у *A. negundo*, жіноча китиця – суцвіття, яке по всій довжині квітконосної осі містить лише жіночі квітки і трапляється також у *A. negundo* , полігамна китиця – суцвіття, яке містить двостатеві квітки, і на цій же осі суцвіття розташовані роздільно чоловічі або жіночі квітки (A. pseudoplatanus). У *A. tataricum* нами виявлені такі типи: чоловіча китиця – суцвіття, у якого на головній осі на квітконіжках різної довжини розташовані лише чоловічі квітки і трапляється у *A.tataricum*; жіноча китиця – суцвіття, у якого на головній осі на квітконіжках різної довжини розташовані лише жіночі квітки і трапляється у

A.tataricum; гермафродитна китиця, що містить лише двостатеві квітки й утворюється [17; 24; 25].

Згідно з уявленням, що суцвіття (inflorescentia) – це система видозмінених пагонів, які несуть квітки, в процесі їх онтогенезу відбуваються такі ж послідовні зміни (етапи органогенезу), як це спостерігається і в онтогенезі різних статевих типів квіток, тому немає необхідності описувати етапи органогенезу суцвіть, оскільки вони були описані для різних за статтю типів квіток: чоловічих, жіночих і двостатевих [1].

Досліджені види роду *Acer* належать до полікарпічних видів і їм властива більшість біологічних ознак цієї групи. Водночас наявність серед видів цього роду однодомних, дводомних і полігамних особин обумовлює низку особливостей біології їх цвітіння. Згідно з проведеними нами фенологічними спостереженнями за строками цвітіння особин видів роду *Acer* в умовах ТО (Західне Поділля) виділені такі основні фенофази цвітіння [21; 27]:

1) початок цвітіння – коли розкривається до 25% квіток у суцвіттях та суцвіть на деревах;

2) масове цвітіння – коли розкрито більше 50% квіток у суцвітті та суцвіть на деревах;

3) кінець цвітіння (відцвітання) – коли масово опадають, відцвівши, квітки й у межах суцвіття та дерева залишається менше 25% квіток та суцвіть відповідно.

Початок розпускання генеративних і вегетативних бруньок пов’язаний із підвищенням середньодобової температури повітря. Так, для досліджених видів роду *Acer* в умовах Західного Поділля (ТО) таким періодом є період, коли середньодобова температура перевищує +10°С, що узгоджується із літературними даними. Упродовж років фенологічних спостережень за біологією цвітіння видів роду *Acer* в умовах ТО встановлено певну закономірність їх зацвітання. Так, першим завжди зацвітає *A. rubrum,* за ним майже одночасно A. *negundo, A. saccharinum*, потім один за одним у такій послідовності: *A. platanoides, A. campestre, A. pseudoplatanus, A. tataricum.*

Процес початку цвітіння у кожного з видів в різні роки спостережень наставав у різні терміни. Так, серед досліджуваних видів є такі, що цвітуть до розпускання листків (*A. negundo, A. saccharinum, A. rubrum*), одночасно з їх появою (*A. platanoides, A. campestre*) і після повного розкривання листків (*A. pseudoplatanus, A. tataricum*) [21; 27].

К. Б. Плюто [41] за строками зацвітання поділив види роду Acer на три групи:

I група. Ранньоквітучі, що зацвітають у першій половині квітня.

II група. Середньоквітучі, види які зацвітають у третій декаді квітня.

III група. Пізньоквітучі, цвітіння яких починається у першій-другій декаді травня.

Одержані нами результати строків зацвітання досліджених видів роду Acer дозволили віднести їх до ранньоквітучих, середньоквітучих та пізньоквітучих з урахуванням метеорологічних умов Західного Поділля (Тернопільська область) [21; 27].

I група. Ранньоквітучі – види, які цвітуть в останній декаді березня-першій половині квітня (*A. saccharinum, A. rubrum, A. negundo*).

II група. Середньоквітучі − види, які цвітуть наприкінці квітня (*A. platanoides, A. campestre*).

III група. Пізньоквітучі – цвітіння починється у першій – другій декаді травня (*A pseudoplatanus, A. tataricum*).

Отже, отримані нами дані в умовах Тернопільської області дещо відрізняються від даних К. Б. Плюто, який проводив дослідження в умовах Нікітського ботанічного саду (Крим). Різниця в показниках зацвітання між крайніми групами становить – 44-47 днів (між 20.03 і 5.05) залежно від погодніх умов [21; 27]. .

Тривалість цвітіння у групах становить: для ранньоквітучих – 13-15 днів, середньоквітучих – 12-14 днів, пізньоквітучих – 13-15 днів, а тривалість цвітіння кожного з досліджених видів складає, в середньому, 12-17 днів, що не

узгоджується з даними К. Б. Плюто та А. М. Бескаравайної. Найдовший період цвітіння у *A. negundo, A. platanoides ma A. pseudoplatanus* – 16-17 днів [21; 27].

За роки досліджень найшвидше зацвітав *A. saccharinum*, а найпізніше – *A. pseudoplatanus*. Послідовність зацвітання видів у групах є наступною: серед ранньоквітучих першим починав зацвітати *A. saccharinum*, найпізніше − особини *A. negundo.* Діапазон зацвітання ранньоквітучих видів є досить широким і становить приблизно 21 день, що, на нашу думку, пов'язано із більшою мінливістю погодніх умов у березні-першій половині квітня. У групі середньоквітучих видів роду *Acer* першим зацвітає *A. platanoides,* за ним *A.campestre*. Діапазон зацвітання між видами середньоквітучої групи становить від 17 до 21 дня.

У видів пізньоквітучої групи (*A. pseudoplatanus, A. tataricum*) нами відмічений найкоротший відрізок часу між їх зацвітанням. Він становить від 1 до 5-6 днів, Найшвидше зацвітання у цій групі було відмічене у *A. tataricum*, найпізніше – у *A. pseudoplatanus*. Практично така ж закономірність спостерігається і наприкінці цвітіння досліджених видів. У групі ранньоквітучих видів різниця між кінцем цвітіння крайніх видів, в середньому становила 4-5 днів.

Для видів середньоквітучої групи період між закінченням цвітіння крайніх видів більший і триває, в середньому, від 8 до 17 днів, що спостерігається і в динаміці початку цвітіння досліджених видів. Одночасного завершення процесу цвітіння, як і його початку, у цій групі не спостерігали.

Для пізньоквітучих видів роду *Acer* амплітуда кінця цвітіння становила від 1 до 5 днів. Така ж закономірність була нами відмічена і в динаміці початку цвітіння. Так, у холодний дощовий вегетаційний період особини досліджених видів зацвітали на 5-9 днів пізніше середньої дати зацвітання, оскільки низькі температури повітря та велика кількість опадів затримують розвиток генеративних органів, а відтак і цвітіння видів роду *Acer*. Досліджені види кленів зацвітали на 10-12 днів раніше, порівняно з холодними дощовими періодами [21; 27].

За нашими спостереженнями, різним строкам цвітіння відповідають різні показники середньодобових температур і сум позитивних температур. Так, в умовах ТО, для групи ранньоквітучих видів ці показники становлять: середньодобова температура – 9°С, сума позитивних темеператур − 81-272°С. Для середньоквітучих: середньодобова температура: 12,4 °С, сума позитивних темеператур − 320-416°С. Для пізньоквітучих видів: середньодобова температура: 19,7°С, сума позитивних температур − 435-715°С.

2.2.3. Сезонна ритміка цвітіння видів роду Acer L.

Сезонність цвітіння у кленів варіюється залежно від виду, географічного положення та місцевих кліматичних умов. Багато видів клена цвітуть навесні, перш ніж з'являється листя, що дозволяє максимізувати ефективність вітрового опилення за відсутності перешкод у вигляді листя. Ця стратегія також сприяє кращому доступу агентів-запилювачів до квіток.

У процесі вивчення сезонної ритміки цвітіння роду *Acer* ми спостерігали короткочасні спади його інтенсивності, обумовлені, головним чином, опадами. Було відмічено, що в дощову погоду зменшується кількість розкритих квіток. Крім того, зниження середньодобової температури також істотно впливає на інтенсивність і тривалість цвітіння кленів. У теплу сонячну погоду чоловічі особини цвіли, в середньому, від 7 до 10 днів, а окремі квітки та суцвіття 5-7 днів. Пилок залишався у пиляках 2-4 доби. У прохолодну, хмарну, дощову погоду за середньодобової температури повітря 8-12°С окремі квітки і суцвіття цвіли 4-5 діб, а особини 7-8.

