

М.І. ШАНАЙДА

Тернопільський державний педагогічний університет ім. В. Гнатюка
Україна, 46009 м. Тернопіль, вул. М. Кривоноса, 2ЦИТОЕМБРІОЛОГІЧНЕ ДОСЛІДЖЕННЯ *SALIX CINEREA* L. І
S. CAPREA L. У ЗВ'ЯЗКУ З ЯВИЩЕМ ПЕРЕВИЗНАЧЕННЯ СТАТІ

Наведено результати цитоембріологічного дослідження двох видів роду *Salix* L. (*S. caprea* L. і *S. cinerea* L.). Описано морфогенез їх генеративних органів у нормі та при зміні сексуалізації. Представлено основні відхилення в будові аномальних квіток порівняно з нормальними. Додовнено ембріологічну характеристику представників даного роду.

Види роду *Salix* L. (родина *Salicaceae* Mirb.) — дводомні рослини, однак у літературі нерідко з'являються повідомлення про явище зміни статі особинами різних видів даного роду [5, 8, 20 та ін.]. Ці роботи присвячені, в основному, морфологічному вивченню аномалій і практично не висвітлюють морфогенез різних статевих типів квіток. Як зазначають Є.Л. Кордюм і Г.І. Глущенко [7] та В.О. Піддубна-Арнольдї [11], для характеристики генеративної сфери видів покритонасінних рослин, у яких поряд з одностатевими квітками нерідко формуються квітки протилежної статі або ж двостатеві, самого лише зовнішньоморфологічного опису генеративних органів недостатньо. Необхідно також здійснювати цитоембріологічне дослідження рослин, які змінили стать.

На сучасному етапі розвитку ботанічної науки [6, 17] виникла потреба в розширенні й конкретизації ембріологічної характерис-

тики таксонів різного рангу. В роді *Salix* органогенез генеративних органів однодомних особин досліджувався у двох видів: *Salix reticularis* L. [18] та *S. alba* L. [2, 7]. Відомості про цитоембріологію гінандроморфних квіток з одностатевими та інтерсексуальними спорофілами, апокарпних маточок у особин *S. caprea* L., *S. cinerea* L. та інших видів, для яких характерні прояви однодомності й гінандроморфізму, у літературі відсутні. Це стосується також родини *Salicaceae* в цілому [2] (зазначимо, що ембріологія видів роду *Populus* L. досліджувалася рядом учених [1, 12, 14, 19]).

Метою нашої роботи було вивчення морфології генеративних органів та цитоембріології представників роду *Salix* у зв'язку з явищем зміни статі.

Дослідження проводили протягом 1996–2000 рр. на території Західного Поділля. Об'єктами були чоловічі, жіночі та однодомні особини *S. cinerea* і *S. caprea* з різних місцезростань.

Морфологічну будову квіток вивчали візуально і з використанням стереоскопічного мікроскопа МБС-2. Рисунки виготовляли за допомогою рисувального апарата РА-4. Основні типи відхилень у будові квіток зарисовували без зображення нектарників та приквіткових лусок.

Для вивчення цитоембріології досліджуваних видів фіксували бруньки на різних стадіях розвитку, а після їх розкриття — частини сережок та окремі квітки. Як фіксатори використовували суміші Карнуа та Навашина. Цитоембріологічні дослідження проводили на тимчасових і постійних мікропрепаратах за загальноприйнятою методикою, яка детально описана в спеціальній літературі [9, 10]. Для вивчення мікропрепаратів використовували мікроскоп МБИ-15.

Як показали наші спостереження, до складу сережок усіх особин *Salix cinerea* та *S. carnea* зі зміненою сексуалізацією, крім тичинкових та маточкових квіток, входили ще й двостатеві, або гінандроморфні (за визначенням Є.Л. Кордюм і Г.І. Глущенко [7]). Однодомним особинам досліджуваних видів властиве кількісне переважання одностатевих (тичинкових або маточкових) квіток над двостатевими, тим часом як гінандроморфні особини характеризуються переважанням двостатевих квіток, які, як правило, розвинені ненормально.

