



УДК 581.3:582.42

ОСОБЛИВОСТІ РЕПРОДУКТИВНИХ ПРОЦЕСІВ У ГОЛОНАСІННИХ. РОЗВИТОК ГАМЕТОФІТІВ, ЗАПИЛЕННЯ ТА ЗАПЛІДНЕННЯ

А. В. Одінцова¹, Г. І. Ругузова²

¹Львівський національний університет імені Івана Франка
вул. Грушевського 4, Львів 79005, Україна
e-mail: amorpha@ukr.net

²Нікітський ботанічний сад – Національний науковий центр
смт Нікіта, 98648, Ялта, АР Крим, Україна

В огляді наведено аналіз сучасних літературних даних про репродуктивні процеси у голонасінних рослин, а саме, розвиток гаметофітів, запилення та запліднення. Підкреслюються особливості перебігу цих процесів у різних класах голонасінних, відмінності й подібність із відповідними процесами у покритонасінних. Показано, що розвиток чоловічого і жіночого гаметофітів відбувається за спільною схемою. Глибокі пристосування до зоофілії виявлені у саговникових і гнетових, вони підтверджені також палеонтологічними даними про існування зоофілії у викопних голонасінних. Анемофілія у *Ginkgo* і хвойних характеризується високо спеціалізованими механізмами запилення. Проникнення чоловічого гаметофіту до жіночого після запилення (постполінаційна фаза репродуктивного циклу) характеризується значним різноманіттям, як і процес запліднення. Описані факти підтверджують, що відмінності між класами голонасінних порівнянні з відмінностями між голонасінними та покритонасінними рослинами. З іншого боку, між усіма класами насінних рослин існують вагомі спільні пристосувальні риси, пов'язані із насіннєвим розмноженням. Для гнетових притаманні найбільш специфічні репродуктивні процеси, зокрема, тетраспоричний жіночий гаметофіт, відсутність архегоніїв та диференційованих яйцеклітин, „подвійне запліднення”.

Ключові слова: голонасінні, гаметофіти, запилення, запліднення, пилкове зерно, насінний зачаток, анемофілія, зоофілія, постполінаційна фаза.

ВСТУП

Сучасні голонасінні є дуже гетерогенною групою рослин, яка являє собою сукупність кількох древніх філогенетичних гілок, походження та родинні зв'язки яких ще до кінця не з'ясовані, як і ступінь їхньої спорідненості з покритонасінними [1, 28, 41, 59]. Аналіз викопних решток рослин і сучасні молекулярно-генетичні дослідження вказують на те, що голонасінні разом із покритонасінними рослинами формують монофілетичну групу [66], яка відповідає відділу Spermatophyta. Таким чином, термін

“голонасінні”, або „Gymnospermae” зараз має лише описове значення і використовується для відокремлення чотирьох сучасних класів неkwіткових насінних рослин від класу покритонасінних.

Представники сучасних класів голонасінних (Cycadopsida, Ginkgoopsida, Pinopsida та Gnetopsida) значно відрізняються між собою як за будовою вегетативних органів, так і за особливостями репродуктивних структур [3, 13, 15, 41]. Сучасні голонасінні рослини об'єднують 1026 видів: три “нехвойні” групи налічують: 310 видів Cycadopsida, об'єднаних у 10 родів, один існуючий вид Ginkgoopsida та 80–100 видів Gnetopsida із трьох родів [24]. За даними Farjon [30], існує близько 615 видів хвойних, об'єднаних у 70 родів. У той час, як у покритонасінних рослин детально описана морфологічна різноманітність репродуктивних структур, а вивченням процесів розвитку спор, гаметофітів, статевого процесу та запилення займаються окремі науки – ембріологія й антекологія, для голонасінних відомо значно менше фактів з репродуктивної біології, які встановлені лише для небагатьох представників [4, 5, 88]. Останнім часом з'явилось багато нових даних про способи і механізми запилення, розвиток чоловічого та жіночого гаметофітів після запилення й особливості статевого процесу в різноманітних голонасінних рослин. Ці дані подекуди суперечать традиційним уявленням про основні напрями еволюції насінних рослин і можуть у майбутньому призвести до перегляду поглядів на походження квітки та квіткових рослин [35, 37].

У нашій роботі представлений огляд сучасних даних про ембріологічні процеси в різних групах голонасінних рослин, від запилення до запліднення. Аналізуються також деякі давно встановлені факти, які не відображені у вітчизняній літературі. Наведені стисло факти зовнішньої морфології стробілів відображують відмінності між класами насінних рослин і адаптації до механізму запилення.

1. ЗАГАЛЬНІ ОСОБЛИВОСТІ ПРОЦЕСІВ СПОРОГЕНЕЗУ, ГАМЕТОФІТОГЕНЕЗУ ТА ЗАПИЛЕННЯ У ГОЛОНАСІННИХ

Стробіли сучасних голонасінних одностатеві (у гнетових іноді функціонально одностатеві), часто формують різноманітні за морфологією зібрання. Спорангії голонасінних, як і покритонасінних, – це евспорангії з багатошаровою стінкою, внутрішній шар якої, тапетум, бере участь у живленні мікроспор і формуванні зовнішньої оболонки мікроспори. За даними Н. Singh [72], у зрілому мікроспорангії голонасінних рослин стінки клітин епідермісу потовщуються (за винятком клітин, розміщених по лінії розкривання), а в *Gnetum*, *Cephalotaxus*, *Pilgerodendron* і *Cupressus* у клітинах епідермісу також формуються фіброзні потовщення. Автор трактує такий потовщений епідерміс як екзотецій. У всіх вивчених нами видів із родин *Cupressaceae s. l.*, *Cephalotaxaceae*, *Taxaceae* та *Ephedraceae* стінка зрілого мікроспорангія також представлена лише екзотецієм [10, 12]. Можливим винятком серед усіх голонасінних є *Ginkgo*, в мікроспорангіях якого потовщення стінок і формування фіброзних потовщень спостерігається в клітинах 1–3 субепідермальних шарів, тобто формується ендотецій, як у всіх покритонасінних рослин [72], де він здебільшого одношаровий, але іноді нерегулярно-двошаровий або багатошаровий [2]. В *Gnetum* стінка мікроспорангія містить лише екзотецій і двошаровий тапетум. Мікроспорангії *Ephedra* та *Welwitschia* розкриваються порами. У більшості голонасінних мікроспорогенез відбувається симультанно, але у *Taxus brevifolia* описаний сукцесивний тип формування мікроспор [18].

Після розкриття мікроспорангія з нього висипаються пилкові зерна, вкриті двошаровою оболонкою з екзини та інтини. У різних видів голонасінних чоловічий гаметофіт у пилкових зернах знаходиться на різних стадіях розвитку. На відміну від покритонасінних рослин, у яких пилкові зерна завжди являють собою 2–3-клітинні чоловічі гаметофіти, у деяких голонасінних пилкові зерна одноклітинні (*Taxaceae*, *Juniperus*). Чоловічі гамети ніколи не формуються в пилковому зерні до виліту із спорангію, як у покритонасінних з триклітинним пилком. Розвиток чоловічого гаметофіту голонасінних завжди завершується екзоспорично або й увесь відбувається екзоспорично.

Чоловічий гаметофіт голонасінних формується в результаті кількох мітотичних поділів, частина з яких відбувається вже після запилення, на нуцелусі насінного зачатка. Кількість поділів і клітин, що формуються у процесі розвитку чоловічого гаметофіту голонасінних, різняться, але він відбувається за спільною схемою (рис. 1). Існують різні підходи до термінології клітин чоловічого гаметофіта голонасінних, іноді одна назва використовується для різних клітин. Ми наводимо узагальнені назви та визначення згідно з найбільш поширеними та сучасними поглядами на процес формування чоловічого гаметофіту голонасінних (у дужках наведено інші поширені відповідники назв цих клітин, які, на нашу думку, є не зовсім коректними) [32, 72, 74].

Мікроспора (ембріональна клітина) – це перша клітина гаметофітної генерації, яка формується в мікроспорангії у результаті мейотичного поділу мікроспороцита (рис. 1, 2, А–В). **Проталіальні клітини** – невеликі стерильні клітини, які виникають у результаті послідовного поділу мікроспори (перша проталіальна клітина) та її похідної (друга проталіальна клітина) (рис. 1, 2, Г–Ж). **Центральна клітина** (меристематична ініціаль, ембріональна клітина) – крупна клітина, яка формується після першого поділу мікроспори в деяких родин голонасінних (*Ginkgoaceae*, *Podocarpaceae*, *Araucariaceae*, *Pinaceae*, *Ephedraceae*). **Антеридіальна ініціаль** (меристематична ініціаль) – клітина, яка формується в результаті поділу центральної клітини або мікроспори (у таксонів, які мають одну проталіальну клітину). Ця клітина є першою в ряду формування спермія. **Антеридіальна клітина** (сперматогенна клітина, генеративна клітина) – формується в результаті поділу антеридіальної ініціалі (у більшості голонасінних) або мікроспори (*Taxaceae*, *Sphenolotaxaceae*, *Gnetum*, *Welwitschia*). **Клітина-трубка** (гаусторіальна, сифоногенна клітина) – є похідною антеридіальної ініціалі (рис. 2, 3, І) і формує пилкову трубку після потраплення пилкового зерна на нуцелус насінного зачатка. **Стерильна клітина** (стебельцева клітина, базальна клітина, клітина-ніжка) є стерильною похідною антеридіальної клітини. У деяких видів роду *Ephedra* формується не клітина, а ядро стерильної клітини (рис. 2, К, Л). **Генеративна клітина** (сперматогенна клітина, клітина-тіло) – фертильна похідна антеридіальної клітини. Ця клітина безпосередньо формує чоловічі гамети.

Чоловічі гамети голонасінних – це багатоджгутикові сперматозоїди (*Saccodorsida* і *Ginkgoopsida*), спермії-клітини (*Cupressaceae*) або спермії-ядра (*Podocarpaceae*, *Araucariaceae*, *Pinaceae*, *Taxaceae*, *Sphenolotaxaceae*, *Ephedraceae*, *Gnetaceae*, *Welwitschiaceae*), які розташовуються поряд у цитоплазмі генеративної клітини, яка іноді розглядається як двоядерний спермій [15].