Жіночі особини у теплу, сонячну погоду цвіли, в середньому, від 6 до 8 днів. Тривалість життєдіяльності маточкових квіток складала 3-4 доби, що обумовлено особливостями процесу запилення. Незапилені маточкові квітки зберігали життєздатність протягом 2-3 діб, а потім опадали. Нектарники починали функціонувати на початку розходження лопатей приймочки, нектар виділявся до висихання і подальшого опадання приймочок. У прохолодну погоду маточкові квітки та суцвіття цвіли в середньому 5-6 днів, а особини від

8 до 10 діб. Тривалість цвітіння суцвіть із двостатевими квітками складала до 7-8 днів, а окремих двостатевих квіток 5-6 днів у теплу сонячну погоду [21; 27].

Отже, з наведених даних витікає, що для досліджених видів роду *Acer* сезонна ритміка цвітіння обумовлена як біологічними особливостями виду, так і впливом кліматичних умов, особливо температури та вологості повітря.

2.2.4. Добовий ритм цвітіння видів роду Acer L.

Добовий ритм цвітіння видів роду *Acer* – денний. За нашими спостереженнями окремі квітки та суцвіття починають розкриватися вранці від 7.30 до 9.00 год., і цей процес триває протягом дня [21; 27].. Наявність оцвітини у *A. platanoides, A. pseudoplatanus, A. cam*pestre обумовлює щоденне закривання квіток на ніч та відкривання їх вдень. У *A. negundo* квітки з редукованою оцвітиною, тому вони не закриваються і не відкриваються, а також не реагують на зміну погоди та дня і ночі. Результати спостережень вказують на те, що рівень освітлення, зміна температури повітря та його відносної вологості впливають на кількість розкритих квіток у особин досліджених видів. У теплу сонячну погоду квітки у суцвіттях починають розпускатися приблизно з 7.30 до 8.00 год. ранку, поступове розпускання квіток продовжується до 17.00-18.00год. дня. Максимальна кількість суцвіть із розкритими квітками нами відмічена між 12.00 та 15.00 год. дня. Оптимальними умовами для розпускання квіток в особин досліджених видів є: для ранньоквітучих видів – +9°С; для середньоквітучих – +12,4°С; пізньоквітучих – +14,5-16°С, вологість повітря 50-70%. Опади у вигляді дощу тимчасово гальмують розкривання квіток.

Як правило, першими починають цвісти особини, що зростають на відкритих, добре освітлених місцях: уздовж автошляхів, на узліссях, поодиноко зростаючі особини в парках, скверах тощо. Особини, що зростають в повній затіненості зацвітали на декілька днів пізніше (1−3 дні).

Особливістю добового ритму цвітіння деяких видів роду Acer є те, що одностатеві чоловічі квітки розкриваються раніше жіночих як в межах однієї особини в однодомних видів, так і на жіночих особинах дводомних видів. На особинах із ознаками зміни статі нами відмічено, що маточкові квітки

розпускаються на 2-3 дні пізніше, ніж тичинкові. Порядок розпускання квіток у суцвіттях на ярусах крони особин досліджених видів різний. Так, цвітіння настає швидше у тій частині крони, яка краще освітлена. За результатами наших спостережень, нами відмічено найшвидше розкривання квіток різних статевих типів у верхньому ярусі крони, оскільки він є найкраще освітлений, частково затіненим є середній ярус, тому у ньому частина квіток розкривається майже одночасно із квітками верхнього ярусу, а інша частина розкривається дещо пізніше (через 5-6 год.). Квітки дуже затіненого нижнього ярусу розкриваються найпізніше і частково знаходяться у фазі бутонізації, а в двох вищих ярусах більшість квіток активно цвіте. Така ж асинхронність розкривання квіток нами відмічена у межах пагона. На пагоні *A. saccharinum* маточкові квітки нижніх вузлів мають короткі квітконіжки і знаходяться на ранніх етапах розростання зав'язі у крила, а квітки верхніх вузлів із значно довшими квітконіжками і дещо більшими крилами майбутніх плодів. Послідовність зацвітання квіток у суцвіттях досліджених видів також різна. Так, у суцвіттях *A. pseudoplatanus, A. negundo* нами виявлено два способи розпускання квіток: в одних суцвіттях квітки розпускаються в акропетальному порядку, для інших характерний дивергентний спосіб. На нашу думку, найбільш поширений акропетальний спосіб розпускання квіток, коли першою розпускається верхня квітка, згодом дві нижчі, інші – аналогічно в акропетальному порядку.

В особин *A. platanoides ma A. pseudoplatanus* різні за статтю квітки, що розміщені на осях різних порядків у суцвітті, розкриваються неодночасно. Першими розпускаються чоловічі одностатеві квітки або чоловічі квітки з редукованою маточкою. Згодом розкриваються жіночі квітки, після запилення яких чоловічі квітки опадають. У суцвіттях *A. pseudoplatanus* чоловічі квітки, в яких пиляки відпилили, досить довго залишаються на осях суцвіття і не опадають навіть тоді, коли маточкові квітки вступили у фазу плодоношення. Окрім вищеназваних типів квіток у суцвіттях присутні квітки, що знаходяться на етапі бутонізації. Лише тоді, коли у жіночих квітках приймочки маточок

засихають, а стінки зав'язі розростаються і починають формуватися плоди, ці квітки розкриваються. Такі квітки за статтю є чоловічими, у яких формуються пиляки, що не пилять. Цвітіння поодиноких дерев таких видів, як *A. platanoides, A. rubrum, A. campestre* за умови доброго освітлення відбувається майже одночасно.

В особин, що зростають біогрупами, цвітіння починається зверху до низу (базипетально), тобто першими зацвітають квітки та суцвіття верхнього та середнього ярусів, а відтак нижнього. Зацвітання у межах одного яруса може проходити в різних напрямках залежно від освітлення: якщо якась частина яруса освітлена краще, то в ній і скоріше починається цвітіння. За результатами наших досліджень, різниця в термінах початку цвітіння у межах одного яруса не перевищує 1 рідше 2 доби.

Як відмічено вище, масове цвітіння − це найактивніша фаза процесу цвітіння, коли розкриті чоловічі квітки, які масово продукують пилок, а в жіночих квітках виділяються маточки, що містять сформовані приймочки з відповідною кількістю лопатей, на поверхні яких може проростати пилок.

За нашими спостереженнями, масове цвітіння досліджених видів настає на 2-4 день після його початку і завершується на 3-4 дні раніше, ніж цвітіння виду загалом. Загальна тривалість періоду цвітіння становить 58 днів, від кінця березня (*A. saccharinum*) до кінця травня (*A. pseudoplatanus, A. tataricum*). Масове цвітіння досліджених видів в умовах Тернопільської області триває 9 днів, причому в особин *A. saccharinum* масове цвітіння тривало найдовше і становить, в середньому, 10–12 днів [21; 27].

Під час масового цвітіння осі суцвіть деяких видів роду Acer (*A. negundo*) видовжуються, приймочки збільшуються в 2 рази, осі жіночих суцвіть набувають зеленувато-бурого забарвлення, чоловічих – жовтувато-рожевого. Пиляки набувають темно-бурого кольору. Приймочки маточок у квітках *A. negundo* розташовані паралельно одна одній і мають зелене забарвлення, яке поступово переходить у біле. Під час масового цвітіння співвідношення

кількості квіток в активному квітучому стані сягає більше 50% у межах суцвіття та суцвіть у межах однієї особини.

Масове цвітіння поступово переходить в останню фенофазу – кінець цвітіння, коли квітки змінюються морфологічно та функціонально: тичинкові квітки засихають і опадають. Так, у маточкових квітках A. negundo приймочки змінюють своє розташування з паралельного – вони розходяться одна від одної і розташовуються під гострим кутом, пиляки тичинок чорніють, засихають тичинкові нитки, і квітки опадають.

2.3. Органогенез чоловічих і жіночих репродуктивних структур *Juglans regia* L.

