

УДК 581.1.03:577.125:535-31

## ПЛАСТИЧНІСТЬ МОРФОГЕНЕЗУ ТА ОСОБЛИВОСТІ РЕПРОДУКЦІЇ РОСЛИН *COLOBANTHUS QUITENSIS* І *DESCHAMPSIA ANTARCTICA* В АНТАРКТИЧНОМУ РЕГІОНІ

О.А. Кравець<sup>1</sup>, Н.Ю. Таран<sup>2</sup>, В.О. Стороженко<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Інститут клітинної біології та генетичної інженерії НАН України,  
03143, Київ, вул. Заболотного, 148. e-mail: elkrav@online.ua

<sup>2</sup> Київський національний університет імені Тараса Шевченка,  
01601, Київ, вул. Володимирська, 64. e-mail: vstoro@ukr.net

**Реферат.** Досліджували анатомічну структуру репродуктивних органів двох ендемічних видів рослин Антарктичного регіону – *Deschampsia antarctica* та *Colobanthus quitensis*. Виявлено структурно-функціональні особливості організації репродуктивних органів обох видів, які сприяють пристосуванню рослин до дії низьких температур: ефемерність та інтенсивність репродукції, клейстогамія, наявність спеціальних анатомічних пристосувань оцвітини та зав'язі, триклітинний тип пилкових зерен.

**Ключові слова:** *Deschampsia antarctica*, *Colobanthus quitensis*, репродуктивні органи

**Пластичность морфогенеза и особенности репродукции растений *Colobanthus quitensis* и *Deschampsia antarctica* в Антарктическом регионе.** Е.А. Кравец, Н.Ю. Таран, В.А. Стороженко

**Реферат.** Исследовали анатомическую структуру репродуктивных органов двух эндемических видов Антарктического региона – *Deschampsia antarctica* и *Colobanthus quitensis*. Выявлены структурно-функциональные особенности организации репродуктивных органов обоих видов, способствующие приспособлению растений к действию низких температур: эфемерность и интенсивность репродукции, клейстогамия, наличие специальных анатомических приспособлений околоцветника и завязи, трёхклеточный тип пыльцевых зерен.

**Ключевые слова:** *Deschampsia antarctica*, *Colobanthus quitensis*, репродуктивные органы

**Plasticity of morphogenesis and features of reproduction of *Colobanthus quitensis* and *Deschampsia antarctica* plants in Antarctic region.** O.A. Kravets, N.Yu. Taran, V.O. Storozhenko

**Abstract.** The anatomic structure of reproductive organs of two endemic species of plants of Antarctic region (*Deschampsia antarctica* and *Colobanthus quitensis*) were investigated. Structural and functional features of organization of reproductive organs of both species were revealed. These features contribute to adaptation of plants to low temperature action. Some of them are ephemerality and intensity of reproduction, cleistogamy, special anatomy appliances of perianth and germ, three-cell type of pollen grains.

**Key words:** *Deschampsia antarctica*, *Colobanthus quitensis*, reproductive organs

### Вступ

*Deschampsia antarctica* Desv. (волосяна трава) та *Colobanthus quitensis* (Колобант кіто) (Kunth) Bartl. – два види унікальних судинних рослин, які колонізують прибережну зону Антарктиди. Вегетативні та генеративні фази онтогенезу рослин цих ендеміків проходять в умовах постійно діючих низьких температур, що робить їх надзвичайно цікавими для дослідження адаптаційних механізмів. Зокрема, важливим і досі відкритим питанням залишаються механізми адаптації репродуктивних органів і репродуктивних процесів рослин цих видів до екстремальних умов аридної зони Антарктиди. Водночас саме завдяки

адаптації репродуктивних процесів вони успішно колонізують екологічні ніші, непридатні для виживання інших покритонасінних рослин (Smith, 2003; Convey, 1996). Доведено, що міграція *Colobanthus quitensis* і *Deschampsia antarctica* вглиб континенту може слугувати індикатором глобальних кліматичних змін (Vera, 2011). На нашу думку, розширення ареалу цих видів може супроводжуватися змінами у способах їх репродукції. У зв'язку з цим вивчення особливостей анатомічної будови репродуктивної системи досліджуваних ендемічних рослин вкрай актуальне і представляє великий науковий і практичний інтерес.

