

УДК: 581.46:634.51

О.Б. МАЦЮК, М.М. БАРНА

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

## **МОРФОГЕНЕЗ ЧОЛОВІЧИХ РЕПРОДУКТИВНИХ ОРГАНІВ ПРОТЕРАНДРИЧНИХ І ПРОТЕРОГІНІЧНИХ ОСОБИН *JUGLANS REGIA* L. В УМОВАХ ЗАХІДНОГО ПОДІЛЛЯ (ТЕРНОПІЛЬСЬКА ОБЛАСТЬ)**

Досліджено морфогенез генеративних органів протерандричних і протерогінічних особин *Juglans regia* L. в умовах Західного Поділля (Тернопільська область). Встановлено, що у *Juglans regia* формуються різні типи бруньок: за розміщенням — апікальні та аксиллярні, а за призначенням — вегетативні, генеративні та вегетативно-генеративні. Окрім того, в морфогенезі чоловічої сережки виділено дев'ять етапів органогенезу репродуктивних структур: ЧС<sub>1</sub>, ЧС<sub>2</sub>, ЧС<sub>3</sub>, ЧС<sub>4</sub>, ЧС<sub>5</sub>, ЧС<sub>6</sub>, ЧС<sub>7</sub>, ЧС<sub>8</sub>, ЧС<sub>9</sub>.

*Ключові слова:* протерандричні особини, протерогінічні особини, морфогенез, репродуктивні органи, апекс, *Juglans regia*

Розвиток та функціонування репродуктивних органів у деревних рослин за останній час привертають особливу увагу дослідників. Це пояснюється формуванням морфофізіологічного напрямку в лісовій генетиці та селекції, що ґрунтується на досягненнях репродуктивної біології лісових полікарпічних видів [2-5].

Дослідження розвитку та функціонування репродуктивних органів у лісових деревних роздільностатевих рослин були висвітлені в ряді праць [7, 12]. Водночас, в літературі недостатньо уваги приділено дослідженню репродуктивних органів у видів родини *Juglandaceae* Lindl. особливо у *Juglans regia* L. у зв'язку з однодомністю та явищем дихогамії.

У *Juglans regia* закладання жіночої генеративної сфери порівняно з чоловічою, відбувається значно пізніше. Окрім цього, *Juglans regia* належить до дихогамних рослин, в якого водночас чітко простежується протерандрія і протерогінія, що дозволяє встановити деякі специфічні особливості та загальні закономірності морфогенезу генеративних структур, біології цвітіння чоловічих і жіночих квіток та ембріології цього виду.

### **Матеріал і методи досліджень**

Об'єктом дослідження взяли горіх грецький (*Juglans regia* L.), що належить до роду Горіх (*Juglans* L.) родини горіхові (*Juglandaceae* Lindl.). Для дослідження морфогенезу чоловічих репродуктивних органів нами було відібрано протерандричні і протерогінічні особини горіха грецького, які зростають на території плодового саду агробіологічної лабораторії Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Із 9 дерев—4 протандричні, 5 —протогінічні.

Матеріалом для дослідження були вегетативні, генеративні та вегетативно-генеративні бруньки на різних етапах їх розвитку. Залежно від етапу розвитку генеративних органів спочатку фіксували цілі молоді сережки, пізніше – окремі квітки. Зібраний матеріал фіксували в суміші Карнуа (6:3:1). Зрізи фарбували залізним гематоксиліном за Гайденгайном з підфарбуванням різними барвниками (ліхтгрюн, еозин). Препарати виготовляли за загальноприйнятою в цитоембріології методикою [8, 11].

### **Результати досліджень та їх обговорення**

Морфогенез — процес виникнення і розвитку морфологічних особливостей органів, систем і частин тіла організмів в їх онтогенезі і філогенезі [1]. Протягом онтогенезу рослин формуються різні типи бруньок, які можуть виконувати вегетативні та генеративні функції.

У горіха грецького спостерігаються два періоди закладання генеративних бруньок: 1) літньо-осінній, коли закладаються лише чоловічі генеративні органи; 2) весняний, коли закладаються та формуються жіночі квітки та відбувається подальший розвиток чоловічих квіток і сережок, закладених в рік, що передує цвітінню.

