

УДК: 581.41+581.44+581.46+582.623

О.І. ТАРАСЮК

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

МОРФОГЕНЕЗ ЧОЛОВІЧИХ ГЕНЕРАТИВНИХ ОРГАНІВ У ВИДІВ РОДУ *POPULUS* L.

Досліджено динаміку розвитку чоловічих генеративних органів у *P. laurifolia* L., *P. berolinensis* L. і *P. nigra* L. та особливості морфогенезу репродуктивних структур на ранніх етапах їх формування.

Ключові слова: *P. laurifolia*, *P. berolinensis*, *P. nigra*, морфогенез, чоловічі генеративні органи, бруньки

Процеси розвитку генеративних бруньок деревних рослин та їх вивчення вже тривалий час знаходяться в центрі уваги багатьох дослідників [1, 5, 11, 20, 23]. Дослідження цього питання має як теоретичне, так і важливе практичне значення, оскільки допомагає розкрити деякі закономірності біології цвітіння і періодичності плодоношення деревних порід. Дані щодо закладання і розвитку генеративних бруньок можуть бути використані для прогнозування плодоношення лісових деревних порід, що дозволяє планомірно проводити заготівлю насіння, потреба в якому зростає з кожним роком для здійснення великого обсягу робіт щодо лісовідновлення.

Матеріал і методи досліджень

Об'єктами дослідження були чоловічі екземпляри тополі лавролистої (*Populus laurifolia*), т. берлінської (*P. Berolinensis* (С.Koch) Dipp.) та т. чорної (*P. Nigra* L.), що зростають в Хоростківському та Гермаківському дендрологічних парках. Для вирішення поставленої мети проводили дослідження у природних та лабораторних умовах. Матеріал був зібраний протягом 2008-2010 рр. під час польових досліджень у ряді місцезростань видів роду *Populus* на території Західного Поділля (Тернопільська область). Лабораторні дослідження виконано в науково-дослідній лабораторії цитоембріології кафедри ботаніки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Для вивчення морфогенезу генеративних структур дослідний матеріал відбирали в середній частині крони дерева в літній, осінньо-зимовий та весняний періоди окремо за видами, статтю рослин та фазами розвитку. В кожній пробі брали по 10—15 бруньок. Заготовку гілок, підготовку їх до штучної вигонки проводили за методикою селекції та сортовипробування тополь [21]. Заготовляли гілки задовжки до 1 м. та затовщили в місці зрізу 1—1,5 см. і ставили в посудини з водою на штучну вигонку при температурі 18—22°C. Воду в посудинах змінювали через день і водночас відновлювали зрізи на гілках. Дослідження проводили на живому та фіксованому матеріалі. Матеріал фіксували сумішами Навашина та Карнуа (6:3:1). У найбільш характерних зразках описували зовнішню морфологію бруньок (форму, забарвлення і розміри). Окрім того, окремо підраховували кількість катафілів, описували їх морфологію. На повздовжніх зрізах вивчали внутрішню будову бруньок, виділяючи при цьому меристематичну зачаткову вісь, примордіальні листки різного віку, зачаткові аксілярні бруньки і зачатки суцвіть. Необхідний об'єм вибірки визначали за В. А. Кокуніним [9].

Результати досліджень та їх обговорення

У досліджених видів роду *Populus* L. материнський пагін складається з циліндричного стебла, листків, почергово розміщених на стеблі і бруньок, що закладаються на верхівці стебла та у пазухах листків. Пагони голі, часто опушені. Бруньки у більшості видів сидячі, іноді на коротких ніжках, яйцеподібної або конічної форми, закладаються у пазухах листків весною, що характерно для більшості полікарпічних деревних рослин. Протягом онтогенезу рослин формуються різні типи бруньок, які виконують як вегетативні, так і генеративні функції.

Морфологічний опис бруньок доцільно здійснювати одночасно з проведенням спостережень за динамікою розвитку, починаючи з моменту їх закладання і до розкриття. Проведені нами дослідження та аналіз літературних даних [1, 2, 5, 20] дозволяє зробити висновок про те, що бруньки у досліджених видів роду *Populus* в структурному відношенні майже однакові. Апікальні меристеми верхівкових і бічних бруньок за цитологічними і гістологічними особливостями та органогенною діяльністю дуже подібні, тобто на ранніх етапах формування верхівкові та аксілярні бруньки не відрізняються між собою.

