

# БОТАНІКА

УДК 581.3582

Я. С. ГАСИНЕЦЬ

ДВНЗ «Ужгородський національний університет»  
вул. А. Волошина, 54, Ужгород, 88000

## ЕМБРІОЛОГІЧНЕ ДОСЛІДЖЕННЯ *POTENTILLA AUREA* L. ТА *POTENTILLA OBSCURA* WILLD. ІЗ ФЛОРИ УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ

---

Вивчений репродуктивний процес у *Potentilla aurea* L. і *Potentilla obscura* Willd., що зростають на висотах 150-2000 м н.р.м. Мікроспорогенез, в основному, проходить без відхилень. Стерилізація пилкових зерен обумовлена аномаліями в мейозі при мікроспорогенезі, а також при розвитку чоловічого гаметофіта. В *P. aurea* відсоток морфологічно нормальних (фертильних) пилкових зерен коливається від 62 до 82, у *P. obscura* складає 73%. Насінневий зачаток геміанатропний, красинуцелятний з одним інтегументом. Жіночий археспорій багатоклітинний. Спорогенний комплекс дво-, триярусний. У мегаспороцити трансформуються три-чотири спорогенні клітини. В статевих особин *P. aurea* халазальна мегаспора розвивається у зародковий мішок по типу *Polygonum*. У апоміктичних псевдогамних особин зародкові мішки розвиваються мітотично із соматичних клітин халазальної зони нуцелуса (апоспорія). *P. obscura* – псевдогамний вид. Розвиток зародкового мішка здійснюється мітотично із спорогенних клітин (диплоспорія) та із соматичних клітин нуцелуса. Ендосперм розвивається внаслідок потрійного злиття – полярних ядер та спермія, а зародок – шляхом партеногенезу. Розвиток зародка відбувається за типом *Asterad* var. *Geum* (*P. aurea*, *P. obscura*) і *Solanad* var. *Nicotiana* (*P. obscura*).

*Ключові слова:* мікроспора, мейоз, насінневий зачаток, нуцелус, археспорій, мегаспороцит, зародковий мішок, апоміксис, диплоспорія, апоспорія

Родина *Rosaceae* включає великі за обсягом поліморфні та поліплоїдні роди, серед яких найбагатшим на види в умовах Українських Карпат є рід *Potentilla* L. У його складі нараховується близько 300 видів, з яких 66 зростає в Україні. Видам роду *Potentilla* властивий широкий екологічний діапазон зростання, висотна зональність якого знаходиться в межах від 150 до 2000 м н.р.м. Зокрема, *Potentilla aurea* L. є діагностичним видом субальпійського та альпійського поясів, популяції якого зростають у межах висот 1500-2000 м н.р.м.

Репродукція видів роду *Potentilla* пов'язана з перехресним запиленням та статевим відтворенням. Крім того, представникам роду властивий апоміксис – псевдогамія, що підтверджується літературними даними [1, 6, 7, 44, 46-48]. Одночасно виявлено, що не для всіх видів притаманний апоміксис або для одного і того ж виду *Potentilla* характерний як статевий процес, так і апоміксис. У зв'язку з вищенаведеним, будь-який вид *Potentilla* при дослідженні може виявитись або виключно статевим видом, або таким, у якого поєднується статеве розмноження з апоміктичним.

Аналіз праць [2-4, 6, 7, 44, 46-48] з ембріології видів обширного роду *Potentilla* свідчить, що вид *P. aurea* в ембріологічному аспекті і на популяційному рівні малодосліджений, а відомості про *Potentilla obscura* Willd. – відсутні.

Метою нашої роботи було вивчення: 1) розвитку та функціонування мікроспорангіїв, мікроспорогенезу, розвитку чоловічого гаметофіту; 2) функціонування багатоклітинного жіночого археспорію та особливостей розвитку зародкових мішків; 3) форми апоміксису.

#### Матеріал і методи досліджень

Для дослідження були взяті два види – *P. aurea* та *P. obscura*, які зростають у різних екологічних умовах та висотних поясах Українських Карпат. Популяції *P. aurea* зростають на високогір'ї, а *P. obscura* є низинним видом і трапляються серед степової рослинності передгір'я.

Згідно з літературними даними [12], диплоїдний набір хромосом *P. aurea* становить  $2n=14$ , а *P. obscura* –  $2n=28$ .

Ембріологічне дослідження *P. aurea* було проведено в трьох популяціях Рахівського району: гора Близниці – 1500 м н.р.м.; гора Говерла – 1750 м н.р.м.; гора Піп-Іван Чорногірський – 1900 м н.р.м. Матеріал для дослідження *P. obscura* був зібраний з популяції Чорної гори (Виноградівський район) – 300 м н.р.м. Темпоральну фіксацію проводили в період від початкових стадій розвитку пуп'янків та закладання насінневих зачатків до завершення цвітіння та формування насіння. Матеріал фіксували за Навашиним (хромова кислота : формалін : льодяна оцтова кислота – 10:4:1), ФОС (формалін : оцтова кислота : спирт етиловий – 10:7:1) та Карнуа (спирт етиловий : оцтова кислота – 3:1) [8]. Препарати фарбували за Фельгеном та Гейденгайном, підфарбовуючи цитоплазму еритрозином.

Для встановлення стерильності пилкових зерен використовували ацетокармінову методику [11]. Життєздатність їх вивчалась шляхом пророщування на поживному середовищі (агар-агар з концентраціями глюкози 15 та 20 %). Підрахунок пророслих пилкових зерен здійснювався у п'яти полях зору мікроскопа. Дані, отримані при дослідженні фертильності пилкових зерен, були опрацьовані статистичними методами обробки інформації, згідно загальноприйнятих методик.

Мікрофотографії зроблені за допомогою мікроскопу CARL ZEISS-JENA, цифрової фотокамери Olympus „Camedia” C-450 Zoom.

#### Результати досліджень та їх обговорення

Під епідермою пиляка, на місцях майбутніх мікроспорангіїв, закладаються первинні археспоріальні клітини, які ділячись, утворюють первинний паріетальний шар та вторинні археспоріальні клітини. Первинний паріетальний шар, шляхом подальшого поділу клітин, дає початок тапетуму і вторинному паріетальному шару. Останній утворює два середні шари та ендотецій. Отже, стінка мікроспорангії формується у відцентровому напрямі та складається з таких шарів клітин: епідерми, ендотецію, двох середніх шарів і тапетуму.

Тапетум секреторного типу. Найбільшої функціональної активності набуває в період поліплоїдності його клітин. Дегенерація тапетуму починається в кінці формування тетрад мікроспор і завершується при утворенні двоклітинних пилкових зерен.