### Матеріали і методи

Об'єкти досліджень: *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl. – Колобант кіто (матеріал 2006 і 2007 рр.) і *Deschampsia antarctica* Desv. – луговик антарктичний, волосяна трава (матеріал за 12.03.06 та 14.04.06 рр). Проводились анатомічні та цитологічні дослідження вегетативних і генеративних пагонів та органів. Для аналізу пильовиків і сім'ячок було виготовлено давлені препарати, пофарбовані ацетокарміном або ацетогематоксиліном відповідно до загальноприйнятої цитологічної методики (Паушева, 1974) та її авторських модифікацій.

### Результати досліджень та їх обговорення

#### *Colobanthus quitensis* – Колобант кіто

За своїм морфологічним виглядом рослини належать до «товстянкового» фенотипу, який характеризується утворенням так званих «подушок» із живих листків, відмираючих листків і пагонів. Вегетативні пагони кількох типів: подовжені – із супротивним листкорозміщенням та вкорочені – зі спіральним (рис. 1 а). Вегетативне розмноження здійснюється за допомогою надземних відводів. Тканини вегетативних органів забезпечені повітроносною паренхімою, яка формується в первинній корі пагонів і паренхімі листків. Подушковидна форма утворюється завдяки сукупності вкорінених відводів (клонів), які формують безліч вкорочених вегетативних пагонів, поєднаних в одне загальне вегетативне утворення, що протягом короткого вегетаційного періоду продукує велику кількість репродуктивних пагонів.

**Матеріал за 2006 р.** Рослини клейстогамні. Органогенез квітки, запилення, запліднення та формування насінин відбуваються в бутоні. Коробочки з насінинами виносяться плодоніжками, які подовжуються понад вегетативні пагони і розкриваються у верхній частині (рис. 1 б). Плодоніжки – одиночні, масивні без листків або приквіток. Квітка – п'ятичленна, оцвітина подвійна (рис. 1 в, г). Оцвітина в основі зрощена, зелена, м'ясиста. Рильце розлоге, сидяче, трилопатеве. Зав'язь верхня, роздута, всередині її формується безліч сім'ячок (40 і більше) (Рис. 1-6 на кольоровій вклейці між 294 і 295 стор.).

**Матеріал за 2007 р.** Генеративні пагони та репродуктивні органи різко відрізнялися від описаних вище. Сформована квітка виносить понад вегетативні органи квітконосом. Квітконоси – тонкі, довгі, без приквіток або з однією-двома парами супротивних приквіток (рис. 1 д). Оцвітина – проста чотири-, рідше п'ятичленна (рис. 1 е). Зав'язь роздута, утворює над квітколожем прозорий повітряний ковпак.

Тичинок 4 або 5. Пилкові зерна – великі із потужною спородермою, триклітинного типу, з округлими сперміями (рис. 2 а). Пилок великий, гетерогенний за розмірами, нечисленний, його фертильність становить 75–80% (рис. 2 б). Гетерогенність пилка може бути обумовлена відхиленнями в мікроспорогенезі.

Оцвітина формує коробочку, число насінин у якій варіює. Насінини життєздатні, але можуть розрізнятися за ступенем зрілості та сформованості зародка (рис. 3 а). Зрілий зародок добре диференційований, зігнутий (рис. 3 б). Запасні речовини накопичуються в сім'ядолях і периспермі. Ендосперму в зрілому насінні немає. Спосіб репродукції – статеве і вегетативне розмноження.

