

БОТАНІКА

УДК: 581.462+582.623.2

М. М. БАРНА, Л. С. БАРНА, Н. А. КАРПЛЮК

Тернопільський національний педагогічний університет імені Володимира Гнатюка
вул. Максима Кривоноса, 2, Тернопіль, 46027

МОРФОГЕНЕЗ ГЕНЕРАТИВНИХ ОРГАНІВ РАННЬОЇ (*VAR. PRAECOX* CZERN.) І ПІЗНЬОЇ (*VAR. TARDIFLORA* CZERN.) ФОРМ ДУБА ЗВИЧАЙНОГО (*QUERCUS ROBUR* L.)

Охарактеризовано закономірності морфогенезу генеративних органів ранньої (*var. praecox* Czern.) і пізньої (*var. tardiflora* Czern.) форм дуба звичайного (*Quercus robur* L.) в умовах Західного Поділля (Тернопільська область). Встановлено, що морфогенез генеративних органів у дуба звичайного, як це спостерігається і в інших деревних рослин, зумовлений діяльністю апікальних меристем і процесами їх сексуалізації [1-5, 8, 9, 27-30, 32, 35]. Різним аспектам цього процесу присвячено низку публікацій [6, 10-22, 36, 38]. У багатьох однодомних полікарпічних рослин (види родів *Betula* L., *Juglans* L., *Alnus* Mill., *Corylus* L., *Quercus* L., *Acer* L. та ін.) закладання жіночої генеративної сфери, порівняно з чоловічою, відбувається значно пізніше [8, 9, 24, 25].

Дуб звичайний (*Quercus robur* L.), який належить до родини Букові (*Fagaceae* Dumort), — однодомна рослина, для якої характерна наявність стабільно закріплених статевих ознак (Swanson, 1963, цит. за: [31]). Наші трирічні дослідження морфогенезу вегетативних і генеративних органів у дослідженого виду показали, що формування чоловічої генеративної сфери порівняно з жіночою відбувається значно раніше. Причому встановлено, що розвиток генеративних органів у дуба звичайного відбувається водночас із ростом однорічних пагонів і триває протягом декількох тижнів у весняно-літній вегетаційний період і завершується залежно від кліматичних умов наприкінці травня — на початку червня. Водночас нами встановлено, що морфогенез генеративних бруньок у ранньої (*var. praecox* Czern.) і пізньої (*var. tardiflora* Czern.) форм дуба звичайного (*Quercus robur* L.) в умовах Західного Поділля протікає не одночасно. Формування чоловічої і жіночої генеративних сфер у ранньої форми дуба звичайного протікає майже на два-три тижні (16—20) днів скоріше порівняно з такими ж процесами у пізньої форми. Тому, на наш погляд, доцільно зупинитися на характеристиці чоловічої і жіночої генеративних сфер у ранньої та пізньої форм дуба звичайного в умовах Західного Поділля.

Ключові слова: Західне Поділля, *Quercus robur* L., рання форма (*var. praecox* Czern.), пізня форма (*var. tardiflora* Czern.), морфогенез генеративних органів, чоловіча генеративна сфера, жіноча генеративна сфера, апікальна меристема

Матеріал і методи досліджень

Дослідження морфогенезу генеративних органів здійснювали упродовж 2014—2016 рр. на однодомних особинах ранньої (*var. praecox* Czern.) і пізньої (*var. tardiflora* Czern.) форм дуба звичайного (*Quercus robur* L.) в умовах Західного Поділля (Тернопільська обл.). 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 Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка [4].

Вибір зазначених об'єктів досліджень зумовлений такими мотивами. По-перше, до останнього часу репродуктивна біологія Квіткових рослин найменше досліджена в лісових деревних рослин. Навіть у фундаментальних працях монографічного характеру [33-35, 37; 38] ці питання для більшості деревних рослин, у тому числі і для видів родини *Fagaceae*, майже не з'ясовані. 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. По-друге, на видах роду *Quercus* L. була доведена можливість успішного застосування методів селекції та гібридизації щодо лісових деревних рослин [27-30]. Доцільно зазначити, що сьогодні гібриди і сорти, виведені професором С. С. Пятницьким [1960] зростають на території Весело-Боковеньківської селекційно-дендрологічної станції УкрНДЛГА імені Г. М. Висоцького (Харків) у Долинському районі Кропивницької області [33].



Рис. 1. Рання форма дуба звичайний (*Quercus robur* L., var. *praecox* Czer.) в дендрарію Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка.

Дослідження для вирішення поставленої проблеми проводили в природних та лабораторних умовах науково-дослідної лабораторії цитоембріології Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Матеріалом для дослідження були вегетативні, генеративні та вегетативно-генеративні пагони, бруньки, суцвіття і квітки чоловічих і жіночих особин. Матеріал був зібраний протягом 2014–2016 рр. в насадженнях зростання обох форм дуба звичайного.

Для проведення спостережень за динамікою росту пагонів, розвитком бруньок нами було відібрано по 2-3 особини кожної форми дуба звичайного. Морфологію різних статевих типів квіток і суцвіть проводили за загальноприйнятою методикою [32].

Для вивчення морфогенезу генеративних структур дослідний матеріал відбирали в середній частині крони дерева в літній, осінньо-зимовий і весняний періоди роздільно за формами, статтю рослин та фазами розвитку. В кожній пробі брали по 10-15 бруньок. Водночас із взяттям проб бруньок вивчали характер їх розподілу по довжині пагона та встановлювали типи пагонів, з яких брали бруньки для дослідження.

Залежно від етапу розвитку генеративних органів спочатку фіксували цілі молоді сережки, пізніше — окремі квітки, приймочки або зав'язі, ще пізніше — відпрепаровані насінні зачатки з насінинами на ранніх етапах їх розвитку та окремо сформоване насіння.

Зібраний матеріал фіксували в сумішнях FAA (10:7:7), Карнуа (6:3:1) і (3:1), Навашина (10:4:1). Зрізи фарбували залізним гематоксилином за Гайденгайном, реакцією ШПФФ, застосовували реакцію Фельгена та різні барвники (ліхтгрюн, еозин). Преперати виготовляли за загальноприйнятою в цитоембріології методикою [31, 32].

У морфометричних дослідженнях лінійні розміри (довжину) бруньок і сережок вимірювали за допомогою штангенциркуля за загальновизначеними методами. Залежно від мети дослідження, для одного відібраного зразка проводили від 10 до 50 вимірів кожного параметру досліджуваної форми. Кількісні показники, отримані під час проведення морфометричних досліджень, обробляли варіаційно-статистичним методом із визначенням середньої арифметичної величини (M) та похибки середньоквадратичного відхилення (m) на персональному комп'ютері «Pentium II-450». Різниця показників вважалася статистично достовірною, починаючи із значень $P < 0,05$ за Стьюдентом. Якщо рівень значущості знаходився в межах $0,10 > P > 0,05$, то вважали, що існує тенденція до прояву того чи іншого процесу.