Вторинні археспоріальні клітини після циклу мітотичних поділів стають мікроспоцитами. Для видів *Potentilla* властивий симультанний тип утворення мікроспор. Мейоз у процесі мікроспорогенезу в статевих особин *P. aurea* проходить без суттєвих відхилень від норми. Незначні аномалії спостерігаються в апоміктичних особин *P. aurea*, які проявляються як у мейозі при мікроспорогенезі, так і при розвитку чоловічого гаметофіта (рис. 1, 2). У *P. obscura* незначні відхилення спостерігаються в ході мікроспорогенезу.

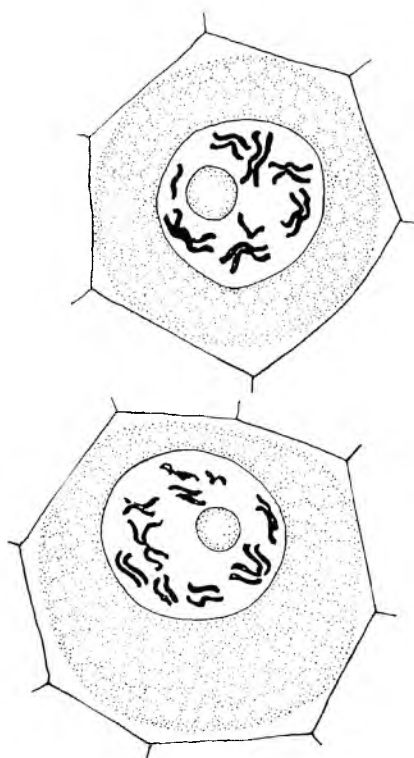


Рис. 1. *Potentilla aurea* L.  
Профаза першого поділу мейозу  
(100×10)

Аномалії в мейозі при мікроспорогенезі у видів *Potentilla* призводять до: відсутності кон'югації окремих хромосом, утворення уні- та тетравалентів, нерівномірного розходження хромосом до полюсів у анафазі першого поділу мейозу, утворення мікро- і макроядер, які зосереджуються в окремих мікроспорах. Внаслідок цитокінезу виникають поліади (рис. 2).

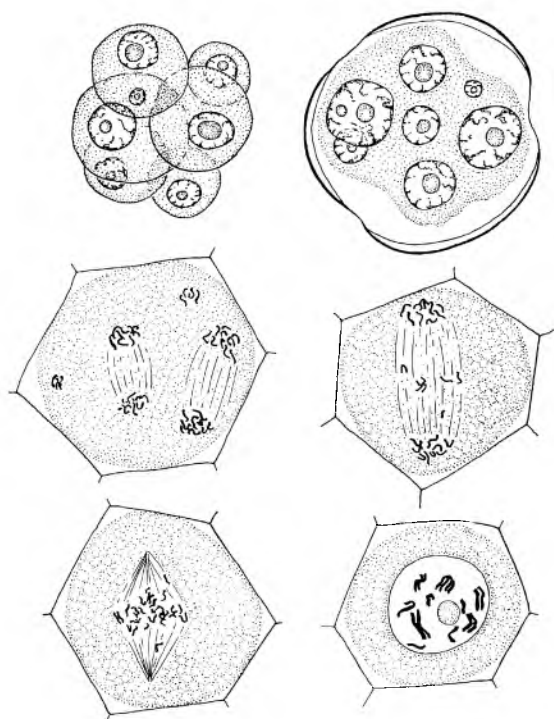


Рис. 2. *Potentilla aurea* L.  
Мікроспорогенез. Аномалії в  
процесі мейозу. Утворення поліад  
(100×10)

У популяціях *P. aurea* домінує статеве відтворення. Проте певна кількість дефектних (абортивних) пилкових зерен виявлена в популяціях – до 38 % з Близниці, до 21 % з Говерли,

до 35 % з Піп-Івана Чорногірського та до 30% у популяції *P. obscura* з Чорної гори (табл. 1, рис. 3).

Таблиця 1

Морфологічно нормальні та життєздатні пилкові зерна у видів *Potentilla* L.

№ п/п	Назва виду	Місце-зростання	Концентрація глюкози (%)	Типи пилкових зерен	
				Морфологічно нормальні (фертильні)	Життєздатні (пророслі)
1.	<i>Potentilla aurea</i> L.	Близниці	15	64,2	42,7
			20	62,6	42,3
		Говерла	15	79,1	47,0
			20	82,0	43,0
		Піп-Іван Чорногірський	15	66,5	41,5
			20	65,1	40,2
2.	<i>Potentilla obscura</i> Willd.	Чорна гора	15	75,0	42,1
			20	70,8	38,4

Отже, при дослідженні популяцій *Potentilla* нами виявлені незначні порушення в мейозі, які призводять до утворення нежиттєздатних пилкових зерен у особин як із статевим, так і апоміктичним (псевдогамним) способом репродукції.

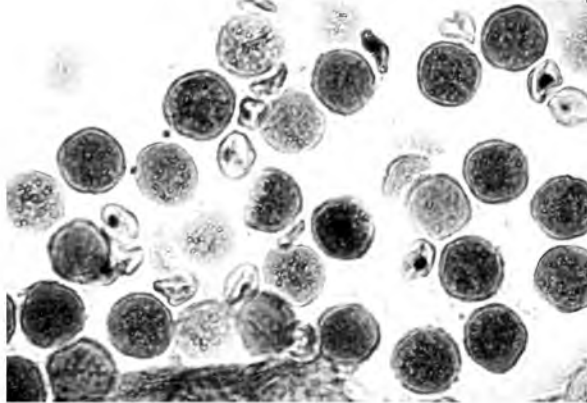


Рис. 3. *Potentilla aurea* L.  
Нормальні та дефектні пилкові зерна (40×16)

Вивчення поліморфізму пилкових зерен із трьох популяцій *P. aurea* дало можливість встановити, що найбільший показник середнього арифметичного діаметру морфологічно нормальних пилкових зерен складас 18,41±1,70 мкм (Близниці), найменший – 17,85±1,20 мкм (Говерла) (табл. 2). Для *P. obscura* середнє арифметичне діаметру морфологічно нормальних пилкових зерен становить 22,78±1,35 мкм, гігантських – 31,00±1,13 мкм, карликових – екваторіальний діаметр –13,95±0,69 мкм, полярна вісь –17,88±1,72 мкм (табл. 2).