На час пилення пилкове зерно голонасінних містить різну кількість клітин: одноклітинні зерна є у *Juniperus*, *Taxus*, *Pseudotaxus*, *Austrotaxus* (рис. 1, Д), двоклітинні – у *Taxodiaceae*, *Sphenolotaxaceae*, *Cupressaceae* (рис. 1, Е), деяких *Taxaceae*

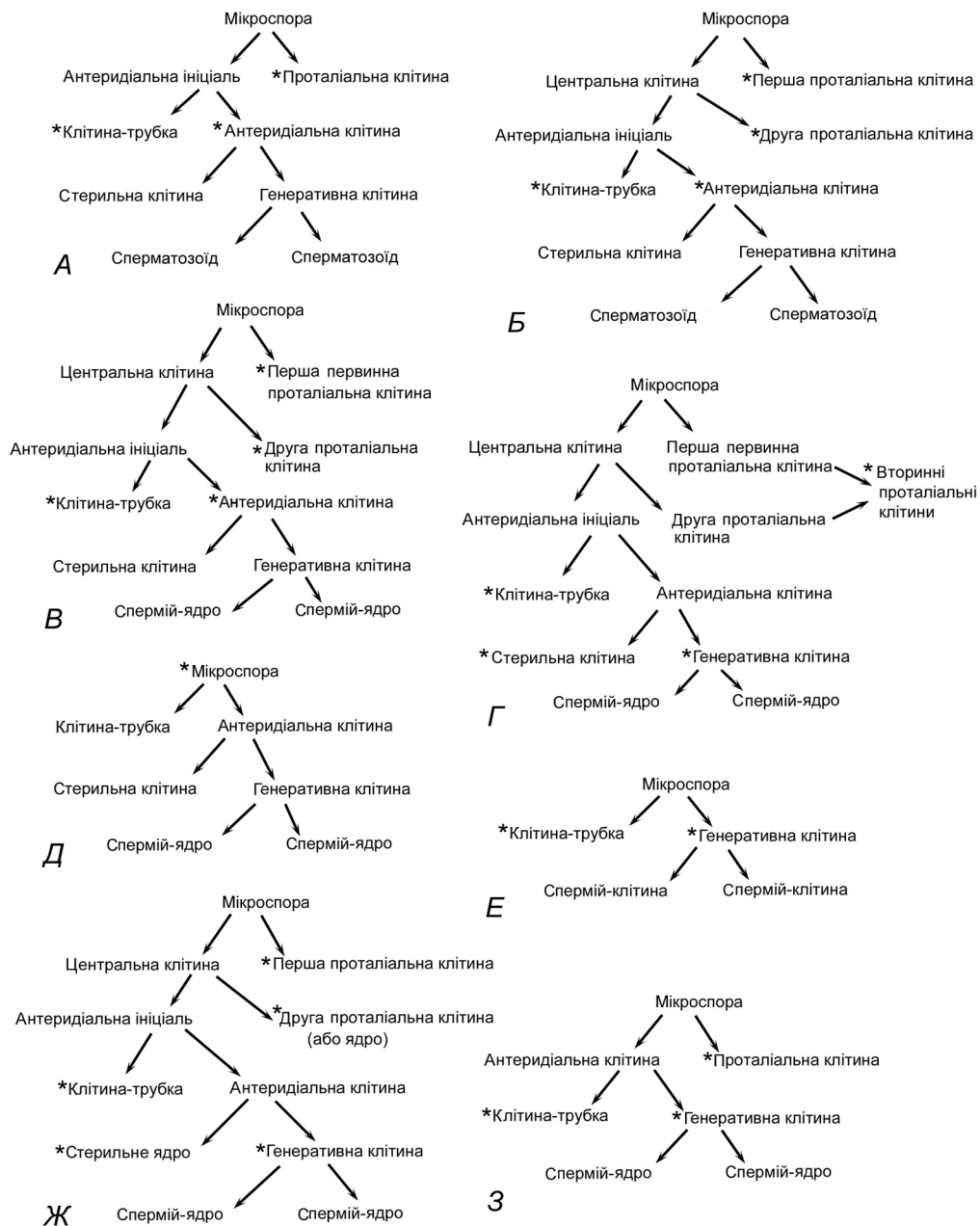


Рис. 1. Схема розвитку чоловічого гаметофіта голонасінних (А–З), за [32], з нашими уточненнями: Cycadaceae (А); *Ginkgo* (Б); Pinaceae (В); Podocarpaceae і Araucariaceae (Г); Taxaceae, Cephalotaxaceae та *Juniperus* (Cupressaceae) (Д); Cupressaceae, крім *Juniperus* (Е); *Ephedra* (Ж); *Gnetum* та *Welwitschia* (З). Стадія вильоту пилку із мікроспорангія позначена зірочкою

Fig. 1. Schematic presentation of the male gametophyte development in Gymnosperms (А–З), after [32], with our improvements: Cycadaceae (А); *Ginkgo* (Б); Pinaceae (В); Podocarpaceae and Araucariaceae (Г); Taxaceae, Cephalotaxaceae and *Juniperus* (Cupressaceae) (Д); Cupressaceae, except *Juniperus* (Е); *Ephedra* (Ж); *Gnetum* and *Welwitschia* (З). Shedding stage is asterisked

(*Torreya*, *Amentotaxus*), триклітинні – у *Cycadaceae*, *Cedrus*, *Gnetum*, *Welwitschia* (рис. 1, А, З), 4-клітинні – у *Ginkgo* (рис. 1, Б), 4–5-клітинні – у *Pinaceae* та *Ephedraceae* (рис. 1, В, Ж), багатоклітинні – в *Araucariaceae* (рис. 1, Г).

У більшості видів в пилковому зерні присутні кілька швидко відмираючих клітин рудиментарного тіла чоловічого гаметофіта (проталіальні клітини), клітина-трубка і генеративна (або антеридіальна) клітина (рис. 1, 2, Л). Кількість проталіальних клітин чоловічого гаметофіта значно варіює: у *Cycadaceae*, *Gnetum*, *Welwitschia* формується одна проталіальна клітина, у *Pinaceae*, *Ginkgo* та *Ephedra* – дві проталіальні клітини (у деяких видів *Ephedra* одна проталіальна клітина та ядро другої), інколи їх є 6–8 (*Podocarpaceae*) або 40 (у *Agatis* з *Araucariaceae*) за рахунок поділу перших двох (рис. 1, Г), або вони не утворюються взагалі (*Cupressaceae* s. l., *Taxaceae*, *Serphalotaxaceae*) (рис. 1, Д, Г). З генеративної (або антеридіальної) клітини вже в насінному зачатку безпосередньо перед заплідненням після одного (для генеративної клітини) або двох (для антеридіальної клітини) клітинних поділів формуються чоловічі гамети. У *Cycadopsida* і *Ginkgoopsida* сперматогенез відбувається в самому пилковому зерні. У деяких *Cycadopsida* в пилковому зерні буває 4 сперматозоїди, у *Microcycas* 16–22, у видів *Cupressaceae* формується до 20 спермійів. Пилкова трубка у *Cycadopsida* і *Ginkgoopsida* виконує функцію короткої присоски або гаусторії, а сперматозоїди самостійно допливають до яйцеклітини (зооїдогамія). У *Pinopsida* та *Gnetopsida* пилкова трубка слугує для формування і транспортування нерухомих спермійів до яйцеклітини, як у покритонасінних (сифоногамія) [3, 5].

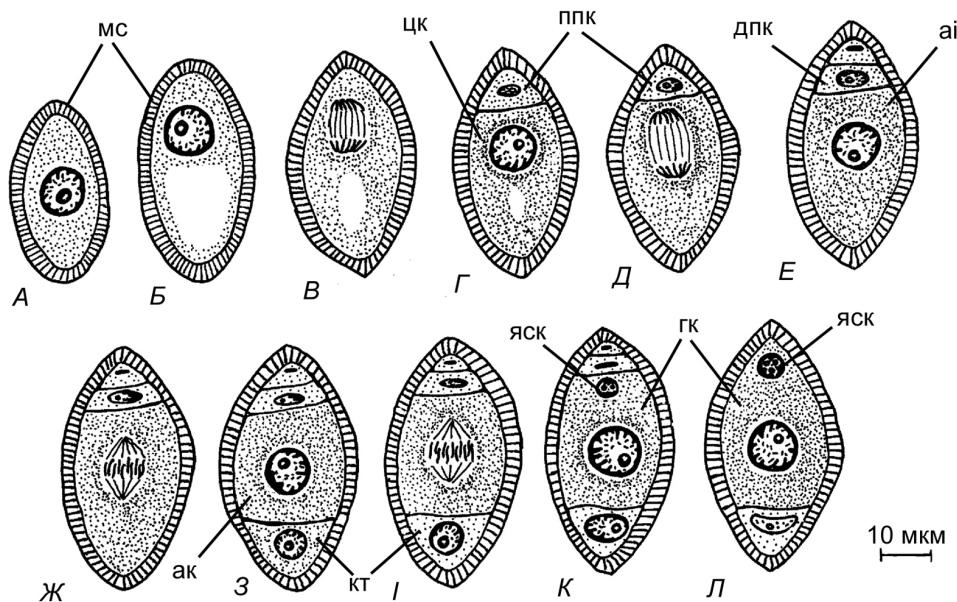


Рис. 2. Розвиток чоловічого гаметофіта *Ephedra distachya* L. до вильоту пилових зерен із мікроспорангія (А–Л) (А. Ругусова): аі – антеридіальна ініціаль; ак – антеридіальна клітина; гк – генеративна клітина; кт – клітина-трубка; мс – мікроспора; яск – ядро стерильної клітини; цк – центральна клітина; ппк – перша проталіальна клітина; дпк – друга проталіальна клітина

Fig. 2. Male gametophyte development in *Ephedra distachya* L. up to the shedding stage (A–L) (A. Rugusova): аі – initial cell of the antidium; ак – antidermal cell; гк – generative cell; кт – tube-cell; мс – microspore; яск – sterile cell nucleus; цк – central cell; ппк – first prothallial cell; дпк – second prothallial cell

Жіночі репродуктивні структури голонасінних дуже різноманітні [3, 57]. У *Cycadopsida* вони представлені компактними зібраннями мегастробілів, які іноді досягають великих розмірів, у *Ginkgo* вони редуковані до двох насінних зачатків, з яких лише один стає фертильним. У хвойних вони характеризуються зменшеною кількістю стробілів і насінних зачатків (до одного) або конденсацією стробілів у зібранні з утворенням жіночої шишки (*Pinaceae*, *Sciadopytiaceae*), що містить фертильні комплекси з насінної луски (пазушного сплющеного брахібласта), на якій розташовані насінні зачатки, та прилеглої брактеї (покривної луски). Іноді наявні пазушні комплекси з брактеї, насінних зачатків і супутних структур (*Cupressaceae* s. l., *Serphalotaxaceae*) [65]. У *Cupressaceae* s. l. насінні луски редуковані, а шишку формують брактеї [31]. Найбільш примітивні зібрання із багатьох мегастробілів є в родині *Podocarpaceae* [80, 83]. У *Phyllocladus* (*Podocarpaceae*) насінні зачатки розміщені у виїмках сегментів філокладіїв у пазухах лусок.