Отже, рослинам властивий яскраво виражений поліморфізм у розвитку вегетативних і генеративних органів. Вегетативні пагони – кількох типів: подовжені з супротивним розташуванням листків і вкорочені зі спіральним. Сформована квітка або плодик виносяться понад вегетативні органи квітконосом або плодоніжкою. Квітконоси – тонкі, подовжені, без приквіток або з 1-2 парами супротивних приквіток. Плодоніжки масивні без приквіток. Будова квітки сильно варіює і, очевидно, залежить від умов цвітіння. Можливе формування двох типів квіток у різні періоди вегетації.

#### ***Deschampsia antarctica* – Луговик антарктичний**

Багаторічний злак, який формує дернину. Листки – вузько-лінійні, згорнуті. Особливості морфології та анатомічної будови вказують на ксероморфність цього злаку (Alberdi et al., 2002; Romer et al., 1999). Спостерігаються спіральні потовщення клітинних стінок епідермісу та паренхіми листків; продихи великі, рідкі, щільно зімкнуті (рис. 4 а, б). У трубках (стрілках) формуються численні стислі волоті. Формування елементів суцвіття відбувається в апексі, що перебуває в основі трубки (рис. 5 а, б). Рослина клейстогамна, запилення відбувається в трубці.

Суцвіття – волоть, характерна для триби вівсових, із зібраними в пучок осями суцвіття. На верхівці осі формуються по три колоски, з'єднаних загальною лускою, в кожному з яких диференціюються по дві квіткі. Колоски великі, квіткові луски з остюками. В одному колоску формується частіше за все одна зернівка. У межах волоті першими дозрівають нижні колоски, потім – середні, квіткі верхньої частини волоті частіше за все насінин не утворюють.

У деяких партіях зустрічалися стерильні мітелки. Їх стерильність частіше за все обумовлена порушеннями з боку жіночої репродуктивної сфери, оскільки в сім'япочках виявляються зростаючі пилкові трубки та зародкові дегенеруючі мішки.

Будова квітки типова для злаків: три тичинки, зав'язь із сидячим крилатим рильцем. Пилкові зерна великі, триклітинного типу, нечисельні, однопорові, гладенькі з масивною спородермою (рис. 6 а). Із запасних речовин у вегетативній клітині переважають жири.

Фертильність пилку варіює у межах від 70 до 85%. У розмірах пилкових зерен (ПЗ) спостерігається поліморфізм (рис. 6 б). Утворення стерильного пилку може бути обумовлене порушеннями в мікроспорогенезі та утворенням незбалансованих мікроспор. Спостерігаються відхилення за типом андрогенезу з утворенням багатоклітинних ПЗ (рис. 6 в), які, ймовірно, індукуються низькими позитивними температурами. Внутрішня поверхня стінки пильовика вистелена гранулярною речовиною (рис. 6 г), очевидно, каротиноїдної природи. Зернівка має типову для злаків будову. Спосіб репродукції – статеве та вегетативне розмноження.

Виходячи з проведених досліджень, можна стверджувати, що адаптація досліджених видів до аридних умов зростання проявляється на рівні багатьох анатомічних рис, а саме таких, як подушковидна форма та ксероморфність вегетативних органів, розвиненість повітрянопаренхіми, пластичність морфогенезу тощо. З боку генеративних органів і репродуктивних процесів, які є основною мішенню впливу низьких температур, адаптація проявляється у вигляді ефемерності та інтенсивності репродукції, клейстогамії, спеціальних анатомічних пристосувань оцвіттини та зав'язі, стінки пильовика, які створюють мікросередовище для успішного протікання репродуктивних процесів. У механізмах захисту чоловічого гаметофіту важлива роль належить добре розвинутій спородермі та каротиноїдним гранулам, які вистилають пилкову камеру. Триклітинний тип ПЗ забезпечує швидке проростання пилкової трубки і запліднення. Розмноження обох видів пов'язане з вегетативною та статевою репродукцією. Гетерогенність і часткова стерильність пилку (до 25 %) можуть свідчити про потенційне апоміктичне розмноження.