За розміщенням у *Juglans regia* бруньки бувають: верхівкові (термінальні) та бокові (аксиллярні). Верхівкові бруньки розташовуються на верхівці пагона. Верхівкова брунька велика куполоподібної форми, складається з 10-14 лусок, 10-15 зачаткових листочків і конуса наростання. Аксиллярні бруньки (пазушні) які закладаються у пазухах листків. Вони вкриті 8-10 лусками і містять 10-12 зачаткових листків. Навесні з верхньої бруньки після її розпускання починається ріст пагона нової генерації, тобто, формується стебло та листки вегетативного пагона. Відтак в пазухах новоутворених листків закладаються зачатки жіночих квіток, тобто вегетативний пагін переходить в генеративний стан. Іншими словами з нього формується плодоносний пагін [6, 9, 10].

За призначенням у *Juglans regia* бокові бруньки бувають вегетативними, генеративними та вегетативно-генеративними. Вегетативні бруньки — бруньки, з яких утворюються пагони, що функціонально підтримують індивідуальне життя рослини. Генеративні, з яких здебільшого утворюються лише чоловічі квітки та суцвіття. Вегетативно-генеративні, в яких закладається кілька метамерів пагона, а конус наростання дає початок жіночим квіткам, які утворюють суцвіття типу щиток.

Процес закладання бруньок зумовлений активністю термінальних та латеральних апексів, унаслідок органогенної діяльності яких формуються вегетативні та генеративні структури (рис. 1, а). Ранні етапи морфогенезу генеративних структур зумовлені комплексом біогенних факторів, що діють у латеральних апексах (рис. 1, б). У процесі розвитку бруньок вегетативні апекси переходять у генеративний стан, що супроводжується появою в їх базальній частині меристематичних горбочків—зачатків брактей (рис. 1, в). Поява зачатків приквіток свідчить про початок закладання генеративних органів [2].

У пазухах меристематичних горбочків на одних пагонах закладаються зачатки жіночих, а на інших — зачатки чоловічих квіток. Інколи, на одному і тому ж пагоні закладаються як чоловічі, так і жіночі квітки. Причому, здебільшого до початку їх диференціації жіночі і чоловічі бруньки дослідженого виду можна розглядати як сексуально однотипні. З появою примордіїв гінцея і андроцея бруньки набувають морфологічних ознак, що свідчать про їх належність до певного статевого типу (рис. 1, г-е). Закладання генеративних бруньок по довжині пагона відбувається послідовно. Спочатку вони закладаються в базальній частині пагона, відтак — в середній і, нарешті, — в апікальній.

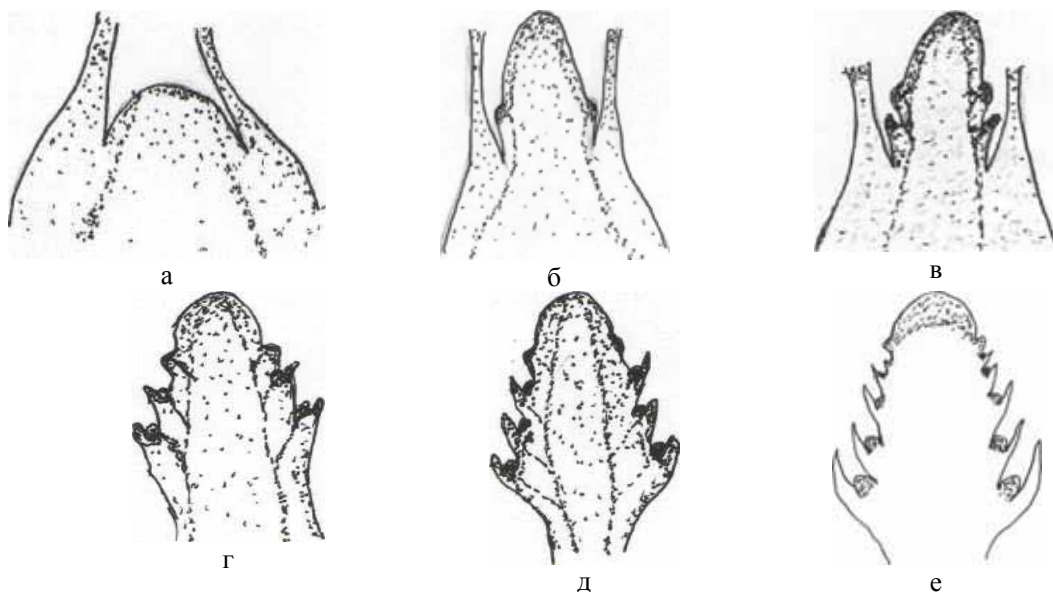


Рис. 1. Ранні етапи морфогенезу чоловічих репродуктивних структур у *Juglans regia*: а) апекс вегетативних і генеративних структур; б, в) поява на конусі наростання зачатків брактей; г-е) закладання в пазухах брактей зачатків тичинок  
 Генеративні бруньки (тичинкові) “сидять” під бічними вегетативними бруньками поодиноці або по 2, або окремо по 2, одна над одною (рис. 2). За формою вони конічні, або овальні. За розміром генеративні бруньки дрібніші, ніж вегетативні – 7-15 мм завдовжки і 4-7 мм завширшки. Нижня поверхня генеративних бруньок – фасеткова, розсіяно опушена. Лусочок 2-5, спірально розташовані, прикривають бруньку знизу.