У кореляційному аналізі обчислювали коефіцієнт кореляції (r_{xy}) і визначали показник достовірності коефіцієнта кореляції за t -критерієм Стьюдента. Якщо отримували $P < 0,05$, то вважали, що коефіцієнт кореляції вказує на достовірний корелятивний зв'язок між досліджуваними біопараметрами. Репрезентативність вибірки за морфометричних досліджень забезпечували шляхом рандомізації: випадковим, повторним, механічним відбором варіант з генеральної сукупності. Необхідний об'єм вибірки визначали за В. А. Кокуніним [1984] та за даними таблиць Н.Л. Плохинського [1978] в умовах значення коефіцієнта точності $k=0,2-0,4$, нормованого відхилення $t=2,0$ і рівня достовірності $P=0,95$.

Дослідження на постійних мікропрепаратах, а також прижиттєві спостереження за будовою окремих елементів квіток та суцвіть проводили в основному візуально за допомогою мікроскопа МБИ-3. Найтиповіші ознаки, або аномалії в розвитку тих чи інших органів чи їх структур, що були виявлені в процесі візуального спостереження, замальовували за допомогою рисувального апарата РА-4 та фотографували за допомогою мікрофотонакладки МФН-1. Макрооб'єкти (пагони з вегетативними та генеративними бруньками, сережки, квітки, або окремі їх елементи) фотографували за допомогою фотоапарата «Зеніт-10» та за допомогою мікро- і макрофотонакладки МФН-2.

За період проведення експериментальних досліджень було проаналізовано понад 2850 квіток, виготовлено 280 тимчасових та постійних мікропрепаратів, 35 рисунків 31 мікро- та макрофотографій.

Результати досліджень та їх обговорення

Відомо ряд праць, присвячених різним питанням репродуктивної біології та ембріології видів роду *Quercus* L. [1, 27]. Водночас залишаються не до кінця вивченими динаміка росту і розвитку пагонів, закономірності морфогенезу генеративних органів, структурні та функціональні особливості етапів органогенезу квіток і суцвіть різних статевих типів, процеси спорогенезу і гаметогенезу, запилення, запліднення, ембріогенезу та ендоспермогенезу, формування насіння і плодів у видів роду *Quercus* L. Все це говорить про необхідність та доцільність подальшого дослідження різних аспектів репродуктивного процесу видів роду *Quercus* L., починаючи з дослідження формування материнського пагона, морфогенезу генеративних органів і етапів органогенезу. Особливо актуальними вони є для з'ясування

репродуктивної біології у зв'язку з наявністю у дуба звичайного (*Quercus robur* L.) двох форм: ранньої (*var. praecox* Czern.) і пізньої (*var. tardiflora* Czern.).

Виходячи з цього, метою проведеного нами дослідження було встановлення структури материнського пагона, з'ясування особливостей морфогенезу чоловічих і жіночих генеративних органів і етапів органогенезу репродуктивних структур у ранньої (*var. praecox* Czern.) і пізньої (*var. tardiflora* Czern.) форм дуба звичайного (*Quercus robur* L.).

Материнський пагін дуба звичайного (*Quercus robur* L.) складається з циліндричного стебла, листків, спірально розміщених на стеблі і бруньок, що розвиваються на верхівці пагона — апікальних бруньок та в пазухах листків — аксильних бруньок. Протягом онтогенезу рослин формуються різні типи бруньок, які можуть виконувати вегетативні та генеративні функції. Проведені нами дослідження [5] та аналіз літературних даних [27-30] дозволяє дійти висновку, що бруньки у дослідженого виду в структурному відношенні подібні. Апікальні меристеми верхівкових і аксильних бруньок, з яких пізніше утворюються зачатки вегетативних і генеративних органів, дуже подібні за цитологічними і гістологічними особливостями та органогенною діяльністю (рис. 2).



Рис. 2. Термінальна брунька *Quercus robur* L. в період закладання: А – мікрофотографія (х 56). Б – рисунок: а — термінальний апекс; б — латеральні апекси (х 56)

Кожна брунька зверху вкрита 6-8 катафілами — видозміненими листками, що виконують захисну функцію. Під катафілами розміщені листові зачатки, що охоплюють термінальний конус наростання, на верхівці якого міститься група клітин, які утворюють меристематичний апекс. У пазухах зачатків листків формується декілька латеральних конусів наростання.

В кінці квітня — на початку травня в термінальній бруньці материнського пагона внаслідок діяльності конуса наростання формуються зачатки нового пагона наступної вегетації — ініціали стебла та примордіальні листки, в пазухах яких закладаються латеральні апекси. З настанням середньодобових температур $+10$ — $+15^{\circ}\text{C}$ і вище відбувається інтенсивний поділ клітин конуса наростання термінальної бруньки, яка згодом поступово починає розкриватися. Варто відзначити, що середньодобові температурні градієнти, за яких починається активна мітотична діяльність в термінальних апексах, не однакові для досліджених форм. Так, у ранньої форми відмічався поділ меристематичних клітин апексів навіть за середньодобової температури $+8$ — $+10^{\circ}\text{C}$, тоді як у пізньої форми ці процеси починаються лише за температури $+15^{\circ}\text{C}$ і вище. Це зумовлено біолого-екологічними особливостями обох форм дуба звичайного. Така закономірність у цих форм простежується майже на всіх етапах формування генеративних структур.

Після виходу зачатка пагона з-під покриву материнської бруньки (кінець квітня — початок травня) завершується внутрішньобруньковий ріст пагона і настає позабруньковий його ріст, у процесі якого відбувається подальше формування елементів пагона — стебла, листків та бруньок. У пазухах листків поступово стають помітні аксильні бруньки, які закладаються акропетально, тобто знизу вгору, що призводить до неодночасного формування генеративних структур у межах одного пагона. Тому цілком закономірно, що на ранніх етапах розвитку

бруньки в базальній частині пагона мають значно більші розміри, ніж в апікальній його частині. Однак, з ростом пагона в довжину, розташовані біля його основи бруньки, відстають в рості від бруньок, розташованих у середній його частині, а бруньки, що знаходяться в апікальній частині пагона, до моменту завершення річного приросту мають найбільші розміри. Відмічена закономірність чітко виражена у обох форм дуба звичайного. Поздовжній ріст пагонів у досліджених форм короткий у часі так, що найінтенсивніший їх ріст відбувається ранньою весною, як це спостерігається у багатьох однодомних особин видів родів *Acer*, *Corylus* та ін. і триває протягом кількох тижнів. Оскільки закладання генеративних бруньок відбувається водночас з ростом пагонів, то процес закладання генеративних органів також триває протягом кількох тижнів. Закладання нових бруньок припиняється з припиненням верхівкового росту пагонів і закладанням на їх верхівці нових апікальних бруньок, які вказують на те, що ріст пагона в довжину завершився і вони виконують фотосинтетичні функції.