У видів роду *Populus* бруньки за будовою ми віднесли до захищених, оскільки зверху вони вкриті кількома шарами катафілів — видозміненими листками, що виконують захисну функцію. У пазухах зачатків листків формується кілька латеральних конусів наростання, ступінь розвитку яких і їх кількість варіабельні у різних видів роду *Populus* L. Зокрема, найбільша кількість метамерів у бруньці утворюється у *Populus laurifolia*. Бруньки цього виду мають максимальну кількість катафілів (11—12) та примордіальних листків. Найменша кількість метамерів у бруньці відмічена нами у *Populus nigra* (4—6). Проміжне положення за кількістю цих елементів займає *Populus berolinensis* (6—8). Кількість катафілів, що щільно прилягають одна до одної, у пазушних бруньках коливається в межах 3—6 пар. Кількість примордіальних листків у досліджених видів також варіює: за збільшенням їх кількості досліджені види можна розташувати у такий ряд: *P. laurifolia*, *P. berolinensis*, *P. nigra*. Під катафілами розміщені зачатки листків, що охоплюють меристематичний апекс. Апекси термінальних бруньок весною протягом 20—30 днів утворюють нові пагони, що завершуються формуванням нових бруньок — зачатків пагона наступної вегетації. Функціональна діяльність новоутвореного пагона триває протягом усього вегетаційного періоду, а під кінець його активність поступово припиняється і на зиму він переходить в безлистяний стан із закладеними і сформованими термінальними та аксілярними бруньками.

Розвиваючи вчення про два основних типи диференціації генеративних бруньок у деревних рослин, Н. Е. Булигін [6] дає більш детальну класифікацію деревних порід за початком закладання та диференціації зачатків репродуктивних структур. Залежно від термінів закладання квіток автор розділив усі досліджені ним види на чотири основні групи.

Перша група — дерева та кущі, в яких квітки закладаються у вегетаційний період, що передує року цвітіння. Від початку закладання суцвіть до цвітіння у рослин цієї групи проходить дуже тривалий період — від 230—250 до 370—386 днів. До цієї групи відносяться такі види дерев та кущів: всі види берези, клен гостролистий, клен польовий, клен-явір.

До другої групи автор відносить дерева та кущі, в яких суцвіття формуються в рік цвітіння: липа дрібнолиста, липа кримська.

До третьої групи відносяться дерева і кущі, в яких утворення суцвіть чи квіток може відбуватися як у другій половині вегетаційного періоду, що передує цвітінню, так і на початку вегетації в рік цвітіння. До них належать: барбарис звичайний, клен татарський, липа дрібнолиста, ясен пухнастий.

В четвертій групі об'єднанні однодомні рослини, в яких суцвіття з тичинковими квітками закладаються попереднього літа, яке передує цвітінню, суцвіття ж з маточковими квітками утворюються весною, в рік цвітіння. До цієї групи відносяться: дуб скельний, дуб червоний, горіх маньчжурський та горіх сірий. Різниця в термінах закладання тичинкових і маточкових квіток у рослин цієї групи становить 9—10 місяців.

Одним із основних кліматичних факторів, які впливають на закладання генеративних органів є температура. Проаналізувавши літературні дані стає очевидним, що кожна деревна порода характеризується специфічними особливостями закладання і диференціації генеративних бруньок, які залежать від її біологічних особливостей та кліматичних факторів [6, 12, 14, 26]. Згідно наших досліджень, у *Populus nigra* та *Populus laurifolia* процеси диференціації генеративних бруньок починаються за середньодобової температури 17—20°C. Перш ніж розпочати вивчення питання закладання і диференціації генеративних бруньок у тополь, ми, на підставі літературних даних з'ясували, що формування останніх у них пов'язано