### Література

- Паушева З.П.** Практикум по цитологии растений. – М.:Колос, 1974. – 288 с.
- Alberdi M., Bravo L.A., Gutierrez A., Gidekel M., Corcuera L.J.** Ecophysiology of Antarctic vascular plants // *Physiol. Plant.* – 2002. – 115. – P. 479–486.
- Convey P.** Reproduction of Antarctic flowering plants // *Antarctic Science.* – 1996. – 8. – №2. – P. 127–134.
- Romer M., Casanova A., Iturra G., Reyes A., Montenegro G., Alberdi M.** Leaf anatomy of *Deschampsia antarctica* (Poaceae) from the Maritime Antarctic and its plastic response to changes in the growth conditions // *Revista Chilena de Historia Natural.* – 1999. – 72. – P. 411–425.
- Smith RIL.** The enigma of *Colobantus quitensis* and *Deschampsia antarctica*. In: Huiskes AHL, Gieskes WWC, Rozema J., et al. (eds) *Antarctic Biology in a Global context*, Backhuys Publishers, Leiden. – 2003. – P. 234–239.
- Vera M.-L.** Colonization and demographic structure of *Deschampsia antarctica* and *Colobanthus quitensis* along an altitudinal gradient on Livingston Island, South Shetland Islands, Antarctica // *Polar Research.* – 2011. – 30. – P. 1–10.

О.А. Кравець, Н.Ю. Таран, В.О. Стороженко  
ПЛАСТИЧНІСТЬ МОРФОГЕНЕЗУ ТА ОСОБЛИВОСТІ РЕПРОДУКЦІЇ РОСЛИН  
*COLOBANTHUS QUITENSIS* І *DESCHAMPSIA ANTARCTICA* В АНТАРКТИЧНОМУ  
РЕГІОНІ