Насінні зачатки сучасних голонасінних рослин атропні, сидячі, унітегмальні (рис. 3, А). У більшості голонасінних нуцелус на верхівці під мікропіле утворює пилкову камеру – рудимент місця розкриття мегаспорангію, яка відсутня у родинях *Pinaceae*, *Araucariaceae*, *Podocarpaceae* та в більшості видів *Cupressaceae* s. l. [72]. Жіночий гаметофіт розвивається в центральній або базальній частині нуцелуса. В усіх голонасінних, за винятком *Gnetum* та *Welwitschia*, він моноспоричний, а в *Gnetum* і *Welwitschia* – він розвивається з ценоспори, тобто є тетраспоричним [48, 90]. За даними W.E.Friedman та J.S. Carmichael [36], у *Gnetum gnemon* формується від 2 до 8 мегаспороцитів (материнських клітин мегаспор). У результаті мейотичного поділу материнської клітини мегаспор зазвичай формується лінійна тетрада або тріада мегаспор (якщо після першого поділу мейозу одна з клітин не проходить другий поділ і дегенерує). У деяких видів тетрада Т-подібна. У більшості голонасінних тільки одна з мегаспор (переважно халазальна) продовжує розвиватися, інші дегенерують (рис. 3, А), проте у *Gnetum* і *Welwitschia* жіночий гаметофіт тетраспоричний, як у деяких покритонасінних. У подальшому функціональна мегаспора збільшується у розмірі, в її центрі формується крупна вакуоль, проходить низка каріокінезів з утворенням вільних ядер (ценоцитна стадія) (рис. 3, Б, В). Поділи ядер відбуваються синхронно, але їх кількість до початку целюляризації відрізняється навіть у видів одного роду.

Одночасно з формуванням вільних ядер об'єм жіночого гаметофіта і нуцелус збільшуються, а інтегумент подовжується. Наступна, альвеолярна, стадія розвитку жіночого гаметофіта (рис. 3, Г) починається, коли ріст гаметофіта і нуцелуса втихають. Співвідношення між кількістю вільних ядер і цитоплазми досягає такого значення, що ядра розташовуються досить близько, і між ними починають закладатися антиклінальні перегородки, формуються подовжені структури, відкриті в напрямку центру жіночого гаметофіта – альвеоли. На цей час тіло жіночого гаметофіта має конусоподібну форму, а сам гаметофіт оточує мегаспоріальна мембрана – рудиментарна оболонка мегаспори, яка в зооїдогамних голонасінних просочена спорополеніном і ліпідами [61]. Альвеоли ростуть у напрямку до центру, де між ними закладаються останні перегородки, після чого вони одразу периклінально діляться. У мікропілярній частині жіночого гаметофіта кілька альвеол не діляться, їхні ядра збільшуються, а цитоплазма стає щільнішою, – так диференціюються архегональні ініціали (рис. 3, Д). У подальшому розвитку з них формуються окремі

архегонії або архегональні комплекси. Кожен архегоній містить яйцеклітину, черевце канальцеве ядро та шийку без канальцевих клітин (рис. 3, *E*). У *Welwitschia* та *Gnetum* жіночий гаметофіт проходить стадію вільних ядер і альвеол, але архегонії в них не формуються. Весь розвиток жіночого гаметофіта голонасінних відбувається ендоспорично, як і у покритонасінних.

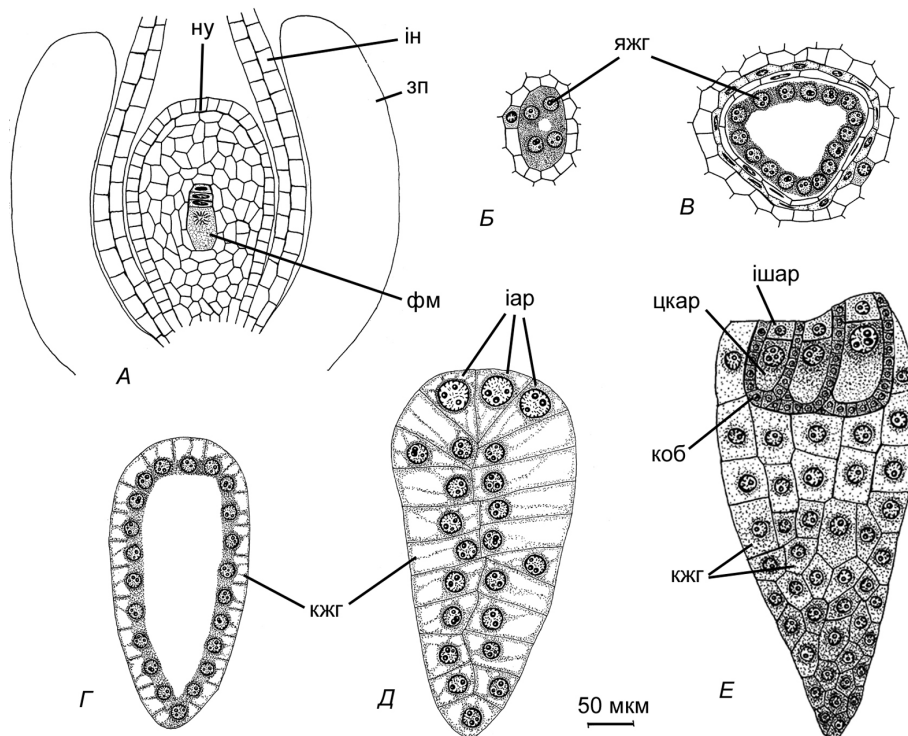


Рис. 3. Розвиток жіночого гаметофіта *Ephedra distachya* L. (А. Ругусова) (А–Е): А – насінний зачаток з тетрадою мегаспор; Б – 4-х ядерний жіночий гаметофіт (поздовжній зріз); В – 16-ядерний жіночий гаметофіт (поперечний зріз); Г – початок утворення клітинного гаметофіта – альвеолярна стадія (поздовжній зріз); Д – альвеолярна стадія розвитку жіночого гаметофіта – клітинний гаметофіт; Е – формування архегоніїв: зп – зовнішній покрив; іар – ініціаль архегонію; ін – інтегумент; ішар – ініціаль шийки архегонію; кжг – клітини жіночого гаметофіту; коб – клітини обкладки, ну – нуцелус; фм – функціональна мегаспора; цкар – центральна клітина архегонію; яжг – ядра жіночого гаметофіта

Fig. 3. Female gametophyte development in *Ephedra distachya* L. (A. Rugusova) (A–E): A – ovule with the tetrad of megaspores; B – four-nucleate female gametophyte (longitudinal section); C – 16-nucleate female gametophyte (transverse section); D – the stage of alveoli in the female gametophyte – cellular gametophyte; E – archegonia formation: зп – external cover; іар – archegonium initial cell; ін – integument; ішар – initial cell of the archegonium neck; кжг – cells of female gametophyte; коб – jacket cells, ну – nucellus; фм – functional megaspore; цкар – archegonium central cell; яжг – nuclei of the female gametophyte

Вважається, що для сучасних голонасінних притаманні значно менш виражені структурні та фізіологічні пристосування до перехресного запилення, ніж у покритонасінних [16]. Це можна пояснити дводомністю і відповідно облігатною перехресно-

запильністю представників класів Cycadopsida, Ginkgoopsida і Gnetopsida та частини представників класу Pinopsida. Деревна життєва форма, роздільностатевість стробілів і велика продукція пилку добре узгоджуються з анемофілією, яка є вихідним і переважаючим, але не єдиним способом запилення серед голонасінних [52, 75]. У більшості голонасінних у результаті запилення пилок переноситься на мікропіле насінного зачатку, з якого під час пилення виділяється запилювальна крапля, яка вловлює пилкові зерна. Доведено, що секрет запилювальної краплі містить різноманітні цукри, органічні спирти, амінокислоти, пептиди та ферменти (зокрема, протеази, гідролази, інвертази, фосфатази, глюкозидази та хітинази), які впливають на протимікробний захист і розвиток чоловічого гаметофіта [51, 52, 85].

Після вловлювання пилку відбувається реадсорбція запилювальної краплі, яка втягує приклеєні пилкові зерна через мікропіле до пилкової камери, а її залишки заліплюють отвір мікропіле. Існують різні погляди на механізм втягування запилювальної краплі. Вважається, що цей процес може відбуватися пасивно, шляхом випаровування вмісту запилювальної краплі та її дегідратації [81, 82, 85]. З іншої точки зору, втягування запилювальної краплі є активним процесом, що індукується потраплянням на краплю життєздатного пилку [50, 51]. Через деякий час (2–10 днів) після того, як пилкові зерна потрапляють на нуцелус, мікропіле закривається. У більшості голонасінних це відбувається за рахунок росту в радіальному напрямку та подальшого поділу епідермальних і/або субепідермальних клітин інтегументу, але у видів роду *Ephedra* – за рахунок дегенерації клітин інтегументу і росту внутрішнього шару папілоїдних клітин зовнішнього покриву в радіальному напрямку.

З моменту контакту пилкового зерна зі сприймаючою поверхнею приймочки (у покритонасінних) або мікропіле насінного зачатку (у голонасінних) починається постполінаційна фаза репродуктивного циклу. У покритонасінних рослин це фаза пенетрації – процесу взаємодії чоловічого гаметофіта з тканинами маточки під час росту пилкової трубки [14], яку раніше розглядали як прогамну фазу запліднення [7]. У голонасінних рослин постполінаційна фаза охоплює різноманітні процеси, які відбуваються в насінному зачатку після запилення за участю пилкового зерна, результатом яких у позитивному випадку є запліднення. Ці процеси такі: втягування пилкового зерна через мікропіле до нуцелуса, проростання чоловічого гаметофіта, закріплення його на стінці пилкової камери за допомогою пилкової трубки, транспортування чоловічих гамет до яйцеклітини. Під час постполінаційної фази завершується (іноді здійснюється повністю) розвиток чоловічого та жіночого гаметофітів і утворюються гамети. Цей процес триває від кількох місяців до року.

Вважається, що основна прогресивна риса покритонасінних рослин, порівняно з голонасінними, це наявність фізіологічного механізму вибіркості запліднення, пов'язаного із біокомунікацією генотипів під час пенетрації [62]. Останні дослідження постполінаційних процесів у *Ginkgo* та деяких хвойних показали можливість існування механізму впізнавання таксоноспецифічного пилку на стадії реадсорбції запилювальної краплі. Тому можна припустити існування такого механізму в однодомних представників хвойних як засобу збільшення частки ксеногамії. Показано також, що розпізнавання „свого” пилку в деяких голонасінних (*Pinus strobus*, *Picea meyeri*, *Pinus bungeana*), як і в покритонасінних, може бути зумовлене продукцією спеціальних коротких пептидів у пилковій трубці під час її росту [42].

Отже, розвиток гаметофітів у сучасних класах голонасінних рослин відбувається за схемою, спільною з покритонасінними рослинами. Відмінності у розвитку

чоловічого гаметофіта пов'язані з різними ступенями його редукції та різним співвідношенням енто- й екзоспоричного розвитку. Жіночий гаметофіт голонасінних, як і покритонасінних, ендоспоричний, із ядерною стадією розвитку, з тенденціями до втрати архегоніїв та множинного запліднення в одному гаметофіті.