з ростом однорічних пагонів [1]. Тому перш ніж охарактеризувати закладання генеративних бруньок у тополь доцільно зупинитися на процесах і характері росту пагонів протягом вегетаційного періоду. Досліджуваним видам тополь притаманний тривалий ріст однорічних пагонів. Він затяжний в часі і найбільше збільшення їх лінійних розмірів відбувається не навесні, а в середині, іноді навіть в кінці літа та восени і продовжується близько 100-120 днів [21]. Наші трьохрічні дослідження підтвердили літературні дані про здатність тополь, як і інших деревних порід, утворювати декілька приростів за один вегетаційний період [19, 25]. Згідно наших даних *P. laurifolia* здатна утворювати три прирости за один вегетаційний період. Причому ріст перших пагонів закінчується до кінця червня, а ріст пагонів другого приросту триває протягом другої половини липня і в основному закінчується протягом першої декади серпня з утворенням сплячих бруньок. У 2008 р. при дослідженні *P. laurifolia*, яка зростає в Хоростківському дендрологічному парку, ми звернули увагу на те, що в першій половині липня у більшості пагонів були закладені верхівкові вегетативні бруньки, тобто приріст однорічних пагонів був завершений. А оскільки, як відмічалось вище, ріст пагонів у тополь відбувається протягом всього вегетаційного періоду, ми, починаючи з 1 липня проводили щоденні спостереження за ростом однорічних пагонів. В результаті цих спостережень з'ясувалось, що верхівкові вегетативні бруньки першого приросту знаходились в стані спокою короткий час (близько 5—7 днів). Після цього вони збільшувалися і розпускалися, утворюючи другий приріст, початок якого нами був відмічений в період з 5 по 11 липня. Ріст вторинних пагонів продовжувався до 24 липня і закінчувався утворенням верхівкової вегетативної бруньки. В перших числах серпня почався третій приріст, який тривав протягом серпня і закінчувався в першій декаді вересня. Із наших спостережень витікає, що протягом трьох років досліджень *P. laurifolia* щорічно утворювала три прирости. Вегетативні бруньки в межах приросту починали розпускатися в різні терміни, що ми пов'язуємо з особливостями кліматичних умов, які склалися протягом вегетаційного періоду.

Аналогічно у *P. berolinensis* нами відмічено утворення двох приростів за один вегетаційний період протягом 2008-2010 рр., а у *P. nigra* — лише одного. У зв'язку зі здатністю утворювати два-три прирости протягом вегетаційного періоду у *P. laurifolia* та *P. berolinensis* спостерігається періодичність росту однорічних пагонів. Таким чином, у тополь ріст пагонів поточного року закінчується лише в осінній період. Однак характер розвитку генеративних бруньок на пагонах різних приростів поточного року в межах крони дерева не є однотипним. Диференціація бруньок, що закладаються на першому прирості, починається значно раніше, ніж на пагонах другого, а тим більше, третього приросту, що позначається на темпах послідовних етапів їх органогенезу (рис. 1).



Рис. 1. Вегетативний (а) і генеративний (б) пагони у *Populus laurifolia*

Залежно від розташування генеративних бруньок на однорічних пагонах у досліджених видів тополь нами виділено три типи пагонів:

1. Вегетативні пагони, на яких закладаються лише вегетативні бруньки. Вони становлять 75 % всіх однорічних пагонів. Вони сягають від 20 до 70 см. Вегетативні пагони розташовуються в основному у верхній частині крони. Ці пагони здатні утворювати два-три прирости за один вегетаційний період.
2. Генеративні пагони, на яких закладаються лише генеративні бруньки, за виключенням однієї верхівкової, яка є вегетативною. Генеративні пагони складають близько 10-15 % всіх пагонів поточного року. Довжина їх сягає від 2 до 14 см. Такі пагони дають тільки один приріст і розташовуються, головним чином, в центральній частині крони дерева.
3. Вегетативно-генеративні пагони, на яких закладаються і вегетативні, і генеративні бруньки. На цих пагонах, як правило, генеративні бруньки закладаються в нижній, а вегетативні — у верхній частині пагона. Вони становлять близько 10 % всіх пагонів поточного року. Довжина може сягати від 15 до 40 см. Такі пагони здатні утворювати два, рідше три прирости протягом одного вегетаційного періоду. Розташовуються вони, переважно, в нижній і, частково у верхній частині крони.

В кінці вегетаційного періоду внаслідок активної діяльності конуса наростання у термінальній бруньці материнського пагона починають формуватися зачатки нового пагона наступної вегетації — ініціали стебла та примордіальні листки, в пазухах яких закладаються латеральні апекси. Навесні наступного року продовжується внутрішньобруньковий ріст пагона, в процесі якого латеральні конуси сприяють закладанню катафілів аксілярних бруньок нової генерації. В період, коли середньодобові температури становлять 17—20°C і вище відбувається інтенсивний поділ клітин конуса наростання термінальної бруньки, яка згодом поступово починає розкриватися. Після того, як зачаток пагона виходить з-під покривів материнської бруньки (перша декада квітня — початок травня) завершується внутрішньобруньковий ріст

пагона і наступає його позабруньковий ріст, у процесі якого відбувається подальше формування елементів пагона — стебла, листків та бруньок.