Аксилярні бруньки, що містять зачатки вегетативних і генеративних пагонів, у морфоструктурному відношенні мають подібну будову. Аналогічну картину спостерігав С. С. Пятницький [33], який зазначає, що у *Quercus robur* усі пазушні бруньки розглядаються як вегетативні до тих пір, поки зачатки чоловічих і жіночих квіток не стають морфологічно відмінними.

Однак, не всі аксилярні бруньки стають вегетативними. На певних етапах розвитку вегетативні апекси переходять у генеративний стан, що супроводжується загальним збільшенням конуса наростання та появою в його базальній частині меристематичних горбочків — зачатків брактей. У пазухах останніх закладаються зачатки жіночих, а на чоловічих — зачатки чоловічих квіток. До початку їх диференціації бруньки жіночих і чоловічих особин у досліджених форм можна розглядати як сексуально однотипні. З появою примордіїв гінецея і андроцея бруньки набувають морфологічних ознак, що свідчать про їх належність до певного статевого типу. Закладання генеративних бруньок по довжині пагона відбувається послідовно. Спочатку вони закладаються в базальній частині пагона, які здебільшого стають чоловічими, відтак — в середній і, нарешті, — в апікальній частині пагона, при розпусканні яких закладаються 2-3 (рідше 3-5) жіночі квітки.

За характером розміщення на стеблі нами виділені такі типи бруньок: термінальні, які утворюються на верхівці пагона і є зачатком нового пагона, за функціональним значенням — це вегетативні бруньки; латеральні, які розміщуються по боках осі стебла. Латеральні бруньки за походженням — це аксилярні, які утворюються екзогенно в пазухах листків з первинної апікальної меристеми — конуса наростання.

Залежно від довжини, у ранньої і пізньої форм дуба звичайного формуються два типи пагонів: ауксипласти і брахіласти. Аксилярні бруньки за функціональним значенням нами розділені на такі типи:

1. Вегетативні, які містять зачатки пагона і виконують лише вегетативні функції.
2. Вегетативно-генеративні жіночі, що містять зачатки жіночих квіток і виконують вегетативні функції та функцію формування жіночої генеративної сфери.
3. Генеративні чоловічі, які мають зачатки чоловічих суцвіть і виконують функцію формування лише чоловічої генеративної сфери.

Структурні особливості закладання генеративних органів

Перехід апікальних меристем аксилярних бруньок ранньої і пізньої форм дуба звичайного у генеративний стан характеризується певними морфологічними змінами, яким передують поступові зміни біохімічних, фізіологічних і гістохімічних процесів [1, 5]. Морфологічні зміни приводять до збільшення конуса наростання генеративних бруньок внаслідок активних мітотичних поділів клітин його меристеми.

Значне збільшення конуса наростання генеративних бруньок супроводжуються появою в його базальній частині меристематичних горбочків — зачатків брактей, клітини яких інтенсивно діляться, що приводить до збільшення їх лінійних розмірів (рис. 3). З появою брактей можна говорити про початок закладання генеративних органів, який у ранньої форми

дуба звичайного припадає на кінець травня, а в пізньої форми цього ж виду — на початок червня. Необхідно зауважити, що початок закладання генеративних органів у обох форм дуба звичайного залежно від зміни температурного режиму в однієї і цієї ж форми може починатися раніше або закінчуватися пізніше на 15-20 діб (рис. 2).

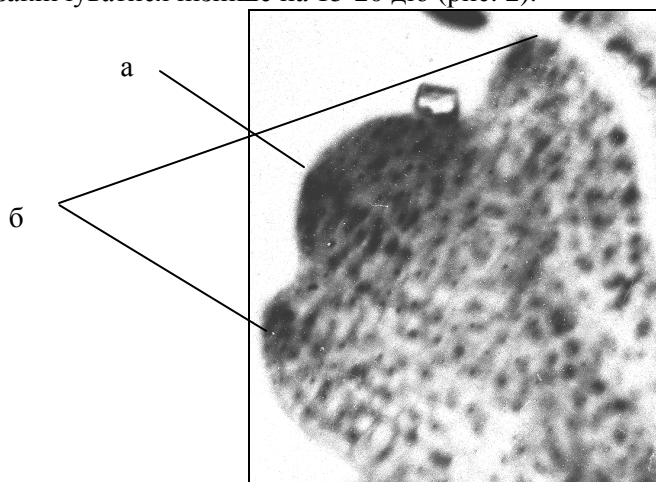


Рис. 3. Зачаток квітки дуба звичайного: а – зачаток андроцея чи гінецея; б – зачатки брактів

До початку диференціації апікальних меристем квіткових зачатків бруньки ранньої і пізньої форм дуба звичайного можна розглядати як однотипні (рис. 2, 3).

Лише через деякий час після закладання зачатків жіночих і чоловічих квіток відбувається їх диференціація, в процесі якої закладаються примордії андроцея та гінецея. Починаючи з цього етапу розвитку, генеративні органи набувають структурних ознак, що свідчать про їх належність до певного статевого типу (рис. 4, 5).

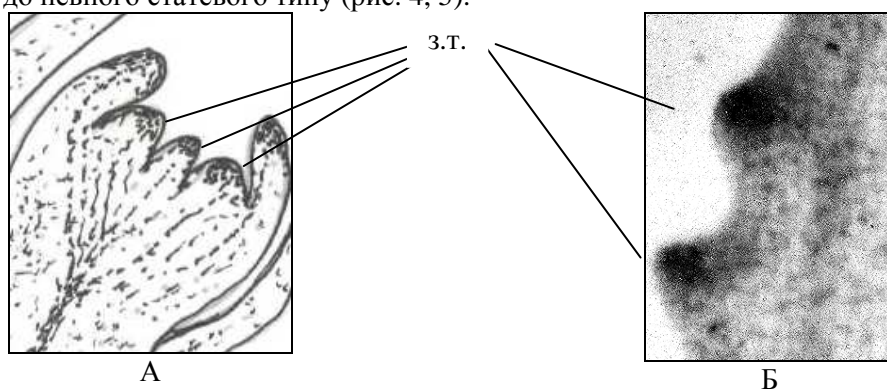


Рис. 4. Зачатки тичинкової квітки: А – рисунок (х 20). Б – мікрофотографія (х 120): з. т. – зачатки тичинок.