2. ЗАПИЛЕННЯ І ЗАПЛІДНЕННЯ У CYCADOPSIDA

Усі сучасні Cycadopsida є дводомними рослинами з термінальними, зрідка бічними стробілами, побудованими за спільним планом (крім *Sycas*, у якого мегаспорофіли розміщені пучком на верхівці вегетативного пагона) [45, 87]. Для Cycadopsida характерна велика кількість спорофілів у стробілі (до кількох сотень), мікроспорангіїв на мікростробілі та мікроспор у мікроспорангії, так що один мікростробіл може утворити до 6,5 млрд пилоквих зерен [3]. Пилкові зерна триклітинні (рис. 1, А), дрібні, широкоеліптичні, з комірчастою поверхнею [46]. У жіночому гаметофіті Cycadopsida формується зазвичай 3–10 архегоніїв, іноді їх кілька десятків (до 200 у *Microcycas*), розміщених по периферії жіночого гаметофіта.

Пилення триває від 5 днів до 5–8 тижнів. Традиційно Cycadopsida вважалися анемофільними рослинами [13], у яких перед початком пилення вісь мікростробіла швидко видовжується, стінки спорангіїв підсихають і розтріскуються, а пилкові зерна опадають на мікроспорофіли, що розміщені нижче, звідки вони можуть підхоплюватися поривами вітру і переноситися на мегастробіли, які також трохи видовжуються. Проте сучасні факти експериментально підтвердили участь дрібних комах у перенесенні пилку і відсутність ефективного вітрозапилення (вітер не проникає до глибоко розміщених у мегастробілі насінних зачатків), що припускали вже від початку ХХ ст. [16, 75].

Для різних видів Cycadopsida виявлені як запилювачі дрібні жуки, які є їхніми облигатними паразитами-фітофагами (листоїди, трипси, довгоносики), а також нічні метелики, бджоли, що збирають пилок, бджоли-афіди, мухи. Мутуалістична взаємодія комах–рослина у саговиків видоспецифічна і високо спеціалізована [26, 71, 78]. Так, *Encephalartos villosus* запилюють довгоносики *Antliarhinus zamiae* (Coleoptera: Brentidae) і *Porthetes* sp. (Curculionidae) [26], *Macrozamia lucida* і *M. machinii* запилюються трипсами з роду *Cycadothrips* (Thysanoptera, Aeolothripidae) і видами *Tranes* spp. (Coleoptera, Curculionidae), *M. riedlei* – жуками *Paracucujus rostratus* (Coleoptera, Voganiidae) та *Xenocryptus tenebroides* (Coleoptera, Languriidae), *M. moorei* та види *Sycas* – жуками *Ulomoides australis* (Coleoptera, Tenebrionidae), *Lepidozamia peroffskyana* – довгоносиками *Tranes lyterioides*, види *Bowenia* – довгоносиками *Milto-tranes* (Curculionidae, Molytinae) [78]. Саговик *Stangeria eriopus* запилюють блестянки (Coleoptera: Nitidulidae, 8 видів), стафілініди (Coleoptera: Staphylinidae: Aleocharinae, три види), саговникові молі (Lepidoptera: Geometridae, під *Zerenopsis*), дрозоділи (Diptera: Drosophilidae, 3 види *Drosophila* і 1 вид *Zaprionus*), а також лангуріїди (Languriidae) [64].

Трипси, як правило, розмножуються в мікростробілах, де їхні самки відкладають яйця, а потім переміщуються роєм на мегастробіли. Участь дрібних комах у запиленні саговників була підтверджена за допомогою прижиттєвого фарбування комах, що виповзають з мікростробіла, флуоресцентними барвниками. У запилених за участю цих комах насінних зачатках під флуоресцентним мікроскопом виявляли забарвлені пилкові зерна навколо мікропіле, в мікропілярному каналі та пилковій камері [26, 64, 78]. Показано, що кожна особина запилювача може винести

з мікростробіла 10–100 пилоквих зерен (залежно від виду), з яких лише кілька ефективно потрапляють на мікропіле, при цьому одна комаха може запиливати від двох до двох десятків насінних зачатків у стробілі, а кількість комах, що відвідує стробіл, у кілька разів перевищує мінімальну необхідну для запилення кількість [78].

Комах приваблює у мікростробілах саговиків їжа (пилки і крохмалоносна паренхіма в мікроспорофілах), тепло й аромат, які виділяють стробіли під час пилення. Відомо, що під час видовження стробіли *Sucadopsida* виділяють специфічний аромат (плісневий, фруктовий або солодкий), дія якого підсилюється підвищеною температурою всередині стробіла, яка іноді на 12°C вища ніж навколо [79]. Це відбувається увечері або рано-вранці, коли вітер незначний, а комахи найбільш активні. Крім того, всі саговники продукують нейротоксини, головний з яких – небілкова амінокислота 3-метиламіно-L-аланін, і токсичні метилазо-глюкозиди, найчастіше циказин [70]. Запилювачі, які виростають і постійно живуть у стробілах *Sucadopsida*, накопичують токсини у своїх тілах і стають отруйними для хижаків. Як винагороду вони мають добре захищену від хижаків отруйну домівку, отримують збагачену азотними сполуками їжу (саговники здатні до симбіотичної азотфіксації), місце для спарювання і виведення потомства.

Показано, що відвідування мегастробілів стимулюється внаслідок відштовхування трипсів від мікростробілів періодичним підвищенням концентрації токсичних сполук у їхньому ароматі [79]. У цей час трипси шукають інші стробіли, передовсім мегастробіли, які імітують запахом чоловічі та виділяють поживні запилювальні краплі [78]. Отже, саговники використовують обман запилювачів для приваблення їх до жіночої шишки, яка ззовні дуже подібна на чоловічу і виділяє подібний запах, а також при виділенні запаху гнилих фруктів для приваблення дроздофіл [64]. Зазвичай між запиленням і заплідненням саговникових минає від 2 до 7 місяців.

На сьогодні зоофілія підтверджена для більшості саговникових: *Zamia*, *Dioon*, *Encephalartos*, *Macrozamia*, *Bowenia*, *Lepidozamia*, *Cycas* та *Stangeria*. Це дає підстави припустити, що всі саговникові запилюються комахами і що зоофілія виникла значно раніше, ніж покритонасінні, ще серед нижчих насінних рослин [64]. Нові дані про глибокі адаптації способу запилення у саговникових до зоофілії підтверджуються палеонтологічними знахідками трипсів (*Gymnopollistrips*) з пилом типу *Sucadopites* (саговникового або гінго) у мезозойських відкладах [60]. У викопних комах помітні спеціальні кільчасті волоски на виступаючих частинах тіла, в яких заплутались грудочки пилоквих зерен. Також відзначена імовірність зоофілії для викопних *Glossopteridales* з пермського періоду, в яких насінні зачатки розміщувалися глибоко на мегаспорофілах, які були стовпчасто складені один на одному в стробілі [77], як у сучасних саговникових. Така структура стробілів не характерна для анемофільних видів.

3. ЗАПИЛЕННЯ І ЗАПЛІДНЕННЯ У *GINKGO BILOBA* L.

Завдяки культивуванню по всій Земній кулі, будова репродуктивних структур і особливості репродуктивних процесів *Ginkgo biloba* добре вивчені. Гінго – це дводомна рослина із хромосомним визначенням статі. Будова стробілів *Ginkgo* відповідає синдрому анемофілії – мікростробіли сережкоподібні з численними спорангієносцями, а мегастробіли редуковані до двох насінних зачатків, із яких лише один стає фертильним [3, 13, 58]. Цим досягається характерне для анемофілії високе значення показника P/O (співвідношення кількості чоловічих і жіночих гаметофітів,

які продукуються одним стробілом). На час висипання з мікроспорангія (кінець квітня – початок травня) пилок містить 4 клітини (рис. 1, Б). За формою пилок *Ginkgo* подібний до пилку *Gymnosperms*. Мікропіле має дві лопаті, як і в багатьох хвойних [58].

Жіночий гаметофіт *Ginkgo* в кінці червня утворює два архегонії. Тканина нуцелуса і жіночого гаметофіта навколо них руйнується, і утворюється пилкова камера зі стовпчастим виросом між архегоніями (сальпінксом). Руйнування верхівки нуцелуса відбувається внаслідок апоптозу клітин, які виділяли запилювальну краплю [44, 58]. Вона експонується протягом 10 днів, якщо не відбулося запилення, і формується повторно, якщо в цей час була штучно знята [44]. Тривалість експозиції запилювальної краплі залежить від балансу між її секрецією та випаровуванням. При запиленні пилом того ж виду секреція припиняється, і пилкове зерно через активну абсорбцію швидко (протягом 4 год) втягується в мікропіле. Також було показано, що абсорбція запилювальної краплі індукується й пилом інших видів насінних рослин, з тим більшою інтенсивністю, чим ближче споріднені таксони [44, там же список посилань з теми]. Отже, запилювальна крапля у *Ginkgo* слугує для розпізнавання і транспортування пилкових зерен на нуцелус насінного зачатка.

Запилення вітром високо ефективно у природних умовах, оскільки пилення та рецепція пилку відбуваються синхронно [44]. Запліднення відбувається на початку вересня, тобто через 6 (4–7) місяців після запилення, вже в опалих насінних зачатках. Ця ознака, як і зооїдогамний статевий процес, зближує *Ginkgo* зі саговиками, але значна відмінність у морфології репродуктивних і вегетативних органів не дає змоги визначити їхню близьку спорідненість, а лише спільність за рівнем спеціалізації до насінневого розмноження.

4. ЗАПИЛЕННЯ І ЗАПЛІДНЕННЯ У ХВОЙНИХ

Хвойні є найчисленнішим класом сучасних голонасінних. Морфологічні [39] та молекулярно-генетичні дослідження [19; 21–23, 73] показали доцільність виділення семи родин хвойних: *Pinaceae*, *Podocarpaceae* s. l. (вкл. з *Phyllocladaceae*), *Araucariaceae*, *Sciadopytiaceae*, *Taxaceae*, *Cephalotaxaceae*, *Cupressaceae* s. l. (вкл. з *Taxodiaceae*).

Більшість хвойних – однодомні рослини, стробіли яких розміщені поодинокі або в зібраннях. Двodomними є представники родин *Araucariaceae*, *Podocarpaceae*, *Taxaceae*, *Cephalotaxaceae*, деякі *Cupressaceae*. У *Pinus johannis* виявлено полігамну структуру популяції з одностатевими й однодомними особинами [33]. Зібрання мікростробілів містять різну кількість стробілів, спорангієносців (до 1000) та мікроспорангіїв (від 2 до 15). Пилкові зерна хвойних численні, дуже легкі, часто з двома повітряними мішками, між якими розміщена дистальна апертура. В *Araucariaceae*, *Taxaceae*, *Cephalotaxaceae*, *Cupressaceae* s. l., деяких *Pinaceae* і *Podocarpaceae* повітряні мішки відсутні, у *Tsuga* є один кільцевий повітряний мішок, що перевернутий в місці апертури, а в деяких *Podocarpaceae* – 3–6 мішків.