Різнопланові дослідження репродуктивних органів у деревних роздільностатевих рослин висвітлені в публікаціях. Водночас, у літературі недостатньо уваги приділено дослідженню морфогенезу генеративних органів у видів родини Juglandaceae A. Rich. ex Kunth, зокрема, в *Juglans regia* L. у зв'язку з однодомністю та явищем дихогамії [6-7; 14-15; 38-40].

Рід *Juglans* представлений перспективними в господарському відношенні рослинами з харчовими, лікарськими, технічними, декоративними, фітонцидними та іншими властивостями, що визначає їхню практичну значимість [32].

Одним з важливих видів роду *Juglans* є *J. regia* L., який належить до дихогамних рослин, у яких водночас чітко простежується протандрія і протогінія, що дозволяє виявити деякі загальні закономірності та специфічні особливості морфогенезу генеративних органів, етапів органогенезу репродуктивних структур, біології цвітіння чоловічої і жіночої генеративної сфер. Вивчення еколого-біологічних аспектів цвітіння та запилення рослин становить певний інтерес для вирішення ряду питань екології, генетико–селекційних робіт, гібридизації.

Водночас залишаються недостатньо з'ясованими питання морфогенезу генеративних органів і передусім етапів органогенезу чоловічих і жіночих

репродуктивних структур, біології цвітіння, особливостей дихогамії та плодоутворення у *Juglans regia*, що визначає актуальність таких досліджень.

2.3.1. Органогенез чоловічих репродуктивних структур

Органогенез – утворення вегетативних і генеративних органів з ділянок недиференційованих меристем. Виходячи з уявлення проте, що в процесі онтогенезу спостерігається послідовність змін структур суцвіття різних статевих типів, органогенез чоловічого суцвіття типу сережка, жіночого – китиця нами услід за Барна М. М., розділені на певні етапи [6-7; 14-15; 38-39]. В основу етапів органогенезу різних типів суцвіть були покладені етапи розвитку вегетативних і репродуктивних структур, описані для деревних полікарпічних рослин. Ми виходили з того, що поступові зміни в біохімічних та фізіологічних процесах періодично призводять до морфологічних змін органів, які формуються меристемою і в онтогенезі суцвіть вичленовують межі їх органогенезу.

Органогенна діяльність апексів зумовлена різною мітотичною активністю меристематичних зон. Структури чоловічого суцвіття типу сережка (amentum) закладаються в апексі аксилярних бруньок на стеблі материнського пагона в рік, що передує цвітінню. В циклі розвитку чоловічої сережки нами, як це зроблено для видів родини Salicaceae Mirb. виділено дев'ять етапів органогенезу: $ЧС_1$, $ЧС_2$, $ЧС_3$, $ЧС_4$, $ЧС_5$, $ЧС_6$, $ЧС_7$, $ЧС_8$, $ЧС_9$.

$ЧС_1$ – етап закладання вегетативного апекса характеризується тим, що формується багатоклітинний меристематичний горбочок, який за певних умов стає апексом латерального пагона. З цього періоду починає формуватися чоловіча сережка. Ініціалями апекса служать клітини периферійної меристеми, розміщеної в пазусі примордія листка на зачатку пагона майбутньої генерації, що міститься в термінальній бруньці. З цих клітин формується багатоклітинний меристематичний горбочок, який за відповідних умов стає новим самостійним органогенним центром – апексом латерального пагона.

Нові латеральні апекси продовжують закладатися влітку та восени поточного року внаслідок неперервної органоутворюючої діяльності

термінального меристематичного апекса, який переходить до етапу формування нової термінальної бруньки лише в кінці серпня. Залежно від кліматичних умов, термінальні бруньки можуть закладатися в травні – липні, формуючи 2-3 елементарні пагони протягом одного вегетаційного періоду.

ЧС$_2$ – етап формування генеративної бруньки чоловічого типу характеризується тим, що вегетативний апекс набуває куполоподібної форми внаслідок активних мітотичних поділів клітин промеристеми.

На поверхні куполоподібного апекса починають закладатися меристематичні горбочки – зачатки брактей, які розташовуються акропетально на деякій відстані один від одного. Початок закладання зачатків брактей говорить про перехід вегетативного апекса в генеративний стан – формування бруньки чоловічого типу. Цей процес починається тоді, коли материнський облистнений пагін досягає значних розмірів (середина червня) і продовжується до кінця серпня. Закладання нових латеральних генеративних бруньок чоловічого типу протягом вегетаційного періоду зумовлено активністю органогенної діяльності термінального апекса материнського пагона і контролюється екологічними умовами, з яких визначальним є температурний режим.

ЧС$_3$ – етап закладання брактей характеризується формуванням на поверхні куполоподібного апекса меристематичних горбочків, які розташовуються акропетально на деякій відстані один від одного.

Після закладання двох-трьох ярусів брактей у пазухах перших із них починається активізація мітозів у ділянках периферійної меристеми. Внаслідок цих процесів починається локальний органогенез, що приводить до закладання зачатків чоловічих квіток, сукупність яких у подальшому формує чоловіче суцвіття типу сережка (amentum). Закладання брактей на конусі наростання відрізняється від аналогічного закладання меристематичних горбочків – зачатків тичинкових квіток деякими особливостями. По-перше, активізація їх органогенної діяльності відбувається значно раніше, ніж зачатків тичинкових квіток, по-друге, а зачатки тичинкових квіток – у пазухах закладених раніше

структур, по-третє, зачатки брактей і зачатки тичинкових квіток відрізняються морфологічно – перші набувають продовгувато-овальну форму, а зачатки тичинкових квіток – куполоподібну і, на кінець, на один і той же період закладання зачатки брактей втричі більші, ніж зачатки тичинкових квіток.

ЧС$_4$ – етап закладання примордіїв чоловічих квіток. На цьому етапі починає формуватися вісь чоловічого суцвіття, по всій довжині якого в акропетальному напрямку продовжують закладатися зачатки брактей, у пазухах яких формуються меристематичні горбочки – зачатки тичинкових квіток.

Така ж послідовність у формуванні елементів чоловічого суцвіття зберігається і на наступних етапах його розвитку. Причому, закономірності щодо особливостей закладання та розвитку зачатків брактей і зачатків тичинкових квіток, відмічені нами на етапі ЧС$_3$, простежуються і на етапах ЧС$_4$ – ЧС$_5$.

ЧС$_5$ — етап закладання примордіїв тичинок настає з моменту, коли куполоподібні зачатки тичинкових квіток набувають плоскої форми

Водночас в їх центральній частині активізується мітотична діяльність, що приводить до закладання меристематичного горбочка – першого зачатка тичинки. Деякий час він перебуває в стані спокою, а відтак дихотомічно роздвоюється на два пуп’янки — зачатки двох тичинок. Причому цей процес протікає відцентрово, тобто кожний новоутворений меристематичний горбочок дає початок двом наступним, кожний з яких утворює дві собі подібні структури від центра зачатка тичинкової квітки в напрямку до приквітничків і т. д. Доцільно зауважити, що до моменту поділу останнього меристематичного горбочка – зачатка тичинки, попередньо закладені тичинкові зачатки, перебувають у стані спокою аж допоки не відбудеться закладання останнього зачатка тичинки. Відтак, починаючи з центральної частини тичинкової квітки, починається диференціація тичинкових зачатків і цей процес відбувається аналогічно процесу їх закладання. За нашими даними, кількість тичинок в одній тичинковій квітці не постійна не лише в межах особини, але навіть в межах однієї сережки і становить від 12- 36.

На цьому етапі органогенезу можна визначити статевий тип квіток і суцвіття. Після закладання кількох ярусів примордіїв тичинок в базальній частині суцвіття починається їх диференціація, що свідчить про перехід чоловічого суцвіття на новий етап органогенезу – $ЧС_6$.

$ЧС_6$ – етап закладання мікроспорангіїв. Цей етап характеризується формуванням пиляка і тичинкової нитки, диференціацією меристематичного горбочка пиляка, що призводить до утворення мікроспорангіїв. Унаслідок диференціації примордія тичинки утворюється еліпсоподібна структура, в якій можна розрізнити умовно термінальну і базальну частини. З термінальної частини шляхом апікального росту формується пиляк, який на ранніх етапах розвитку має вигляд невеликого меристематичного горбочка. З базальної частини внаслідок інтеркалярного росту утворюється коротка тичинкова нитка. Згодом відбувається диференціація меристематичного горбочка пиляка, що приводить до утворення чотирьох мікроспорангіїв. В кінці вегетаційного періоду (вересень) археспоріальні клітини виповнюють мікроспорангії і в такому стані останні переходять у зиму.