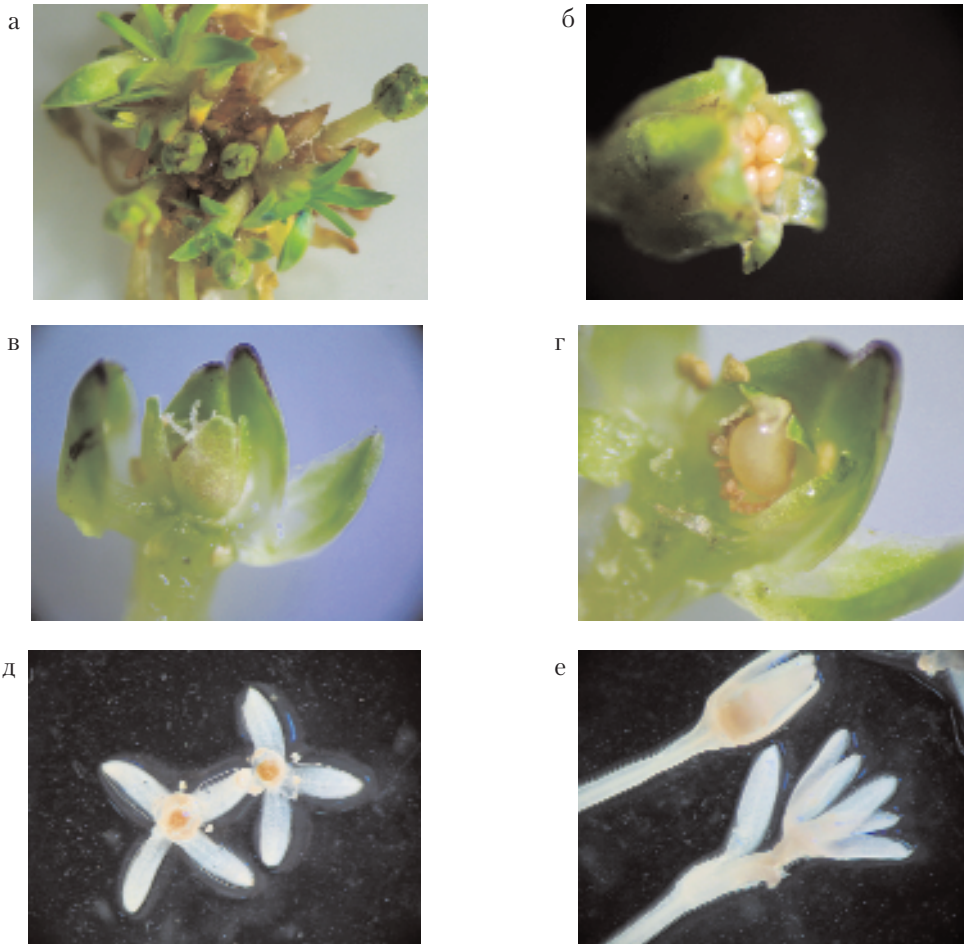


Рис. 1. Рослини *Colobanthus quitensis* з вегетативними та генеративними пагонами: а - загальний вигляд, б - розкрита коробочка з насінинами, в - 5-тичленна квітка з подвійною оцвітиною, г - зав'язь з фертильними та стерильними сім'япочками, д - 4-членна квітка з роздуютою зав'яззю, е - поліморфізм квітконосів і квітки

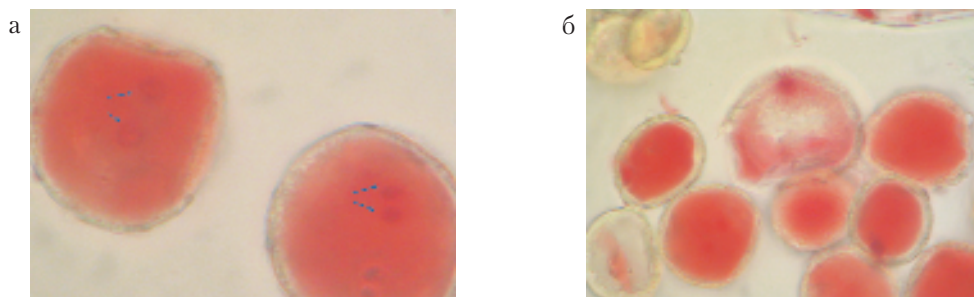


Рис. 2. Пилкові зерна *Colobanthus quitensis*: а - фертильні пилкові зерна з парою спермій, б - гетерогенність пилкових зерен

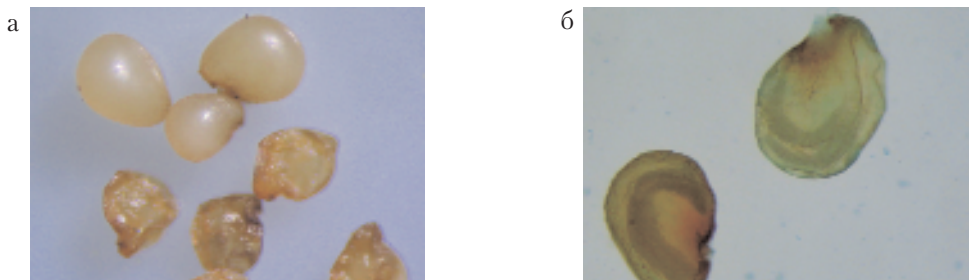


Рис. 3. Фертильне насіння *Colobanthus quitensis*: а - насіння різного ступеня зрілості в межах однієї зав'язі, б - зрілі насінини з вигнутим сформованим зародком