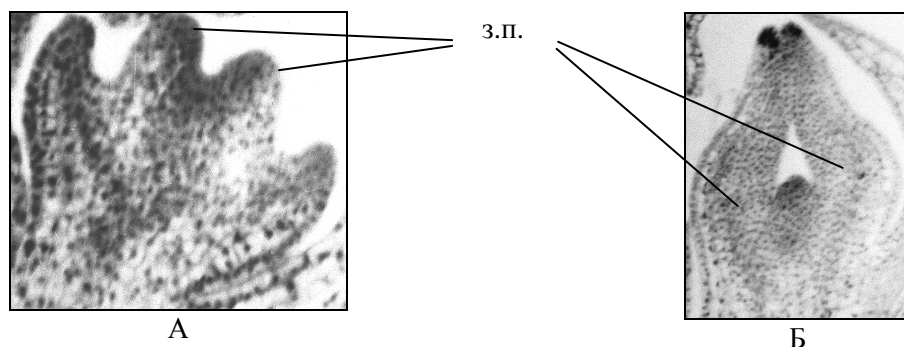


Рис. 5. Зачатки маточкової квітки: А – мікрофотографія (х 20). Б – мікрофотографія (х 120): з. п. – зачатки плодолистків.

Внаслідок подальшої органогенної діяльності апексів чоловічих і жіночих репродуктивних структур формуються тичинкові та маточкові квітки, які з настанням позитивних температурних режимів вступають у фазу цвітіння та плодоношення (рис. 6, 7).

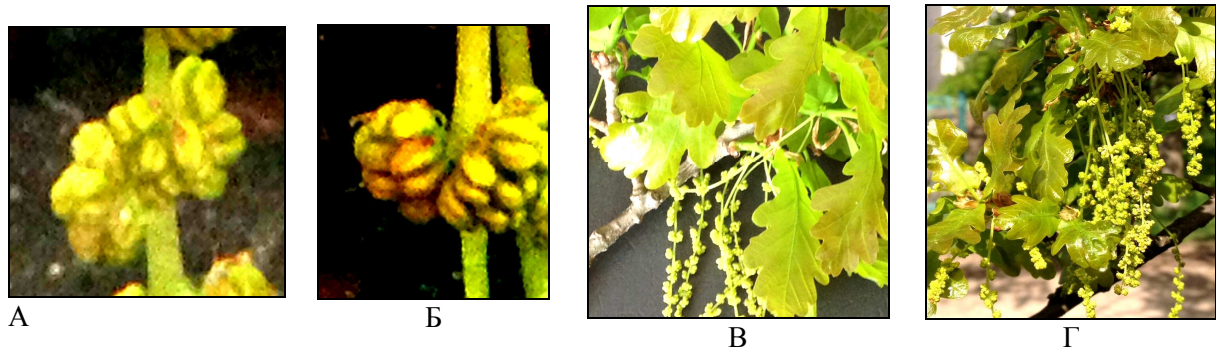


Рис. 6. Тичинкові квітки ранньої (А) і пізньої (Б) та тичинкові сережки ранньої (В) і пізньої (Г) форм дуба звичайного в період цвітіння. 12.05.2016 р.

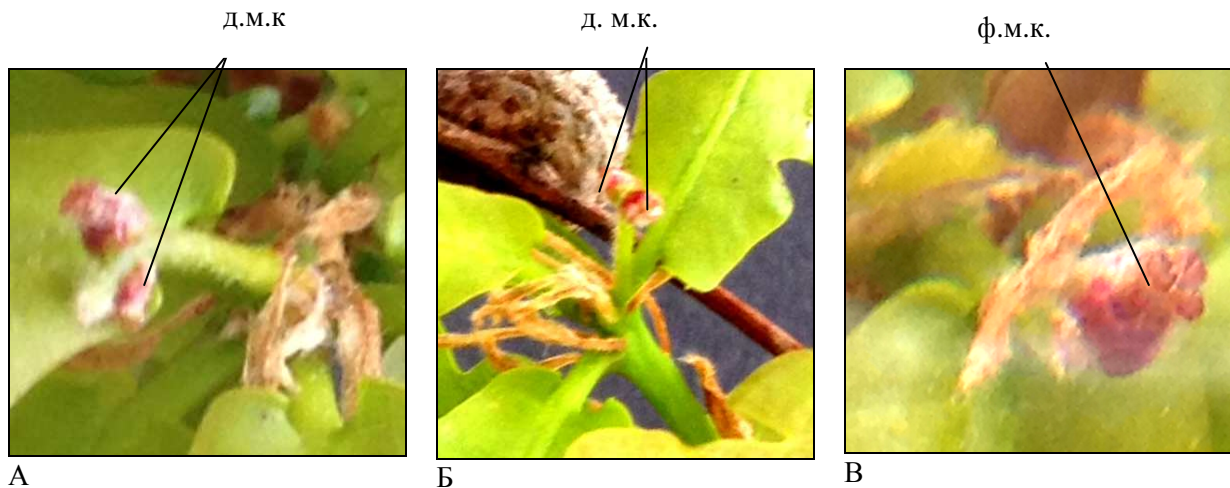


Рис. 7. Маточкові квітки ранньої (А) і пізньої (Б) та формування маточкової квітки ранньої (А) форм дуба звичайного в період цвітіння: д.м.к. – дві маточкові квітки; ф.м.к. – формування маточкової квітки. 20.05.2016 р.

Наші багаторічні дослідження з морфогенезу генеративних органів у видів родів *Populus*, *Acer*, *Juglans*, *Quercus* та ін. показали, що відмічені нами закономірності генетично закріплені, оскільки у дводомних видів чоловічих і жіночих особин одного і того самого виду та роздільностатевих квіток однодомних видів послідовність закладання елементів андроцея і гінецея кожного року відбувається однотипно. Окрім того, нами встановлено, що послідовність ранніх етапів органогенезу елементів андроцея в чоловічих і елементів гінецея в жіночих квітках дводомних видів та формування елементів андроцея і гінецея в жіночих квітках однодомних видів в морфологічному плані майже не відрізняються, незважаючи на те, що процеси органогенезу чоловічих і жіночих репродуктивних структур протікають у різних видів і в різні терміни.

Так, згідно з даними [31], апікальна зона та серцевина меристематичного купола є центрами мобілізації, звідки фізіологічно активні метаболіти та асиміляти надходять до периферійної зони, зони ініціального кільця, забезпечуючи тут відповідну активність меристематичних клітин. Окрім того, відомо, що в апікальній меристемі бруньок і коренів міститься група клітин так званого «центру спокою», що перебуває звичайно в інактивному стані [2; 31; 32]. Синтез ДНК у них блокований, поділ клітин відбувається рідко або зовсім відсутній. Гістохімічні аналізи із застосуванням методів мікроспектрофотометрування

показали, що вже через 48 годин після декапітації в клітинах починаються процеси синтезу ДНК. Вміст ДНК подвоюється, виникають фігури мітозів. Фракції мітозів з великим вмістом аргініну значно зменшуються із заміною більшої їх частини на фракції, багаті на лізин. Такі зміни встановлені в апікальній меристемі не лише в рослин, що характеризуються пониженим виявом центру спокою, але і в рослин з активнішим його виявом [2].

