

Лекція

Тема: Мікро- і мегеспорогенез. Запилення і запліднення

1. Мікроспорогенез. Розвиток пиляка
2. Мегеспорогенез. Розвиток насінного зачатка.
3. Запилення. Способи запилення.
4. Запліднення. Подвійне запліднення квіткових рослин (С.Г.Навашин)

Самостійне вивчення :

1. Апоміксис: партеногенез, апогамія, апоспорія

Література:

1. Хржановський В.Г., Пономаренко С.П. Ботаніка. – К.: Вища школа, 1993.- с.106-109.
2. Тихомиров Ф.К., Навроцький А.А., Григора І.М. Ботаніка. – К.: Урожай, 1996. – с.246-255.
3. С.П.Романщак .Ботаніка. – К.: Вища школа, 1995 .- с.188-219.

1. Мікроспорогенез. Розвиток пиляка.

Тичинки утворюються з меристематичних горбочків квітколожа. Спочатку із цих горбочків формується пиляк, а потім тичинкова нитка. Через неї і в'язальце проходить один провідний пучок. У пиляку з меристематичних тканин виникають постійні. Перші клітини пиляка активно діляться, а пізніше диференціюють. Зовні утворюється одношаровий *епідерміс*. Клітини субепідермального шару, який лежить під епідермісом, тангентально діляться і з їх внутрішніх шарів формуються клітини *археспорія*, а з периферичних клітин утворюється стінка пиляка, яка диференціюється на три шари: зовнішній – *ендотецій*,

середній – дегенеруючих клітин і внутрішній – вистилаючий, або *тапетум*.

Ендотецій формується безпосередньо під епідермісом. Для його клітин характерне нерівномірне потовщення оболонок. Ендотецій сприяє розкриванню гнізд пиляка для вивільнення пилку.

Під зовнішнім шаром лежить *шар дегенеруючих клітин*, який складається з кількох рядів живих клітин, що утворюють замкнене коло. Клітини цього шару здавлюються і руйнуються, тому після визрівання пилку його немає.

Тапетум – найбільший внутрішній шар, який безпосередньо прилягає до гнізд з мікроспорами. Він складається з живих великих, багатоядерних (по 2–4 ядра) тонкостінних клітин. Це фізіологічно дуже активна тканина, її клітини містять ферменти, гормони і поживний матеріал, що використовується в процесі мікроспорогенезу. У одних рослин клітини тапетума руйнуються повністю і йдуть на живлення мікроспор, а у інших – не руйнуються.

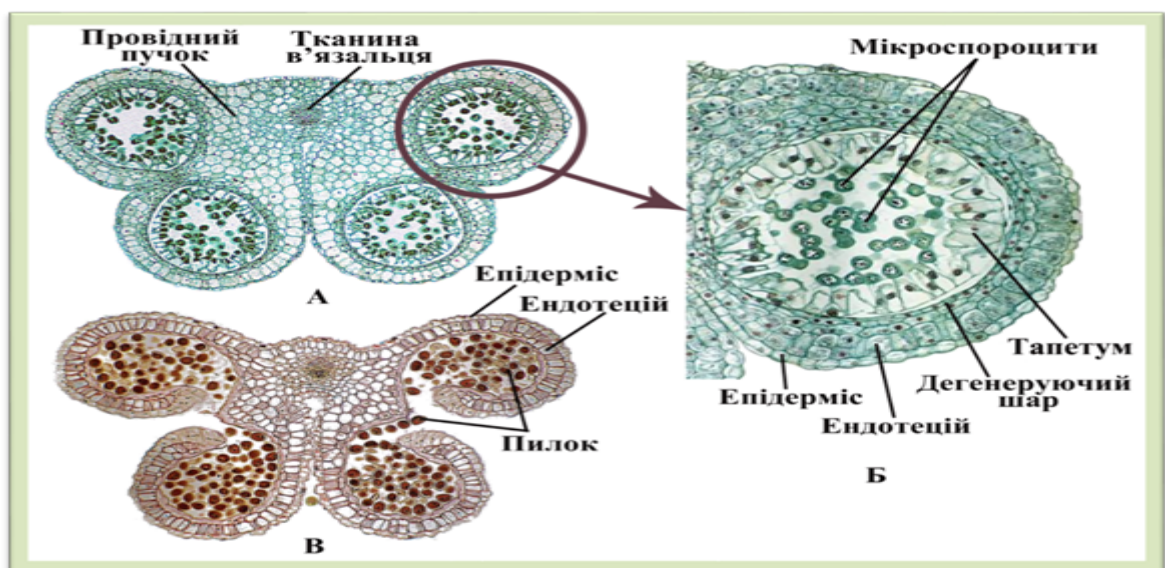


Рис. 2.2.1.1. Будова пиляка в поперечному розрізі:

А – пиляк з пилковими гніздами; Б – гніздо пиляка; В – пиляк після розкривання

В пиляках тичинок паралельно з диференціацією клітин стінок пиляка відбувається *мікроспорогенез* – процес утворення мікроспор. Клітини археоспорія, що розміщуються в центрі гнізда пиляка, мітотично діляться і перетворюються в *диплоїдні* ($2n$) *мікроспороцити*, або *материнські клітини мікроспор*. Кожен мікроспороцит діляться мейозом і формує тетраду *гаплоїдних* (n)

мікроспор. Тетради розпадаються на окремі мікроспори до моменту зрілості і відкриття пиляка. У деяких рослин, наприклад у рогоза, тетради не розпадаються на окремі мікроспори. Утворені мікроспори мають ядро і дві оболонки: зовнішню – *екзину* й внутрішню – *інтину*. У кожному пиляку звичайно виникають чотири гнізда з мікроспорами.

Екзина складається в основному із спорополеніну, що характеризується надзвичайною стійкістю, і має одну або кілька *апертур* (пор) — більш тонких місць, з яких виходить пилкова трубка. Інтина складається з пектину і целюлози, тонка, еластична і легко руйнується.

Гаплоїдні мікроспори, що виникли в гніздах пиляку, звичайно до розкриття пиляків починають ділитись способом мітозу без цитокінезу (без утворення оболонки між клітинами). Внаслідок першого поділу, що відбувається під захистом оболонок мікроспори, виникає *проросла мікроспора* з двома неоднаковими голими клітинами. Більшу з них називають *клітиною пилкової трубки*, нерідко *вегетативною*, а меншу – *генеративною*. У деяких рослин генеративна клітина, знаходячись в пиляку, ще раз поділяється способом мітозу і дає *два спермії*. В інших рослин спермії утворюються пізніше. Пророслу мікроспору (двоклітинну або триклітинну) вже називають *чоловічим гаметофітом*, або *пилинкою* (*пилковим зерном*), і служить вона для запилення. Таким чином, чоловічий гаметофіт квіткових рослин досяг найвищого ступеня спрощення: він немає проталіальних клітин, антеридія і складається всього з двох клітин, одна з яких, ділячись, утворює дві безджгутикові чоловічі гамети – спермії.

У водному середовищі пилінка легко набухає і тріскається, в зв'язку з чим квітки мають багато різних пристосувань, які захищають пилок від дощу. Це поникаючі квітки (конвалія, брусниця) або суцвіття (робінія), з акривання в похмуру або дощову погоду квіток (горицвіт, сон розкритий) та суцвіть кошиків (у айстрових), розміщення квіток під захистом листків (липа) або розміщення тичинок під пелюстковидними лопатями приймочок (півники) тощо.

2. Розвиток насінного зачатка. Мегаспорогенез. Утворення і розвиток жіночого гаметофіта

Насінний зачаток виникає на плаценті у вигляді напівкулеподібного горбочка, який спочатку складається з однорідних меристематичних клітин. Через деякий час поблизу верхівки насінного зачатка з'являється одна або декілька археспоріальних клітин, які розвиваються з субепідермального шару. Приблизно в цей час біля основи насінного зачатка виникають інгументи у вигляді одного або двох кільцевих валиків.

Найчастіше в насінному зачатку під пилюководом одна із субепідермальних клітин нуцелуса – *археспоріальна клітина* – починає збільшуватися, а потім поділяється способом мейозу. Виникає тетрада (четвірка) гаплоїдних (n) мегаспор, які розміщуються здебільшого лінійно. На цьому мегаспорогенез закінчується. Одна з клітин тетради збільшується, набуваючи мішкоподібної форми, і стискає три інші клітини, які поступово розчиняються.