У нормі всі суцвіття одностатевих особин утворені лише тичинковими (рис. 1, А: 1) або маточковими квітками. На однодомних особинах зустрічаються сережки, утворені лише маточковими (рис. 1, А: 4, а) або тичинковими (рис. 1, А: 4, б) квітками, а також сережки, до складу яких входять тичинкові, маточкові і невелика кількість двостатевих квіток у різному співвідношенні (рис. 1, Б: 1, 2). На гінандроморфних особинах у складі суцвіть переважають гінандроморфні квітки, утворені одностатевими та інтерсексуальними спорофілами різної будови (рис. 1, А: 2, 3; Б: 3).

У тичинкових квітках *Salix carnea* L. і *S. cinerea* L. андроцей складається з двох тичинок. Кожен пиляк має чотири мікроспорангії, які розміщені у симетричних теках. Гінецей у нормі паракарпний, утворений в результаті зростання двох плодолистиків (рис. 2, Б: 1; В: 1, 2). Зміни в будові квіток гінандроморфних особин полягають у формуванні різної кількості мікроспорангіїв у пиляках (рис. 2, А: 1–5), в утворенні апокарпного гінецея (рис. 2, Б: 2, 3; В: 4–7), формуванні в гінандроморфних квітках поряд з одностатевими спорофілами інтерсексуальних (рис. 2, А: 6–14; Б: 4–9; В: 8–16).

На основі власних досліджень і літературних даних [12, 14, 19] наведемо цитоембріологічну характеристику одностатевих особин *Salix cinerea* і *S. carnea*.

Бруньки у видів роду *Salix* закладаються навесні у пазухах листків в акропетальній послідовності. Вичленовування осі суцвіття і перехід бруньок у генеративний стан у *S. cinerea* і *S. carnea* спостерігається у першій-другій декадах червня (рис. 3, 1). Процеси формування генеративних бруньок (рис. 3, 2) на чоловічих та жіночих особинах відбуваються одночасно. До початку диференціації зачатків квіток на плодолистики й тичинки (перша половина липня) зачатки суцвіть чоловічих і жіночих екземплярів можна розглядати як сексуально однотипні [2, 15].

Відповідно до сучасної періодизації розвитку генеративних структур квіткових рослин [17] у формуванні чоловічої та жіночої (до моменту запліднення) генеративної сфери у видів даного роду можна виділити три періоди: премейотичний, мейотичний і постмейотичний.

Премейотичний період у досліджуваних видів розпочинається в липні і триває до лютого. Посилена мітотична активність у спорофілах спостерігається наприкінці липня — на початку жовтня. У майбутніх тичинкових квітках закладаються клітини первинного

археспорія (рис. 3, 3, б), у результаті поділу яких у серпні – вересні формуються стінка мікроспорангія й спорогенна тканина, клітини якої характеризуються наявністю великого ядра та густої цитоплазми (рис. 3, 4, б). В останній декаді липня в майбутніх маточкових квітках на стінках плодолистиків парієтально закладаються примордії насінних зачатків (рис. 3, 3, а) у кількості 9–14 (*S. caprea*) та 8–12 (*S. cinerea*) [16]. Цю ознаку, на нашу думку, можна вважати видоспецифічною. В субепідермальному шарі апікальної зони примордію насінного зачатка (рис. 3, 4, а) диференціюється архе-

споріальна клітина (іноді їх кілька), яка наприкінці мейотичного періоду розвитку (в другій половині лютого) починає поділятися з утворенням спорогенної і парієтальної клітин. Остання дає початок 2–3 покривним клітинам, які формують так званий нуцелярний ковпачок. Після відділення парієтальної клітини спорогенна помітно збільшується в розмірах, витягуючись уздовж осі "мікропіле – халаза", і перетворюється на мегаспорцит. Одночасно відбувається випинання валика інтегументу, після чого морфологічно починає відокремлюватися нуцелус. У мікроспорангіях даний період завершується пе-