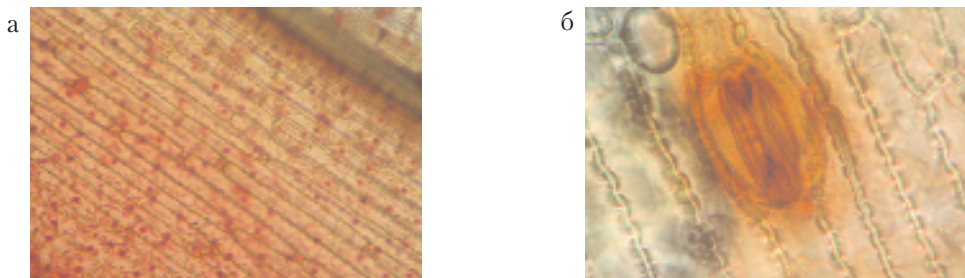


Рис. 4. Епідерміс листків *Deschampsia antarctica*: а - загальний вигляд, б - спіральні потовщення епідермальних клітин, характерна будова продиху.

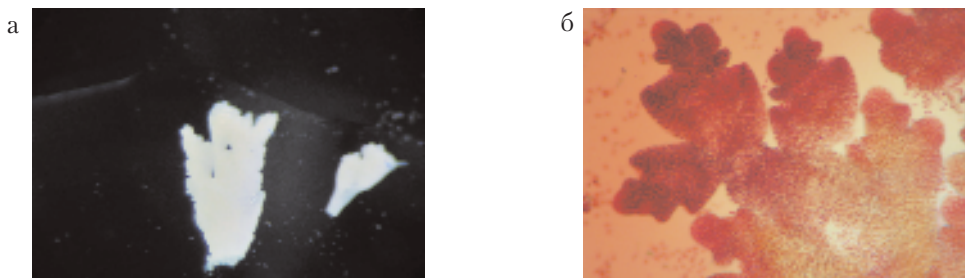


Рис. 5. Зачаток суцвіття у рослин *Deschampsia antarctica*: а - зовнішній вигляд, б - ініціали суцвіття

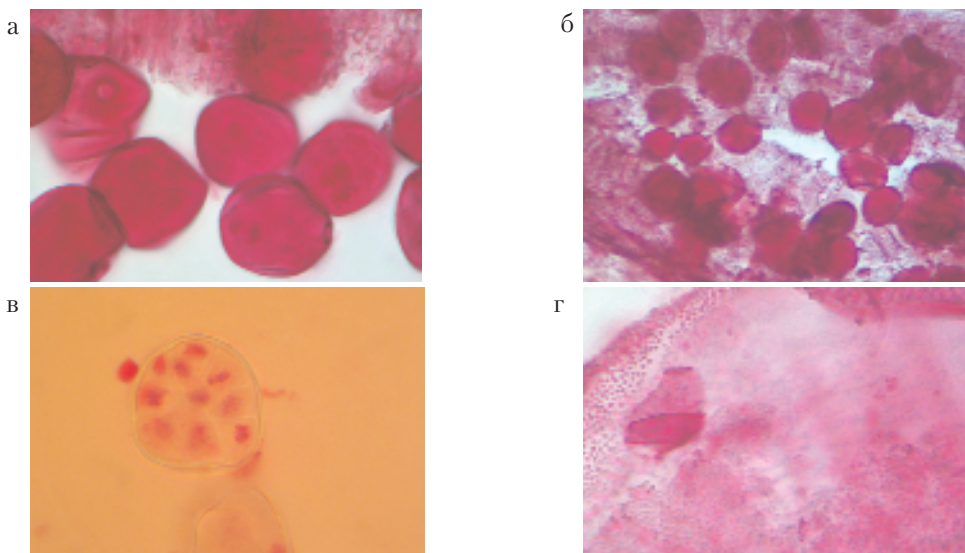


Рис. 6. Особливості будови мікроспорангію та пилкових зерен у рослин *Deschampsia antarctica*: а - триклітинні ПЗ із потужною спородермою, б - гетерогенність ПЗ, в - багатоклітинні ПЗ, г - гранулярний матеріал, який вистилає внутрішню поверхню стінки