

БОТАНІКА

УДК 582.5/.9: 581.16(091) Навашин

М. М. БАРНА, Л. С. БАРНА, Н. В. ГЕРЦ, О. Б. МАЦЮК

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

ПОДВІЙНЕ ЗАПЛІДНЕННЯ У ПОКРИТОНАСІННИХ РОСЛИН І ЙОГО ВІДКРИТТЯ ПРОФЕСОРОМ УНІВЕРСИТЕТУ СВЯТОГО ВОЛОДИМИРА С. Г. НАВАШИНИМ (ДО 120-РІЧЧЯ ВІД ДНЯ ВІДКРИТТЯ)

XX століття в ботанічній науці характеризувалося особливим науковим піднесенням серед учених-ембріологів, які зосередили свою увагу над дослідженнями чоловічого і жіночого гаметофітів та процесу запліднення у насінних рослин, але найбільше публікацій з цих проблем було відмічено для великої групи насінних рослин–покритонасінних.

Як відмічає Я. С. Модилевський [1956, с. 94–112], усі ембріологічні дослідження того часу проводилися в основному на живому матеріалі. Якщо процеси розвитку чоловічого чи жіночого гаметофітів можна було проводити на живому матеріалі, застосовуючи аноптральну мікроскопію, то вивчення механізмів запліднення у покритонасінних рослин вимагало більш досконалої методики з попередньою фіксацією дослідного матеріалу.

Зарубіжними та вітчизняними вченими досліджувались різні аспекти процесів розвитку чоловічого та жіночого гаметофітів у покритонасінних рослин, без пізнання особливостей розвитку, формування та у завершеному стані їх будови неможливо було підійти до розкриття суті і специфіки процесу запліднення у покритонасінних рослин.

Перш, ніж підійти до розкриття феноменального процесу–процесу подвійного запліднення у покритонасінних рослин, нам вбачається, що доцільно коротко зупинитись на особливостях формування чоловічого і жіночого гаметофітів покритонасінних рослин.

Ключові слова: чоловічий гаметофіт, жіночий гаметофіт, покритонасінні рослини, подвійне запліднення, *X з'їзд російських природодослідників і лікарів, Fritillaria tenella, Lilium martagon*

Чоловічий гаметофіт покритонасінних рослин

Першими роботами, в яких висвітлені питання щодо вивчення чоловічого гаметофіту у покритонасінних рослин, можна віднести роботи: М. І. Железна (1816—1877), який описав розвиток тетрад мікроспор у традесканції; І. М. Горожанкіна (1848—1904), який у 1883 р. спостерігав вихід клітин-спермій через отвір у кінці пилкової трубки. Тобто, він спростував твердження німецьких учених Е. Страсбургера (1844—1912) та інших про те, що запліднення відбувається не дифузним шляхом, а внаслідок злиття клітини-спермія, яка утворюється в пилковій трубці, з ядром яйцеклітини (1880); В. І. Беляєва (1855—1911), який у своїх дослідженнях зумів перекинути міст між чоловічим гаметофітом покритонасінних рослин і нижчих груп по відношенню до покритонасінних рослин.

Велика заслуга у встановленні правильного трактування розвитку пилкового зерна покритонасінних рослин належить В. В. Фінну і його школі, особливо К. Ю Кострюковій, яка упродовж багатьох років вивчала чоловічі статеві клітини у покритонасінних рослин.

Водночас, тут доцільно навести висловлювання С. Г. Навашина в його роботі «Деталі про утворення чоловічих статевих клітин у *Lilium martagon*» [2010]: «Якщо б цього не відбувалося, тобто якщо б цитоплазма генеративної клітини вже не існувала як така ще раніше, ніж дочірні ядра встигли б утворити власну оболонку, то був би неможливим кінцевий розвиток дочірніх ядер, які попадали би, таким чином, прямо у вміст пилкової трубки, де їх хромосоми повинні би міститися приблизно так, як в деякому чужому їм середовищі».

Питання про формування та існування генеративної клітини, а не генеративного ядра в пилковому зерні не ставило би під сумнів вже на початку ХХ ст., що В. В. Фінн у своїй праці «Суперечливі питання розвитку чоловічого гаметофіту покритонасінних» беззаперечно доказав існування етапу розвитку чоловічого гаметофіту у вигляді вегетативної і генеративної клітин.

Особливе місце займають так звані двоядерні генеративні клітини, які спостерігав спочатку С. Г. Навашин, а відтак В. В. Фінн у грецького і чорного горіхів (*Juglans regia* і *J. nigra*), а пізніше М. В. Черноярів у мишохвостника малого (*Myosorus minimus*).