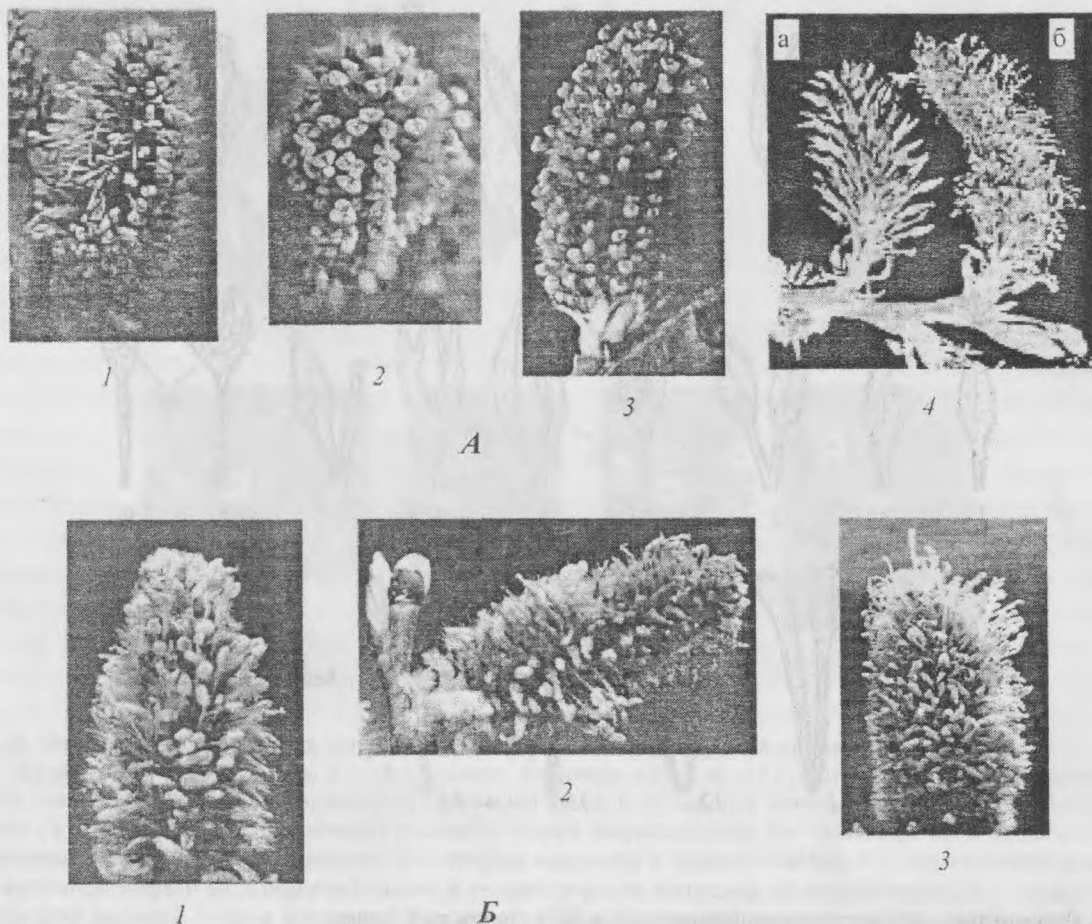


Рис. 1. Серезки різних типів у особин *Salix cinerea* L. (А) та *S. caprea* L. (Б):

А: 1 — тичинкова з чоловічої особини; 2, 3 — змішані з гінандроморфної особини; 4 — одностатеві маточкова (а) і тичинкова (б) з однодомної особини; Б: 1, 2 — змішані різної будови з однодомної особини; 3 — змішана з гінандроморфної особини