$ЧС_7$ – етап формування мікроспор починається ранньою весною за середньодобових температур +10 – +12°С.

Мікроспороцити приступають до мейозу, внаслідок чого утворюється тетрада мікроспор, кожна з яких після лізису материнської оболонки розпадається на окремі мікроспори). Після розпадання тетради на окремі мікроспори кожна із них формує власну оболонку, що складається з кутинізованої екзини та тонкої пектиново-целюльозної інтини. В дрібновакуолізованій цитоплазмі міститься досить велике, округлої форми ядро, яке спочатку розташовується в центрі мікроспори, а відтак зміщується ближче до оболонки. Водночас необхідно відзначити, що у деяких досліджених протерандричних особин *J. regia*, що зростають в Бережанському районі з настанням середньодобових температур +10 – +12^{C}С мейоз у мікроспороцитах нами спостерігався в зимовий період (кінець лютого), матеріал для

приготування мікропрепаратів з яких був відібраний з чоловічих особин 25 лютого.

ЧС$_8$ – етап формування мікрогаметофіта – двоклітинного пилкового зерна. В сережках, що досягли довжини 2 см і більше мікроспори, які утворилися з материнських клітин спор, мають круглу форму; вкриті оболонкою, що складається з товстого целюлозно-пектинового шару – екзини та тонкого пектиново-целюлозного шару – інтини. Ядра мікроспор частіше містяться в центрі клітин, а в цитоплазмі спостерігаються великі вакуолі. Тапетум в цей час набуває дрібно-зернистої будови, а в клітинах можна побачити по декілька (від 3 до 5) ядер. Згодом у мікроспорі розвивається чоловічий гаметофіт.

ЧС$_9$ – етап утворення мікрогамет. Цей етап протікає під час росту пилкової трубки в тканинах приймочки, стовпчика та зав'язі. Для дослідження цього етапу нами проведені дослідження проростання пилку на штучних середовищах: агар-агар+10%, 15%, 20% розчин глюкози, а також агар-агар+10% розчин глюкози+витяжка зриймочок маточок. Наші дослідження показали, що на штучних середовищах пилок проростав дуже погано, що узгоджується з літературними даними.

Окрім цього, ми досліджували проростання пилку на приймочках маточок у природі. Виявилось, що проростання пилку на приймочках маточок становить 58-63%. Тому аналіз проходженння даного етапу ми проводили на основі проростання пилку на приймочці маточок.

Етап утворення мікрогамет починається з того моменту, коли двоклітинне пилкове зерно, потрапивши на приймочку маточки, починає набухати, а відтак – проростати. Інтина через пори або тріщини в екзині виходить за межі пилкового зерна, формуючи пилкову трубку, в яку спочатку переміщується цитоплазма, а згодом – вегетативне ядро та генеративна клітина, яка здебільшого розташовується за вегетативним ядром у напрямку за ростом пилкової трубки. Під час росту пилкової трубки в тканинах маточки відбувається мітотичний поділ генеративної клітини з утворенням двох

чоловічих гамет – спермііїв, що свідчить про завершення останнього етапу органогенезу чоловічої сережки.

Отже, весь цикл розвитку чоловічої генеративної сфери включає 9 послідовних етапів органогенезу, починаючи із закладання вегетативного апекса до формування чоловічих гамет – спермііїв. Кожний із 9-ти виділених етапів органогенезу чоловічої сережки характеризується певними структурними та функціональними особливостями.

2.3.2. Органогенез жіночих репродуктивних структур

Виходячи з уявлення про те, що в процесі онтогенезу спостерігається послідовність змін структури квітки , в органогенезі жіночої квітки виділені певні етапи. В основу виділення етапів органогенезу були покладені етапи розвитку вегетативних і генеративних структур для видів родини Salicaceae Mirb [6-7; 14-15; 38-40].

ЖК$_1$ – етап закладання вегетативного апекса характеризується такими самими морфологічними особливостями, що спостерігаються і на етапі закладання вегетативного апекса в процесі формування чоловічої сережки (ЧС1). Ініціалями апекса служать клітини прифлоральної меристеми, ділянка якої локалізована в пазусі примордіального листка зачаткового пагона майбутньої генерації, який закладається в термінальній бруньці.

Саме з цієї ділянки меристеми починає формуватися новий органогенний центр – апекс латерального пагона. Процес формування нових латеральних апексів продовжується навесні і влітку наступного року. В цей час відбуваються активні мітотичні поділи, внаслідок яких продовжується неперервна органоутворююча діяльність термінального мерестематичного апекса до етапу формування нової термінальної бруньки лише в кінці серпня на початку вересня.

Взимку його функціональна активність сповільнюється, але не припиняється. Весною наступного року з нього утворюється пагін, нової генерації, що свідчить проте, що органогенна діяльність вегетативного мерестематичного апекса знову активізувалася.

ЖК$_2$ – етап закладання брактей починається з того моменту, коли меристематичні горбочки, закладені на куполоподібному апексі, приступають до диференціації.

Початок цього етапу припадає на середину серпня і триває протягом вегетаційного періоду аж до кінця вересня. Вище нами відзначено, що закладання зачатків брактей на конусі наростання в генеративних структурах чоловічого типу є однією з важливих морфологічних ознак переходу вегетативного апекса в генеративний стан. Цей процес характеризується значним збільшенням розмірів конуса наростання та активізацією органогенної діяльності латеральних ділянок конуса наростання, внаслідок чого з'являються нові структури в апікальній частині зачаткового пагона. Закладання останніх відбувається в термінальній частині зачаткового пагона. Це обумовлює відмінність у процесах закладання брактей в бруньках жіночого типу порівняно із аналогічними процесами, що відбуваються на етапі **ЧСз** в бруньках чоловічого типу.

ЖК$_3$ – етап формування генеративної бруньки жіночого типу починається залежно від кліматичних умов так само, як і етап формування генеративної бруньки чоловічого типу з середини червня. Цей процес триває протягом вегетаційного періоду і завершується у кінці вересня – на початку жовтня. Характерною особливістю цього етапу є значне збільшення розміру самого апекса та набуття ним куполоподібної форми.

Закладання і подальший розвиток латеральних генеративних бруньок жіночого типу відбувається акропетально і залежить від темпів збільшення лінійних розмірів та диференціації материнського пагона. В цьому випадку спостерігається специфічна закономірність порівняно з тою, яка відмічена нами на етапі формування генеративної бруньки чоловічого типу, тобто жіночі бруньки закладаються лише в апікальній частині пагона Нові латеральні генеративні бруньки жіночого типу закладаються внаслідок подальшої органогенної діяльності термінального апекса і значною мірою залежать від кліматичних умов, передусім від температурного режиму та опадів не лише

протягом вегетаційного періоду, але і в рік, що передує органогенній діяльності термінального і латерального апексів.

ЖК$_4$ – етап закладання примордіїв жіночих квіток характеризується тим, що в пазухах брактей внаслідок органогенної діяльності ділянок периферійної меристеми закладаються меристематичні горбочки притуплено-овальної форми.

Закладання примордіїв жіночих квіток нерозривно зв'язане із процесом закладання зачатків брактей і триває так само як і в формуванні чоловічих квіток протягом усього вегетаційного періоду. Досить розтягнутий період закладання примордіїв жіночих квіток у межах однієї бруньки зумовлює неодночасність розвитку цих структур. Якщо в апікальній частині конуса наростання зачаткового пагона примордії жіночих квіток досягають значних розмірів, то в базальній його частині лише з'являються зачатки жіночих квіток, набуваючи притуплено-розширеної форми з ознаками підготовки цих структур до диференціації, що супроводжується випинанням латеральних зон конуса наростання та активізацією в них мітотичних поділів. Розвиток жіночих генеративних структур у морфологічному відношенні чітко виражений, починаючи з п'ятого етапу органогенезу (ЖС5).