Якщо питання про відособлене існування генеративної клітини в пилковому зерні покритонасінних було в кінцевому результаті вирішено без особливої дискусії, то суперечки про те, чи чоловічі статеві елементи є ядрами чи клітинами, не вирішено до нині.

Я. С. Модилевський у своїй праці «История отечественной эмбриологии высших растений. Киев: Изд-во АН Украинской ССР, 1956. 204 с. С. 35 зазначає: «Ми бачимо, що огляд досліджень розвитку чоловічого гаметофіту у покритонасінних рослин протягом більше сторіччя не дає ще можливості зробити будь-які узагальнюючі висновки у відношенні його морфологічних і функціональних особливостей» [Я. С. Модилевський, 1956. С. 35–46].

Отже, проведений аналіз наукових праць відомих вітчизняних учених (М. І. Железнова, І. М. Горожанкіна, В. І. Беляєва, В. В. Фінна, К. Ю. Кострюкової, М. В. Черноярів, Х. Ю. Руденка, Я. С. Модилевського та ін.) з питань розвитку та функціонування чоловічого гаметофіта покритонасінних рослин говорить про те, що внаслідок проведених глибоких досліджень були з'ясовані питання формування тетрад, виходу клітин-спермій через отвір у кінці пилкової трубки, формування чоловічих статевих клітин у покрито-насінних рослин та ін. Але особливе місце серед усіх вищенаведених досліджень чоловічого гаметофіта покритонасінних рослин займає дослідження С. Г. Навашина, який у 1810 р. опублікував свою працю «Деталі про утворення чоловічих статевих клітин у *Lilium martagon*», в якій він стверджує, що чоловічі ядра утворюють власну оболонку, тобто чоловічі гамети є клітинами, а відтак проведені дослідження С. Г. Навашина і дослідження В. В. Фінна виявили двоядерні генеративні клітини у грецького і чорного горіхів (*Juglans regia* і *J. nigra*).

Проведені Н. В. Герц ембріологічні дослідження семи видів роду *Acer* L. з родини *Aceraceae* Juss. показали, що на етапі органогенезу чоловічої сережки ЧС7 — етап формування мікроспор мікроспороцити приступають до мейозу, внаслідок чого утворюється тетрада мікроспор, кожна з яких після лізису материнської оболонки розпадається на окремі мікроспори. Після розпаданя 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. На етапі органогенезу чоловічої сережки ЧС8 — етап формування мікрогаметофіта — відбувається формування двоклітинного пилкового зерна.

Отже, формування чоловічого гаметофіта у досліджених видів роду *Acer* L. відбувається так само, як це характерно для більшості Квіткових рослин [Герц, 2011].

Жіночий гаметофіт покритонасінних рослин

Успішне вивчення жіночого гаметофіту знаходилося у тісному взаємозав'язку з вивченням генеративних органів квітки і було обумовлено визнанням наявності статі й статевого процесу у покритонасінних рослин. Дослідження морфології органів квітки і функції цих органів повинно було служити основою для детальних спостережень за розвитком жіночого гаметофіту, які стали можливими завдяки розробки методів мікроскопічної техніки та

вдосконалення мікроскопа. Вивчення жіночого гаметофіту почалось з детального вивчення зародкового мішка [Я. С. Модилевський, 1956, с. 35–46].

Так, Гартіг у 1842 р. виявив у верхній частині зародкового мішка зародковий міхурець, який він назвав яйцеклітиною і стверджував, що пилкова трубка переносить речовину, яка запліднює яйцеклітину.

Перші дослідження вітчизняних учених, які присвячені жіночому гаметофіту, припадають на 1840 р., коли М. І. Железнов (1816—1877) описав маточку, розвиток насінного зачатка і обидвох покривів у традесканції. До питання про розвиток жіночого гаметофіта у покритонасінних рослин звертається С. М. Розанов (1840–1870), який досліджуючи жіночий гаметофіт шорстколистих, відмічає слабкий розвиток і короткотривалість існування антипод у представників цієї родини.

З удосконаленням мікроскопічної техніки накінець різними авторами було встановлено будову типового зародкового мішка. Водночас у вітчизняній ембріологічній літературі були відсутні роботи про розвиток жіночого гаметофіта покритонасінних рослин. Видатні вітчизняні морфологи рослин І. М. Горожанкін (1848–1904) і В. І. Беляєв (1855–1911) зробили вагомий внесок у вивчення жіночого гаметофіта різноспорових і голонасінних, але вони не торкалися розвитку жіночого гаметофіта покритонасінних рослин.

С. Г. Навашин у своїх ембріологічних дослідженнях з подвійного запліднення і халазогамії лише частково описував зародкові мішки, торкаючись лише окремих деталей в їх будові.