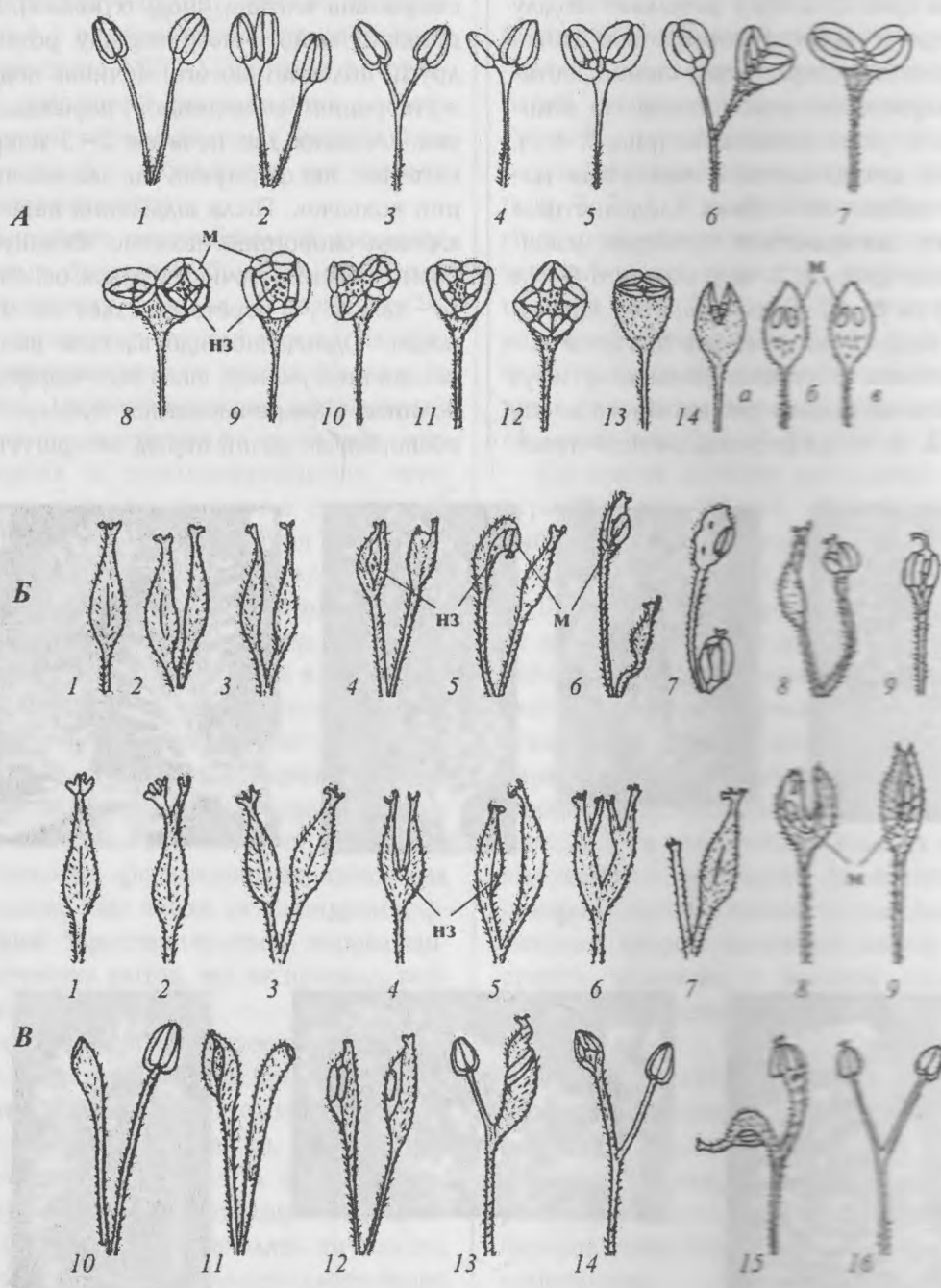


Рис. 2. Основні типи квіток гінадроморфних особин *Salix sinerea* та *S. cargea*:

А: тичинкові (1–5) та гінадроморфні з інтерсексуальними спорофілами (6–14, а) квітки *S. sinerea*; 14, б, в — спорофіли в розрізі; Б: маточкові (1–3) та гінадроморфні (4–9) квітки різної будови *S. sinerea*; В: маточкові (1–7) та гінадроморфні (8–16) квітки різної будови *S. cargea*. Умовні позначення: м — мікроспораній, нз — насінний зачаток