Для всіх хвойних характерна анемофілія. На відміну від двodomних представників інших класів голонасінних, більшість хвойних утворюють чоловічі та жіночі стробіли на одній рослині, що не виключає запилення в межах одного дерева, тобто гейтоногамії. У зв'язку з цим у хвойних виявлені деякі механізми забезпечення перехресного запилення, аналогічні таким, які описані у покритонасінних [16]. Наприклад: неоднчасне дозрівання пилку і насінних зачатків (дихогамія) [18, 89], просторове розділення мікро- і мегастробілів у кроні дерева (геркогамія) та перевернута орієнтація мікростробілів, так що щілини розтріскування опиняються зверху, і пилкові зерна

не висипаються вниз одразу після розкривання мікроспорангія, а розносяться лише після струшування гілки вітром. Для багатьох хвойних підтверджена наявність змочувальних пилкових зерен, які лише за наявності повітряних мішків не тонуть у запилювальній краплі, що містить найбільше фруктози, а також у різній кількості глюкозу, сахарозу, амінокислоти, пептиди, органічні спирти [68].

У хвойних виділяють два конструктивних типи жіночих шишок. Перший тип наявний в родинях *Cephalotaxaceae*, *Cupressaceae*, *Sciadopityaceae* і *Taxaceae*. Структура та функції їхніх жіночих шишок універсальні й не пов'язані зі спеціальними адаптаціями для вловлювання пилкових зерен, які не мають повітряних мішків. Інтенсивний розвиток жіночих репродуктивних структур у них відбувається після запилення і пов'язаний з пристосуваннями до захисту або до поширення насінин.

У *Pinaceae* та *Podocarpaceae*, що належать до другої групи, жіночі шишки високо спеціалізовані до вловлювання пилкових зерен, які зазвичай мають повітряні мішки [47, 68, 75]. У цій групі відзначається дуалістичність морфології жіночих шишок, яка спершу пов'язана з пристосуваннями до запилення, а потім – із захистом і розповсюдженням насінин.

У родинях другої групи виявлено кілька комплексів пристосувань до вітроз запилення – синдромів анемофілії [13, 26, 56]. Вихідним синдромом для родини *Pinaceae* (рис. 4, А) є насінні зачатки з мікропіле, що звисає донизу, наявність запилювальної краплі та повітряних мішків. Видозміни цього синдрому пов'язані з чотирма основними модифікаціями: втратою запилювальної краплі, розвитком рецептивної функції мікропіле, редукцією повітряних мішків, проростанням пилку далеко від нуцелуса, що призводить до формування синдромів анемофілії, викладених нижче.

1. Пилкові зерна з повітряними мішками (наприклад, у *Pinus* і *Picea*, крім *Picea orientalis*) і пряmostоячі жіночі шишки з насінними зачатками, мікропіле яких звисають донизу (рис. 4, Б, В). У таких рослин навесні, на момент пилення мікроспорофіли і луски в жіночій шишці розсуваються, і пилкові зерна потрапляють з вітром на мікропіле насінного зачатка [29]. Після запилення насінні луски в жіночій шишці знову зближуються. Цей спосіб запилення є найбільш поширеним у представників родини *Pinaceae*.

Виявилось, що в жіночій шишці соснових існує система перехрещених каналів уздовж двох взаємопротилежних парастих покривних лусок. Експерименти з обдуванням шишки потоками повітря показали, що завдяки зовнішнім обрисам насінних лусок у системі каналів створюється від'ємний тиск і пилки втягуються всередину шишки разом із повітрям. Цей механізм забезпечує запилення всіх насінних зачатків одразу і забезпечується тим, що форма та розміщення покривної і насінної лусок покращують аеродинамічні властивості шишки, спрямовуючи потоки повітря з пилком відповідної форми до мікропіле [8, 25, 53–55].

Мікропіле часто має дві лопаті, між якими добре втримується запилювальна крапля. Зберігати орієнтацію пилкового зерна дистальною борозенкою до нуцелуса допомагають повітряні мішки, які діють за „принципом поплавка”: той бік пилкового зерна, де розміщені повітряні мішки, є легшим і тому завжди обернутий догори [47, 68, 75]. Також підтверджена роль повітряних мішків у покращенні аеродинамічних властивостей пилкового зерна під час перельоту у повітрі [71].

2. Рудиментарні повітряні мішки або їх відсутність часто поєднуються з повислими шишками (*Picea orientalis*), в яких посилюється рецепторна функція лопатей мікропіле (рис. 4, Г). Важкі пилкові зерна тонуть у запилювальній рідині й самі опускаються на поверхню нуцелуса, тому повітряні мішки їм не потрібні [67].

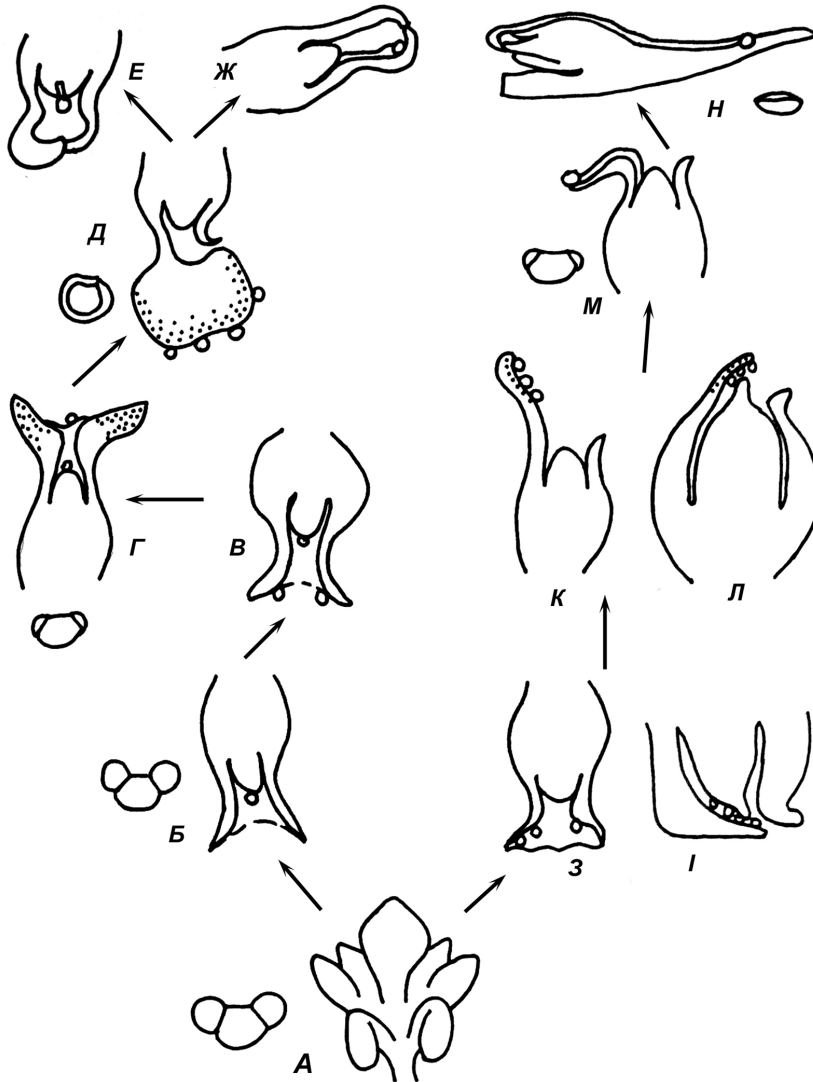


Рис. 4. Механізми вітроз запилення у родині Pinaceae, за [27]. Показана будова насінного зачатка й основні типи пилкових зерен. Базальний тип *Pseudovoltzia* (А); зліва – еволюційний ряд *Pinus* (Б); *Picea* (В); *Picea orientalis* (L.) Peterm. (Г); *Pseudotsuga* (Д, Е); *Larix* (Ж). З права ряд *Abies* (З, І), *Cedrus* (К, Л), *Tsuga mertensiana* (Bong.) Carrière (М); *Tsuga heterophylla* (Raf.) Sarg. і *T. dumosa* (D. Don) Eichler (Н)

Fig. 4. Anemophily mechanisms in Pinaceae family, after [27]. Ovule and main pollen types are presented. Basal type *Pseudovoltzia* (A); left – evolutionary series of *Pinus* (B); *Picea* (B); *Picea orientalis* (L.) Peterm. (Г); *Pseudotsuga* (Д, Е); *Larix* (Ж). Right series of *Abies* (З, І); *Cedrus* (К, Л); *Tsuga mertensiana* (Bong.) Carrière (М); *Tsuga heterophylla* (Raf.) Sarg. and *T. dumosa* (D. Don) Eichler (H)

3. Відсутність запилювальної краплі та повітряних мішків, як правило, поєднані зі звисаючими донизу мікропіле, які виконують рецептивну функцію (у родах *Larix* і *Pseudotsuga*). Залишається незрозумілим, як у цих видів пилкові зерна втягуються догори всередині мікропіле, але існує припущення про відтерміноване, непомітне

для зовнішнього спостереження виділення запилювальної рідини та її реадсорбцію всередині мікропіле. У *Larix* лопаті мікропіле видовжені, несиметричні, іноді одна лопать прикриває вхід у мікропіле (рис. 4, Ж), а рецептивні ділянки мікропіле вкриті папілами, які функціонують подібно до папіл приймочки покритонасінних [84]. У *Larix* можливе проростання пилкової трубки з будь-якого місця на шишці. У *Pseudotsuga* жіночі шишки не мають геотропічної реакції, тобто орієнтовані у будь-якому напрямку. Пилкові зерна у *Pseudotsuga* не втягуються у мікропіле, а проростають на його внутрішній поверхні з утворенням довгої пилкової трубки (рис. 4, Д, Е) [51].

4. Відсутність запилювальної краплі, але наявність повітряних мішків притаманні видам родів *Abies*, *Cedrus*, *Tsuga*. У цих родах після запилення верхівка нуцелуса вростає в мікропіле догори (рис. 4, З, І), поки не досягне контакту з пилковим зерном, після чого починається ріст пилкової трубки [8, 51, 69]. У *Cedrus* мікропіле вигнуте назовні насінної луски і формує лопатеве розширення, яке називають „приймочкою” (рис. 4, К, Л). У *Tsuga* пилки проростає поблизу мікропіле (рис. 4, М), а у *Tsuga heterophylla* і *T. dumosa* пилки проростає на насінній лусці (рис. 4, Н).

Найбільшу цікаву групу формують представники родини *Araucariaceae* разом з деякими спеціалізованими родами *Pinaceae* та *Podocarpaceae*, у яких пилки не має повітряних мішків, а вловлювання пилку та запліднення відбувається за відсутності запилювальної краплі. У родині *Araucariaceae* (рис. 5, З) пилкове зерно проростає на поверхні насінної луски або в її пазусі, де розміщена залозиста “приймочкова” поверхня. Пилкова трубка у *Agathis* і *Araucaria* довга, розгалужена, іноді вона вростає одним відгалуженням у нуцелус, проникає до провідних тканин, звідки бере поживні речовини для свого росту, а другим відгалуженням досягає яйцеклітини [51]. У цих родах, а також у *Saxegothaea*, спостерігається ріст пилкової трубки в мікропілярному каналі, до потрапляння пилку в пилкову камеру. Ці риси притаманні і більшості покритонасінних (порогамія) [6, 83], хоча у деяких видів покритонасінних проростання пилкових зерен відбувається через халазу (халазогамія) [6, 7, 17].