Генеративні бруньки в досліджених видів тополь закладаються на пагонах поточного року в акропетальній послідовності, тобто знизу вгору. Тому, не дивно, що на початкових стадіях їх розвитку нижні бруньки мають значно більші розміри, ніж верхні. Але, до моменту закінчення росту пагонів бруньки в апікальній частині пагона переважають за розмірами бруньки в базальній частині. Особливо це характерно для генеративних пагонів, у яких ріст в довжину закінчується значно раніше, ніж вегетативних і вегетативно-генеративних пагонів. Це пов'язано з інтенсивністю надходження поживних речовин в апікальну частину пагона. У зв'язку з періодичністю росту однорічних пагонів спостерігається і періодичність закладання генеративних бруньок. Причому, ця особливість властива тільки вегетативно-генеративним пагонам, оскільки генеративні пагони не утворюють вторинних приростів, а на ростових пагонах не закладаються генеративні бруньки. Як відмічалось вище, на вегетативно-генеративних пагонах генеративні бруньки закладаються в базальній частині пагона, а вегетативні — в апікальній. Ця закономірність в розташуванні генеративних і вегетативних бруньок уздовж пагона спостерігається і при утворенні вторинних пагонів. Закладання окремих елементів квітки відбувається спочатку в бруньках, розташованих на пагонах першого приросту, а потім в бруньках на пагонах другого приросту. Різниця в термінах диференціації генеративних бруньок першого і другого приростів може становити на ранніх етапах 20—25 днів. Так, наприклад, у *P. laurifolia*, яка зростає у Гермаківському дендрологічному парку, початок диференціації генеративних бруньок на пагонах першого приросту відмічено в 2008 р. 20 червня, а на другому — 12 липня; в 2009 р. відповідно — 13 червня і 4 липня. Така закономірність стосується не лише тополь. Якщо у деревних рослин є декілька приростів росту пагонів, то зачаткові квітки утворюються спочатку на пагонах весняно-літнього росту, а потім на пагонах літньо-осіннього росту [6]. Тому це необхідно враховувати при вивченні морфогенезу генеративних бруньок у деревних рослин і для дослідження проби генеративних бруньок необхідно відбирати з пагонів лише одного приросту. В процесі подальшого розвитку різниця в термінах диференціації генеративних бруньок тополь поступово зрівнюється і перед переходом у зимовий період помітних відмінностей в темпах розвитку суцвіть першого і другого приростів ми не спостерігали.

Таким чином, у тополь, на відмінну від інших деревних порід, закладання і диференціація генеративних бруньок відбуваються одночасно з ростом однорічних пагонів, який продовжується протягом весняно-літнього і осіннього періодів.

За характером розміщення бруньок на стеблі нами виділені наступні типи бруньок: термінальні, що утворюються на верхівці пагона і є зачатком нового пагона, за функціональним призначенням — це вегетативні бруньки; латеральні, або бічні бруньки. Останні за походженням — це аксиллярні, які утворюються екзогенно в пазухах листків з первинної апікальної меристеми – конуса наростання.

О. Г. Мініна [16], характеризуючи типові ознаки пагонів та бруньок деревних рослин, виділяє п'ять їх категорій і дає їм умовну назву, а саме, пагони: ростові, двостатеві, чоловічі, жіночі, комбіновані; бруньки: ростові, чоловічі, комбіновані чоловічі, комбіновані жіночі, складно комбіновані.

Однак, найбільш повною, на нашу думку є класифікація аксиллярних бруньок, розроблена для видів родини Salicaceae М. М. Барною [1]. Застосувавши цю класифікацію, у досліджених видів роду *Populus* ми виділили такі типи бруньок:

1. Вегетативні, які містять зачатки пагона і виконують лише вегетативні функції.
2. Генеративні жіночі, що містять зачатки жіночих суцвіть і виконують функцію формування лише жіночої генеративної сфери.
3. Генеративні чоловічі, які мають зачатки чоловічих суцвіть і виконують функцію формування лише чоловічої генеративної сфери.
4. Генеративні бісексуальні, які містять зачатки чоловічих і жіночих квіток в одному суцвітті і виконують функцію формування і чоловічої, і жіночої генеративних сфер.
5. Вегетативно — генеративні (жіночі), що мають зачатки пагона і жіночого суцвіття і виконують вегетативні функції та функції формування жіночої генеративної сфери.
6. Вегетативно — генеративні (чоловічі), що містять зачатки пагона і чоловічого суцвіття і виконують вегетативні функції та функції формування чоловічої генеративної сфери.

7. Вегетативно—генеративні (бісексуальні), що містять зачатки пагона, чоловічих і жіночих квіток в одному суцвітті та виконують вегетативні функції та функції формування жіночої і чоловічої генеративних сфер.