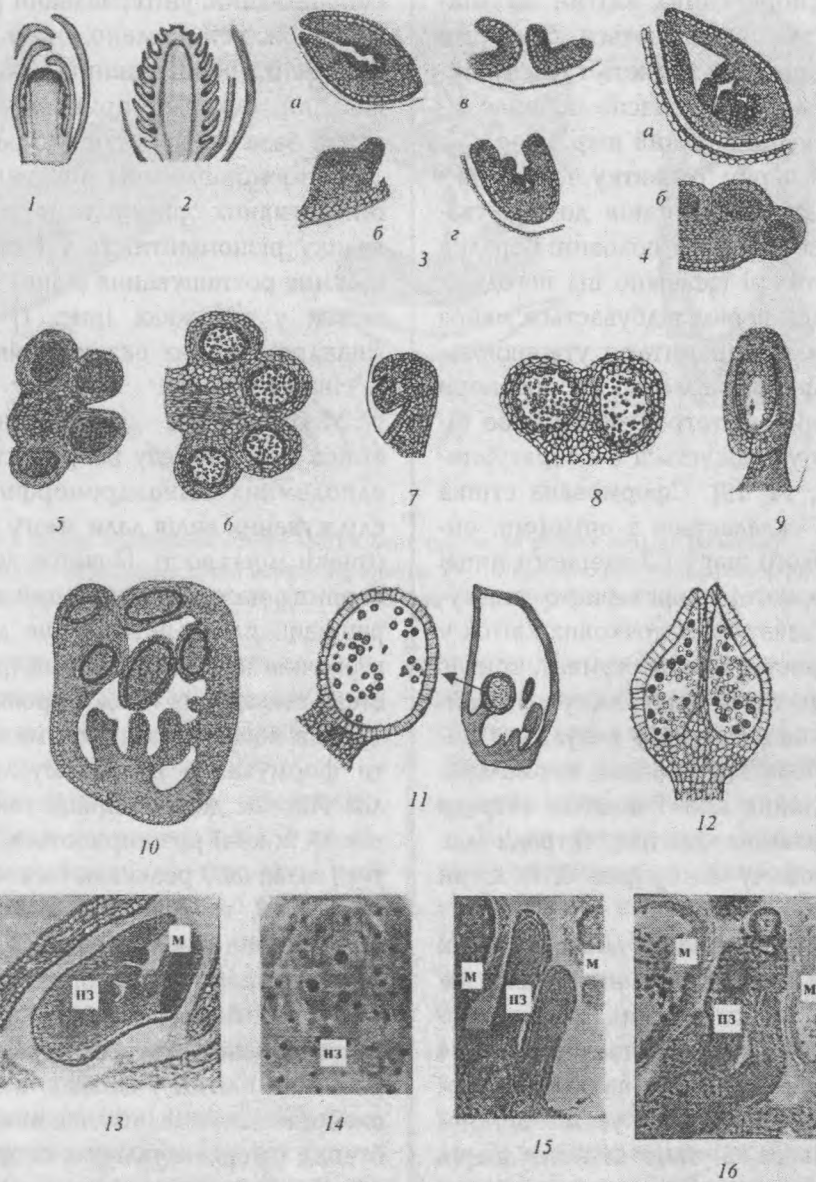


Рис. 3. Морфогенез генеративних органів одностатевих та гіандроморфних квіток *Salix cinerea*:
 1 — закладання зачатка суцвіття; 2 — формування горбочків квіток на осі суцвіття; 3 — диференціювання зачатків спорофілів (маточки (а) і тичинки (б) нормальної будови), апокарпних маточок (в) та інтерсексуального спорофіла (г); 4 — формування спорогенної тканини у гніздах мікроспорангіїв; 5 — перетворення в мікроспорангіях спорогенних клітин на мікроспороцити; 6 — тетради мікроспор у мікроспорангіях; 7 — перетворення халазальної мегаспори тетради на зародковий мішок; 8 — перетворення мікроспор на пилкові зерна; 9 — сформований анатропний насінний зачаток нормальної будови; 10 — інтерсексуальний спорофіл на стадії мега- і мікроспороцитів; 11 — дегенерація ядер у пилових зернах інтерсексуального спорофіла; 12 — гетероморфність пилових зерен у пиляку гіандроморфної квітки; 13–16 — послідовні етапи формування ортотропних насінних зачатків в інтерсексуальних спорофілах (13 — зб. 80 x, 14 — зб. 640 x, 15 — зб. 128 x, 16 — зб. 80 x); м — мікроспорангій; нз — насінний зачаток

ретворенням спорогенних клітин на мікроспороцити, які відрізняються більшими розмірами клітин, ядер і мають густішу цитоплазму (рис. 3, 5). Одночасно починає відокремлюватися тапетальний шар.

Мейотичний період розвитку чоловічих і жіночих генеративних органів досліджуваних видів настає в першій половині березня й триває 1–2 тижні (залежно від погодних умов року). У цей період відбувається мейоз у мікро- та макроспороцитах і утворюються тетради мікро- й мегаспор. Мікроспори (рис. 3, 6) розміщені тетраедрально або білатерально, що узгоджується з літературними даними [12, 14, 19]. Сформована стінка мікроспорангія складається з епідерми, ендотеція, середнього шару і 2-ядерного (іноді навіть 3–5-ядерного) секреторного тапетуму. В насінних зачатках маточкових квіток у цей період розростається інтегумент, триває формування нуцелуса, який поступово займає анатропне положення. В результаті мейозу, який здебільшого протікає нормально, утворюється лінійна або Т-подібна тетрада мегаспор. Халазальна клітина тетради дає початок зародковому мішку (рис. 3, 7), а три верхні клітини дегенерують.