ЖК$_5$ – етап закладання примордіїв плодолистків характеризується тим, що в центральній частині апекса базальних квіткових зачатків закладаються два меристематичні горбочки – примордії плодолистиків.

Внаслідок активних мітотичних поділів клітин, що спостерігаються в меристематичних горбочках майбутніх плодолистків, останні досить швидко ростуть, набуваючи продовгувато-овальної форми. Згодом аналогічні процеси відбуваються в апексах інших квіткових зачатків, розташованих дещо нижче на осі майбутнього пагона. Необхідно відзначити, що не завжди в досліджених особин *Juglans regia* закладаються два плодолистки. В декількох випадках на протерогінічних особинах, що зростають на території плодового саду агробіологічної лабораторії ТНПУ, нами відмічені три плодолистки в процесі

формування нижньої зав’язі синкарпного гінецея, що нами простежено аж до формування плодів – несправжня тянкакіс.

ЖК$_6$ – етап закладання насінних зачатків починається з моменту, коли на внутрішніх стінках плодолистків з'являється невеликий меристематичний горбочок, з якого в майбутньому утворюється один ортотропний красинуцелятний, однопокривний насінний зачаток.

Водночас з ростом меристематичного горбочка відбувається його внутрішня і зовнішня диференціація. Внаслідок останньої закладається валик інтегумента. Зовні в основі інтегументу розміщені криловидні утвори. Питання про походження і роль цих утворів плаценти в літературі трактується по-різному. До розгортання приймочки на дві лопаті часто можна було бачити на верхівці нуцелуса обтуратор у вигляді багатоклітинного вироста, який видовжується в напрямку стовпчика маточки і, напевне, виконує секреторну функцію. Клітини його мають густо забарвлену цитоплазму з крупними вакуолями, часом їх вміст фарбується в буро-коричневий колір.

ЖК$_7$ – етап закладання археспорія характеризується тим, що внаслідок внутрішньої диференціації насінного зачатка серед групи меристематичних клітин нуцелуса виділяються більші за розмірами клітини з більшим ядром і густішою цитоплазмою. Це закладаються клітини жіночого археоспорія.

ЖК$_8$ – етап формування макроспор. Весною з настанням позитивних температур (+10^{o}С і вище) одна рідше дві археспоріальні клітини стають спорогенними. У дослідженого виду клітини жіночого археспорія, збільшивши свої розміри, особливо збільшується їх ядро. в кінці березеня – на початку квітня приступають до мейозу. Внаслідок двох поділів мейозу (гетеротипного і гомеотипного) утворюється тетрада макроспор. Розташування макроспор в тетраді може бути різним. Здебільшого макроспори в тетраді розташовуються лінійно, але в окремих випадках були відмічені і Т – подібні тетради. Вся тетрада і кожна з її макроспор оточена калозною оболонкою. Халазальна і мікропілярна макроспорит мають одинакові шанси на подальший розвиток. Деякий час халазальна макроспора перебуває в стані спокою, а відтак

приступає до поділу. Тривалість макроспорогенезу обумовлена рядом обставин, найважливішою з них – це біологічні особливості переходу клітин жіночого археоспорія а макроспороцити, сума позитивних температур під час протікання мейозу, біологічна специфіка тривалості мейозу та ін.

ЖК$_9$ – етап формування макрогаметофіту або утворення зародкового мішка характеризується тим, що халазальна макроспора після виходу з стану спокою значно збільшується і її ядро приступає до мітотичного поділу, внаслідок якого утворюється двоядерний ценоцит. Мітози, що відбуваються в обох ядрах, розташованих на протилежних полюсах двоядерного ценоциту, приводять до утворення послідовно чотири – і восьмиядерного ценоцитів. Унаслідок внутрішньої диференціації останнього формується моноспоріальний, восьмиядерний, семиклітинний зародковий мішок Polygonum-типу.

ЖК$_{10}$ – етап запилення і запліднення починається з моменту попадання пилку на приймочку маточки.

Метаболічні процеси, що відбуваються між тканинами приймочки і пилковими зернами, зумовлюють проростання пилку. Вегетативна клітина утворює пилкову трубку, яка спочатку росте між клітинами приймочки і стовпчика. Згодом вона росте між клітинами тканин внутрішньої стінки зав'язі і через мікропіле проникає в зародковий мішок. Під час росту пилкової трубки генеративна клітина мітотично ділиться, утворюючи два спермії. Один із сперміїв проникає в яйцеклітину і зливається з її ядром, утворюючи зиготу, а другий – в центральну клітину і внаслідок його злиття з її диплоїдним ядром утворює триплоїдне первинне ядро ендосперму. Період між запиленням і заплідненням становить від 3 до 7 днів. На постійних мікропрепаратах в мікропілярній частині зародкового мішка видно запліднену яйцеклітину з двома ядерцями, залишки вмісту пилкової трубки та помутнілу синергіду, а також ядра ендосперму.

ЖК$_{11}$ – етап розвитку зародка і ендосперму починається тоді, коли зигота після виходу із стану спокою приступає до активних мітотичних поділів. Після

запліднення, як і в більшості покритонасінних рослин, поділ зиготи затримується; першим ділиться первинне ядро ендосперму. Ядерний ендосперм, який утворився в результаті запліднення, спочатку починає формуватися в халазальній і мікропілярній частинах зародкового мішка, а бокові його стінки в цей час вистелені топким шаром цитоплазми. Утворення клітинного ендосперму починається на 10-й день з часу запилення в мікропілярній частині зародкового мішка. Клітини ендосперму виповнені густою цитоплазмою, в ядрах крупні ядерця оточені за Кавецькою «двориками». Водночас з розвитком ендосперму відбувається розвиток зародка

ЖК$_{12}$ – етап утворення насіння і плодів характеризується тим, що водночас з процесами ембріогенезу та ендоспермогенезу відбуваються глибокі функціональні і морфоструктурні зміни в насінному зачатку та синкарпній зав'язі, з якої формується відповідно плід. Це свідчить про завершення останнього етапу органогенезу жіночої квітки – утворення насіння і плодів.

2.4. Особливості репродуктивної біології видів роду Acer L. за зміни статі

2.4.1. Форми особин видів роду *Acer* L. за зміни статі

Дотримуючись класифікації Є. Л. Кордюм і Г. І. Глущенко [34] щодо статевих форм рослин, у досліджених видів роду Acer нами виділені такі статеві форми особин: однодомні – особини з роздільностатевими – чоловічими (тичинковими) і жіночими (маточковими) квітками, які формуються на одній і тій же особині (*A. campestre*); дводомні (діецічні, еудіойкісти) – рослини, в яких чоловічі і жіночі квітки формуються на різних особинах (*A. negundo, A. rubrum*); полігамні – особини, які містять окрім двостатевих (гермафродитних) квіток одностатеві жіночі або чоловічі квітки (*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: *A. saccharinum, A. pseudoplatanus, A. tataricum* та полігамними особинами *A. platanoides*. Утворення квіток морфологічно двостатевих, але фізіологічно та функціонально одностатевих, на нашу думку, є однією з ознак процесу поступового переходу від гермафродитизму до роздільностатевості. Літературні дані свідчать, що у видів роду *Acer* спостерігаються переходи від однодомності до повної або часткової дводомності. Зміна статі в особин роду *Acer* проявляється у формуванні квіток різних статевих типів: структурно одностатевих та двостатевих з домінуванням чоловічої або жіночої статі. Зокрема, в однодомного *A. saccharinum* виявлені особини, в яких формувались потенційно двостатеві чоловічі та жіночі квітки, у дводомного *A. rubrum* потенційно двостатевими є жіночі квітки. У полігамного *A. platanoides* формуються потенційно двостатеві чоловічі або жіночі квітки та двостатеві квітки. Співвідношення різних статевих типів квіток у суцвіттях зазначених видів неоднакове, тобто в одних випадках у складі суцвіть домінують потенційно двостатеві чоловічі квітки, в інших − потенційно двостатеві жіночі квітки [24-25].

Вважаємо, що види роду *Acer* володіють широкою полігамністю і процес розподілу статі у них ще не завершений, що має важливе як філогенетичне, так і систематичне значення. Це може бути використано для з'ясування філогенетичних взаємозв'язків родини *Aceraceae* з іншими родинами, систематичних зв'язків між родами, секціями та видами цієї родини.