Нагромаджений у світовій літературі великий матеріал про розвиток жіночого гаметофіту, починаючи із закладення археоспорія і закінчуючи будовою зрілого зародкового мішка, до початку ХХ ст. показує надзвичайно одноманітну будову зрілого зародкового мішка у всіх родинях покритонасінних. Його характерними морфологічними рисами, як відомо, є яйцевий апарат, три антиподи і два полярні ядра. Такий зародковий мішок, якщо він виникав із однієї макроспори, дістав назву типового.

На основі спостережень за розвитком аномальних зародкових мішків Я. С. Модилевський у 1910 р розробив схему, що вказувала на можливість існування й інших нових типів зародкових мішків у покритонасінних [Я. С. Модилевський, 1956. С. 35–46]. Як відмічає Я. С. Модилевський [1956, с. 40], варіювання в морфологічній структурі всіх типів зародкових мішків зв'язано з високою пластичністю жіночого гаметофіта.

Отже, проведений аналіз наукових праць відомих зарубіжних і вітчизняних учених (Гартіга, М. І. Железнова, І. М. Горожанкіна, В. І. Беляєва, С. Г. Навашина, Я. С. Модилевського, В. О. Піддубної–Арнольдї, П. Ф. Оксіюка, І. Д. Романова Х. Ю. Руденка та ін) з питань розвитку та функціонування жіночого гаметофіта покритонасінних рослин говорить про те, що внаслідок проведених глибоких досліджень були з'ясовані питання формування тетрад макроспор, ефемерність антипод, будови різних типів зародкових мішків у покритонасінних рослин.

Досліджуючи органогенез жіночих репродуктивних структур у *Juglans regia* L., О. Б. Мацюк [2013] встановила, що на етапі ЖК9 — етап формування макрогаметофіта або утворення зародкового мішка, халазальна макроспора значно збільшується в розмірах і її ядро приступає до мітотичного поділу, внаслідок якого утворюється двоядерний ценоцит. Мітози, що відбуваються в обох ядрах, розташованих на протилежних полюсах двоядерного ценоцита, приводять до утворення послідовно чотири – і восьмиядерного ценоцитів. Унаслідок внутрішньої диференціації останнього формується моноспоріальний, восьмиядерний, семиклітинний зародковий мішок *Polygonum*-типу.

Запліднення у покритонасінних рослин

Кінець ХІХ ст. ознаменований історичним відкриттям феноменального процесу запліднення у рослин – подвійного запліднення у покритонасінних рослин, яке випало на долю відомого українського і російського вченого, завідувача кафедри морфології і систематики рослин Університету святого Володимира у Києві Сергія Гавриловича Навашина, який у 1894–

1914 рр. очолював ботанічний сад Університету святого Володимира і водночас завідував кафедрою морфології і систематики університету. Очоливши кафедру морфології і систематики рослин, С. Г. Навашин розгорнув глибокі дослідження з різних аспектів ембріології покритонасінних рослин. За результатами цих досліджень у 1895 р. він вперше описав явище халазогамії у берези та заклав основи вчення про каріологію рослин. Але найвидатнішим науковим досягненням у галузі ембріології рослин С. Г. Навашина вважається відкриття ним у 1898 р. подвійного запліднення у покритонасінних рослин.

Перше своє повідомлення про подвійне запліднення С. Г. Навашин зробив 24 листопада 1898 р. (ст. ст.) в Києві на X з'їзді російських природодослідників і лікарів за назвою «Новые наблюдения над опл одотворением у *Fritillaria tenella* и *Lilium martagon*», в якій вперше в історії світової ботанічної науки повідомив, що у покритонасінних рослин у заплідненні беруть участь обидва спермії, з яких один зливається з ядром яйцеклітини, а другий – з диплоїдним ядром центральної клітини зародкового мішка, або з одним із полярних ядер, які не зливаються до запліднення.

Вперше термін «подвійне запліднення» з'явився у праці С. Г. Навашина «Об оплодотворении у Сложноцветных и Орхидных».

Автор (згідно протоколу засідання), який доповів про своє видатне відкриття, дуже обережно характеризував його, що вносить окремі моменти у питання про запліднення деяких насінних. Але видатний морфолог рослин В. І. Беляєв, який був присутній на з'їзді, відразу заявив, що мова йде про вражаюче спостереження, що міняє переважаючі до цих пір погляди в основних рисах і торкається долі другого чоловічого ядра, яке зливається з полярними ядрами. Це повідомлення було надруковане в «Известиях Петербургской академии наук, X, в листопаді 1898 р. на німецькій мові під назвою «Resultate einer Revision der Befruchtungsvorgänge bei *Lilium martagon* und *Fritillaria tenella*». На початку січня 1899 р. через великий інтерес, що викликала ця робота, вона була прореферована в широкорозповсюджену німецькому журналі «Botanisches Zentralblatt». Отже, не лише наукова громадськість Росії, але й зарубіжні вчені були обізнані про відкриття подвійного запліднення. Відкриття подвійного запліднення С. Г. Навашиним було оцінено як загальний закон для всіх покритонасінних рослин.