Постмейотичний період у досліджуваних видів настає в другій половині березня, за кілька днів до початку цвітіння. У мікроспорангіях у цей час розпадаються тетради, і мікроспори перетворюються на пилкові зерна (рис. 3, 8), що супроводжується дегенерацією середнього й тапетального шарів стінки мікроспорангія. Сформовані пилкові зерна 2-клітинні, утворення сперміїв відбувається вже під час росту пилкової трубки. Стінка стиглого пиляка двохшарова й складається з епідерми та фіброзного шару. В мегаспорангіях розвивається 8-ядерний зародковий мішок *Polypodium*-типу. Насінний зачаток займає анатропне положення, відбувається зближення країв інтегументу і формується мікропіле. Сформований насінний зачаток досліджуваних видів анатропний, кра-

синуцелятний, унітегмальний [12, 14, 19]. Нами також встановлено, що у представників роду *Salix* він епітропний (*ovula epitropa*), сесильний, оскільки прикріплюється до плаценти базальною частиною рафе (рис. 3, 9).

Цитоембріологічне вивчення аномальних генеративних органів дещо утруднене через велику різноманітність у будові (рис. 2) та взаємне розташування різних статевих типів квіток у сережках (рис. 1) однодомних і гінандроморфних екземплярів *Salix caprea* і *S. cinerea*.

Мікроскопічні дослідження початкових етапів морфогенезу репродуктивних органів однодомних і гінандроморфних особин досліджуваних видів дали змогу виявити перші ознаки мінливості. Початок закладання апокарпних маточок відмічений на стадії диференціації плодолистиків, ще до витягування горбочків насінних зачатків (рис. 3, 3, в). На стадії закладання гнізд мікроспорангіїв і примордіїв насінних зачатків можна спостерігати формування інтерсексуальних спорофілів. Під час диференціації таких "плодолистиків" їх краї розширюються, оскільки саме тут зазвичай розвиваються мікроспорангії (рис. 3, 3, г). Від примордіїв насінних зачатків останні відрізняються місцем розташування, формою й напрямом поділів клітин.

У вересні-жовтні, коли формується стінка мікроспорангія і збільшується кількість спорогенних клітин у гніздах, а також розміри насінних зачатків, чіткіше виявляються риси будови інтерсексуальних спорофілів (рис. 3, 13). Краї плодолистків нормальних маточкових квіток у цей період розвитку змикаються, тоді як в інтерсексуальних спорофілах *Salix cinerea* і *S. caprea* це не відбувається навіть у наступні періоди.

У мейотичний і постмейотичний періоди розвитку можна спостерігати значно більшу різноманітність відхилень у будові гінандроморфних квіток порівняно з нормальними, а також відставання в розвитку їх спорангіїв на 1–2 тижні. Слід зазначити, що в процесі

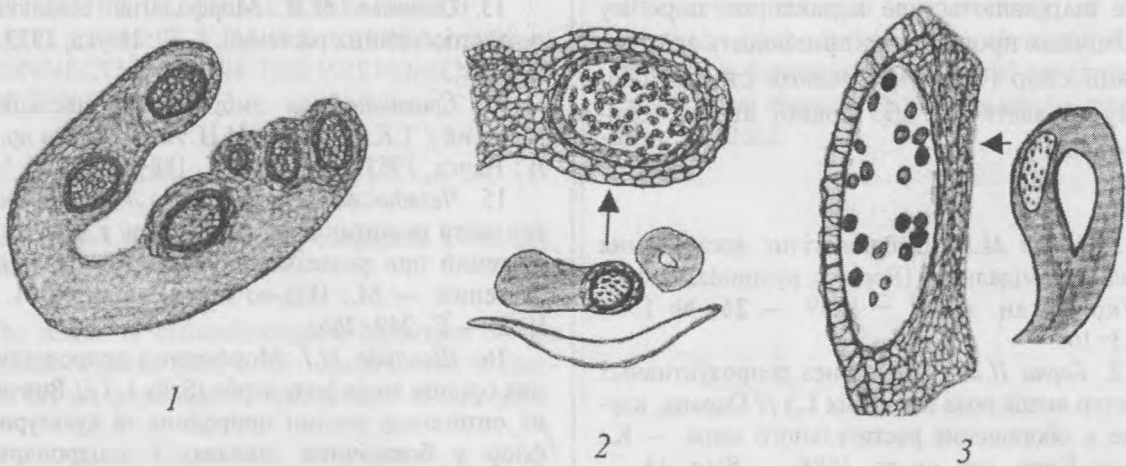


Рис. 4. Відхилення в будові гіандроморфних квіток *Salix caprea* на різних стадіях розвитку:

1 — інтерсексуальний спорофіл на стадії мікроспороцитів; 2 — мікроспорофіл гіандроморфної квітки на стадії одноядерних мікроспор; 3 — інтерсексуальний спорофіл на стадії формування пилкових зерен

морфогенезу нормальних маточкових і тичинкових квіток на одностатевих особинах та особинах зі зміненою сексуалізацією істотних порушень не виявлено.

Кількість мікроспорангіїв в інтерсексуальних спорофілах коливається від 1 до 16, вони досить варіабельні за формою, розмірами й розміщенням (рис. 3, 10, 11, 15, 16, рис. 4, 1–3). Подібну картину спостерігав К. Чемберлен у *Salix reticularis* [18]. Кількість спорогенних клітин, а відтак, і пилкових зерен у таких мікроспорангіях сильно варіює. Пилкові зерна характеризуються високим ступенем гетероморфності (рис. 3, 12), іноді їх ядра дегенерують (рис. 3, 11). Крім того, при дозріванні пиляки інтерсексуальних спорофілів часто не розкриваються через порушення у формуванні стінки. Аналогічне явище спостерігалось у коноплі [4].

В інтерсексуальних спорофілах *S. cinerea* поряд з анатропними насінними зачатками нерідко формуються ортотропні (рис. 3, 13–16), які розташовані на довгому фунікулюсі. Такі насінні зачатки відрізняються меншими розмірами порівняно з нормальними анатропними. На різних стадіях розвитку

спостерігається їх дегенерація. На мегаспороцит може перетворитися не одна, а кілька спорогенних клітин (рис. 3, 14). Нормально сформовані зародкові мішки тут практично не диференціюються.

У разі формування апокарпних маточок та інтерсексуальних спорофілів із незімкненими краями плодолистиків (рис. 2, А: 6–12; Б: 4–7; В: 4, 5, 8–15), насінні зачатки під час цвітіння засихають. Коли ж формуються більш-менш зімкнені спорофіли, частина анатропних насінних зачатків нормально розвивається і після запліднення перетворюється на насіння. В апокарпних маточках досліджуваних видів формується всього 1–4 насінні зачатки, які часто дегенерують.

Отже, у особин *Salix cinerea* і *S. caprea* зі зміненою сексуалізацією виявлено цілу низку відхилень у будові квіток на різних стадіях розвитку. Проведені дослідження показали, що найбільша кількість відхилень характерна для гіандроморфних квіток із інтерсексуальними спорофілами. На нашу думку, порушення в інтерсексуальних спорофілах виникають через надто близьке розміщення чоловічих і жіночих елементів, які

дуже відрізняються за характером перебігу біохімічних процесів, це призводить до дегенерації спор і гамет на різних стадіях розвитку та часткової або повної втрати фертильності.

1. Барна М.М. Ембріологічне дослідження тополі пірамідальної (*Populus pyramidalis* Roz.) // Укр. ботан. журн. — 1969. — 26, № 1. — С. 93–100.

2. Барна Н.Н. Органогенез репродуктивних структур видів роду ива (*Salix* L.) // Охрана, изучение и обогащение растительного мира. — К.: Изд-во Киев. гос. ун-та, 1988. — Вып. 15. — С. 53–60.

3. Барна М.М., Шанайда М.І. Явище одностомності та біологія цвітіння видів роду *Salix* L. // Наук. записки Терноп. держ. пед. ун-ту ім. В. Гнатюка. Сер.: Біологія. — 1999. — № 1 (4). — С. 3–10.

4. Бородіна К.І. Цитоембріологія інтерсексуальності статевих типів конопель: Автореф. дис. ... канд. с.-г. наук — Харків, 1996. — 27 с.

5. Василенко І.Д. Будова квіток гібрида *Salix fragilis* x *S. alba* f. *vitellina pendula* Redh. // Укр. ботан. журн. — 1989. — 46, № 4. — С. 24–26.