2.4.2. Типи квіток за зміни статі видів роду *Acer* L.

Виокремлюючи типи квіток і суцвіть за зміни статі та етапи їх органогенезу, зважали на те, що поступові зміни в біохімічних і фізіологічних процесах періодично призводять до морфологічних змін органів, які формуються меристемою, і в онтогенезі квіток та суцвіть вичленовують межі основних етапів їх органогенезу. Згідно з літературними даними 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 чи утворюють його після зав'язування плодів; проміжні або двостатеві, з рівноцінно розвинутими елементами тієї чи іншої статі. Наші дослідження підтверджують вищенаведені літературні дані. Так, окрім двостатевих, тичинкових і маточкових квіток, у *A. platanoides* нами виділені такі типи квіток: функціонально чоловічі з недорозвинутою маточкою; функціонально жіночі з недорозвинутими тичинками; потенційно двостатеві з домінуванням жіночої статі, які потенційно утворюють плоди; потенційно двостатеві з домінуванням чоловічої статі, які потенційно не утворюють плоди, а після цвітіння такі квітки опадають. Отже, зміна статі у досліджених видів роду *Acer* суттєво впливає на характер формування різних статевих типів квіток, що найбільш характерно для *A. platanoides* [25].

2.4.3. Типи суцвіть за зміни статі видів роду *Acer* L.

Як зазначалося вище, 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. Найчастіше трапляються суцвіття, коли на їхній 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; суцвіття з розташуванням в нижній частині жіночих (маточкових) і поодиноких чоловічих (тичинкових) квіток; суцвіття з двостатевих квіток із домінуванням жіночої статі; суцвіття лише з тичинкових квіток. Окрім того, у *A. campestre* нами відмічені китиці, в яких, окрім потенційних двостатевих квіток, розміщалися також функціонально чоловічі квітки з недорозвинутою маточкою [25].

2.4.4. Розвиток чоловічих і жіночих генеративних структур та ембріологічні процеси за зміни статі у видів роду *Acer* L.

На території Західного Поділля в процесі дослідження нами виявлені особини *A. platanoides, A. tataricum і A. saccharinum* із ознаками зміни статі. Серед цих видів спостерігалась наявність особин, у яких відмічена тенденція переходу від однодомності до дводомності. У таких особин генеративні бруньки відрізнялись за розмірами та формою, вони були менших розмірів і більшість з них мали викривлену форму. За нашими спостереженнями, з таких бруньок розвивались суцвіття з квітками аномальної будови, чоловічі квітки швидко засихали та опадали, задовго до початку цвітіння, а у жіночих аномальних квіток приймочки маточок розташовувались на дуже коротких стовпчиках і також швидко засихали та опадали. Найчастіше такі випадки нами були зафіксовані в особин з ознаками зміни статі *A. tataricum, A. platanoides ma A. saccharinum*. У процесі формування чоловічих та жіночих генеративних структур також виявлені певні відхилення від норми [19; 23-24; 26; 28-29].

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 завдовжки 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 [23-24; 26; 28-29].

У таких мікроспорангіях спостерігалась часткова або повна дегенерація клітин тапетуму. 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. При проходженні мейозу в материнських клітинах мікроспор спостерігалось неодночасне розходження хромосом до полюсів. В анафазі-І 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 тріади. У випадку утворення тетрад виявлені різні за розмірами мікроспори. 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 пилок. Тобто поруч із пилковими зернами нормального розміру траплялися як великі, які у два-три рази перевищували їхні 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. Порушення в процесі мейозу та формуванні мікроспор, які нами описані вище, призводять до зниження відсотка фертильного пилку (38-40%) і утворення стерильних пилкових зерен (60-62%) [19; 23-24; 26; 28-29]..

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 фунікулюс та нуцелус. На стадії розвитку макроспороцита "голі" насінні зачатки займали атропне, а не анатропне положення, характерне для видів роду *Acer* [19; 23-24; 26; 28-29].

Вище описані насінні зачатки здебільшого розвивались до тих пір, поки макроспороцит не досягав стану ранньої профази 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 [19; 23-24; 26; 28-29]. Саме в цей період у насінних зачатках починають формуватися зародкові мішки. Відхилення від нормального протікання мейозу при макроспорогенезі впливає і на розвиток жіночого гаметофіту.Доцільно зауважити, що в деяких зародкових мішках ми спостерігали випадки, коли спочатку відбувалось запліднення яйцеклітини, а 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 дво- та чотириядерного 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 у таких випадках не утворювався. 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.

Отже, з вищенаведеного витікає, що зміна статі тих чи інших особин суттєво впливає на порушення розвитку чоловічої та жіночої генеративної сфери і як наслідок призводить до зменшення кількості квіток і суцвіть, які могли б бути запилені та в яких зміг би відбуватися процес запліднення, ембріо- та ендоспермогенез.

2.4.5. Біологія цвітіння особин за зміни статі у видів роду *Acer* L.

Особливої уваги заслуговують дослідження, присвячені біології цвітіння видів роду *Acer* за зміни статі. Проведеними дослідженнями встановлено, що квітки на різних особинах розкриваються неодночасно. Зокрема, у дводомних видів *A. negundo* та *A. rubrum* одностатеві чоловічі квітки розкриваються на 3-4 дні раніше, ніж одностатеві жіночі квітки.

У *A. platanoides* нами відмічена наявність статевих типів особин, у яких в двостатевих квітках суцвіть раніше дозріває чоловіча генеративна сфера – так звані протерандричні особини та особини, в двостатевих квітках яких швидше дозріває жіноча генеративна сфера – протерогінічні особини. В умовах Тернопільської області протерандричні особини зацвітають на 2-3 дні раніше протерогінічних. На них першими розкриваються двостатеві – протерандричні квітки з добре розвинутими тичинками та великими пиляками. Інша частина квіток у суцвіттях таких особин залишається у фазі бутонізації. Отже, двостатеві – протерандричні квітки розкриваються на 2-3 дні раніше двостатевих – протерогінічних [17; 24].

Протерогінічні особини зацвітають з деяким запізненням (на 2-3 дні). Першими у них розкриваються квітки з нормально розвинутим і вже дозрілим гінецеєм (протерогінічні квітки). В таких квітках приймочки маточок виходили далеко за межі оцвітини, а пиляки тичинок мали короткі тичинкові нитки.

Згодом (через 1 день) у суцвіттях розпускались чоловічі квітки з редукованою приймочкою, а також двостатеві квітки з рівноцінно розвинутими маточкою та тичинками. Через 4-5 днів чоловічі та незапилені жіночі квітки засихали та опадали. Таким чином, в період, коли починають розкриватись протерандричні та протерогінічні квітки, розташовані на різних особинах, складається помилкове враження, що особини *A. platanoides* дводомні. Таку асинхронність цвітіння протерандричних та протогінічних особин у *A. platanoides* М. Н. Прозіна назвала "псевдодводомністю". Масово таке явище спостерігалось у роки з низькими середньодобовими температурами (2004 та 2006 рр.). Наявність у середньоквітучого *A. platanoides* протерандричних та протерогінічних особин і асинхронності їх цвітіння, на нашу думку, слід розглядати як пристосування для кращого розмноження в нестійких та мінливих умовах періоду цвітіння (кінець березня-початок квітня). "…Наявність у клена гостролистого протерандричних та протерогінічних екземплярів необхідно розглядати як пристосування, що забезпечує успішність насінного розмноження при нестійкій весняній погоді, оскільки сильно продовжує період цвітіння і забезпечує його нормальний перебіг у випадку приморозків зі зміною статі у квіток у суцвітті". На думку інших авторів "…неодночасність розкривання квіток у суцвіттях набирає статусу адаптації не лише до нестійкої весняної погоди, а й до комах-запилювачів" [18; 21; 24; 25; 27; 29].

Вплив екологічних факторів, особливо температури повітря, є визначальним і для цвітіння особин зі зміною статі, цвітіння яких залежить від погодних умов і триває близько 13-16 діб, а в дощову прохолодну погоду – 14-18 діб. Окремі квітки і суцвіття цвітуть від 5-6 (жіночі) до 6-7 днів (чоловічі).