Таблиця 2

Середнє арифметичне діаметра пилку видів *Potentilla* L. (мкм)

№ п/п	Назва виду	Місце-зростання	Нормальні пилкові зерна	Аномальні пилкові зерна		
				Гігантські пилкові зерна	Карликові пилкові зерна	
					Екваторіальний діаметр	Полярна вісь
1.	<i>Potentilla aurea</i> L.	Близниці	18,41±1,70	32,86±1,43	13,02±0,64	17,26±0,77
		Говерла	17,85±1,20	32,59±1,24	12,86±0,48	17,59±1,32
		Піп-Іван Чорногірський	18,03±1,39	32,78±1,09	13,02±0,45	17,91±1,48
2.	<i>Potentilla obscura</i> Willd.	Чорна гора	22,78±1,35	31,00±1,13	13,95±0,69	17,88±1,72

Проростання пилкових зерен у видів *Potentilla* на штучному поживному середовищі при концентрації глюкози 15% та 20%, краще проходить при 15 %, а саме *P. aurea* (Близниці) – до 43 %, *P. aurea* (Говерла) – до 47 %, *P. aurea* (Піп-Іван Чорногірський) – до 42 %, *P. obscura* до

42 % (табл. 1). Це ж підтверджується і середньо арифметичними даними довжини пилкової трубки: *P. aurea* (Близниці) – 174,47 мкм, *P. aurea* (Говерла) – 199,96 мкм, *P. aurea* (Піп-Іван Чорногірський) – 173,18, *P. obscura* – 198,84 мкм (рис. 4).

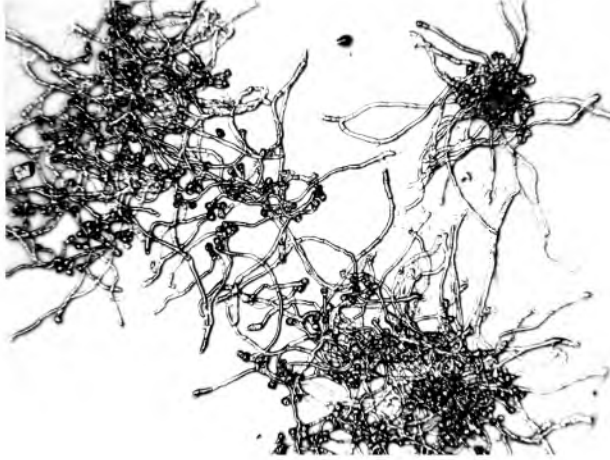


Рис. 4. *Potentilla aurea* L.  
Проростання життєздатних пилкових зерен на поживному середовищі з концентрацією глюкози 15 % (6,3 × 16)

Для досліджуваних видів *Potentilla* характерний апокарпний гінецей з одним геміанатропним насінним зачатком, красинуцелятним з одним інтегументом. У субепідермальному шарі нуцелуса закладаються п'ять-сім первинних археспоріальних клітин. Нуцелярний ковпачок утворюється шляхом периклинальних поділів клітин епідерми нуцелуса і у мікропілярній частині *P. aurea* має шести-семишарову структуру. В *P. obscura* він потужніший і набуває дев'яти-одинадцятишаровості (рис. 5, 6).



Рис. 5. *Potentilla obscura* Willd. Нуцелярний ковпачок. Спорогенний комплекс. Мегаспороцит (40 × 16)



Рис. 6. *Potentilla obscura* Willd. Спорогенний комплекс. Мегаспороцит. Ініціальні клітини диплоспоричних та апоспоричних зародкових мішків (40×16)

Мітотичний поділ відбувається у трьох-чотирьох клітинах первинного археспорія в результаті чого утворюються покривні і вторинні археспоріальні клітини. Покривний комплекс двошаровий. Вторинні археспоріальні клітини, мітотично поділяючись, утворюють дво-, триярусний спорогенний комплекс. Серед спорогенних клітин, в залежності від їх місця розташування, можна чітко виділити великі – центральні, граничні з ними – латеральні та вузькі – паріетальні. Функціонально у спорогенному комплексі можна виділити: клітини з мейотичною потенцією, які трансформуються у мегаспороцити (1-3) та ініціалі диплоспоричних зародкових мішків, що мітотично розвиваються у диплоїдні зародкові мішки (рис. 5, 6).

Мегаспороцити здійснюють мейоз, виникають лінійні або Т-подібні тетради мегаспор, халазальні з яких здатні розвиватись у еуспоричні зародкові мішки *Polygonum* типу. В окремих насінневих зачатках *P. aurea* еуспоричні гаплоїдні зародкові мішки дегенерують, що стимулює розвиток диплоїдних зародкових мішків із соматичних клітин халазальної зони нуцелуса (апоспорія). У *P. aurea*, крім апоспорії, зрідка зустрічається і диплоспорія.

Для *P. obscura* характерний мітотичний розвиток як диплоспоричних апоміктичних зародкових мішків із клітин спорогенного комплексу (диплоспорія), так і диплоїдних зародкових мішків із соматичних клітин нуцелуса (апоспорія). Повної диференціації в апоміктичних особин *P. aurea* досягають два апоспоричні, а у *P. obscura* – два-три диплоспоричні зародкові мішки. В *P. aurea* ми спостерігали як статевий процес – злиття спермія з ядром центральної клітини та яйцеклітини, так і псевдогамію, коли зародок розвивається із яйцеклітини без запліднення – партеногенез, а ендосперм внаслідок потрійного злиття (злиття спермія з полярними ядрами). Отже, популяції *P. aurea* представлені агамно-статевими комплексами.

В статевих особин *P. aurea* полярні ядра зливаються безпосередньо перед заплідненням (рис. 7). Утворене в результаті цього ядро центральної клітини, розташоване в середній зоні центральної клітини, зливається зі спермієм раніше, ніж відбувається запліднення яйцеклітини (рис. 8). Виявлено запліднення яйцеклітини. Хроматин спермія в межах ядра яйцеклітини знаходиться в стані деконденсації (рис. 9).