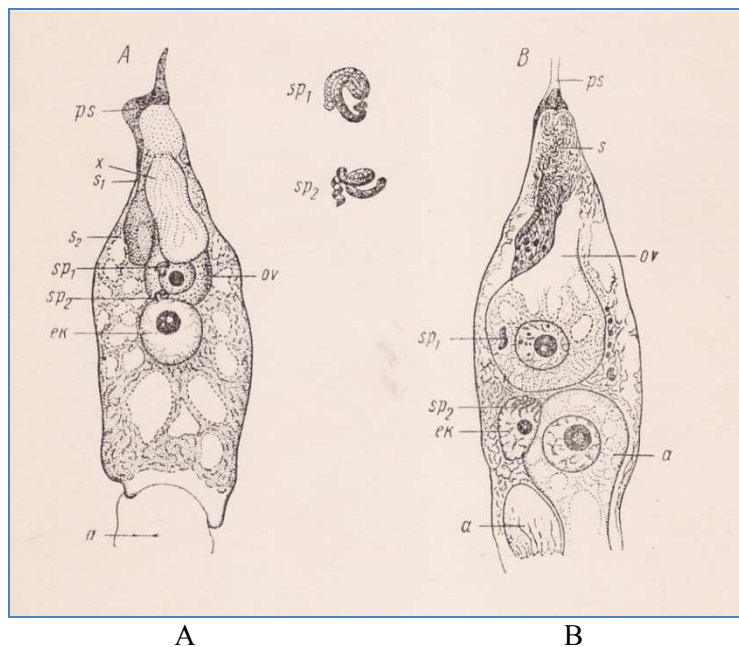


Рис. 1. А – Зародковий мішок *Helianthus annuus*; В – зародковий мішок *Rüdbekia speciosa*: ps. – пилкова трубка; s. 1s.2 – синергіди; ov. – яйцеклітина; sp. 1sp.2 – спермії; ек – вторинне ядро зародкового мішка; а – антиподи. Спермії sp₁ і sp₂ рис. А – зображені окремо збільшеними

Полеміка навколо відкриття С. Г. Навашиним подвійного запліднення у покритонасінних рослин

Я. С. Модилевський [1956, с. 97—112], зазначає, що після публікації навколо подвійного запліднення розгорілася полеміка зарубіжних вчених, а з боку французького вченого академіка Гіньяра була зроблена спроба опротестування пріоритету в цьому питанні, хоча його дослідження про подвійне запліднення було опубліковано лише через п'ять місяців, у квітні 1899 р. Цілком зрозуміло, що Гіньяр не міг не знати про публікацію в «Известиях Петербургской академии наук», яка була зроблена на німецькій мові

До того часу було відомо, що в пилковій трубці лілійних є два спермії, з яких один запліднює яйцеклітину. Навашин встановлює, що другий спермій зливається з полярними ядрами, які розташовані в центральній клітині зародкового мішка. Виникає подвійне запліднення. Не лише зародок, але й ендосперм є продуктом статевого процесу. С. Г. Навашин коротко і зрозуміло характеризує ендосперм як своєрідний зародок. Відкриття подвійного запліднення С. Г. Навашиним було кваліфіковано як загальний закон для всіх покритонасінних рослин.

Методи дослідницької роботи С. Г. Навашина були оригінальні, оскільки його цікавило все, що проходить перед його очима; він не лише досліджує препарати, але й пізнає процеси, зображені на них.

Дальше Я. С. Модилевський в цій же праці на стор. 99 продовжує: «...Інтересно у зв'язку з цим зупинитися на тому враженні, яке справило відкриття подвійного запліднення на відомих спеціалістів, які працювали водночас з ним в галузі ембріології квіткових рослин, зокрема Лілійних. Відомий німецький ботанік Е. Страсбургер характеризував це відкриття як сюрприз, який робить честь прозорливості та спостережливості автора. Сам Е. Страсбургер багато років працював над дослідженням ембріології покритонасінних рослин, у тому числі і лілії, проглянув це явище і не зрозумів подвійного запліднення.

Не менш відомий французький вчений Гіньяр після відкриття С. Г. Навашиним подвійного запліднення почав швидко публікувати свої спостереження над подвійним заплідненням у різних представників покритонасінних рослин, сподіваючись таким шляхом підкріпити свої претензії на пріоритет у цьому відкритті.