2.4.6. Формування плодів за зміни статі у видів роду *Acer* L.

Поряд із нормально сформованими плодами із двома крилоподібними виростами, нами виявлено утворення аномальних плодів із 3 та 4 крилами.

У літературі трапляються лише поодинокі згадування про випадки утворення аномальних плодів у видів роду *Acer*. Були виявлені відхилення у кількостях приймочок маточок та зав'язей у деяких квітках. Аномальними вважались ті квітки, у яких траплялись маточки з 3-4 рідше 5-ма приймочками, з яких надалі відповідно утворились плоди з 3 - 4 та 5-ма крилами [34].

Схожі випадки формування аномальних багатокрилаток у видів роду Acer відмічені й іншими дослідниками. Так, Пенциг вважав, що квітки у *A. dampestre, A. dasycarpum, A. negundo, A. platanoides, A. rubrum A. pseudoplatanus* та *A. saccharinum* є полімерними і можуть мати до 8 плодолистків. Він також спостерігав наявність трикрилаток у *A. campestre, A. negundo ma A. saccharinum.* Рацив спостерігав утворення плодів з 3-4 крилатками у *A. negundo*, Гасис − у *A. macrofyllum, A. platanoides, A. rubrum ma A.pseudoplatanus* [29].

На нашу думку, такі аномальні плоди були утворені із таких же аномальних квіток, у яких формувались не дві, а три чи чотири плодолистки. Існує кілька гіпотез про причини утворення таких аномальних плодів. Так, Пенциг передбачав, що третій плодолисток маточки в квітках *A .platanoides* з'являється внаслідок зростання тичинок. Бларінгем вважав, що механічні пошкодження пагонів у *A. pseudoplatanus* призводять до появи певних аномалій, в тому числі і збільшення кількості плодолистків маточок. Рацив та Віганд висували гіпотезу, що наслідком зростання між собою квіток є утворення 3-4 крилатих плодів у *A. negundo ma A. pseudoplatanus*. На нашу думку, вищеперелічені гіпотези потребують експериментального дослідження, оскільки ні морфогенез, ні анатомія атипових плодів не досліджені і не висвітлені в достатньому обсязі в літературі [29].

На території Тернопільської області такі випадки нами виявлені лише в особин *A. saccharinum ma A. tataricum*. На нашу думку, такі аномальні плоди були утворені з маточок, які формувались не з двох, а з трьох плодолистків. Вважаємо, що умовами, які впливають на нормальний розвиток плодів, є, мабуть, метеорологічні. На території Тернопільської області випадки

аномального розвитку плодів нами виявлені лише в особин *A. saccharinum, A. tataricum ma A. pseudoplatanus*. В 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, в особин *A. saccharinum* ми часто спостерігали формування двокрилаток із різною довжиною крил). Вважаємо, що причина недорозвиненості одного з крил може бути спричиненою метеорологічними умовами або механічними пошкодженнями в процесі розвитку плодів. Кількість таких двокрилаток становила 10-12% від загальної кількості плодів [18; 29].

Таким чином, у досліджених видів роду *Acer* L. в нормі формується плоский плід з крилоподібними виростами, який розпадається на два горішкоподібні однонасінні плодики. За дії несприятливих кліматичних умов (підвищенні та пониженні температури повітря) в період формування плодів утворюються аномальні плоди з різною кількістю крил та співвідношенням їх довжин, що в кінцевому випадку призводить до формування плодів з насінням з низьким відсотком проростання або його відсутністю.

ЛІТЕРАТУРА ДО РОЗДІЛУ 2

1. Барна М. М. Ботаніка. Терміни. Поняття. Персоналії: навч. посіб. 2-ге вид. допов. і змін. Тернопіль: ТзОВ «Терно-граф», 2013. 360 с.
2. Барна М. М. Ембріологія видів родини Salicaceae Mirb. у зв’язку з їх філогенією та еволюцією. Український ботанічний журнал. 1983. Т. 40, № 2. С. 30-36.
3. Барна М. М. Ембріологічне дослідження тополі пірамідальної (*Populus pyramidalis* Roz.). Український ботанічний журнал. 1969. Т. 26, № 1. С. 93-99.
4. Барна М.М., Барна Л.С. Наукові читання, присвячені 120–річчю відкриття подвійного запліднення у покритонасінних рослин професором університету Святого Володимира С. Г. Навашиним. Наукові записки Терноп. нац. пед. ун-ту. Серія Біологія, 2019, № 1 (75).
5. Барна М. М. Особливості розвитку жіночого гаметофіта у триплоїдної осики (*Populus tremula* L. var. Gigas Munt.). Український ботанічний журнал. 1967. Т. 24, № 6. С. 42-49.
6. Барна М. М. Особливості формування репродуктивних структур у гібридів родини Salicaceae Mirb. Науковий вісник Ужгородського ун-ту. Сер.: Біол. 1997. Вип. 4. С. 241-243.

7. М. Барна, Л. Барна, Н. Герц, О. Мацюк. Морфогенез вегетативних і генеративних органів видів і гібридів родини Salicaceae Mirb. Тернопіль: ФО Осадца Ю.В. 2021. 176 с.: іл.
8. Барна М.М, Барна Л.С, Карплюк Н.А. Органогенез чоловічих і жіночих репродуктивних структур ранньої (Var. praecos Czern.) і пізньої (Var. tardiflora Czern.) форм дуба звичайного (Quercus robur L.). Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Сер. Біологія. Тернопіль, 2017. № 1 (68). С. 3-7.
9. Барна М.М, Барна Л.С, Карплюк Н.А. Біологія цвітіння ранньої (Var. praecox Czern.) і пізньої (Var. tardiflora Czern.) форм дуба звичайного (Quercus robur L.) в умовах Західного Поділля. Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Сер. Біологія. Тернопіль, 2017. № 4 (71). С. 8-23.
10. Барна М.М, Барна Л.С, Карплюк Н.А. Морфогенез генеративних органів ранньої (var. praecox Czern.) і пізньої (var. tardiflora Czern.) форм дуба звичайного (Quercus robur L.). Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Сер. Біологія. Тернопіль, 2017. № 3 (70). С. 10-22.
11. Барна М.М., Барна Л. С., Мацюк О.Б. , Герц Н. В. Подвійне запліднення у Покритонасінних рослин: біологічна природа та історія його відкриття професором Університету Святого Володимира С.Г. Навашиним (до 120-річчя відкриття). Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету ім. Володимира Гнатюка. Серія: Біологія. 2018. №3–4 (74). С. 1–12.
12. Барна М. М., Барна Л.С., Герц Н.В., Мацюк О.Б., Репродуктивна біологія полікарпічних видів родин Salicaceae Mirb., Aceraceae Juss., Juglanda-ceae A. Rich ex Kunth., Fagaceae Dumort: сучасний стан та перспективи розвитку. Наукові читання, присвячені 120-річчю відкриття подвійного заплі-днення у покритонасінних рослин професором Університету святого Володимира С. Г. Навашиним. Збірник матер. наук. читань. С. 60-75
13. Барна М. М. Формування стінки мікроспорангія у видів родини Salicaceae Mirb. Науковий вісник Чернівецького ун-ту. Сер.: Біол. Чернівці: Рута, 2000. Вип. 77. С. 125-140.
14. Барна М. М. Морфологічні, цитологічні та гістологічні особливості етапів ембріогенезу видів родини Salicaceae Mirb. Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Сер. Біологія. Тернопіль, 2001. № 1 (12). С. 9-15.
15. Барна М. М. Особливості формування чоловічих генеративних структур у видів роду *Salix* L. Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Сер. Біологія. Тернопіль, 1998. № 3. С. 3-7.
16. Герц Н. В. Особливості формування жіночої репродуктивної сфери у деяких видів роду *Acer* L. Онтогенез рослин у природному та трансформованому середовищі. Фізіол.-біохім. та екол. аспекти: ІІ міжнар. конф.: тези доп. Львів: СПОЛОМ, 2004. С. 103.