Рис. 7. *Potentilla aurea* L.  
Еуспоричний зародковий мішок.  
Контактування полярних ядер  
(40×16)

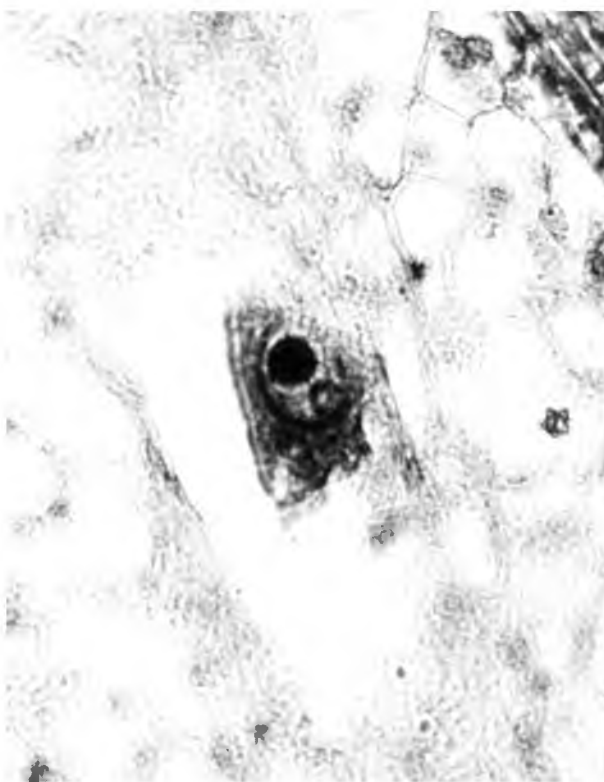


Рис. 8. *Potentilla aurea* L. Злиття  
спермія з ядром центральної  
клітини (100×10)

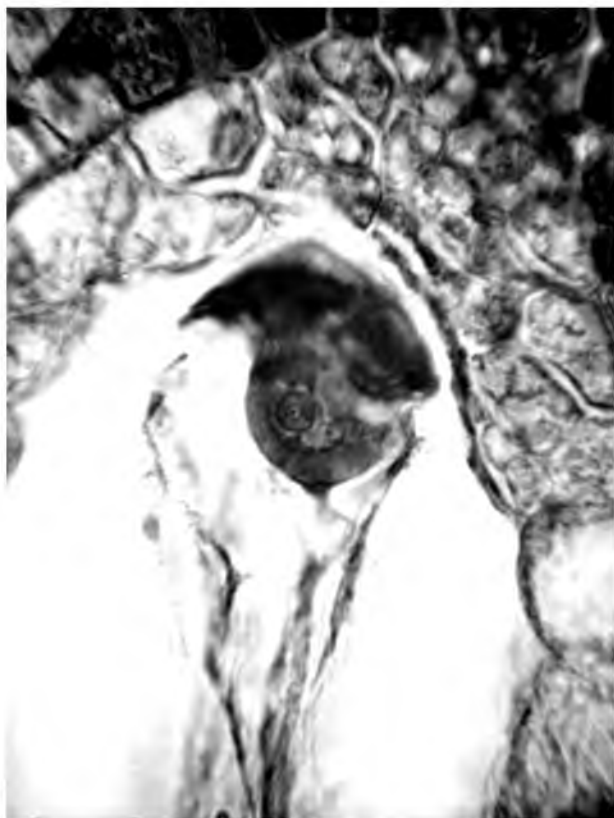


Рис. 9. *Potentilla aurea* L.  
Еуспоричний зародковий мішок.  
Ядро спермія в цитоплазмі  
яйцеклітини (100×10)

У статевих особин *P. aurea* спостерігається одночасна диференціація кількох (двох-трьох) еуспоричних зародкових мішків у межах одного насінневого зачатку, проте запліднення відбувається тільки в одному з них. У такому зародковому мішку полярні ядра, зливаючись, утворюють ядро центральної клітини. В інших – полярні ядра не зливаються, і такі зародкові мішки дегенерують.

У апоміктичних особин *P. aurea* та псевдогамного виду *P. obscura* полярні ядра довгий час контактують, після чого зливаються, утворюючи ядро центральної клітини. Потрійне злиття відбувається двома шляхами: а) спермій зливається з верхнім полярним ядром; б) спермій зливається з ядром центральної клітини (рис. 10, 11). Зародок розвивається партеногенетично. Злиття спермія з яйцеклітиною виявлено не було, оскільки спермій дегенерує.

Таблиця 3

Співвідношення статевого відтворення до псевдогамії в різних популяціях *P. aurea* (%)

№ п/п	Місцезростання популяції	Висота над р. м.	Запліднення	Індукований партеногенез (псевдогамія)
1.	г. Близниці	1500	78	22
2.	г. Говерла	1750	68	32
3.	г. Піп-Іван Чорногірський	1900	60	40

Аналіз одержаних даних, наведених у таблиці 3, свідчить, що в досліджуваних популяціях *P. aurea* переважає статеве відтворення. В таких популяціях у особин спостерігається переважно нормальний хід мейозу, утворення фертильних пилкових зерен і гаплоїдних еуспоричних зародкових мішків.





Рис. 10. *Potentilla obscura* Willd.  
Злиття спермія з ядром  
центральної клітини (40×16)



Рис. 11. *Potentilla aurea* L. Злиття  
спермія з ядром центральної  
клітини (40×16)



Рис. 12. *Potentilla aurea* L.  
Розвиток зародка. Епіфізарна  
група клітин. Нуклеарний  
ендосперм (40×16)

У популяції *P. obscura* з Чорної гори домінує апоміктичний спосіб репродукції, який підтверджується апоміктичним походженням зародкових мішків та відсутністю запліднення яйцеклітини. Для *P. obscura* притаманний індукований партеногенез (псевдогамія).

Ендосперм нуклеарного типу (рис. 12). Розвиток зародка у *P. aurea* згідно класифікації Джогансена [26] здійснюється за типом *Asterad* var. *Geum*. Внаслідок першого поділу ядра зиготи утворюються апікальна і базальна клітини. В апікальній клітині виникає похила перетинка. Подальші поділи сприяють утворенню епіфізи, клиноподібної клітини (похідної апікальної клітини). Утворення епіфізи є характерною ознакою для зародка, котрий розвивається за var. *Geum*. Епіфізарна клітина дає початок групі епіфізарних клітин, з якої виникає конус наростання стебла (рис. 12). Базальна клітина після поділу дає початок підвіску. Похідна від базальної, яка безпосередньо межує з клітинами, що виникають із апікальної, є гіпофізарною і утворює кореневий апекс. Отже, у розвитку зародка бере участь як апікальна, так і базальна клітина, що відповідає *Asterad*-типу класифікації зародків дводольних.

У *P. obscura* нами виявлено розвиток зародка, що здійснюється як за *Asterad* var. *Geum*, так і за *Solanad*-типом var. *Nicotiana* (рис. 13). У такому разі зигота поділяється поперечною перетинкою, внаслідок чого виникають апікальна і базальна клітини. Апікальна клітина поділяється поперечно, а базальна клітина істотної участі у побудові власне зародка не бере, утворюючи лише підвісок із двох або декількох клітин та гіпофізис.