Нами вивчені терміни закладання і динаміка розвитку бруньок у *P. laurifolia* та *P. nigra* в різних умовах їх зростання. Як показали наші дослідження, початок закладання пазушних бруньок у *P. laurifolia* та *P. nigra* відбувається весною (кінець квітня — перша половина травня). Проведені нами спостереження над *P. laurifolia* та *P. nigra* підтверджують дані П. П. Безчетнова [4] про те, що на ранніх етапах розвитку генеративні бруньки важко відрізнити від вегетативних. Дійсно, в стані недиференційованого конуса наростання генеративні бруньки морфологічно не відрізняються від вегетативних. Виходячи з цього, на даному етапі розвитку всі пазушні бруньки можна розглядати як вегетативні.

На повздовжніх зрізах пазушних бруньок, які брали в першій половині травня протягом трьох років спостережень за чоловічими особинами *P. laurifolia* та *P. nigra*, були помічені невеликі меристематичні горбочки, які мали однакову морфологічну будову в різних типах бруньок чоловічих особин. Довжина пагонів в цей період сягала 2—4 см. Пазушні бруньки були завдовжки 2—3 мм. В другій половині травня відбувалося збільшення меристематичних горбочків. В першій половині червня в бруньках чоловічих особин спостерігалось істотне збільшення конуса наростання майбутнього суцвіття, що було викликане інтенсивним діленням меристематичних клітин. В цей період конус наростання набував продовгувато-овальної форми.

Формування чоловічого суцвіття у тополь починалося характерним збільшенням горбочків приквітков, які закладалися в базальній частині конуса наростання. Починаючи з цього моменту в аксиллярних бруньках спостерігався перехід із вегетативного стану в генеративний, хоч підготовка до цього процесу здійснювалася значно раніше. Закладання приквітков відбувалося в акропетальній послідовності по всій поверхні конуса наростання. Через декілька днів після закладання приквітков в їх пазухах закладалися меристематичні горбочки квіток, послідовність закладання яких відповідала послідовності закладання горбочків приквітков, тобто знизу вгору. Тому, природно, що верхні квіткові горбочки відставали в розвитку від нижніх.

Отже, диференціація генеративних бруньок у тополь починається характерним збільшенням точки росту конуса наростання і закладанням у його основі горбочків приквітков. Але швидкість цих процесів залежить не тільки від виду, але і від кліматичних умов, що чітко простежується при спостереженні диференціації генеративних бруньок у тополь, які зростають в різних умовах. Процес диференціації генеративних бруньок в межах виду і року спостережень відбувався неодноразово, що пояснюється різними кліматичними умовами. Різниця в термінах початку диференціації генеративних бруньок може коливатися від декількох днів до декількох тижнів. Так, наприклад, у *P. nigra* у 2008 р. збільшення точки росту конуса наростання відмічено — 16 червня, у *P. berolinensis* — 19 червня, у *P. laurifolia* — 27 червня. У одних і тих же особин початок диференціації генеративних бруньок в різні роки спостережень відбувалося також в різні терміни. У *P. nigra* в 2009 р. збільшення точки росту конуса наростання в умовах Західного Поділля відмічено на 22 дні пізніше, ніж в 2008 р. Різниця в термінах закладання суцвітть спостерігається і між видами. Так, наприклад, у *P. nigra* протягом трьох років спостережень зачатки суцвітть закладаються раніше, ніж у *P. laurifolia*. Це можна пояснити тим, що *P. nigra* в цих умовах знаходиться в межах свого природного ареалу, а *P. laurifolia* є породою азіатського походження, якій властиве більш пізні закладання зачатків суцвітть.

Великий вплив на терміни диференціації генеративних бруньок має температура повітря. Нашими дослідженнями встановлено, що диференціація генеративних бруньок у тополь починається при середньодобовій температурі 17—20°C. Пониження температури в першій декаді липня в умовах Західного Поділля вплинуло на наступні терміни диференціації генеративних бруньок у *P. nigra* в цих умовах, в результаті чого закладання меристематичних горбочків у 2008 р. відбувалося на 10 днів пізніше, ніж у 2009 р.

Наступним етапом розвитку генеративних бруньок є диференціація квіткових горбочків. До цього часу приквітки в базальній частині суцвіття збільшуються настільки, що сягають майже половини суцвіття. Диференціація квіткових горбочків розпочинається в базальній частині суцвіття, потім поступово диференціюються квіткові горбочки в середній і на кінець в

апикальній частині. Різниця в термінах диференціації квіткових горбочків в апикальній та базальній частинах суцвіття досить значна, оскільки в той час, коли починають диференціюватися нижні квіткові горбочки, в апикальній частині тільки закладаються горбочки приквітків. Тому період між початком диференціації нижніх та верхніх квіткових горбочків може тривати від кількох днів до декількох тижнів. Цікаво, що неодноразовість початку диференціації квіткових горбочків уздовж суцвіття впливає в майбутньому на розвиток квіток, унаслідок чого верхні квітки відстають у розвитку від нижніх. Така послідовність в розвитку квіток уздовж суцвіття спостерігається протягом всього їх розвитку, аж до цвітіння.