Англійська дослідниця Саргант, яка спеціально досліджувала лілійні, після відкриття Навашиним подвійного запліднення у приватному листі до нього дала сама собі іронічну оцінку відносно відсутності в неї відповідної спостережливості, оскільки вона не зуміла замітити і зрозуміти це явище на своїх препаратах

Американський вчений Мотье, навіть підмітивши, що інколи другий спермій може бути близько біля одного з полярних ядер, не зумів ні зрозуміти свого спостереження, ані оцінити його принципіального значення. Отже, зарубіжні ембріологи ходили навколо цього явища, але виявились не здатними його зрозуміти.

Сам С. Г. Навашин, виявивши суттєве і принципіальне в подвійному заплідненні, обмежився в подальшому опублікуванні невеликої статті, щоб показати неспроможність тих трактувань цього процесу, які давали зарубіжні ембріологи, мабуть, з метою принизити значення цього відкриття в історії розвитку покритонасінних.

У своїй роботі «Результаты пересмотра процессов оплодотворения у *Lilium martagon* и *Fritillaria tenella*» С. Г. Навашин, коротко підсумовуючи основні положення своїх досліджень, між іншим, говорить: «Накінець, у *Fritillaria* и *Lilium* виявляється гідний подиву факт, що цілком закономірно ендосперм, який розвивається, виникає внаслідок процесу, який починається злиттям одного із чоловічих ядер із сестринським ядром яйцеклітини, тобто з одним із двох жіночих ядер. Цей процес можливо тому і названий з тим же правом, як і запліднення яйця, статевим актом»

Проти цього чіткого і правильного формулювання протистояли і Гіньяр, і Страсбургер. Перший тлумачить запліднення полярних ядер як несправжнє запліднення (по-французьки – pseudofekondation). Другий пропонує для цього ж процесу термін «вегетативне запліднення» (по – німецьки – vegetative Befruchtung) у зв'язку зі специфічністю цього другого запліднення,

що ніби-то не передає по спадковості ознак. Водночас усі ці термінологічні «вдосконалення» наштовхнулися на відсіч, що базується на коротких, але логічно послідовних фактичних спостереженнях

Помилка Гіньяра заключалася в тому, що в цей час не був відомий шлях розвитку зародкового мішка в лілії і рябчика.

Про те, що відкриття подвійного запліднення у покритонасінних рослин не втратило свого значення навіть через 50 років, (до нині через 120 років) свідчить висловлювання відомого систематика і філогеніста рослин О. А. Гросгейма в його праці «К вопросу о графическом изображении системы цветковых растений», опублікованій у 1945 р.: «Двойное оплодотворение и все процессы, связанные с развитием женского гаметофита, никоим образом нельзя толковать как признак, происшедший полифилитически. Два или несколько раз от различных предков двойное оплодотворение не могло произойти; весь ансамбль явлений, связанный с двойным оплодотворением, мог появиться только на основе одной какой-либо группы голосемянных растений и только раз в определенное время».

Вище були наведені беззаперечні дані, що відкриття професором Університету святого Володимира С. Г. Навашиним подвійного запліднення у покритонасінних рослин було високо оцінене не лише російськими вченими, а й світовими вченими ембріологами.

Академік І. П. Бородіна, аналізуючи наукові праці С. Г. Навашина, згодом писав: «Халазогамія, подвійне запліднення та супутники хромосом — тріада, що обезсмертила його ім'я». Від себе додамо, що Сергій Гаврилович Навашин відкриттям подвійного запліднення у покритонасінних рослин не лише обезсмертив своє ім'я, а й звеличив українську й світову ботанічну науки.