У *Podocarpaceae* виявлено паралельні видозміни основного синдрому вітрозапилення (рис. 5, А–Ж). Так, базальний синдром запилення (в родах *Podocarpus* і *Dacrydium*) видозмінений тим, що в родах *Microcachrys* і *Pherosphaera* є три повітряні мішки (рис. 5, Г, Д); у *Saxegothaea* – нуцелус розширений і вип’ячений назовні, повітряні мішки і запилювальна крапля відсутні (рис. 5, Е); у *Phyllocladus* насінні зачатки прямі, пилкові зерна з двома повітряними мішками, наявна запилювальна крапля (рис. 5, Ж). У багатьох *Podocarpaceae* нещодавно [82, 49] виявлений унікальний механізм запилення, – зчищення пилку за допомогою запилювальної краплі з найближчих поверхонь жіночої шишки, куди він потрапляє ще до виділення запилювальної краплі. Це вільні від воску поверхні стерильних і фертильних покривних лусок.

Запилювальна крапля може спостерігатися на мікропіле до 2 тижнів (*Taxus brevifolia*) [18], у інших видів вона виділяється на короткий час періодично, вночі або на світанку, і зникає вдень [51]. У *Larix leptolepis* період рецептивності дуже короткий (менше 1 доби) [84]. У *Juniperus communis* запилювальна крапля може спостерігатися 12 днів (у лабораторії), якщо не відбулося запилення [51]. Реадсорбція запилювальної краплі відбувається дуже швидко, за 10 хвилин (*Pinus*), у результаті чого пилкові зерна опиняються на нуцелусі насінного зачатка. Як показали нові дослідження [84], реадсорбція запилювальної краплі індукується при взаємодії пилкового зерна з її

поверхню. Часткова реабсорбція починається через регідратацію пилку, а повна реабсорбція – через видоспецифічну взаємодію живого пилкового зерна і запилювальної краплі. Механізми і речовини упізнання досі невідомі.

Пилкові зерна у представників родин *Sciadopytiaceae*, *Taxaceae*, *Cephalotaxaceae* та *Cupressaceae* s. l. на нуцелусі насінного зачатка проростають тільки після того, як вивільняються від екзини (скидають екзину). Для проростання пилку інших хвойних вивільнення від екзини не потрібне. Біологічне значення цього процесу, як припускається, пов'язано зі збільшенням еластичності пилкового зерна при його входженні та пересуванні у вузькому мікропілярному каналі [76].

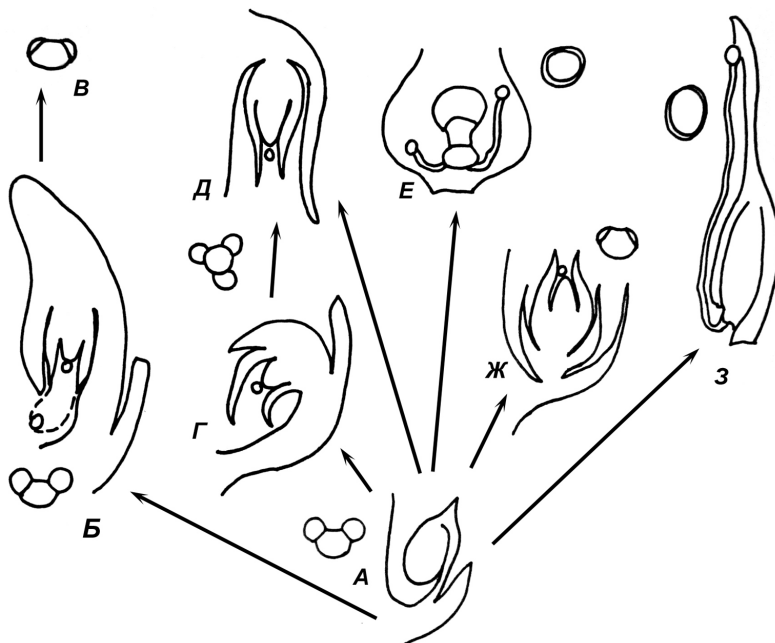


Рис. 5. Механізми вітрозапилення у родин *Podocarpaceae* й *Araucariaceae*, за [27]. Базальний тип *Ullmania* (А); еволюційні ряди *Podocarpus* і *Dacrydium* (Б, В); *Microcachrys* (Г); *Pherosphaera* (*Microstrobos*) (Д); *Saxegothea* (Е); *Phyllocladus* (Ж) і *Araucaria* (З)

Fig. 5. Anemophily mechanisms in *Podocarpaceae* and *Araucariaceae* families, after [27]. Basal type *Ullmania* (A); evolutionary series of *Podocarpus* and *Dacrydium* (B, B'); *Microcachrys* (Г); *Pherosphaera* (*Microstrobos*) (Д); *Saxegothea* (Е); *Phyllocladus* (Ж) and *Araucaria* (З)

Запліднення у хвойних відбувається в той самий сезон, що і запилення, або в наступний сезон (*Cedrus*, *Juniperus*). У роді *Pinus* період між цими процесами сягає 12–14 місяців, пилкова трубка і два спермії формуються перед заплідненням. У деяких хвойних спермії неоднакові за розмірами, запліднення здійснює крупніший із них.

5. ЗАПИЛЕННЯ І ЗАПЛІДНЕННЯ У ГНЕТОВИХ

Клас *Gnetopsida* характеризується ознаками високої спеціалізації, в тому числі: значна редукція та вторинна одностатевість стробілів із рудиментами органів протилежної статі, наявність у стробілах стерильних покривів – „оцвітини”, наявність

довгих трубчастих мікропіле, наявність ядерної стадії у розвитку чоловічого гаметофіта, у *Welwitschia* і *Gnetum* відсутність архегоніїв і тетраспоричний жіночий гаметофіт [3, 13, 15, 20, 38]. Шишкоподібні зібрання стробілів гнетових позбавлені спорофілів, одностатеві або функціонально одностатеві (чоловічі стробіли в *Gnetum* і *Welwitschia*), але в *Ephedra* відомі терати з двостатевими зібраннями стробілів або двостатевими стробілами, які завжди функціонально одностатеві [40].

Кожен мікростробілі *Gnetum* і *Ephedra* складається з двох зрослих лусок „оцвітини” й антерофора, який нагадує тичинку покритонасінних. Пилок ефедри еліптичний, безапертурний, з поздовжніми борозенками, 5-ядерний, у *E. gerardiana*, *E. saxatilis*, *E. fragilis* містить дві проталіальні клітини, а у *E. foliata* та *E. tweediana* одну проталіальну клітину та ядро другої проталіальної клітини (рис. 1, Ж; 2 К, Л). При проростанні пилок „скидає” екзину, як у деяких хвойних [9, 11]. Зібрання мегастробілів містять 1–2 насінні зачатки, які повністю вкриті зовнішніми покривами (рис. 3, А), в жіночому гаметофіті формується 2–5 архегоніїв з довгою шийкою. Яйцеклітина в ефедри може бути двоядерною на час запліднення за рахунок наявності ядра черевцевої каналцевої клітини. Це створює передумови для „подвійного запліднення” її двоядерним спермієм [20, 34].

Зібрання стробілів *Gnetum* сережкоподібні, з кільчастим розміщенням стробілів. Пилок гнетума сферичний, клейкий, триклітинний (рис. 1, З). Жіночий гаметофіт після целюляризації формує клітини з кількома ядрами, що зливаються з утворенням поліплоїдних ядер [20]. Гнетум є унікальним видом серед насінних рослин, тому що яйцеклітина як відокремлена клітина у нього відсутня. В одних видів запліднення відбувається на ценоцитній фазі, в інших – на клітинній фазі, але чітко диференційованої яйцеклітини всередині архегонію ніколи не було помічено. Трапляється також процес запліднення обома сперміями двох яйцеклітин.

Мікростробіли *Welwitschia mirabilis* містять шість спорангієносців-тичинок, зрослих при основі, та рудимент насінного зачатка, з мікропіле якого виділяється запилувальна крапля. Пилок вельвічії ззовні подібний на пилок ефедри, але триклітинний і клейкий, як у гнетума, або двоклітинний [46]. Клітини жіночого гаметофіта стають поліплоїдними на базальному кінці гаметофіта, а на мікропілярному кінці вони залишаються багатоядерними і формують проталіальну трубку жіночого гаметофіта, яка росте крізь нуцелус у напрямку до пилкових трубок [20]. Потенційно, кожне ядро проталіальної трубки може функціонувати як яйцеклітина. Запліднення, іноді не одне, відбувається у кінчику пилкової трубки, куди переходить одне ядро із багатоядерної проталіальної трубки або у проталіальній трубці [20, 46].

Запилення гнетових може відбуватися за допомогою вітру і комах, яких приваблюють пилок і запилювальні краплі. Крім того, показано виділення нектару з поверхні покривних лусок та „оцвітини” мікростробілів ефедри та з валика під мікроспорангієносцем у гнетума [20, 40, 52]. *Welwitschia* запилюється комахами, зокрема *Odontopus sexpunctulatus* (Hemitera) та москітами [15, 46, 86].

ВИСНОВКИ

Аналіз сучасних публікацій і результати власних досліджень із репродуктивної біології представників різних класів голонасінних показали, що сучасні голонасінні відрізняються між собою за морфологією репродуктивних органів, ступенем редукції гаметофітів та особливостями репродукції, так само, як вони всі разом відрізняються від покритонасінних рослин. Водночас сучасні дослідження виявили спільні

риси між квітковими та голонасінними рослинами (зоофілія, розпізнавання “свого” пилку в постполінаційну фазу). Здатність до зоофілії може розглядатись як ознака багатьох насінних рослин, як і ядерна фаза розвитку жіночого гаметофіта, та можливість формувати декілька зародків на одному жіночому гаметофіті. Високо спеціалізованими механізмами запилення, які можуть походити безпосередньо від безнасінних предків, є анемофілія у хвойних і *Ginkgo*. Із усіх сучасних голонасінних найбільш наближений до формування синдрому покритонасінності клас Gnetopsida. Тісна коадаптація з комахами-запилювачами виявлена у примітивних сучасних і викопних голонасінних.

Існуючі особливості будови генеративних структур голонасінних значною мірою зумовлені реакціями пристосування до певного механізму запилення. Тому при узагальненні даних репродуктивної біології одним із важливих завдань є розмежування адаптаційних ознак від систематично вагомих консервативних ознак. Крім того, необхідне детальне вивчення більшої кількості видів, з таких родів, як *Ephedra*, *Podocarpus* і деяких інших. Цікавим напрямком для розв’язання проблеми походження покритонасінних є з’ясування механізмів вибірковості запліднення та збільшення ймовірності ксеногамії в однодомних голонасінних. Вивчення ембріології й антекології голонасінних має велике наукове і практичне значення, пов’язане з проблемою збереження фіторізноманіття.