В першій половині липня квіткові горбочки в базальній частині суцвіття набувають притуплено-овальної форми, а після цього починають поступово диференціюватися. До початку диференціації квіткових горбочків морфологічних відмінностей в формуванні суцвіть між *P. laurifolia* та *P. nigra* не спостерігається (рис. 2 а, б; 3 а, б).

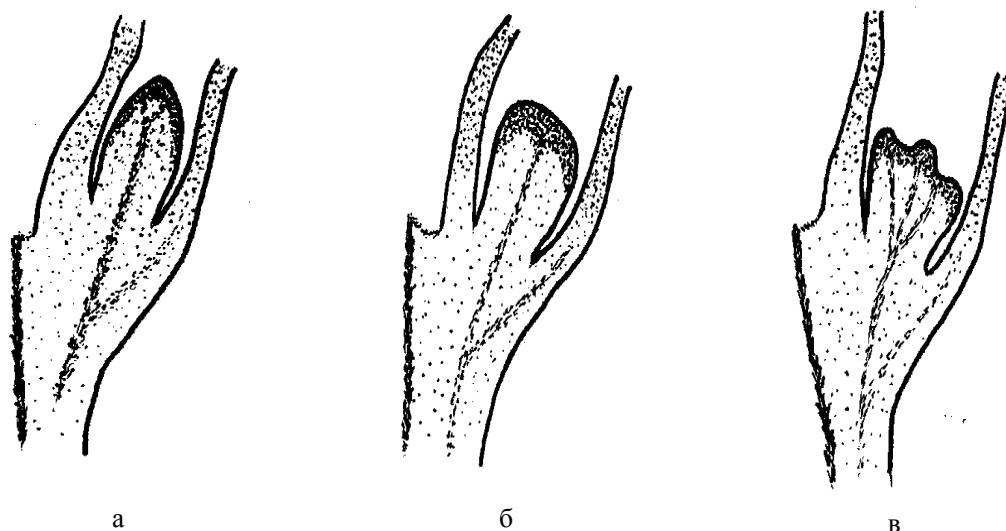


Рис. 2. Морфогенез чоловічих генеративних структур тополі лавролистої (*P. laurifolia*): а — меристематичний апекс в пазусі приквіток; б, в — початок диференціації меристематичного апекса

У другій половині помітно збільшуються генеративні бруньки, досягаючи довжини 7—8,5 мм. До цього часу приріст генеративних пагонів в основному завершується, на відмінну від вегетативних та вегетативно-генеративних, на яких продовжується закладання генеративних бруньок. В результаті диференціації квіткових горбочків у *P. laurifolia* утворюється блюдцеподібна, а в *P. nigra* — чашоподібна форма диска, в центральній частині якого помітно виділяється меристематичний горбик у вигляді притупленого конуса (рис. 2 в, 3 в). Це починають закладатися зачатки тичинок в чоловічих квітках. До того часу, поки зачатки тичинок не приступають до диференціації, чоловічі суцвіття морфологічно не відрізняються від жіночих. З моменту диференціації квіткових горбочків, коли вже можна простежити закладання окремих елементів чоловічої квітки, спостерігаються морфологічні відмінності між суцвіттями *P. laurifolia* та *P. nigra*. Ця відмінність полягає в тому, що в *P. laurifolia* спочатку утворюються зачатки тичинок, і лише після цього починають утворюватися краї диска (рис 2 в). У *P. nigra* спочатку вип'ячуються краї диска, утворюючи чашоподібну форму, а вже після цього в центральній частині диска з'являються зачатки тичинок. Тому, у *P. laurifolia* виникнення зачатків тичинок випереджує формування диска, а у *P. nigra*, навпаки, формування диска передуює закладанню зачатків тичинок.