Висновки

1. Найвидатнішим досягненням в ботанічній науці другої половини XIX століття було відкриття подвійного запліднення у покритонасінних рослин, яке зробив у 1898 році професор Університету святого Володимира Сергій Гаврилович Навашин.
2. Біологічна природа подвійного запліднення полягає в тому, що в процесі запліднення у покритонасінних рослин беруть участь обидва спермії, що утворюються в пилковій трубці: один із них зливається з ядром яйцеклітини, утворюючи зиготу, а другий – з вторинним ядром центральної клітини, або з одним із полярних ядер, які не зливаються до запліднення, утворюючи первинне ядро ендосперму, тобто після запліднення в зародковому мішку утворюються дві структури: зародок і ендосперм, з яких не лише зародок, але й ендосперм є продуктом статевого процесу.
3. Відкриття подвійного запліднення С. Г. Навашиним було оцінено як загальний закон для всіх покритонасінних рослин.
4. За невідомих об'єктивних і суб'єктивних причин ембріологічні дослідження рослин на початку XXI ст. в основних наукових центрах України: Києва, Одеси, Харкова, Полтави та ін. частково призупинилися.
5. Водночас висловлюємо сподівання, що настануть сприятливі часи та умови, коли за певних об'єктивних причин відродяться цитоембріологічні дослідження Квіткових рослин, які нині призупинилися, але поки що ще проводяться в Ялтинському ботанічному саду – НЦ НААН України, в Ужгородському національному університеті та Тернопільському національному педагогічному університеті імені Володимира Гнатюка, як це спостерігалось в середині XIX ст., коли в багатьох європейських країнах та й інших країнах світу (США, Індія) успішно проводилися ембріологічні, а відтак цитоембріологічні дослідження та дослідження з репродуктивної біології рослин.
6. Відродження цитоембріологічних досліджень вимагає теорія і практика розвитку української й світової біологічної науки для успішного вирішення теоретичних положень систематики, філогенії та еволюції рослинного світу, а також вирішення практичних завдань щодо подолання бар'єрів несумісності за внутрішньовидових схрещувань і міжвидової гібридизації та прогнозування гетерозису у гібридів і сортів в родах *Populus L.*, *Salix L.* родини *Salicaceae Mirb.*, роду *Acer L.* родини *Aceraceae Juss.*, роду *Juglans L.*,

родини Juglandaceae A. Rich. ex Kunth, роду Quercus L. родини Fagaceae Dumort. та багато інших родів і родин.

7. Застосування в подальшому нових методів дослідження (генетичних, цитологічних, цитохімічних, гістологічних, біохімічних, електронномікроскопічних та ін.) дозволить більш ґрунтовно дослідити окремі моменти (напр., питання про рух спермій в цитоплазмі зародкового мішка, чи чоловічі статеві елементи є ядрами чи клітинами?) складного біологічного процесу – подвійного запліднення, характерного для цілого відділу покритонасінні рослини (за нинішньою термінологією — Квіткові рослини (Magnoliophyta).
8. Висловлені нами сподівання щодо необхідності відродження цитоембріологічних досліджень в Україні — це не бажання лише окремих представників української цитоембріологічної школи, а нагальна потреба щодо подальшого успішного розвитку української ботанічної науки, в якій наприкінці XIX століття видатним вченим ботаніком-ембріологом, професором Університету святого Володимира Сергієм Гавриловичем Навашиним було відкрито подвійне запліднення у покритонасінних рослин, що обесмертило ім'я С. Г. Навашина та прославило українську ботанічну науку у світовому науковому співтоваристві.

1. Банникова В. П. Цитоэмбриология межвидовой несовместимости у растений. Киев: Наук. думка, 1975. 284 с.
2. Банникова В. П. Межвидовая несовместимость у растений. Киев: Наук. думка, 1986. 232 с.
3. Банникова В. П., Хведьнич О. А. Основы эмбриологии растений. Киев: Наук. думка, 1982. 164 с.
4. Банникова В. П., Плющ Т. А. Ультраструктура яйцевого аппарата зародышевого мешка покрытосеменных растений *Український ботанічний журнал*. Київ. 1982. Т. 39, № 6. С. 81–87.
5. Банникова В. П., Плющ Т. А. Слияние ядер гамет и полярных ядер у цветковых растений. *Цитология и генетика*. Київ, 1990. Т. 24, № 1. С. 62–64.
6. Барна М. М. Ботаніка, Терміни, Поняття. Персоналії. навч. посіб. 4-те вид., доп. і змін. Тернопіль: ТзОВ «Терно-граф», 2015. 360 с.: іл.
7. Барна М. М., Барна Л. С. Видатні вчені-ботаніки: навч. посіб. Тернопіль: ТзОВ «Терно-граф», 2013. 192 с.: іл.
8. Барна М. М. Гаметогенез, запліднення та ембріогенез у деяких видів роду *Salix* L. *Матеріали наук. читань, присвяч. 100-річчю відкриття подвійного заплід. у покритонас. рослин професором Університету святого Володимира С. Г. Навашиним*. К.: Фітосоціоцентр, 1998. С. 8–12.
9. Барна М. М. Морфологічні, цитологічні та гістологічні особливості етапів ембріогенезу видів родини *Salicaceae* Mirb. *Наукові записки Тернопільського державного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Серія. Біологія*. Тернопіль, 2001. № 1 (12). С. 9–15.
10. Барна Н. Н. Сравнительная эмбриология видов *Salicaceae* в связи с их филогенией и эволюцией. *Труды XII Международного ботанического конгресса*. Ленинград: Наука, 1975. Т. 1. С. 243.
11. Барна Н. Н. Цитоэмбриологическое исследование некоторых видов рода *Populus* L. в связи с гибридизацией : автореф. дис. ...канд. биол. наук : 094. Киев, 1969. 24 с.
12. Бланковская Т. Ф. Морфофункциональные аспекты развития генеративных структур хлебных злаков : автореф. дис. ...д-ра биол. наук :03.00.05. Санкт-Петербург, 1992. 31 с.
13. Герасимова-Навашина Е. Н. Оплодотворение как онтогенетический процесс. *Ботанический журнал*. Ленинград, 1957. Т. 42, № 11. С. 1954–1957.
14. Герц Н. В. Біологія цвітіння та ембріологія видів роду *Acer* L. у зв'язку зі зміною статі : автореф. дис. ...канд. біол. наук. Київ, 2011. 20 с.
15. Колесник О. Б. Ембріологія видів триби *Sanguisorbeae* (*Rosaceae*) : автореф. дис. канд. біол. наук. : 03.00.01. Ужгород, 1996. 19 с.
16. Кордюм Е. Л. Значение эмбриологии для решения вопросов систематики и филогении покрытосеменных растений. *Проблемы эмбриологии*. Киев: Наук. думка, 1971. С. 196–216.
17. Кордюм Е. Л. Эволюционная цитоэмбриология покрытосеменных растений. Н. В. Киев: Наук. думка, 1978. 220 с.
18. Коробова С. Н. Движение спермиев покрытосемянных растений в пыльцевой трубке и в зародышевом мешке. *Актуальные вопросы эмбриологии покрытосеменных растений*. Л.: Наука, 1979. С. 5–19.
19. Кравец Е. А. Развитие зародышевого мешка и процесс оплодотворения у представителей рода (*Tourn.*) L. : автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05. Киев, 1987. 16 с.
- 14 ISSN 2078-2357. Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. Біол., 2018, № 3-4 (74)