17. Герц Н. В. Особливості будови квітки у деяких видів роду *Acer* L. у зв'язку зі зміною статі. Молодь і поступ біології: І міжнар. конф. студ. та асп.: тез. доп. Львів, 2005. С. 73-74.
18. Герц Н. В. Формування плодів типу двокрилатка у деяких видів роду *Acer* L. Вісник Київського нац. ун-ту ім. Тараса Шевченка. Сер.: Інтродукція та збереження рослинного різноманіття. 2005. № 4 С. 17.
19. Герц Н. В. Формування чоловічої генеративної сфери у деяких видів роду *Acer* L. Матеріали XII з'їзду УБТ Одеса, 2006. С. 423.
20. Герц Н. В. Розвиток насінних зачатків у деяких видів роду *Acer* L. Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Сер. Біологія. Тернопіль, 2006. № 1 (28). С. 3-7.
21. Герц Н. В. Особливості біології цвітіння деяких видів роду *Acer* L. Лісівництво України в контексті світових тенденцій розвитку лісового господарства: матеріали міжнар. наук.-практ. конф. Львів, 2006. С. 67-68.
22. Герц Н. В. Значення видів роду *Acer* L. для садово-паркового господарства // Різноманіття фітобіоти: шляхи відновлення, збагачення і збереження. Історія та сучасні проблеми: міжнар. наук. конф., присвяч. 200-річчю заснування Кременец. ботан. саду: тези доп. Кременець, 2007. С. 209-210.
23. Герц Н. В. Макроспорогенез і розвиток зародкового мішка у *Acer pseudoplatanus* L. Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Сер. Біологія. Тернопіль, 2007. № 1 (31). С. 32-36.
24. Герц Н. В. Особливості будови квітки у деяких видів роду *Acer* L. у зв’язку із зміою статі. Міжнар. конф. молодих учених -ботаніків: тези доп. Київ, 2007. С. 83-84.
25. Герц Н. В. Типи квіток, суцвіть та собин у видів роду *Acer* L. Молодь і поступ біології: IV міжнар. конф. студ. та асп.: тези доп. Львів, 2008. С. 87-88.
26. Герц Н. В. Ембріологічне дослідження клена гостролистого (*Acer plaanoides* L.). Актуальні проблеми ботаніки та екології: міжнар. конф. молодих учених: тези доп. Київ, 2008. С. 211.
27. Герц Н. В. Біологія цвітіння видів роду *Acer* L. в умовах Західного Поділля (Тернопільська область). Зб. наук. праць Луганського нац. аграр. ун-ту. Сер. Біол. науки. Луганськ: “Ельтон-2”. 2008. № 83. С. 17-25.
28. Герц Н. В. Ембріологія клена гостролистого (*Acer platanoides* L.). Наук. вісн. Ужгор. нац. ун-ту. Сер. Біол. 2009. Вип. 24. С. 26-35.
29. Герц Н. В. Морфологія нормальних та аномальних плодів видів роду *Acer* L. Актуальні проблеми ботаніки та екології: тези доп. міжнар. конф. молодих учених. Ялта, 2010. С. 339.
30. Герц Н. В. Інтродуценти видів роду *Acer* L. Західного Поділля (Тернопільська область), практичне та декоративне значення. Матеріали міжнар. наук. конф., присвяч. 75-річчю заснування Нац. ботан. саду ім. М. М. Гришка НАН України. К.: Фітосоціоцентр, 2010. С. 38.

31. Гончаренко Г. А. Біологічна характеристика пагонів дуба звичайного (*Quercus robur* L.). Український ботанічний журнал. 1962. Т. 19, № 3. С. 59-64.
32. Калініченко О. А. Декоративна дендрологія. К.: Вища шк., 2003. 199 с.
33. Кордюм Е. Л. Эволюционная эмбриология покрытосеменных растений. К.: Наук. думка, 1978. 220 с.
34. Кордюм Е. Л. Цитоэмбриологические аспекты проблемы пола покрытосеменных. К.: Наук. думка, 1976. 199 с.
35. Кохно М. А. Клени лісостепових дібров України (біологічні особливості і екологія). К.: Вид-во АН УРСР, 1962. 52 с.
36. Коц З. П. Розвиток насінних зачатків та жіночого археспорія в роді *Populus* L. Український ботанічний журнал. 1972. Т. 29, № 1. С. 19-23.
37. Коц З. П. Розвиток жіночої квітки тополі сизої (*Populus pruinosa* Schrenk. subg. Turanga Bgenk.). Український ботанічний журнал. 1972. Т.29, № 2. С. 228-232.
38. Мацюк О.Б. Морфогенез жіночих генеративних органів протандричних і протогінічних особин *Juglans regia* L. в умовах Західного Поділля. Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету ім. Володимира Гнатюка. Серія: Біологія. 2015.№1 (62). С. 9-34
39. Мацюк О.Б. Морфогенез жіночої квітки *Juglans regia* L. В умовах Західного Поділля. Біологічні студії Т.11, №3-4, 2017. С. 31-32.
40. Мацюк О. Б. Види роду *Juglans* L. — елемент садово-паркового мистецтва та ландшафтної архітектури. Єтнодизайн у контексті українського національного відродження та європейської інтеграції. Кн. 3 : зб.наук, праць.: гол. ред. М. І. Степаненко, упоряд. і наук. ред. Є. А. Антонович, В. П. Титаренко та ін. -Полтава : ПНПУ імені В.Г. Короленка, 2019: С. 238-241.
41. Плюто К. Б. Підсумки фенологічних спостережень за кленами у Дніпропетровському ботанічному саду. Український ботанічний журнал, 1972. Т. XXIX, № 2. С. 14—19.
42. BierzychudekP. The demography of jack in the pulpit, a forest perennial that changes sex. *Ecological Monographs*, 1982, 52: 335 –351.
43. Hall B. A. The floral anatomy of the genus Acer. *Amer. J. Botany,* 1961. № 38. P. 793-799.
44. Haskell D. A. Structure and Histogenesis of the Embryo of Acer saccharinum. I. Embryo Sac and Proembryo. *Amer. J. Botany*, 1971. Vol. 58, № 7. P. 595-603.
45. Houle G. The reproductive ecology of Abies balsamea, Acer saccharum and Betula alleghaniensis in the Tantare Ecological Reserve, Quebec. *The Journal of Ecology,* 1992. Vol. 80, № 4. P. 611-623.
46. Nanami S. Sex change towards female in dying Acer rufinerve trees. *Ann. Bot.* 2004. Vol. 93. P. 733-740.
47. Mała encyklopedia leśna. Warszawa: PWN, 1980. 855 S.

48. Pannelli J. R. The evolution of gender specialization from dimorphic hermaphroditism: paths from heterodichogamy to gynodioecy and androdioecy *Evolution.* 2006. Vol. 60, № 4. P. 660-673.
49. Pigott C. D. Pollination, fertilization and fruit development in sycamore (Acer pseudoplatanus L.). *New Phytologist*. 1989. Vol. 111, № 1. P. 99-103.
50. Plant Systematics: A phylogenetic approach; [third edition] / [Walter S. Judd, Christopher S. Campbell, Elizabeth A. Kellog, Peter F. Stevens, Michael J.]. Sinauer Associates, Inc. 2008. 464 p.
51. Primack R. B. Gender variation in a red maple population (Acer rubrum; Aceraceae): a seven-year study of a "polygamodioecious" species. *Amer. J. Botany*. 1986. Vol. 73, № 4. P. 1239-1248.
52. Renner S. S. The evolution of dioency, heterodichogamy, and labile sex expression in Acer. *Evolution.* 2007. № 11. P. 2701-2719.
53. Sakai A. K. Spatial pattern of sex expression in silver maple (Acer saccharinum L.): Morista's index and spatial autocorrelation. *American Naturalist*. 1983. Vol. 122. P. 489-508.
54. Satoshi N. Sex change towards female in dying Acer rufinerve trees. *Amer. J. Bot*. 2004. Vol. 93. P. 733-740.
55. Velenovsky J. Vergleichende studien uber die Salix. Blute. Beih. Bot. Cbl. 1904. Bd. 17, H.1. 123-128 P.
56. Ushimaru A. Sex change in tree species: long-term monitoring of sex expression in Acer rufinerve. *Nordic Journal of Botany*. 2001. Vol. 21, № 4. P. 397-99.
57. Ward J. K. Responses of Acer negundo genders to interannual differences in water availability determined from carbon isotope ratios of tree ringcellulose. *Tree Physiology*. 2002. Vol. 22, № 3. P. 339-346.