Отже, проведені нами дослідження та наведені літературні дані свідчать про те, що апікальна і латеральна зони меристематичного купола бруньок є важливими органогенними і мобілізаційними центрами, що відповідають за хід формотвірних та метаболічних процесів на різних етапах органогенезу генеративних структур чоловічих і жіночих квіток.

Водночас аналіз одержаних результатів та літературних даних свідчить, що процес закладання бруньок у ранньої та пізньої форм дуба звичайного зумовлений активністю термінальних та латеральних апексів, унаслідок органогенної діяльності яких формуються вегетативні та генеративні структури. На ранніх етапах органогенезу всі бруньки мають однакову будову. Відмінність вегетативних бруньок від генеративних спостерігається тоді, коли в базальній частині конуса наростання з ділянок периферійної меристеми починають формуватися зачатки брактей. Належність бруньок до певного статевого типу визначає поява примордіїв тичинок і плодолистків, до їх появи всі бруньки можна вважати сексуально однотипними. Ранні етапи морфогенезу генеративних структур зумовлені комплексом біогенних факторів, що діють у латеральних апексах.

Органогенез тичинкових і маточкових квіток ранньої та пізньої форм дуба звичайного

Чоловічі квітки ранньої і пізньої форм дуба звичайного зібрані в суцвіття типу сережка (*amentum*), яка є різновидністю колоса і відрізняється від нього тим, що несе лише одностатеві квітки і після запилення або дозрівання плодів опадає разом з віссю суцвіття. Виходячи з уявлення про те, що в процесі онтогенезу спостерігається послідовність змін структури різних статевих типів квіток органогенез чоловічого суцвіття та жіночих квіток нами розділені на певні етапи. В основу прийнятої класифікації етапів органогенезу різних типів квіток були покладені етапи розвитку вегетативних і генеративних структур, описані для видів родини *Salicaceae* Mirb.[6, 15, 21]. У виділенні етапів органогенезу ми виходили з того, що поступові зміни в біохімічних та фізіологічних процесах, періодично призводять до морфологічних змін органів, які формуються меристемою і в онтогенезі суцвіття вичленовують межі основних етапів його органогенезу [31].

Унаслідок проведених досліджень встановлено, що морфогенез генеративних органів у ранньої і пізньої форм дуба звичайного зумовлений діяльністю апікальних меристем у формуванні жіночої генеративної системи та латеральних меристем у процесі формування чоловічої генеративної системи і значною мірою залежить від екологічних факторів. Ранні етапи морфогенезу генеративних структур зумовлені комплексом біогенних факторів, що діють в апікальних і латеральних апексах.

Водночас нами охарактеризований весь процес органогенезу, який услід за [31] розділений на окремі етапи, у виділенні яких виходили з того, що поступові зміни в біохімічних і фізіологічних процесах періодично приводять до морфологічних змін в онтогенезі квіток чи суцвіт'я і вичленовують межі його основних етапів [5].

В розвитку чоловічої генеративної сфери, тобто в розвитку суцвіття типу сережка (лат. *améntum*) встановлено дев'ять етапів органогенезу, які морфологічно і функціонально відрізняються один від одного. Причому переходу з одного морфологічного стану в інший передують глибокі біохімічні та фізіологічні процеси, які чітко виявляються при цитологічному та гістологічному дослідженню чоловічих репродуктивних структур [2].

В циклі розвитку чоловічої сережки виділені такі етапи органогенезу:

ЧС₁ — закладання вегетативного апекса.

ЧС₂ — формування генеративної бруньки чоловічого типу.

ЧС₃ — закладання брактей.

ЧС₄ — закладання примордіїв чоловічих квіток.

ЧС₅ — закладання примордіїв тичинок.

ЧС₆ — закладання мікроспорангіїв.

ЧС₇ — формування мікроспор.

ЧС₈ — формування мікрогаметофіта.

ЧС₉ — утворення мікрогамет.

Отже, протягом формування дев'яти етапів органогенезу чоловічої генеративної сфери відбуваються складні біохімічні та фізіологічні процеси, що приводять до морфологічної зміни одного етапу на інший. Так, якщо на етапі ЧС₁ відбувається закладання вегетативного апекса, то на етапі ЧС₅ можна спостерігати закладання примордіїв тичинок, а на етапі ЧС₈ відбувається формування мікрогаметофіта.

В циклі розвитку жіночої квітки виділено 12 етапів органогенезу [2]:

ЖК₁ — закладання вегетативного апекса.

ЖК₂ — формування генеративної бруньки жіночого типу.

ЖК₃ — закладання брактей.

ЖК₄ — закладання примордіїв жіночих квіток.

ЖК₅ — закладання примордіїв плодолистиків.

ЖК₆ — закладання насінних зачатків.

ЖК₇ — закладання археспорія.

ЖК₈ — формування макроспор.

ЖК₉ — формування макрогаметофіта.

ЖК₁₀ — запилення і запліднення.

ЖК₁₁ — розвиток зародка і ендосперму.

ЖК₁₂ — утворення насіння і плодів.

Протягом формування дванадцяти етапів в циклі органогенезу жіночої генеративної сфери відбуваються складні біохімічні та фізіологічні процеси, що приводять до істотних морфологічних змін одного етапу на інший. Так, якщо на етапі ЖК₁ відбувається закладання вегетативного апекса, то на етапі ЖК₅ — закладання примордіїв плодолистиків, на етапі ЖК₉ відбувається формування макрогаметофіта, а на етапі ЖК₁₀ — процес запилення і запліднення, на етапі ЖК₁₁ відбувається розвиток зародка і ендосперму, а на етапі ЖК₁₂ — утворення насіння і плодів. На відміну від чоловічої генеративної сфери, в розвитку жіночих репродуктивних структур виділено 12 етапів органогенезу, що зумовлено появою нових етапів ЖК₁₀, ЖК₁₁, ЖК₁₂, які є наслідком взаємодії чоловічих і жіночих гамет на етапі ЖК₁₀.

Етапи ЧС₁–ЧС₃ і етапи ЖК₁–ЖК₃ приводять до формування вегетативних; ЧС₄–ЧС₅ і ЖК₄–ЖК₅ — генеративних, ЧС₆–ЧС₉ і ЖК₆–ЖК₉ — гаметогенних структур [2].

Висновки

Результати 3-річних (2014–2016 рр.) досліджень формування материнського пагона, морфогенезу генеративних органів та етапів органогенезу різних статевих типів квіток і чоловічого суцвіття з використанням порівняльно-ембріологічного, морфометричного, цитологічного і гістологічного методів дослідження дозволили уточнити і по-новому висвітлити ряд закономірностей морфогенезу генеративних органів ранньої (*var. praecox* Czern.) і пізньої (*var. tardiflora* Czern.) форм дуба звичайного (*Quercus robur* L.) в умовах Західного Поділля.