1. Бобров А.В. **Филогения хвойных (анализ современных представлений)** / под ред. А.П. Меликяна. М. 2002. 194 с.
2. Камелина О.П. **Пыльник**. Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции: в 3 т. / ред. Т.Б. Батыгина. Т. 1. Генеративные органы цветка. СПб: Мир и семья, 1994. С. 39–40.
3. Козубов Г.М. Генеративные органы голосеменных // **Репродуктивные структуры голосеменных** (сравнительное описание). Л.: Наука, 1982. С. 7–43.
4. Козубов Г.М., Муратова Е.Н. **Современные голосеменные (морфолого-систематический обзор и кариология)** / под ред. А.А. Яценко-Хмелевского. Л.: Наука, 1986. 193 с.
5. Мошкович А.М. **Эмбриология хвойных** (Pinales, Cupressales, Taxales). Под ред. А.А. Чеботаря. Кишинев: Штиинца, 1992. 250 с.
6. Наумова Т.Н. **Порогамия. Халазогамия**. Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции: в 3 т. / ред. Т.Б. Батыгина. Т. 2. Семья. СПб: Мир и семья, 1997. С. 136–139.
7. Поддубная-Арнольди В.А. **Цитозмбриология покрытосеменных растений**. М.: Наука, 1976. 507 с.
8. Ругузов И.А. О двух способах доставки пыльцевого зерна на нуцелусы семязпочек хвойных. **Бюлл. ГНБС**, 1975; 2(27): 48–50.
9. Ругузов И.А., Склонная Л.У., Ругузова А.И. Новые данные по репродуктивной биологии некоторых хвойных растений. **Бюлл. ГБС**, 2003; 185: 148–159.
10. Ругузова А.И. Закономерности развития мужской генеративной сферы у некоторых видов голосеменных растений. **Вісник КНУ ім. Т.Шевченка. Інтродукція та збереження рослинного різноманіття**, 2007; 12–14: 82–88.
11. Ругузова А.И. Репродуктивный цикл *Ephedra distachya* L. в условиях Крыма: **матер. Междунар. научн. конф. “Ученые ботаники Таврического университета: вклад в науку, идеи и их развитие”** (Симферополь, 20 мая 2008 г.). Симферополь: ТНУ, 2008. С. 133–137.
12. Ругузова А.И. Формирование мужских репродуктивных структур у трех интродуцированных видов рода *Ephedra* L. в условиях Южного берега Крыма. **Вісник КНУ ім. Т. Шевченка**, 2009; 27: 140–143.

13. Тахтаджян А.Л. **Высшие растения**. Т.1. От псилофитовых до хвойных. М.,Л.: Изд-во АН СССР. 1956. 488 с.
14. Терехин Э.С. **Семя и семенное размножение**. СПб.: Мир и семья – 95, 1996. 377 с.
15. Тимонин А.К. **Низшие Spermatophyta – Низшие семенные растения**. Тимонин А.К., Соколов Д.Д., Шипунов А.Б. Ботаника: в 4 т. Т. 4, кн. 2. Систематика высших растений: учебник для студ. высш. учеб. заведений. М.: Изд. центр «Академия», 2009. 352 с.
16. Фегри К., Ван дер Пэйл Л. **Основы экологии опыления**. М.: Мир, 1982. 379 с.
17. Шевченко С.В. Кузьмина Т.Н., Марко Н.В. и др. **Репродуктивная биология некоторых редких видов флоры Крыма**. К.: Аграрна наука, 2010. 387 с.
18. Anderson E. D., Owens J. N. Microsporogenesis, pollination, pollen germination and male gametophyte development in *Taxus brevifolia*. **Ann. Bot.**, 2000; 86: 1033–1042.
19. Brunsfeld S.J., Soltis P.E., Soltis D.E. et al. Phylogenetic relationships among the genera of Taxodiaceae and Cupressaceae: evidence from *rbcL* sequences. **Syst. Bot.**, 1994; 19: 253–262.
20. Carmichael J. S. **Gnetales**. Encyclopedia of Life Sciences. 2002. Macmillan Publishers Ltd, Nature Publishing Group. 5 p.
21. Chase, M.W. & 41 co-authors. Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcL*. **Ann. Missouri Bot. Gard.**, 1993; 80: 528–580.
22. Chaw S.-M., Parkinson C.L., Cheng Y. et al. Seed plant phylogeny inferred from all three plant genomes: monophyly of extant gymnosperms and origin of Gnetales from conifers. **Proc. Natd. Acad. Sci. USA**, 2000; 97: 4086–4086.
23. Chaw S.-M., Zharkikh A., Sung H.-M. et al. Molecular phylogeny of extant gymnosperms and seed plant evolution: analysis of nuclear 18S rRNA sequences. **Mol. Biol. Evol.**, 1997; 14: 56–68.
24. Christenhusz M.J.M., Reveal J. L. et al. A new classification and linear sequence of extant gymnosperms. **Phytotaxa**, 2011; 19: 55–70.
25. Cresswell J. E., Henning K., Pennel Ch. et al. Conifer ovulate cones accumulate pollen principally by simple impaction. **Proc. Natd. Acad. Sci. USA**, 2007; 104(46): 18141–18144.
26. Donaldson J. S. Is there a floral parasite mutualism in Cycad pollination? The pollination biology of *Encephalartos villosus* (Zamiaceae). **Am. J. Bot.**, 1997; 84(10): 1398–1406.
27. Doyle J. Developmental lines in pollination mechanisms in the Coniferales. **Sci. Proc. R. Dublin Soc.**, 1945; 24: 43–62.
28. Doyle J.A. Phylogeny of Vascular plants. **Ann. Rev. Ecol. Syst.**, 1998; 29: 567–599.
29. Doyle J., O' Leary M. Pollination in *Pinus*. **Sci. Proc. R. Dublin Soc.**, 1935; 21: 180–190.
30. Farjon A.A. **Handbook of the World's Conifers**. 2010. E.J. Brill, Leiden/Boston.
31. Farjon A., Garcia S.O. Cone and ovule development in *Cunninghamia* and *Taiwania* (Cupressaceae sensu lato) and its significance for conifer evolution. **Am. J. Bot.**, 2003; 90(1): 8–16.
32. Fernando D.D., Quinn C.R., Brenner E.D. et al. Male gametophyte development and evolution in extant Gymnosperms. **Int. J. Plant Developmental Biology**, 2010; 4 (Sp. iss. 1): 47–63.
33. Flores-Rentería L., Molina-Freaner F., Whipple A.V. et al. Sexual stability in the nearly dioecious *Pinus johannis* (Pinaceae) **Am. J. Bot.**, 2013; 100(3): 602–612.
34. Friedman W.E. Double fertilization in *Ephedra*, a nonflowering seed plant: its bearing on the origin of Angiosperms. **Science**. 1990; 247: 951–954.
35. Friedman W.E. Developmental and evolutionary hypotheses for the origin of double fertilization and endosperm. **C. R. Acad. Sci. III**, 2001; 324(6): 559–567.
36. Friedman W.E., Carmichael J.S. Heterochrony and developmental innovation: evolution of female gametophyte ontogeny in *Gnetum*, a highly apomorphic seed plant. **Evolution**, 1998; 52(4): 1016–1030.
37. Friedman W.E., Floyd S.K. Perspective: the origin of flowering plants and their reproductive biology – a tale of two phylogenies. **Evolution**, 2001; 55(2): 217–231.
38. Gifford E.M., Foster A.S. **Gnetophyta**. Comparative morphology of vascular plants. San Francisco, CA: WH Freeman. 1989: 455–483.

39. Hart J.A. A cladistic analysis of conifers: preliminary results. **J. Arnold Arb**, 1987; 68: 269–307.
40. Haycraft C.J., Carmichael J.S. Development of sterile ovules on bisexual cones of *Gnetum gnemon* (*Gnetaceae*). **Am. J. Bot**, 2001; 88(7): 1326–1330.
41. Hill K. Diversity and evolution of gymnosperms. **Plant diversity and evolution: genotypic and phenotypic variation in higher plants** / R. J. Henry – CABI Publishing. 2005: 25–45.
42. Huang J.-C., Chang L.-C., Wang M.-L. et al. Identification and exploration of pollen tube small proteins encoded by pollination-induced transcripts. **Plant Cell Physiol**, 2011; 52(9): 1546–1559.
43. Jin B., Jiang X., Wang D. et al. The behavior of pollination drop secretion in *Ginkgo biloba* L. **Plant Signal Behav**, 2012; 7(9): 1168–1176.
44. Jin B., Zhang L., Lu Y., et al. The mechanism of pollination drop withdrawal in *Ginkgo biloba* L. **BMC Plant Biol**, 2012; 12: 59. (<http://www.biomedcentral.com/1471-2229/12/59>).
45. Johnson L.A.S., Wilson K.L. **General traits of the Cycadales**. In: K. Kubitzki et al. (ed.). The families and genera of vascular plants. I. Pteridophytes and Gymnosperms. Springer, 1990: 363–368.
46. Kubitzki K. **Gnetatae**. In: K. Kubitzki et al. (ed.). The families and genera of vascular plants. I. Pteridophytes and Gymnosperms. Springer, 1990: 378–391.
47. Leslie A.B. Flotation preferentially selects saccate pollen during conifer pollination. **New Phytol**, 2010; 188(1): 273–279.
48. Martens P. **Les Gnetophytes** / Handbuch der Pflanzenanatomie, Bd. 12, Teil 2. Berlin, Stuttgart: Borntraeger. 1971.
49. Mill R.R., Möller M., Christie F. et al. Morphology, anatomy and ontogeny of female cones in *Acropyle pancheri* (Brongn. et Gris) Pilg. (*Podocarpaceae*). **Ann. Bot**, 2001; 88: 55–67.
50. Möller M., Mill R.R., Glidewell S.M. et al. Comparative biology of the pollination mechanisms in *Acropyle pancheri* and *Phyllocladus hypophyllus* (*Podocarpaceae* s. l.). **Ann. Bot**, 2000; 86: 149–158.
51. Mugnaini S., Nepi M., Guarnieri M. et al. Pollination drop in *Juniperus communis*: response to deposited material. **Ann. Bot**, 2007; 100: 1475–1481.
52. Nepi M, Aderkas P, Wagner R, et al. Nectar and pollination drops: how different are they? **Ann. Bot**, 2009; 104: 205–219.
53. Niklas K. J. Simulated wind pollination and airflow around ovules of some early seed plants. **Science**, 1981; 211(4479): 275–277.
54. Niklas K. J. Simulated and empiric wind pollination patterns of conifer ovulate cones. **Proc. Natl Acad. Sci. USA**, 1982; 79: 510–514.
55. Niklas K. J., Paw U K. Th. Pollination and airflow patterns around conifer ovulate cones. **Science**, 1982; 217(4558): 442–444.
56. Owens J.N., Takaso T., Runions C.J. Pollination in conifers. **Trends Plant Sci**. 1998; 3: 479–485.
57. Page C.N. **General traits of Conifers**. In: K. Kubitzki et al. (ed.). The families and genera of vascular plants. I. Pteridophytes and Gymnosperms. Springer, 1990: 290–292.
58. Page C.N. **Ginkgoaceae**. In: K. Kubitzki et al. (ed.). The families and genera of vascular plants. I. Pteridophytes and Gymnosperms. Springer, 1990: 284–289.
59. Palmer J. D., Soltis D.E., Chase M.W. The plant tree of life: an overview and some points of view. **Am. J. Bot**, 2004; 91(10): 1437–1445.
60. Peñalvera E., Labandeirab C. C., Barróna E. et al. Thrips pollination of Mesozoic gymnosperms. **Proc. Natd. Acad. Sci. USA**. 2012; 109(22): 8623–8628.
61. Pettitt J. M. The megaspore wall in Gymnosperms: ultrastructure in some zooidogamous forms. **Proc. R. Soc. Lond. B**, 1977; 195(1121): 497–515.
62. Pettitt J. M. Ultrastructural and immunocytochemical demonstration of gametophytic proteins in the pollen tube wall of the primitive gymnosperm *Cycas*. **J. Cell Sci**, 1982; 57: 189–313.
63. Price R.A., Thomas J., Strauss S.H. et al. Familia relationships of the conifers from *rbcl* sequence data. **Am. J. Bot**, 1993; 80: 172.