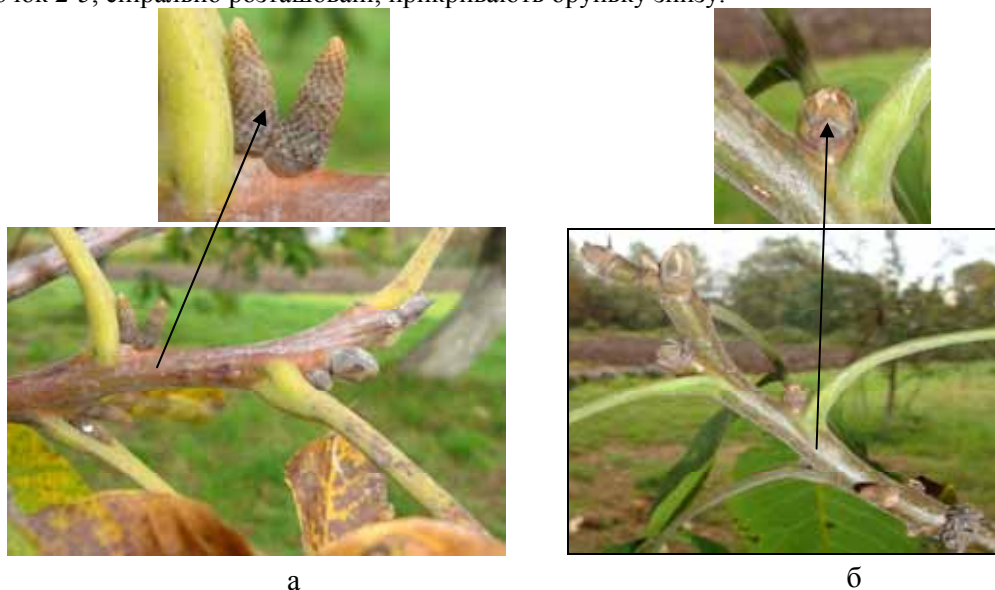


Рис. 2. Закладання чоловічих сережок на протерандричних (а) і протогінічних (б) особинах у *Juglans regia*. 12.09.2010 р.

Органогенна діяльність апексів зумовлена різною мітотичною активністю меристематичних зон. Структури чоловічого суцвіття типу сережка закладаються в апексі аксиларних бруньок на стеблі материнського пагона в рік, що передуює цвітінню. В циклі розвитку чоловічої сережки нами, як це зроблено одним із співавторів цієї статті для видів родини Salicaceae [Барна, 2002] виділено дев'ять етапів органогенезу: ЧС<sub>1</sub> ЧС<sub>2</sub>, ЧС<sub>3</sub>, ЧС<sub>4</sub>, ЧС<sub>5</sub>, ЧС<sub>6</sub>, ЧС<sub>7</sub>, ЧС<sub>8</sub>, ЧС<sub>9</sub>.

**ЧС<sub>1</sub>** — 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.

**ЧС<sub>2</sub>** — етап формування генеративної бруньки чоловічого типу. Вегетативний апекс набуває куполоподібної форми, унаслідок активних мітотичних поділів клітин промеристеми він стає більшим і поступово переходить у генеративний стан. 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<sub>3</sub>** — 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 з них, починається активізація ділянок периферійної меристеми, внаслідок якої відбувається локальний органогенез.

**ЧС<sub>4</sub>** — 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.

**ЧС<sub>5</sub>** — етап закладання примордіїв тичинок, настає з моменту коли опукло-овальні зачатки тичинкових квіток набувають плоскої форми. Згодом в їх апікальній частині закладаються невеликі меристематичні горбочки, з яких формуються тичинки.

**ЧС<sub>6</sub>** — етап закладання мікроспорангіїв. Даний етап характеризується формуванням пиляка і тичинкової нитки, диференціацією меристематичного горбочка пиляка що призводить до утворення мікроспорангіїв.

**ЧС<sub>7</sub>** — етап формування мікроспор починається ранньої весни. Мікроспороцити приступають до мейозу, внаслідок чого утворюється тетрада мікроспор.