Рис. 13. *Potentilla obscura* Willd.  
Розвиток зародка за типом  
*Solanad* var. *Nicotiana* (40×16)

Дослідження високогірного виду *P. aurea* на популяційному рівні показало, що стерильність пилкових зерен варіює, а саме: з Близниць вона сягає 38%, з Говерли – 21%, з Піп Івана Чорногірського – 35%. Для *P. obscura* середній показник стерильності пилкових зерен становить 30%. Такий відсоток стерильності видів роду *Potentilla* вказує на наявність дефектних пилкових зерен, а відповідно і такого явища як апоміксис [5, 11]. А. Müntzing [27] відмічав, що часткова чи повна стерильність пилкових зерен у видів роду *Potentilla* є ознакою апоміксису. В гібридів вчений спостерігав значні порушення у процесі мейозу під час мікроспорогенезу, які призводили до утворення стерильних пилкових зерен. А. Müntzing, G. Müntzing [29-31] встановили, що у пентаплоїдних біотипів *Potentilla argentea* L. стерильність пилкових зерен сягає 51%, а у гексаплоїдної *Potentilla impolita* Wahlenb. даний показник коливається від 30 до 90%. Значні відхилення в мейозі при мікроспорогенезі виявлені у гібридів, що проявляються в утворенні уні-, три- і тетравалентів. Вивчення [32-35] внутрішньовидової поліплоїдії скандинавських популяцій *P. argentea* підтвердило, що фертильність пилкових зерен у поліплоїдних біотипів залежить від ступеня плоїдності. Стерильність пилкових зерен зменшується зі зростанням плоїдності.

Дослідження А. Rutishauser [40, 41] свідчать, що у гібридів *Potentilla* під час мейозу в профазі I при мікроспорогенезі утворюється велика кількість унівалентів, зрідка тетравалентів.

У роботах М. Skalinska, R. Czapik [49] та R. Czapik [19-21] вказується на те, що у гібридів *Potentilla* виявлені порушення при мейозі, в той час як у *Potentilla crantzii* (Crantz) G. Beck ex Fritsch і *Potentilla arenaria* Borkh. мікроспорогенез проходить нормально, відхилення не спостерігаються.

Х.Л. Крч [2, 4] для статевих видів *Potentilla alba* L., *Potentilla reptans* L. із Українських Карпат вказує на значний відсоток фертильних пилкових зерен, що свідчить про нормальний хід мейозу в процесі мікроспорогенезу. В факультативного апомікта *P. argentea* спостерігається варіабельність фертильності пилкових зерен, що сприяє протіканню гібридизаційних процесів між статевими та апоміктичними особинами з утворенням агамно-статевих комплексів.

Згідно наших досліджень у статевих особин *P. aurea* мейоз у процесі мікроспорогенезу проходив без суттєвих відхилень від норми. Незначні аномалії в мейозі при мікроспорогенезі і при розвитку чоловічого гаметофіта спостерігались у апоміктичних особин *P. aurea*. В *P. obscura* незначні відхилення проявлялись у ході мікроспорогенезу. Дослідженим видам роду *Potentilla* характерний красинуцелятний нуцелус та багатоклітинний археспорій, що узгоджується з даними В. Eriksen, М. Fredrikson [23] для *Potentilla nivea* L. із Швеції.

Для скандинавських популяцій *P. argentea* та *P. crantzii* характерна варіабельність у кількості мегаспороцитів [24]. G.L. Smith [50] для британських популяцій *Potentilla neumanniana* Rehb., висловив припущення про можливість повернення мегаспороцитів із стадії синапсиса профазі першого поділу мейозу в стан інтерфази. М.А. Плиско [9] вважає таке явище можливим і в *P. argentea*. При вивченні швейцарських біотипів *P. argentea* [25] та *P. crantzii*, *P. arenaria* і їх гібридів із польських Татр [19, 22], явища зворотнього повернення стадії синапсиса в інтерфазу не спостерігали. Автори дійшли висновку, що повернення мегаспороцитів у стан інтерфази не відбувається.

Можливість наявності повернення мегаспороцитів із стадії синапсиса профазі I поділу мейозу в стан інтерфази вивчалась нами в досліджуваних видів *Potentilla*. У статевих особин *P. aurea* центральний мегаспороцит приступає до мейозу і утворює тетраду мегаспор, халазальна з яких здатна розвиватись у еуспоричний зародковий мішок *Polygonum* типу. В апоміктичних особин *P. aurea* та псевдогамного виду *P. obscura* часто спостерігається дегенерація центрального мегаспороциту або тетрад мегаспор, після чого активується розвиток зародкових мішків із спорогенних клітин, що межують з центральною клітиною (диплоспорія), а також із соматичних клітин халазальної зони нуцелуса (апоспорія). Отже, в досліджуваних нами видів процесу повернення мегаспороцита з стадії синапсису до стадії інтерфази не спостерігалось.

А. Rutishauser і Н.Р. Hunziker [37, 38, 44-48] довели, що для видів *Potentilla* притаманний як статевий, так і апоміктичний спосіб репродукції. Дослідження швейцарських біотипів *P. argentea* вказують на наявність як еуспорії, так і апоспорії в межах однієї рослини [25]. В британських популяцій *Potentilla gelida* С.А.Мей. [50] виявлена як диплоспорія, так і апоспорія.

Для *P. crantzii* та *P. arenaria*, що зростають у польських Татрах, характерне статеве відтворення [19-22]. Скандинавські види *Potentilla intermedia* L., *Potentilla norvegica* L. і *P. argentea*, як свідчать експериментальні дослідження S. Asker [13-18], апоміктичні. Автор припускає, що спосіб репродукції обумовлюється плоідністю виду. Такі відомості є твердженням того, що для видів роду *Potentilla*, в популяціях різних географічних зон та регіонів зростання, характерні специфічні способи репродукції [13-22, 50-52]. У факультативного апомікта *P. aurea* співвідношення особин з статевим та апоміктичним способом розмноження в межах популяції залежить від двох основних причин: 1) генетичної структури особин виду; 2) екологічних факторів середовища місцезростання популяції.

У досліджуваних нами популяціях *P. aurea* співвідношення статевого та апоміктичного способу відтворення варіює. Здебільшого спостерігається домінування статевого відтворення, що зумовлює стійкість популяції до змін екологічних факторів навколишнього середовища та сприяє протіканню мікроеволюційних процесів у популяції.

Отже, існування агамно-статевого комплексу особин у межах популяцій залежить перш за все від їх генетичної структури, і не завжди обумовлене вертикальною зональністю, а насінна продуктивність у популяціях залежить від дії екологічних факторів. У популяції *P. obscura* з Чорної гори наявний апоміктичний спосіб репродукції (псевдогамія), при якому особини зберігають відносно незмінний стан, генетично обумовлений наявністю материнського потомства.