Підтверджено, що морфогенез генеративних органів ранньої і пізньої форм дуба звичайного зумовлений діяльністю апікальних меристем і процесами їх сексуалізації. Закладання жіночої генеративної сфери у обох форм, порівняно з чоловічою, відбувається значно пізніше і коливається від двох до кількох тижнів. Ранні етапи морфогенезу вегетативних і генеративних структур не відрізняються між собою. Відмінність виявляється в період закладання примордіїв тичинок і маточок. До появи їх примордіїв розвиток усіх аксиларних бруньок відбувається подібно.

Водночас встановлено, що процеси морфогенезу чоловічих і жіночих генеративних органів ранньої (*var. praecox* Czern.) форми порівняно з пізньою (*var. tardiflora* Czern.) формою

дуба звичайного (*Quercus robur* L.) в умовах Західного Поділля протікають щорічно на 16–20 днів раніше. Причому ці процеси у обох форм дуба звичайного генетично обумовлені і виявляються незалежно від настання плюсових температурних режимів у роки спостереження.

Дослідження органогенезу чоловічих і жіночих репродуктивних структур дозволили виділити в розвитку чоловічих репродуктивних структур 9 етапів органогенезу, які морфологічно та функціонально відрізняються один від одного. Причому переходу з одного морфологічного стану в інший передують глибокі біохімічні та фізіологічні процеси, які чітко спостерігаються при цитологічних і гістологічних дослідженнях чоловічих і жіночих репродуктивних структур.

В циклі розвитку чоловічої сережки ранньої і пізньої форм дуба звичайного виділено 9 етапів органогенезу (ЧС₁, ЧС₂, ЧС₃, ЧС₄, ЧС₅, ЧС₆, ЧС₇, ЧС₈, ЧС₉), а в розвитку жіночих квіток — 12 етапів органогенезу репродуктивних структур (ЖК₁, ЖК₂, ЖК₃, ЖК₄, ЖК₅, ЖК₆, ЖК₇, ЖК₈, ЖК₉, ЖК₁₀, ЖК₁₁, ЖК₁₂).

Етапи органогенезу чоловічих репродуктивних структур ЧС₁–ЧС₃ і етапи органогенезу жіночих репродуктивних структур ЖК₁–ЖК₃ приводять до формування вегетативних; ЧС₄–ЧС₅ і ЖК₄–ЖК₅ — генеративних; ЧС₆–ЧС₉ і ЖК₆–ЖК₉ — гаметогенних структур.

1. Барна М. М. Про репродуктивну фазу розвитку клонів дуба звичайного і скельного / М. М. Барна // Досягнення ботан. науки на Україні 1971—1973 рр. — К.: Наук. думка, 1976. — С. 137—138.
2. Барна М. М. Репродуктивна біологія видів і гібридів родини Вербових (*Salicaceae* Mirb.): дис. на здобуття наук. ступеня. доктора біол. наук: 03.00.05 / Микола Миколайович Барна. — Тернопіль, 2001. — 368 с.
3. Барна М. М. Репродуктивна біологія видів і гібридів родини Вербових (*Salicaceae* Mirb.): автореф. дис. на здобуття наук. ступеня доктора біол. наук: спец. 03.00.05 «Ботаніка» / М. М. Барна. — К., 2002. — 40 с.
4. Барна М. М. Дендрарій Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка та його використання у процесі підготовки фахівців з біології та ландшафтного дизайну / М. М. Барна, Л. С. Барна // Наук. запис. Терноп. нац. пед. ун-ту ім. Володимира Гнатюка. Сер. Біол. — 2014 — № 4 (61). — С. 5—27.
5. Барна М. М. Органогенез чоловічих і жіночих репродуктивних структур ранньої (*var. praecox* Czern.) і пізньої (*var. tardiflora* Czern.) форм дуба звичайного (*Quercus robur* L.) / М. М. Барна, Л. С. Барна, Н. А. Карплюк // Терноп. біол. читан. — Ternopil Bioscience — 2017, матеріали Всеукр. наук.-практ. конф. з міжнар. участю, присвяч. 20-річчю заснув. наук. фахов. видан. України «Наук. запис. Терноп. нац. пед. ун-ту ім. Володимира Гнатюка. Сер. Біол.». Ред. кол.: М. М. Барна (відп. ред.) та ін. — Тернопіль: ТОВ «Терно-граф», 2017. — С. 14—17.
6. Барна Н. Н. Морфогенез вегетативних і репродуктивних структур некоторых видов семейства ивовых / Н. Н. Барна // Вопросы охраны и рационал. использ. раст. и животн. мира Укр. Карпат: Сб. науч. тр. — Ужгород: МОИП, Ужгород. отд-ние., 1988. — С. 33—39.
7. Барна М. М. Ботаніка. Терміни. Поняття. Персоналії: навч. посіб. / М. М. Барна. — 4 вид. допов. і змін. — К.: ТЗОВ «Терно-граф», 2015. — 360 с.
8. Барна М. М. Проростання пилку та ріст пилкових трубок при міжвидовій гібридизації в роді *Juglans* / М. М. Барна, П. П. Бадалов // VI з'їзд Укр. ботан. т-ва: з'їзд, 1977 р.: тези доп. — К.: Наук. думка, 1977. — С. 140—141.
9. Барна М. М. Міжвидові схрещування в роді *Juglans* / М. М. Барна, П. П. Бадалов // Досяг. ботан. науки на Україні 1974—1975 рр. — К.: Наук. думка, 1977. — С. 105—106.
10. Барна Н. Н. Онтогенез і типи побегов видов семейства *Salicace* Mirb. / Н. Н. Барна, Н. Д. Шанайда // Онтогенез высших цветковых растений. Рекомендации. — Киев, 1989. — С. 11—12.
11. Барна М. М. Закладання бруньок та органогенез репродуктивних структур видів родини вербових / М. М. Барна // Охорона, вивч. і збагач. росл. світу: Респ. міжв. зб. наук. праць. — К.: Либідь, 1991. — Вип. 18. — С. 79—88.
12. Барна М. М. Органогенез репродуктивних структур видів роду *Populus* L. / М. М. Барна // IX з'їзд Укр. ботан. т-ва. Тези доп. — Дніпропетровськ, 1992. — С. 251.
13. Барна М. М. Деякі аспекти дослідження репродуктивної біології видів і гібридів вербових (*Salicaceae* Mirb.) / М. М. Барна // Наук. запис. Терноп. держ. пед. ун-ту. Сер. біол., хім., пед. — Тернопіль, 1994. — Вип. 1. — С. 7—11.
14. Барна М. М. Вивчення репродуктивної біології видів родини Вербових (*Salicace* Mirb.) / М. М. Барна // Наук. запис. Терноп. держ. пед. ун-ту. Сер. 4: Біологія. — 1997. — № 1(4). — С. 3—10.