20. Крч Х. Л. Ембріологія видів триби *Potentillae* (*Rosaceae*) : автореф. дис. ...канд. біол. наук : 03.00.05. Київ, 2004. 18 с.
21. Мандрик В. Ю. Особенности семенной репродукции видов сем. *Rosaceae* в природных популяциях (на примере флоры Карпат) : автореф. дис. ...д-ра биол. наук : 03.00.05. Ленинград, 1990. 48 с.
22. Мандрик В. Ю., Петрус Ю. Ю. Семейство *Rosaceae*. *Сравнительная эмбриология цветковых*. Ленинград: Наука, 1985. С. 55–64.
23. Мацюк О. Б. Морфогенез генеративних органів і біологія цвітіння горіха грецького (*Juglans regia* L.) в умовах Західного Поділля : автореф. дис. ...канд. біол. наук : 03.00.05. Київ, 2013. 20 с.
24. Модилевский Я. С. История отечественной эмбриологии высших растений. Киев: Изд-во АН Украинской ССР, 1956. 204 с.
25. Петрус Ю. Ю. у *Rubus* L. и *Fragaria* в популяциях Украинских Карпат. Киев, 1982. С. 241–243.
26. Плющ Т. А. Ультраструктура зародышевого мешка покрытосеменных. Киев: Наук. думка, 1992. 148 с.
27. Поддубная–Арнольди В. А. Значение эмбриологических исследований высших растений для систематики. *Успехи современной биологии*. Москва, 1951. Т. 32, № 3. С. 352–392.
28. Поддубная–Арнольди В. А. Значение эмбриологических исследований для построения филогенетической системы покрытосеменных растений. *Проблемы ботаники*. Москва, 1958. № 3. С. 196–247.
29. Поддубная–Арнольди В. А. Общая эмбриология покрытосеменных растений. М.: Наука, 1964. 482 с.
30. Поддубная–Арнольди В. А. Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитозембриологическим признакам. М.: Наука, 1982. 352 с.
31. Попович Г. Б. Ембріологічні особливості насінної репродукції деяких видів *Spiraeoideae*, *Rosoideae* (*Rosaceae*) із флори Українських Карпат : автореф. дис. канд. біол. наук : 03.00.05. Київ, 2010. 20 с.
32. Симоненко В. К. Цитология развития пыльника в норме и при различных типах мужской стерильности, используемой в селекции : автореф. дис. ...д-ра биол. наук : 03.00.05. Ялта. 44 с.
33. Смирнов А. Г. Женский гаметофит покрытосеменных и его эволюция. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1982. 120 с.
34. Способ Барны Н. Н. прогнозирования гетерозиса у гибридов тополей и ив: А. с. 1457866 СССР, МКИ А 01 Н 1/04 / Н. Н.Барна (СССР). – № 4104950/30–13; Заявлено 02.06.86; Опубл. 15.02.89, Бюл. № 6. – 6 с.
35. Способ Барны Н. Н. подбора родительских пар для получения гетерозисных гибридов ивовых: А. с. 1655388 СССР, МКИ А 01 Н 1/04. / Н. Н.Барна (СССР). – № 4664259/13; Заявлено 26.01.89; Опубл. 15.06.91, Бюл. № 22. – 4 с.
36. Худяк М. И. Эндосперм покрытосемянных растений (особенности развития и роль в плодобразовании). Киев: Изд-во АН УССР, 1963. 184 с.
37. Чубірко М. М. Пам'яті та вдячності гідний (до 110 річнниці від дня народження Х. Ю. Руденка). М. М. Чубірко. *Український ботанічний журнал*. Київ 2011. Т. 68, № 6. С. 910-914.
38. Barna N. N. Some morphological aspects of reproductive biology of species of *Salicaceae* Mirb. Family. Proceedings of International Symposium «Forest Genetics, Breeding and Physiology of woody plants». М., 1989. P. 156–157.
39. Barna N. N. Peculiarities of development of ovules and female archesporium in *Salicaceae* Mirb. Family species. Abstracts of the papers and posters, presented at the XII International Symposium «Embryology and seed reproduction». L.: Nauka, 1990. P. 16–17.
40. Mahechvari P., Roy S. K. The embryo sac of *Salix*, *Phytomorphology*, 1951. Vol. 1, № 12. P. 70–72.
41. Rodkiewicz B. Embriologia roślin Kwiatowych. Warszawa: Państw. Wyd-wo Nauk., 1973. 284 S.