А. Hakansson [24] та А. Müntzing [32-34] вказують на те, що статевий спосіб репродукції і псевдогамія в тій чи іншій ступені зустрічаються у видів *Potentilla*, що зростають в однакових екологічних умовах, що підтверджують і наші дослідження.

Відповідно, у природних популяціях факультативних апоміктів трапляються особини з різним способом репродукції. В межах популяції в однієї і тієї ж особини можна виявити тенденцію як до статевого відтворення, так і до апоміксису. Це, очевидно, свідчить про те, що факультативні апомікти щодо форми апоміксису в еволюційному відношенні близькі до первинного статевого способу відтворення і, очевидно, успадковують їх одночасно.

Можливість запліднення диплоїдних яйцеклітин у гібридних форм видів *Potentilla* виявлена А. Müntzing [33], А. Rutishauser [42]. Таке явище спостерігалось і в *P. argentea* з Українських Карпат [4]. У *P. aurea* нами такого явища не виявлено. А. Müntzing [27, 28] у видів *P. crantzii*, *Potentilla collina* Wib. і *P. argentea* експериментальним шляхом довів наявність псевдогамії. На основі експериментальних досліджень була доведена генетична обумовленість псевдогамії у видів *Potentilla* [37-40, 43]. Наші дані по *P. aurea* підтверджують наявність агамно-статевих комплексів, а для *P. obscura* – псевдогамію.

Аналіз вищезгаданих робіт дає можливість констатувати той факт, що таким важливим питанням, як співвідношення статевого відтворення та апоміксису в межах локальних популяцій, походження диплоїдних зародкових мішків і функціонування спермій у їх межах, майже не приділялось уваги.

G.L. Smith [50] акцентує увагу на те, що в апоміктичних біотипів *P. neumanniana* розвиток зародка відбувається за типом *Solanad*, оскільки в утворенні зародка приймає участь тільки апікальна клітина, а базальна формує лише підвісок.

Згідно наших даних, у *P. aurea* розвиток зародка відбувається за типом *Asterad* var. *Geum* [26]. Відокремлення клиноподібної епіфізи відбувається вже на чотириклітинній стадії розвитку проембрію, внаслідок утворення похилої перетинки при поділі апікальної клітини. В утворенні зародка приймають участь як апікальна клітина, з якої розвиваються точка росту і сім'ядолі, так і базальна, що дає початок підсім'ядольному коліну, кореню та підвіску.

В *P. obscura*, на відміну від *P. aurea*, ми спостерігали тип розвитку зародка за *Solanad* var. *Nicotiana*, коли апікальна та базальна клітини зародка поділяються спочатку поперечно, і ранне утворення епіфізи не відбувається. Основні частини зародка при цьому типі утворюються із апікальної клітини, а базальна клітина дає тільки підвісок і гіпофізис.

У роду *Potentilla* адвентивна нуцелярна ембріонія нами не виявлена. А. Popoff [36] відмічає таке явище в *Potentilla geoides* Bieb., а R. Souéges [53] у *P. reptans*. Несправжню поліембріонію у *P. gelida* встановив G.L. Smith [50], де зародки утворюються з яйцеклітин різних зародкових мішків. Для видів роду *Potentilla* характерний розвиток декількох зародкових мішків, які досягають повної диференціації, що спостерігалось у досліджуваних нами видів, проте, поліембріонія зустрічається рідко. Л.К. Попова [10] вказує на поодинокі випадки розвитку зародка з гаплоїдної синергіди (апогаметія) у *P. argentea*.

## Висновки

1. В статевих особин *P. aurea* мейоз при мікроспорогенезі проходить без значних відхилень. Незначні аномалії спостерігаються у *P. obscura* в ході мейозу, а також у апоміктичних особин *P. aurea* при мікроспорогенезі та розвитку мікроспор у чоловічий гаметофіт. Наслідком відхилень є зниження кількості морфологічно нормальних та утворення нежиттєздатних пилкових зерен. Так, у *P. aurea* відсоток фертильних пилкових зерен коливається від 62 до 82, у *P. obscura* складає 73%.
2. У високогірного виду *P. aurea* в межах локальних популяцій встановлено наявність агамно-статевих комплексів. Співвідношення статевого і агамного способів репродукції у

таких комплексах варіабельне: у популяції з г. Близниці – 78 до 22%, г. Говерла – 68 до 32%, г. Піп-Іван Чорногірський – 60 до 40%. Домінуючим у популяціях є статеве відтворення.

*P. obscura* нами віднесено до псевдогамного виду, оскільки запліднення яйцеклітини не спостерігалось.

3. У апоміктичних особин *P. aurea* переважає така форма апоміксису як апоспорія – партеногенез, а у *P. obscura* – диплоспорія – партеногенез.
4. Ендосперм нуклеарного типу. Розвиток зародка здійснюється за типом *Asterad* var. *Geum*, а у *P. obscura* – і за типом *Solanad* var. *Nicotiana*.