15. Барна М. М. Особливості формування репродуктивних структур у деяких видів роду *Salix* L. / М. М. Барна, М. І. Адамів. // Наук. запис. Терноп. держ. пед. ун-ту. Сер. 4: Біологія. — 1997. — № 1(4). — С. 10—13.
16. Барна М. М. Біологія репродуктивної сфери видів родини вербових *Salicaceae* Mirb. / М. М. Барна // Матеріали Х з'їзду Укр. ботан. т-ва «Проблеми ботан. і мікоз. на порозі третього тисячоліття». — Київ–Полтава, 1997. — С. 113—114.
17. Барна М. М. Формування квіток та біологія цвітіння видів роду *Salix* L. / М. М. Барна, М. І. Адамів. // Наук. вісн. Ужгород. держ. ун-ту. Сер. Біол. — 1998. — № 5. — С. 7—9.
18. Барна М. М. Особливості формування чоловічих генеративних структур у видів роду *Salix* L. / М. М. Барна, М. І. Шанайда // Наук. запис. Терноп. держ. пед. ун-ту. Сер. 4: Біологія. — 1998. — № 3. — С. 3—7.
19. Барна М. М. Дослідження мікроспорогенезу видів родини *Salicaceae* Mirb. // Наук. вісн Чернівець. ун-ту. Сер. біол. — 1999. — Вип. 39. — С. 23 — 30.
20. Барна М. М. Сучасний стан дослідження репродуктивних структур видів родини *Salicaceae* Mirb. / М. М. Барна // Наук. вісн. Волин. держ. ун-ту ім. Лесі Українки. Біол. науки. — 1999. — № 4. — С. 112—115.
21. Барна М. М. Особливості формування репродуктивних структур у деяких видів роду *Salix* L. / М. М. Барна, М. І. Адамів. // Наук. запис. Терноп. держ. пед. ун-ту ім. Володимира Гнатюка. Сер.: Біол. — 1997. — № 1. — С. 10—13.
22. Барна М. М. Формування репродуктивних структур — основа цвітіння та плодоношення деревних порід / М. М. Барна., Н. Д. Шанайда, О. Є. Олійник // Тези доп. респ. наук.-практ. конф. «Система веден. лісов. гос-тва в гірських умовах Карпат». — Івано-Франківськ, 1990. — С. 154—155.
23. Барна М. М. Явище однодомності та біологія цвітіння у видів роду *Salix* L. / М. М. Барна, М. І. Шанайда // Наук. запис. Терноп. держ. пед. ун-ту. Сер. 4: Біологія. — 1999. — № 1 (4). — С. 3—10.
24. Барна М. М. Репродуктивна біологія видів і гібридів родини Вербових (*Salicaceae* Mirb.): дис. на здобуття наук. ступеня. доктора біол. наук: 03.00.05 / Микола Миколайович Барна. — Тернопіль, 2001. — 368 с.
25. Барна Н. Н. Органогенез репродуктивних структур видів рода ива (*Salix* L.) / Н. Н. Барна // Охрана, изуч. и обогащ. раст. мира: Респ. междуна. сб. науч. тр. — Киев: Изд-во при Киев. гос. ун-те изд. объедин. «Вища школа», 1988. — Вып. 15. — С. 53—60.
26. Барна Н. Н. Некоторые морфологические аспекты репродуктивной биологии видов семейства *Salicaceae* Mirb. / Н. Н. Барна // Материалы Междунар. симпози. «Лесн. генет., селекц. и физиол. древес. раст.». — М., 1989. — С. 124—125.
27. Булыгин Н. Е. Фенологические наблюдения над древесными растениями / Н. Е. Булыгин. — Л.: Наука, 1979. — 96 с.
28. Заячук В. Я. Дендрологія: [підруч. для студ. вищ. навч. закл.] / В. Я. Заячук. — Львів: Априорі, 2014. — 656 с.: іл.
29. Колесников А. И. Декоративная дендрология / А. И. Колесников. — 2-е изд., испр., доп. — М.: Лесн. пром-сть, 1974. — 704 с.: ил.
30. Кохановський В. М. Декоративна дендрологія: Навч. посіб. Частина I / В. М. Кохановський. — Суми: Сумс. нац. аграр. ун-т, 2013. —
31. Куперман Ф. М. Морфофизиология растений (Морфофизиологический анализ этапов органогенеза различных жизненных форм покрытосеменных растений). — 2-е изд., доп. — М.: Высш. школа, 1973. — 256 с.
32. Минина Е. Г. Определение пола у лесных древесных растений (сексуализация древесных) / Е. Г. Минина // Труды Ин-та леса АН СССР. — М.: Изд-во АН СССР, 1960. — Т. — 47. — С. 76—16.
33. Пятницкий С. С. Курс дендрологии: учеб. пособ. [для студ. высш. учеб. завед.] / С. С. Пятницкий. — Харьков: Изд-во Харьк. ун-та, 1960. — 422 с.
34. Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР / С. К. Черепанов. — Л.: Наука, 1981. — 508 с.
35. Щепотьев Ф. Л. Дендрология: Учеб. пособ. / Ф. Л. Щепотьев. — Киев: Вища школа, 1990. — 287 с.
36. Amann Gottfried. Bäume und Sträucher des Waldes / Gottfried Amann. — München: Neuman Verlag, 1965. — 232 S.: il.
37. Czerepanov S. K. Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR) / S. K. Czerepanov. — Cambridge: Univ. Press, 1995. — 516 p.
38. Roger Phillips Trees in Britain Europe and North America / Phillips Roger. — London: Macmillan, 1978. — 224 P.: il.

Н. Н. Барна, Л. С. Барна, Н. А. Карплюк

Тернопольский национальный педагогический университет имени Владимира Гнатюка

МОРФОГЕНЕЗ ГЕНЕРАТИВНЫХ ОРГАНОВ РАННЕЙ (VAR. *PRAECOX* CZERN.) И ПОЗДНЕЙ (VAR. *TARDIFLORA* CZERN.) ФОРМ ДУБА ОБЫКНОВЕННОГО (*QUERCUS ROBUR* L.)

В статье рассматривается вопрос формирования генеративных органов ранней (var. *praecox* Czern.) и поздней (var. *tardiflora* Czern.) форм дуба обыкновенного (*Quercus robur* L.) в условиях Западного Подолья. Результаты 3-летних (2014–2016 гг.) исследований формирования материнского побега, морфогенеза мужских и женских генеративных органов и этапов органогенеза разных половых типов цветков и мужского соцветия с использованием сравнительно-эмбриологического, морфометрического, цитологического и гистологического методов исследования позволили уточнить и по-новому осветить ряд закономерностей морфогенеза генеративных органов ранней (var. *praecox* Czern.) и поздней (var. *tardiflora* Czern.) форм дуба обыкновенного (*Quercus robur* L.) в условиях Западного Подолья.