6. Камелина О.П. Эмбриологические признаки в филогенетической систематике цветковых растений // Ботан. журн. — 2000. — 85, № 7. — С. 22–31.

7. Кордюм Е.Л., Глущенко Г.И. Цитоембриологические аспекты проблемы пола покрытосеменных. — К.: Наук. думка, 1976. — 200 с.

8. Малютин Е.Т. Некоторые дополнительные сведения об андрогинии у ив // Биол. науки. — 1974. — № 2. — С. 66–72.

9. Наумов Н.А., Козлов В.Е. Основы ботанической микротехники. — М.: Сов. наука, 1954. — 312 с.

10. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. — М.: Колос, 1974. — 288 с.

11. Поддубная-Арнольди В.А. Цитоембриология покрытосеменных растений. — М.: Наука, 1976. — 508 с.

12. Поддубная-Арнольди В.А. Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитоембриологическим признакам. — М.: Наука, 1982. — С. 90.

13. Савченко М.И. Морфология семяпочки покрытосеменных растений. — Л.: Наука, 1973. — 201 с.

14. Сравнительная эмбриология цветковых растений / Т.К. Акимова, Н.Н. Андропова и др. — Л.: Наука, 1983. — Т. 2. — С. 188–192.

15. Челябинова А.И., Тиханова Л.И. и др. Особенности развития цветочных почек у древесных растений при раздельнополости // Морфогенез растений. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1961. — Ч. 2. — С. 249–256.

16. Шанайда М.І. Морфогенез репродуктивних органів видів роду верба (*Salix* L.) // Вивчення онтогенезу рослин природних та культурних флор у ботанічних закладах і дендропарках Європи: Матеріали 12-ї Міжнар. наук. конф. — Полтава, 2000. — С. 348–350.

17. Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции: В 3-х томах. / Под ред. Т.Б. Батыгиной. — СПб: Мир и семья, 1994. — Т. 1. — 508 с.

18. Chamberlain C. J. Contribution to life history of *Salix* // Bot. Gaz. — 1897. — 23, N 3. — P. 147–179.

19. Davis G.L. Systematic embryology of Angiosperms. — New York, etc.: Vogel, 1966. — 528 p.

20. Rainio A.J. Über die Intersexualität bei der Gattung *Salix* (Dissertation). — Helsinki, 1926. — 102 S.

ЦИТОЭМБРИОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ *SALIX CINEREA* L. І *S. CAPREA* В СВЯЗИ С ЯВЛЕНИЕМ ПЕРЕОПРЕДЕЛЕНИЯ ПОЛА

М.И. Шанайда

Тернопольский государственный педагогический университет им. В. Гнатюка, Украина, г. Тернополь

Приведены результаты цитоембриологического исследования двух видов рода *Salix* L. (*S. caprea* L. и *S. cinerea* L.). Описан морфогенез их генеративных органов в норме и при изменении сексуализации. Приведены основные отклонения в строении эмбриальных цветков в сравнении с нормальными. Дополнена эмбриологическая характеристика представителей этого рода.



CYTOEMBRIOLOGICAL RESEARCH OF SALIX CINEREA L. AND S. CAPREA L. IN CONNECTION WITH THE PHENOMENON OF SEX CHANGE

M.I. Shanaida

V. Gnatyuk Ternopil State Pedagogical University, Ukraine, Ternopil

The results of cytoembriological researches of two species of genus *Salix* L. (*S. caprea* L. and *S. cinerea* L.) are presented. Morphogenesis of their gene-

rative organs in norm and at change of sex is described. Basic deviations in abnormal flowers structure in comparison with normal are given. The embriological characteristic of this species representatives is added.

Тези виводів, присвячені морфологічній та цитоембріологічній характеристиці двох видів роду *Salix* L. (*S. caprea* L. та *S. cinerea* L.) у зв'язку з феноменом зміни статі. Основні відхилення в будові аномальних квіток порівняно з нормальною будовою наведено. Додано ембріологічні характеристики представників цих видів.

У статті наведено результати цитоембріологічних досліджень двох видів роду *Salix* L. (*S. caprea* L. та *S. cinerea* L.) у зв'язку з феноменом зміни статі. Описано будову нормальних та аномальних квіток. Наведено основні відхилення в будові аномальних квіток порівняно з нормальною будовою. Додано ембріологічні характеристики представників цих видів.