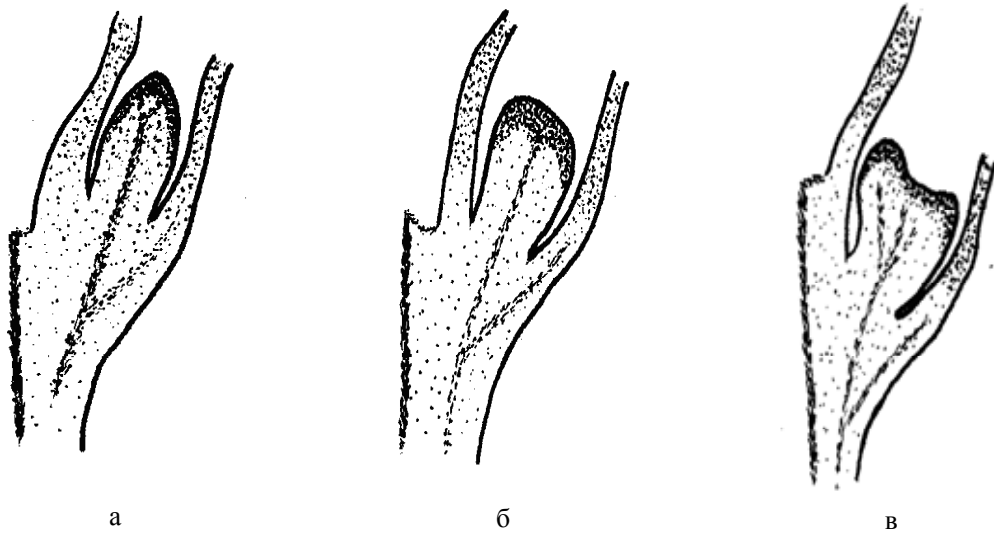


Рис. 3. Морфогенез чоловічих генеративних структур тополі чорної (*P. nigra*): а — меристематичний апекс в пазусі приквіток; б, в — початок диференціації меристематичного апекса



Рис. 4. Тичинкове суцвіття на
ранніх етапах розвитку тополі
берлінської (*Populus berolinensis*).
Зб. 8 x 7

Наступне формування чоловічих квіток полягає у диференціації зачатків тичинок. На цьому етапі розвитку чоловічі сережки мають вигляд морфологічно сформованого генеративного органу (рис. 4).

Висновки

Дослідження морфогенезу генеративних органів у деяких видів роду *Populus* L. показали, що в *P. laurifolia*, *P. berolinensis* та *P. nigra*, як і в багатьох полікарпічних деревних рослин, може утворюватися два-три прирости протягом одного вегетаційного періоду. У досліджених видів тополь, на відмінну від більшості інших деревних порід, закладання і диференціація генеративних бруньок відбуваються не після закінчення росту однорічних пагонів, а одночасно з їх ростом, який продовжується протягом весняно-літнього і осіннього періодів. Терміни

закладання і диференціації вегетативних і генеративних бруньок у тополь залежать як від біологічних особливостей виду, так і від кліматичних умов їх зростання.