**ЧС<sub>8</sub>** — етап формування мікрогаметофіта — двоклітинного пилкового зерна. В сережках що досягли довжини 2 см. 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<sub>9</sub>** — етап утворення мікрогамет. Цей етап протікає під час росту пилкової трубки в тканинах приймочки, стовпчика та зав'язі.

Отже, весь цикл розвитку чоловічої генеративної сфери включає 9 послідовних етапів органогенезу, починаючи із закладання вегетативного апекса до формування чоловічих гамет — сперміїв. Кожний із 9-ти виділених етапів органогенезу чоловічої сережки характеризується певними структурними та функціональними особливостями. Етапи органогенезу **ЧС<sub>1</sub>—ЧС<sub>3</sub>** приводять до формування вегетативних, етапи **ЧС<sub>4</sub>—ЧС<sub>5</sub>** — генеративних, а етапи **ЧС<sub>7</sub>—ЧС<sub>9</sub>**, — гаметогенних структур. Із усіх вищезазначених етапів критичними в процесі органогенезу чоловічої сережки є останні три (**ЧС<sub>7</sub>—ЧС<sub>9</sub>**), оскільки в них відбувається формування чоловічих гамет — сперміїв, необхідних для запліднення.

Проведений порівняльний морфологічний аналіз закладання та розвитку репродуктивних органів у протерандричних і протерогінічних особин у *Juglans regia* показав, що як у перших, так і в других особин процеси органогенезу чоловічих генеративних органів зумовлені цитологічними, гістологічними та органогенними змінами, обумовленими активною діяльністю меристематичних зон латеральних апексів аксілярних бруньок. Причому, як у протерандричних, так і в протерогінічних особин в циклі розвитку чоловічої сережки відбуваються всі дев'ять етапів органогенезу: **ЧС<sub>1</sub>, ЧС<sub>2</sub>, ЧС<sub>3</sub>, ЧС<sub>4</sub>, ЧС<sub>5</sub>, ЧС<sub>6</sub>, ЧС<sub>7</sub>, ЧС<sub>8</sub>, ЧС<sub>9</sub>**. В структурному відношенні виділені етапи протікають ідентично, без видимих морфологічних відмінностей.

Водночас, нами відмічена істотна відмінність у темпах закладання та протікання, як окремих етапів органогенезу, так і всього циклу розвитку чоловічої сережки протерандричних і протерогінічних особин дослідженого виду. Така специфіка закладання та темпів формування чоловічих репродуктивних структур протерандричних і протерогінічних особин відбувалася в процесі еволюції запилення анемофільних видів квіткових рослин і обумовлена, мабуть, різними кліматичними умовами (світловий режим, температурний режим, опади тощо), необхідними для формування одних і тих же чоловічих репродуктивних структур у анемофільних рослин як пристосування до перехресного запилення.

### Висновки

Унаслідок проведених досліджень встановлено, що у *Juglans regia* формуються різні типи бруньок: за розміщенням — апікальні та аксілярні, а за призначенням — вегетативні, генеративні та вегетативно-генеративні. Окрім того, в морфогенезі чоловічої сережки виділено дев'ять етапів органогенезу репродуктивних структур: **ЧС<sub>1</sub>, ЧС<sub>2</sub>, ЧС<sub>3</sub>, ЧС<sub>4</sub>, ЧС<sub>5</sub>, ЧС<sub>6</sub>, ЧС<sub>7</sub>, ЧС<sub>8</sub>, ЧС<sub>9</sub>**.

Водночас, встановлена закономірність темпів органогенезу репродуктивних структур. Органогенез репродуктивних структур протерандричних особин відбувається скоріше майже на 25-30 днів порівняно з протогінічними особинами. Для з'ясування цього важливого питання необхідні подальші дослідження органогенезу чоловічих репродуктивних структур протерандричних і протогінічних особин у поєднанні з ходом кліматограми, що дозволить встановити нові закономірності морфогенезу генеративних органів *Juglans regia*.