1. Крч Х.Л. Ембріологія *Potentilla argentea* L. / Х.Л. Крч // Наук. вісник УжНУ. Серія: біологія. – 2000. – № 7. – С. 138–140.
2. Крч Х.Л. Особливості насінневої репродукції *Potentilla argentea* L. (Rosaceae) / Х.Л. Крч // Наук. вісник УжНУ. Серія: біологія. – 2000. – № 8. – С. 133–135.
3. Крч Х.Л. Ембріологічне дослідження *Potentilla alba* L. та *Potentilla reptans* L. (Rosaceae) / Х.Л. Крч // Наук. вісник УжНУ. Серія: біологія. – 2002. – № 11. – С. 35–38.
4. Крч Х.Л. Палиноморфологічний аналіз та фертильність пилкових зерен видів триби *Potentilleae* (Rosaceae) / Х.Л. Крч // Наук. вісник УжНУ. Серія: біологія. – 2003. – № 12. – С. 37–41.
5. Куприянов П.Г. Уточнение понятий нормальная и дефектная пыльца в антоморфологическом методе / П.Г. Куприянов В.Г., Жолобова // Апомиксис и цитоэмбриология растений. – Саратов, 1975. – С. 47–52.
6. Мандрик В.Ю. Цитоэмбриологическое исследование некоторых популяций *Potentilla erecta* (L.) Hampe (Rosaceae) в Украинских Карпатах (микроспорогенез, дифференциация семязпочки и развитие женского гаметофита) / В.Ю. Мандрик, Е.А. Ментковская // Ботан. журн. – 1977. – Т. 62, № 7. – С. 1062–1073.
7. Мандрик В.Ю. Цитоэмбриологическое исследование некоторых популяций *Potentilla erecta* (L.) Hampe (Rosaceae) в Украинских Карпатах (оплодотворение, развитие эндосперма и зародыша) / В.Ю. Мандрик, Е.А. Ментковская // Ботан. журн. – 1978. – Т. 63, № 9. – С. 1321–1334.
8. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений / З.П. Паушева – М.: Колос, 1974. – 288 с.
9. Плиско М.А. Эмбриологическое изучение апомиксиса у представителей Rosaceae и Compositae / М.А. Плиско // Апомиксис и селекция. – М., 1970. – С. 134–141.
10. Попова Л.К. Межклеточные взаимодействия в семязпочках некоторых апомиктов Молдавии / Л.К. Попова // Экспериментальная цитоэмбриология растений. – Кишинев, 1971. – С. 134–146.
11. Хохлов С.С. Выявление апомиктических форм во флоре цветковых растений СССР. / С.С. Хохлов, М.И. Зайцева, П.Г. Куприянов – Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1978. – 224 с.
12. Хромосомные числа цветковых растений / [под общ. ред. А.А. Федорова.] – Ленинград: Наука, 1969. – 926 с.
13. Asker S. The occurrence of aberrants in some apomictic *Potentilla argentea*-biotypes / S. Asker // Hereditas. – 1966. – 56, № 1. – P. 54–70.
14. Asker S. Apomictic biotypes in *Potentilla intermedia* and *P. norvegica* / S. Asker // Ibid. – 1970. – 66, № 1 – P. 101–108.
15. Asker S. Apomixis and sexuality in the *Potentilla argentea* complex 1. Crosses with other species / S. Asker // Ibid. – 1970. – 66, № 1. – P. 127–144.
16. Asker S. Apomixis and sexuality in the *Potentilla argentea* complex 2. Crosses within the complex / S. Asker // Ibid. – 1970. – Vol. 66, № 2. – P. 189–204.
17. Asker S. Apomixis and sexuality in the *Potentilla argentea* complex 3. Euploid and aneuploid derivatives /including trisomics/ of some apomictic biotypes / S. Asker // Ibid. – 1971. – Vol. 67, № 1. – P. 111–142.
18. Asker S. Pseudogamy, hybridization and evolution in *Potentilla* / S. Asker // Ibid. – 1977. – 87, № 2. – P. 179–184.
19. Czapik R. Binucleate pollen mother cells in *Potentilla alba* L. / Czapik R. // Acta biol. Crac. Ser. bot. – 1961. – 4, № 1. – P. 45–47.
20. Czapik R. Embryological studies in the genus *Potentilla* L. 1. *P. crantzii* / Czapik R. // Ibid. – 1961. – Vol. 4, № 1. – P. 97–119.
21. Czapik R. Embryological studies in the genus *Potentilla* L. 2. *P. arenaria* / Czapik R. // Ibid. – 1962. – Vol. 5, № 1. – P. 29–42.
22. Czapik R. Embryological studies in the genus *Potentilla* L. 3. Hybrids between *P. crantzii* and *arenaria* / Czapik R. // Ibid. – 1962. – Vol. 5, № 1. – P. 43–61.

23. **Eriksen B.** Megagametophyte development in *Potentilla nivea* (Rosaceae) from northern Swedish Lapland / B. Eriksen, M. Fredrikson // *American Journal of Botany*. – 2000. – Vol. 87. – P. 642–651.
24. **Hakansson A.** Untersuchungen über die Embryologie einiger *Potentilla*-formen / Hakansson A. // *Lunds Universitets Arsskrift*. – 1946. – 42, № 5. – P. 1–70.
25. **Hunziker H.R.** Beitrag zur Aposporie und ihrer genetic bei *Potentilla* / Hunziker H.R. // *Arch. Jul. Klaus-Stift. Vererb. Forsch.* – 1954. – Vol. 29. – P. 136–225.
26. **Johansen D.A.** *Plant embryology*. / Johansen D.A. – Waltham: Mass, 1950. – 305 p.
27. **Müntzing A.** Pseudogamie in der Gattung *Potentilla* / Müntzing A. // *Hereditas*. – 1928. – Vol. 11. – P. 267–283.
28. **Müntzing A.** Note on the cytology of some apomictic *Potentilla* species / Müntzing A. // *Ibid.* – 1931. – 17. – P. 166–178.
29. **Müntzing A.** Some neuresults concerning apomixis, sexuality and polymorphism in *Potentilla* / A. Müntzing, G. Müntzing // *Bot. Notis*. – 1941. – Vol. 194. – P. 237–278.
30. **Müntzing A.** Pentaploid F1 hybrid between two diploid *Potentilla* species / A. Müntzing, G. Müntzing // *Hereditas*. – 1944. – Vol. 30. – P. 631–638.
31. **Müntzing A.** The mode of reproduction of hybrids between sexual and apomictic *Potentilla argentea* / A. Müntzing, G. Müntzing // *Bot. Notis*. – 1945. – Vol. 98, № 1. – P. 49–71.
32. **Müntzing A.** Further studies en intraspecific polyploidy in *Potentilla argentea* /coll./ Müntzing A. // *Bot. Notis*. – 1958. – Vol. 111, № 1. – P. 209–227.
33. Müntzing A. Heteroploydi and polymorphysm in some apomictic species of *Potentilla* // *Hereditas*. – 1958. – Vol. 44. – P. 280–289.
34. **Müntzing A.** Sublethal species hybrid in *Potentilla* / A. Müntzing // *Ibid.* – 1958. – 44. – P. 554–556.
35. **Müntzing A.** The balance between sexual and apomictic reproduction in some hybrids of *Potentilla* / A. Müntzing // *Ibid.* – 1958. – 44. – P. 145–160.
36. **Popoff A.** Über die Fortpflanzungsverhältnisse der Gattung *Potentilla* / A. Popoff // *Planta*. – 1935. – 24, № 3. – P. 510–522.
37. **Rutishauser A.** Untersuchungen über die Fortpflanzung und Bastardbildung apomiktischer *Potentillen* / A. Rutishauser // *Ber. Schweiz. bot. Gez.* – 1943. – Vol. 55. – P. 5–83.
38. **Rutishauser A.** Konstante Art- und Rassenbastarde in der Gattung *Potentilla* / A. Rutishauser // *Mitt. Naturwiss. Ges. Schaffh.* – 1943. – Vol. 18. – P. 111–134.
39. **Rutishauser A.** Über Entwicklungsgeschichte pseudigamer *Potentillen* / A. Rutishauser // *Arch. Jul. – Klausstift.* – 1943. – Vol. 18. – P. 687–691.
40. **Rutishauser A.** Über die Fortpflanzung einiger Bastarde von pseudogamen *Potentillen* / A. Rutishauser // *Arch. Jul. – Klausstift.* – 1945. – Vol. 20. – P. 300–315.
41. **Rutishauser A.** Zur Embryologie amphimiktischer *Potentillen* / A. Rutishauser // *Ber. Schwiz. Bot. Ges.* – 1945. – Vol. 55. – P. 19–32.
42. **Rutishauser A.** Untersuchungen über die Genetik der Aposporie bei pseudogamen *Potentillen* / A. Rutishauser // *Experientia*. – 1947. – Vol. 3. – P. 204–205.
43. **Rutishauser A.** Pseudogamie und Polymorphie in der Gattung *Potentilla* / A. Rutishauser // *Arch. Jul. – Klausstift.* – 1948. – Vol. 23. – P. 267–424.
44. **Rutishauser A.** Untersuchunger über Pseudogamie und Sexualität einiger *Potentillen* / A. Rutishauser // *Ber. Schweiz. Ges.* – 1949. – Bd. 59. – P. 409–420.
45. **Rutishauser A.** Weitere Beitrage zur Genetik der Aposporie pseudogamer *Potentillen* / A. Rutishauser // *Arch. Jul. – Klausstift.* – 1954. – Vol. 29. – P. 223–233.
46. **Rutishauser A.** Pseudogamous reproduction and evolution / A. Rutishauser // *Recent. Advances in botany*. – 1959. – № 1. – P. 690–702.
47. **Rutishauser A.** Untersuchunger über Evolution pseudogamer Arten / A. Rutishauser // *Ber. Schweiz. bot. Ges.* – 1960. – № 70. – P. 113–125.
48. **Rutishauser A.** Fortpflanzungsmodus und meiose apomiktischer Blütenpflanzen / A. Rutishauser // *Protoplasmatologia*. – 1967. – Bd. 6, № 3. – P. 1–245.
49. **Skalinska M.** Studies in the cytology of the genus *Potentilla* L. / M. Skalinska, R. Czapik // *Acta boil. Crac.* – 1958. – 1. – P. 137–149.
50. **Smith G.L.** Studies in *Potentilla* L. 1. Embryological in investigations into the mechanismus of agamospermy in british *P. tabernaemontani* Aschers / G.L. Smith // *New. Phytol.* – 1963. – Vol. 62, № 3. – P. 264–282.
51. **Smith G.L.** Studies in *Potentilla* L. 2. Cytological aspects of apomixis in *P. crantzii* /Cr./ Beck ex Fritsch. / G.L. Smith // *Ibid.* – 1963. – Vol. 62, № 3. – P. 283–300.
52. **Smith G.L.** Studies in *Potentilla* L. 3. Variation in british *P. tabernaemontani* Aschers. And *P. crantzii* /Cr./ Beck ex Fritsch / G.L. Smith // *Ibid.* – 1971. – Vol. 70. – P. 607–618.