Подтверждено, что морфогенез генеративных органов ранней и поздней форм дуба обыкновенного обусловлены деятельностью апикальных меристем и процессами их сексуализации. Заложение женской генеративной сферы в обеих форм, по сравнению с мужской, происходит значительно позже и колеблется от двух до трёх недель. Ранние этапы морфогенеза вегетативных и генеративных структур не отличаются между собой. Видимые морфологические отличия выявляются в период заложения примордиев тычинок и пестиков. До появления их примордиев развитие всех аксиллярных почек протекает почти сходно.

Установлено, что процессы морфогенеза мужских и женских генеративных органов ранней (var. *praecox* Czern.) формы по сравнению с поздней (var. *tardiflora* Czern.) формой дуба обыкновенного (*Quercus robur* L.) в условиях Западного Подолья протекает ежегодно на 16–20 дней раньше. При этом эти процессы у обеих форм дуба обыкновенного генетически обусловлены и проявляются независимо от наступления плюсовых температурных режимов в годы наблюдения.

Исследования органогенеза мужских и женских репродуктивных структур позволили выделить в развитии мужских репродуктивных структур 9 этапов органогенеза, которые морфологически и функционально отличаются друг от друга. При этом переходу с одного морфологического состояния в другое предшествуют глубокие биохимические и физиологические процессы, которые чётко видны при цитологическом и гистологическом исследовании мужских репродуктивных структур.

В цикле развития мужской серёжки ранней и поздней форм дуба обыкновенного выделено 9 этапов органогенеза (МС₁, МС₂, МС₃, МС₄, МС₅, МС₆, МС₇, МС₈, МС₉), а в развитии женских цветков — 12 этапов органогенеза репродуктивных структур (ЖЦ₁, ЖЦ₂, ЖЦ₃, ЖЦ₄, ЖЦ₅, ЖЦ₆, ЖЦ₇, ЖЦ₈, ЖЦ₉, ЖЦ₁₀, ЖЦ₁₁, ЖЦ₁₂).

Этапы органогенеза мужских репродуктивных структур МС₁–МС₃ и этапы органогенеза женских репродуктивных структур ЖЦ₁–ЖЦ₃ приводят к формированию вегетативных; МС₄–МС₅ и ЖЦ₄–ЖЦ₅ — генеративных; МС₆–МС₉ и ЖЦ₆–ЖЦ₉ — гаметогенных структур.

В отличие от мужской генеративной сферы, в развитии женских репродуктивных структур выделено 12 этапов органогенеза, что обусловлено появлением новых этапов ЖЦ₁₀, ЖЦ₁₁, ЖЦ₁₂, которые являются следствием взаимодействия мужских и женских гамет на этапе ЖЦ₁₀.

N. N. Barna, L. S. Barna, N. A. Karpliuk

Ternopil Volodymyr Hnatiuk National Pedagogical University, Ukraine

MORPHOGENESIS OF GENERATIVE ORGANS OF THE EARLY (VAR. *PRAECOX* CZERN.) AND LATER (VAR. *TARDIFLORA* CZERN.) FORMS OF EUROPEAN OAK (*QUERCUS ROBUR* L.)

The article deals with the formation of generative organs of early (var. *Praecox* Czern.) and late (var. *Tardiflora* Czern.) forms of pedunculate (European) oak (*Quercus robur* L.) in the conditions of Western Podillia. The results of 3-year (2014–2016) studies of the formation of the maternal shoot, the

morphogenesis of male and female generative organs and the stages of organogenesis of modes of sexuality of individual flowers, applying the shutter-embryological, morphometric, cytological and histological methods of investigation allowed us to highlight a number of regularities in the morphogenesis of the generative organs of the early (var. *Praecox* Czern.) and the later (var. *Tardiflora* Czern.) forms of European oak (*Quercus robur* L.) in the conditions of Western Podillia.

The research has demonstrated that the morphogenesis of the generative organs of early and late forms of oak trees is determined by the activity of the apical meristems and the processes of their sexualization. The formation of the female reproductive system in both forms, in comparison with the male, occurs much later and ranges from two to three weeks. The early stages of the morphogenesis of vegetative and generative structures do not differ. Visible morphological differences are revealed at the stage of flower primordium formation. Before that, the development of all axillary buds proceeds almost similarly.

The study shows that the processes of morphogenesis of the male and female generative organs of the early (var. *Praecox* Czern.) form in comparison with the later (var. *Tardiflora* Czern.) form of the oak (*Quercus robur* L.) in the region of Western Podillia start 16-20 days earlier. Moreover, these processes in both forms of European oak are genetically determined and take place irrespective of temperature regimes over the years of observation.

Studies of the organogenesis of male and female reproductive structures have made it possible to identify 9 stages of organogenesis in the development of male reproductive structures, which differ morphologically and functionally from each other. And the transition from one morphological state to another is preceded by complex biochemical and physiological processes that are visible in the cytological and histological study of male reproductive structures.

In the cycle of organogenesis of reproductive structures of male catkin of early and late forms of oak, 9 stages (MC1, MC2, MC3, MC4, MC5, MC6, MC7, MC8, MC9) were identified, and in the development of female flowers - 12 stages of organogenesis of reproductive structures (FF1, FF2, FF3, FF4, FF5, FF6, FF7, FF8, FF9, FF10, FF11, FF12).

Stages of organogenesis of male reproductive structures MC1-Mc3 and stages of organogenesis of female reproductive structures FF1- FF3 lead to the formation of vegetative; MC4-MC5 and FF4-FF5 - generative; MC6-MC9 and FF6-FF9 - gametogenic structures.

In contrast to the male generative system, in the development of female reproductive structures, 12 stages of organogenesis were identified, which is conditioned by the appearance of new stages of the FF10, FF11, FF12, which appear as result of the interaction of male and female gametes at the stage FF10.

Рекомендує до друку
В. В. Грubbінко

Надійшла 20.02.2017

УДК 582.998.1

В. І. БУНЯК, В. І. ГНЄЗДІЛОВА, О. С. НЕСПЛЯК, Л. Й. МАХОВСЬКА

ДВНЗ "Прикарпатський національний університет імені В. Стефаника"
вул. Галицька, 201, Івано-Франківськ, 76018

ДИНАМІКА ЗАРОСТАННЯ БОЛІТ ПЕРЕДКАРПАТТЯ

В статті подано результати десятирічного моніторингу флористично-функціональної структури сучасних боліт Прикарпаття. Авторами зроблено висновок, що негативні зміни пов'язані із впливом як зовнішніх кліматичних умов, так і внутрішніх фітоценотичних та антропогенних чинників.

Ключові слова: болотні угруповання, гігрофіти, лучні види, родина, вид