1. Барна М.М. Ботаніка. Терміни. Поняття. Персоналії / М. М. Барна // — К.: Видавничий центр «Академія», 1997. — 272 с.
2. Барна М. М. Особливості формування репродуктивних структур у деяких видів роду *Salix* L. / М. М. Барна, М. І. Адамів. // Наук. зап. Терноп. держ. пед. ун-ту. Сер. 4: Біологія. — 1997. — № 1(4). — С. 10—13.
3. Гусейнова С. О. Исследование женской репродуктивной сферы лапыны крыловидной / С. О. Гусейнова // Бюл. ГБС АН СРСР. — 1979. — Вып. 111. — С. 93—98.
4. Жигалова Світлана Леонідівна. Рід *Juglans* L. (Juglandaceae) в Україні (Морфолого-біологічні та географічні особливості, систематичне положення та народногосподарське значення): дис. на здобуття наук. ступеня. канд. біол. наук: 03.00.05 — ботаніка. — Київ, 2007. — 210 с.
5. Кавецька Г. О. Розвиток чоловічого гаметофіта горіха волоського / Г. О. Кавецька // Укр. ботан. журн. — 1964. — Т. 21, № 1. — С. 52—57.
6. Команич И. Г. Отдаленная гибридизация видов ореха (*Juglans* L.) / И. Г. Команич. — Кишинев: Штиинца, 1989. — 153 с.
7. Криницький Г.Т. Морфофізіологічні основи селекції деревних рослин : автореф. дисерт. д-ра біолог. наук: 03.00.12. Укр. держ. Аграрн. У-нт. — К., 1993. — 46 с.
8. Паушева З. П. Практикум по цитологии растений / З. П. Паушева. — М.: Колос, 1974. — 288с.
9. Поліщук Л. К. Волоський горіх на Україні / Л. К. Поліщук — К.: Вид-тво Київ. ун-т, 1959. — 228 с.
10. Сухоруких Ю. И. О верхушечных почках *Juglans regia* (Juglandaceae) / Ю. И. Сухоруких // Ботан. журн. — 1996. — 81 (1). — С. 80—82.
11. Фурст Г. Г. Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей / Г. Г. Фурст. — М.: Наука, 1979. — 155с.
12. Benson M. The Morphology of the Ovule and Female Flower of *Juglans regia* and a few allied Genera / M. Benson, E. J. Welsford. — Ann. Bot., 1909. — V. 23, N 92. — P. 623—633.

О.Б. Мацюк, Н.Н. Барна

Тернопольский национальный педагогический университет им. Владимира Гнатюка  
ул. М. Кривоноса, 2, Тернополь, 46027

#### МОРФОГЕНЕЗ МУЖСКИХ РЕПРОДУКТИВНЫХ ОРГАНОВ ПРОТЕРАНДРИЧЕСКИХ И ПРОТЕРОГИНИЧЕСКИХ ОСОБЕЙ *JUGLANS REGIA* L. В УСЛОВИЯХ ЗАПАДНОГО ПОДОЛЬЯ (ТЕРНОПОЛЬСКАЯ ОБЛАСТЬ)

Изучено морфогенез генеративных органов протерандрических и протерогинических особей *Juglans regia* L. в условиях Западного Подолья (Тернопольская область). Установлено, что у *Juglans regia* формируются разные типы почек: по размещению — апикальные и аксиллярные, по назначению — вегетативные, генеративные и вегетативно-генеративные. Кроме того, в морфогенезе мужских сережек выделено девять этапов органогенеза репродуктивных структур: ЧС<sub>1</sub>, ЧС<sub>2</sub>, ЧС<sub>3</sub>, ЧС<sub>4</sub>, ЧС<sub>5</sub>, ЧС<sub>6</sub>, ЧС<sub>7</sub>, ЧС<sub>8</sub>, ЧС<sub>9</sub>.

*Ключевые слова:* протерандрические особи, протерогинические особи, морфогенез, репродуктивные органы, этапы органогенеза, апекс, *Juglans regia*

Matsiuk O. B. N.N. Barna

Volodimir Hnatiuk Ternopil National pedagogical university, Ukraine

#### MORPHOGENESIS OF MALE REPRODUCTIVE ORGANS PROTANDROUS AND PROTOGENUS INDIVIDUALS *JUGLANS REGIA* (L.) IN CONDITISIONS OF WESTERN PODILLIA (TERNOPIL REGION)

It had been investigated morphogenesis generative organs protandrous and protogenus individuals *Juglans regia* (L.) in conditisions of Western Podillia (Ternopil region). It is established that, in *Juglans regia* are forming different types of buds: on placement - apikal and axillar, on purpose - vegetative, generative, vegetative-generative. Except for that, morphogenesis of male catkin selects nine stages of organogenesis reproductive structures: MC<sub>1</sub>, MC<sub>2</sub>, MC<sub>3</sub>, MC<sub>4</sub>, MC<sub>5</sub>, MC<sub>6</sub>, MC<sub>7</sub>, MC<sub>8</sub>, MC<sub>9</sub>.

Key words: protandrous individual,s protogenus individual, morphogenesis, reproductive organs, apex, *Juglans regia* (L.)

Рекомендує до друку

Надійшла 21.10.2010

Н.М. Дробик