53. Souéges R. Polyembryones chez le *Potentilla reptans* / R. Souéges// Bull. Soc. Bot. France. – 1935. – 82. – P. 381–384.

*Я.С. Гасинец*

Ужгородский национальный университет, Украина

#### ЭМБРИОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ *POTENTILLA AUREA* L. И *POTENTILLA OBSCURA* WILLD. ИЗ ФЛОРЫ УКРАИНСКИХ КАРПАТ

Изучен репродуктивный процесс в *Potentilla aurea* L. и *Potentilla obscura* Willd., произрастающих на высотах 150-2000 м н.р.м. Микроспорогенез, в основном, проходит без отклонений. Стерилизация пыльцевых зерен обусловлена аномалиями в мейозе при микроспорогенезе, а также при развитии мужского гаметофита. В *P. aurea* процент морфологически нормальных (фертильных) пыльцевых зерен колеблется от 62 до 82, а в *P. obscura* составляет 73%. Семяпочка гемиянатропная, крассинуцеллятная с одним интегументом. Женский археспорий многоклеточный. Спорогенный комплекс дво-, трехъярусный. В мегаспороциты трансформируются три-четыре спорогенных клетки. В половых особей *P. aurea* халазальная мегаспора развивается в зародышевый мешок по типу *Polygonum*. В апомиктических псевдогамных особей зародышевые мешки развиваются митотически из соматических клеток халазальной зоны нуцелуса (апоспория). *P. obscura* – псевдогамный вид. Развитие зародышевого мешка осуществляется митотически из спорогенных клеток (диплоспория) и из соматических клеток нуцелуса. Эндосперм развивается в результате тройного слияния – полярных ядер и спермия, а зародыш – путем партеногенеза. Развитие зародыша происходит по типу *Asterad* var. *Geum* (*P. aurea*, *P. obscura*) и *Solanad* var. *Nicotiana* (*P. obscura*).

*Ключевые слова:* микроспора, мейоз, семяпочка, нуцелус, археспорий, мегаспороцит, зародышевый мешок, апомиксис, диплоспория, апоспория

*Ya. Hasynets*

Uzhhorod National University, Ukraine

#### EMBRYOLOGICAL STUDIES OF *POTENTILLA AUREA* L. AND *POTENTILLA OBSCURA* WILLD. FROM UKRAINIAN CARPATHIAN FLORA

The reproductive process has been studied in *Potentilla obscura* Willd. and *Potentilla aurea* L. growing at the altitude of 150 to 2000 metres above sea level. The process of microsporogenesis mainly occurs without deviations. The sterilization of pollen grains is caused by the abnormalities of meiosis under microsporogenesis as well as under development of the male gametophyte. In *P. aurea* the percentage of morphologically normal (fertile) pollen grains varies from 62 to 82, in *P. obscura* it is 73%. The ovule is hemianatropic, crassinucellate with one integument. The female archesporium is multicellular. The sporogenous complex is two-or-three tiered. Three or four sporogenous cells transform into megasporocytes. The chalazal megaspore in sexual specimens *P. aurea* develop into the embryo sac according to the *Polygonum* type. Embryo sacs mitotic divisions develop from somatic cells of chalazal nucellus zone (apospory) in apomictic pseudogamy specimens. *P. obscura* is pseudogamy species. Embryo sacs mitotic divisions develop from sporogenous cells (diplospory) and from somatic cells nucellus. The endosperm develops on account of threefold fusion – polar nuclei and spermium, and embryo – by parthenogenesis. The embryo develops according to the type *Asterad* var. *Geum* (*P. aurea*, *P. obscura*) and *Solanad* var. *Nicotiana* (*P. obscura*).

*Key words:* microspore, meiosis, ovule, nucellus, archesporium, megasporocyte, embryo sac, apomixis, diplospory, apospory

Рекомендує до друку

Надійшла 15.06.2011

М.М. Барна