1. Барна М. М. Закладання бруньок та органогенез репродуктивних структур видів родини вербових / М. М. Барна // Охорона, вивчення і збагачення рослинного світу: Респ. міжв. зб. наук. пр. — К.: Либідь, 1991. — Вип. 18. — С. 79—88.
2. Барна Н. Н. Морфогенез вегетативних структур некоторых видов семейства ивовых / Н. Н. Барна // Вопросы охраны и рационального использования растительного и животного мира Украинских Карпат: сб. науч. пр. — Ужгород: МОИП, Ужгород. отд-ние, 1988. — С. 33—39.
3. Барна Н. Н. Онтогенез и типы побегов видов семейства *Salicaceae* Mirb. / Н. Н. Барна, Н. Д. Шанайда // Онтогенез высших цветковых растений. Рекомендации. — Киев, 1989. — С. 11—12.
4. Бессчетнов П. П. Морфогенез репродуктивных органов тополей и их место в филогенетической системе / П. П. Бессчетнов, Б. К. Скупченко, В. Б. Скупченко // Вестник с.-х. науки. — 1966. — №3. — С. 95—99.
5. Бессчетнов П. П. Морфогенез у тополей / П. П. Бессчетнов // Труды науч.-производ. конф. по вопросам лесного хоз-ва в Казахстане. — Алма-Ата: Кайпар, 1966. — С. 64—76.
6. Булыгин Н. Е. Динамика формирования цветочных зачатков у древесных растений в Ленинграде: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 094 / Н. Е. Булыгин // Ленингр. лесотех. акад. — Л., 1965. — 21 с.
7. Герц Н. В. Формування чоловічої генеративної сфери у деяких видів роду *Acer* L. / Н. В. Герц // Матеріали XII з'їзду Укр. ботан. т-ва. — Одеса, 2006. — С. 423.
8. Клейн Р. М. Методы исследования растений. / Р. М. Клейн, Д. Т. Клейн. — М.: Колос, 1974. — 245 с.
9. Кокунин В. А. Статистическая обработка данных при малом числе опытов / В. А. Кокунин // Укр. биох. журн. — 1975. — Т. 47. — № 6. — С. 776—790.
10. Кордюм Е. Л., Глущенко Г. И. Цитозембриологические аспекты проблемы пола покрытосеменных / Е. Л. Кордюм, Г. И. Глущенко. — К.: Наук. Думка, 1976. — 199 с.
11. Коц З. П. Цитозембриологические особенности развития женских цветков тополя / З. П. Коц // Труды респ. науч.-техн. конф. «Повышение эффективности научных исследований и внедрение достижений науки в лесохозяйственное производство». — Харьков, 1971. — С. 168—169.
12. Коц З. П. Цитозембриологическое изучение тополей / З. П. Коц // Лестная генетика, селекция и семеноводство. — Петрозаводск: Карелия, 1970. — С. 33—38.
13. Коц З. П. Эмбриологические данные о скрещиваемости разных видов тополей / З. П. Коц // Труды Всесоюзн. совещ. по отдаленной гибридизации растений и животных. — М., 1968. — С. 337.
14. Куперман Ф. М. Морфофизиология растений (Морфофизиологический анализ этапов органогенеза различных жизненных растений) / Ф. М. Куперман. — 2-е изд., доп. — М.: Высшая школа, 1973. — 256 с.
15. Методические указания по цитологической и эмбриологической технике (для исследования культурных растений) / [Л. И. Абрамова, И. Н. Орлова, М. А. Вишнякова и др.] / Под ред. Л. И. Орел. — Л.: ВИР, 1982. — 119 с.
16. Минина Е. Г. Смещение пола растений воздействием факторов внешней среды / Е. Г. Минина. — М.: Изд-во АН СССР, 1952. — 198 с.
17. Поддубная-Арнольди В. А. Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитозембриологическим признакам / В. А. Поддубная-Арнольди. — М.: Наука, 1982. — 352 с.
18. Пономарёв А. М. Изучение цветения опыления растений / А. М. Пономарёв // Полевая геоботаника. — М. — Л.: Изд-во АН СССР, 1960. — Т. 2. — С. 9—19.
19. П'ятницький С. С. Курс дендрологии. / С. С. П'ятницький. — Харьков: Изд-во Харьк. ун-та, 1966. — 423 с.
20. Сергеев Л. И. Дифференциция генеративных почек / Л. И. Сергеев, К. А. Сергеева, В. К. Мельников // Морфофизиологическая периодичность и зимостойкость древесных растений. — М.: Изд-во АН СССР, 1961. — С. 81—93.
21. Старова Н. В. Методика селекции и сортоиспытания тополей / Н. В. Старова. — Харьков: Укр. НИИЛХА, 1962. — 60 с.
22. Урбах В. Ю. Биометрические методы. / В. Ю. Урбах. — М.: Наука, 1964. — 415 с.
23. Устинова Е. И. О ритме развития цветочных почек у листовных древесных пород / Е. И. Устинова // Бюл. МОИП. Отд-ние биол. — 1958. — Т. 63, № 6. — С. 107—115.
24. Фурст Г. Г. Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей / Г. Г. Фурст. — М.: Наука, 1979. — 155 с.
25. Щепотьев Ф. Я. Дендрология: учебное пособие. / Ф. Я. Щепотьев. — К.: Выща шк., 1990. — 287 с.
26. ISSN 2078-2357. Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. Біол., 2011, №1 (46)

О. И. Тарасюк

Тернопольский национальный педагогический университет им. Владимира Гнатюка, Украина

МОРФОГЕНЕЗ МУЖСКИХ ГЕНЕРАТИВНЫХ ОРГАНОВ ВИДОВ РОДА *POPULUS* L.

Исследована динамика развития мужских генеративных почек у видов *P. laurifolia*, *P. berolinensis* и *P. nigra* и осуществлено изучение различных аспектов морфогенеза мужских генеративных структур на разных этапах их развития.

Ключевые слова: *P. laurifolia*, *P. berolinensis*, *P. nigra*, морфогенез, мужские генеративные органы, почки

O. I. Tarasuk

Volodymyr Hnatiuk Ternopil Pedagogical University, Ukraine

MORPHOGENESIS OF MALE GENERATIVE ORGANS OF TYPES OF FAMILY *POPULUS* L.

The dynamics of male generative buds in the species *P. laurifolia*, *P. berolinensis* and *P. nigra* and by studying various aspects of the morphogenesis of male generative structures at different stages of their development.

Key words: *P. laurifolia*, *P. berolinensis*, *P. nigra*, morphogenesis, male generative organs, buds

Рекомендує до друку

М.М. Барна

Надійшла 18.11.2010