*Примітка. Бібліографічний опис у списку використаних джерел оформлений з урахуванням Національного стандарту України ДСТУ 8 3.02.2015 «Інформація та документація. Бібліографічне посилання. Загальні положення та правила складання».

M. M. Barna, L. S. Barna, N. V. Herts, O. B. Matsiuk
Ternopil Volodymyr Hnatiuk National Pedagogical University

DOUBLE FERTILIZATION IN ANGIOSPERMS: HISTORICAL OUTLINE AND SIGNIFICANCE OF THE DISCOVERY BY S. NAVASHYN, PROFESSOR OF ST. VOLODYMYR UNIVERSITY (DEDICATED TO 120TH ANNIVERSARY)

The most outstanding achievement in the botanical science of the 2nd half of the 19th century was the discovery of double fertilization in the flowering plants (Angiosperms), made in 1898 by the professor of St. Volodymyr University, Serhii Havrylovych Navashyn. First the report entitled “Recent Observations about Fertilization in *Fritillaria Tenella* and *Lilium Martagon*” was presented on November 24th, 1898 at the 10th Congress of Russian Natural Scientists and Physicians, held in Kyiv. The biological nature of double fertilization involves two sperms, which form in the pollen tube. One of them merges with the ovicell; the other, with the nucleus of the embryo sac, so that both the embryo and the endosperm develop as a result of the sexual process.

The discovery of double fertilization by S. Navashyn got further acclaim and became known as a universal law observed in all the flowering plants (angiosperms). However, for some unknown reasons the research studies into the plant embryology in major Ukrainian institutions (located in Kyiv, Odessa, Kharkiv, Poltava, etc.) were suspended. Hopefully, the time will come to resume the research on the plant embryology of flowering plants conducted in Botanical Gardens in Yalta, Uzhhorod National University and Ternopil Volodymyr Hnatiuk National Pedagogical University.

Cytoembryologic research should be facilitated and promoted since it is essential for the world science to develop the theory of systematics, phylogeny and plants evolution, and solve issues of incompatibility in the processes of top crossing and interbreeding, as well as forecasting of heterosis in hybrids and cultivars in species of *Populus L.*, *Salix L.* genera of Salicaceae Mirb. family, of genus *Acer L.* of Aceraceae Juss. family, genus *Juglans L.* of Juglandaceae A. Rich. ex Kunth family, genus *Quercus L.* of Fagaceae Dumort family and many other genera and families.

The application of innovative research methods (genetic, cytological, cytochemical, histological, biochemical, electromicroscopic, etc.) will enable a more thorough study of specific mechanisms and phenomena (e.g., to examine sperms in the cytoplasm of embryo sac to refer to male elements as nucleuses or cells) of a complex biological process – double fertilization, typical of a division of the Angiosperms (in accord with current terminology Flowering plants (Magnoliophyta). Hopefully, the concerns raised in this extract will encourage cytoembryologic research in Ukraine as it is an essential prerequisite for successful development of Ukrainian and world of Botanical Science.

Key words: S. Navashyn, double fertilization, chalazogamy, Angiosperms, 10th Congress of Russian Natural Scientists and Physicians, Fritillaria tenella, Lilium martagon

Рекомендує до друку

Надійшла 15.11.2018

В. З. Курант