64. Proche Ş., Johnson S. D. Beetle pollination of the fruit-scented cones of the South African cycad *Stangeria eriopus*. **Am. J. Bot.**, 2009; 96(9): 1722–1730.
65. Quan Z., Sodmergen, Yu-Shi H., et al. Female Cone Development in *Fokienia*, *Cupressus*, *Chamaecyparis* and *Juniperus* (Cupressaceae). **Acta Botanica Sinica**, 2004; 46(9): 1075–1082.
66. Ran J.-H., Gao H., Wang, X.-Q. Fast evolution of the retroprocessed mitochondrial *rps3* gene in conifer II and further evidence for the phylogeny of gymnosperms. **Molecular Phylogenetics and Evolution**. 2010; 54: 136–149.
67. Runions C. J., Rensing K. H., Takaso T. et al. Pollination of *Picea orientalis* (Pinaceae): Saccus morphology governs pollen buoyancy. **Am. J. Bot.**, 1999; 86(2): 190–197.
68. Salter J., Murray B. G., Braggins J. E. Wettable and unsinkable: the hydrodynamics of saccate pollen grains in relation to the pollination mechanism in the two New Zealand species of *Prumnopitys* Phil. (Podocarpaceae). **Ann. Bot.**, 2002; 89: 133–144.
69. Saxton W. T. Notes on Conifers: VI. Pollination in the Pinaceae, with special reference to *Cedrus atlantica*, Manetti. **Ann. Bot.**, 1930; 44: 419–421.
70. Schneider D., Wink M., Sporer F. et al. Cycads: their evolution, toxins, herbivores and insect pollinators. – **Naturwissenschaften**, 2002; 89(7): 281–294.
71. Schwendemann A. B., Wang G., Mertz M. L. et al. Aerodynamics of saccate pollen and its implications for wind pollination. **Am. J. Bot.**, 2007; 94(8): 1371–1381.
72. Singh H. **Embryology of Gymnosperms**. Berlin-Stuttgart. Gebrüder Borntraeger. 1978. 304 p.
73. Stefanovic S., Jager M., Deutsch J., et al. Phylogenetic relationships of conifers inferred from partial 28S rRNA gene sequences. **Am. J. Bot.**, 1998; 85: 688–697.
74. Sterling C. Structure of the male gametophyte in gymnosperms. **Biol. Rev.**, 1963; 38: 167–203.
75. Stützel Th., Röwekamp I. **Bestäubungsbiologie bei Nacktsamern (Gymnospermen)**. Blütenökologie – Faszinierendes Miteinander von Pflanzen und Tieren / Hrsg.: Zizka G., Schneckenburger S. Kleine Senckenberg-Reihe № 33. – Palmengarten Sonderheft № 31. Frankfurt am Main: Kramer, 1999: 107–117.
76. Takaso T., Owens J.N. Significance of exine shedding in Cupressaceae-type pollen. **J. Plant Res.** 2008; 121(1): 83–85.
77. Taylor E. L., Taylor T. N. Reproductive biology of the Permian Glossopteridales and their suggested relationship to flowering plants. **Proc. Natd. Acad. Sci. USA**, 1992; 89: 11495–11497.
78. Terry I. I., Walter G. H., Donaldson J. S. et al. Pollination of Australian *Macrozamia* cycads (Zamiaceae): effectiveness and behavior of specialist vectors in a dependent mutualism. **Am. J. Bot.**, 2005; 92(6): 931–940.
79. Terry I., Walter G. H., Moore C. et al. Odor-mediated “push-pull” pollination in cycads. **Science**, 2007; 318: 70.
80. Tomlinson P.B. Functional morphology of saccate pollen in conifers with special reference to Podocarpaceae. **Int. J. Plant Science**, 1994; 155: 699–715.
81. Tomlinson P.B., Braggins J.E., Rattenbury J.A. Pollination drop in relation to cone morphology in Podocarpaceae: a novel reproductive mechanism. **Am. J. Bot.**, 1991; 78: 1289–1303.
82. Tomlinson P.B., Braggins J.E., Rattenbury J.A. Contrasted pollen capture mechanisms in Phyllocladaceae and certain Podocarpaceae (Coniferales). **Am. J. Bot.**, 1997; 84(2): 214–223.
83. Tomlinson P.B., Takaso T. Seed cone structure in conifers in relation to development and pollination: a biological approach. **Can. J. Bot.**, 2002; 80: 1250–1273.
84. Villar M., Knox R. B., Dumas C. Effective pollination period and nature of pollen-collecting apparatus in the Gymnosperm, *Larix leptolepis*. **Ann. Bot.**, 1984; 53: 279–284.
85. Wagner R.E., Mugnaini S., Sniezko R. et al. Proteomic evaluation of gymnosperm pollination drop proteins indicates highly conserved and complex biological functions. **Sexual Plant Reprod.**, 2007; 20: 181–189.
86. Wetschnig W., Depisch B. Pollination biology of *Welwitschia mirabilis* Hook. f. (Welwitschiaceae, Gnetopsida). **Phyton**, 1999; 39: 167–183.

87. *Whitelock L.M. The Cycads*. Portland: Timber Press. 2002. 374 p.
88. *Williams C.G. Conifer reproductive biology*. Berlin: Springer. 2009. 172 p.
89. *Williams C.G.* Long-distance pine pollen still germinates after meso-scale dispersal. *Am. J. Bot.*, 2010; 97(5): 846–855.
90. *Willemse M.T.M.* Plant sexual reproduction: aspects of interaction, history and regulation. *Act. Biol. Cracovien. Ser. Bot.*, 2003; 45(1): 19–26.

PECULIARITIES OF THE REPRODUCTIVE PROCESSES IN THE GYMNOSPERMS. GAMETOPHYTES' DEVELOPMENT, POLLINATION AND FERTILIZATION

A. Odintsova¹, A. Rugusova²

¹ *Ivan Franko National University of Lviv, 4, Hrushevskiyi St., Lviv 79005, Ukraine
e-mail: amorpha@ukr.net*

² *Nikitsky Botanical Gardens – National Scientific Center, vil. Nikita, 98648, Yalta, AR Crimea, Ukraine*

The review contains the analysis of the latest literature sources reproductive processes in gymnosperms, namely gametophytes development, pollination, fertilization. The peculiarities of these processes in the various classes of gymnosperms as also differences and similarities with the Angiosperms are noted. It was shown that male and female gametophyte development goes according to the common plan. Deep adaptations for zoophyly were revealed in Cycadopsida and Gnetopsida, and confirmed with paleontological data in fossil Gymnosperms. Anemophyly in Ginkgo and Pinopsida revealed the high specialized pollination mechanisms. The penetration of the male gametophyte to the female after pollination (post-pollinative stage of the reproductive cycle) reveals a great variability as also fertilization process does. The described facts confirm that differences between the classes of Gymnosperms are comparable with the differences between Gymnosperms and Angiosperms. From another side, common adaptive features between all classes of seed plants exist, and they are connected with seed reproduction. Most specific reproductive processes are typical for Gnetopsida. They tetrasporic female gametophyte, absence of archegonia and differentiated egg cells, “double fertilization”.

Keywords: Gymnosperms, gametophytes, pollination, fertilization, pollen grain, ovule, anemophyly, zoophyly, post-pollinational phase.

ОСОБЕННОСТИ РЕПРОДУКТИВНЫХ ПРОЦЕССОВ У ГОЛОСЕМЕННЫХ. РАЗВИТИЕ ГАМЕТОФИТОВ, ОПЫЛЕНИЕ И ОПЛОДОТВОРЕНИЕ

А. В. Одинцова¹, А. И. Ругузова²

¹ *Львовский национальный университет имени Ивана Франко
ул. Грушевского, 4, Львов 79005, Украина
e-mail: amorpha@ukr.net*

² *Никитский ботанический сад – Национальный научный центр
пос. Никита, Ялта 98648, АР Крым, Украина*

В статье приведен анализ современных литературных данных о репродуктивных процессах голосеменных растений, а именно, о развитии гаметофитов, опы-

лении и оплодотворении. Подчеркиваются особенности протекания этих процессов у представителей разных классов голосеменных, отличия и подобность с соответствующими процессами у покрытосеменных. Показано, что развитие мужского и женского гаметофита происходит по единой схеме. Глубокие приспособления к зоофилии найдены у саговниковых и гнетовых, они также подтверждаются палеонтологическими данными о существовании зоофилии у ископаемых голосеменных. Анемофилия Ginkgo и хвойных характеризуется высоко специализированными механизмами опыления. Проникновение мужского гаметофита к женскому после опыления (постполлиначионная фаза репродуктивного цикла) характеризуется значительным разнообразием, как и процесс оплодотворения. Описанные факты подтверждают, что различия между классами голосеменных растений сравнимы с различиями между голосеменными и покрытосеменными. С другой стороны, между всеми классами семенных растений существуют значительные общие приспособления, связанные с семенным размножением. Для Gnetopsida характерны наиболее специфические репродуктивные процессы, а именно, тетраспорический женский гаметофит, отсутствие архегониев и дифференцированных яйцеклеток, „двойное оплодотворение”.

Ключевые слова: голосеменные, гаметофиты, опыление, оплодотворение, пыльцевое зерно, семязачаток, анемофилия, зоофилия, постполлиначионная фаза.

Одержано: 20.05.2013