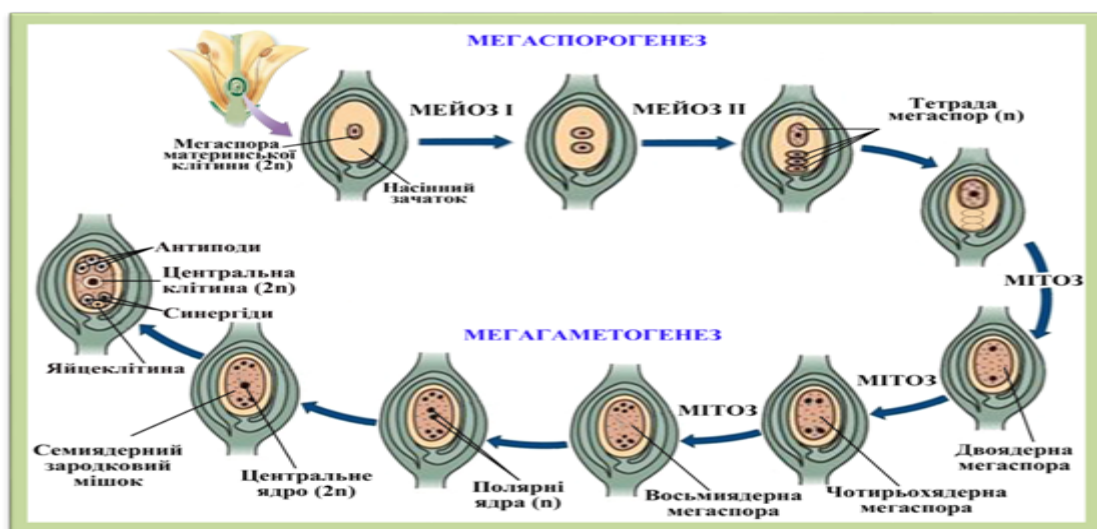


Рис. 2.2.2.1. Схема мегаспорогенезу та мегагаметогенезу (утворення жіночого гаметофіту)

Далі мегаспора проростає і починається розвиток жіночого гаметофіта. У більшості квіткових рослин жіночий гаметофіт розвивається з однієї мегаспори шляхом трьох послідовних мітотичних поділів. Такий тип утворення жіночого гаметофіта називається *моноспоричним*. Його розвиток відбувається таким чином. Внаслідок першого поділу ядра мегаспори утворюються два ядра, які розходяться до полюсів (мікропілярного і халазального) витягнутої мегаспори, а між ними утворюється велика вакуоля. Далі кожне з цих двох ядер ділиться синхронно ще двічі і таким чином на кожному полюсі утворюються по чотири ядра. Це восьмиядерна стадія розвитку жіночого гаметофіта. Таким чином з мегаспори утворюється *восьмиядерний зародковий мішок* (цитокінезу або формування клітинних оболонок під час поділу тут не буває).

Від кожної з двох полярних четвірок по одному ядру відходить у центральну частину зародкового мішка. Ці полярні ядра зближуються або зливаються, внаслідок чого утворюється *диплоїдне ядро*, яке називається *центральним*, або *вторинним ядром* зародкового мішка. Зародковий мішок стає семиядерним. Центральне ядро покривається цитоплазмою і стає *центральною клітиною* зародкового мішка (іноді полярні ядра зливаються пізніше). Біля мікропілярного кінця зародкового мішка утворюється так званий яйцевий апарат з трьох клітин, які виникли з трьох ядер, навколо яких сконцентрувалась цитоплазма. Одна з цих трьох клітин стає *яйцеклітиною*, або *жіночою гаметою*, а дві інші – *синергідами* (допоміжними клітинами).

На халазальному кінці зародкового мішка виникають три клітини – *антиподи*. Утворений зародковий мішок із сімома голими клітинами тепер готовий до процесу запліднення. Цей тип утворення зародкового мішка трапляється найчастіше, але в природі бувають й інші типи його розвитку.

3. Запилення. Способи запилення.

Запилення – процес перенесення пилку з пиляка тичинки на приймочку маточки квітки. Відбувається у рослин під час цвітіння. Розрізняють два типи запилення: *самозапилення* і *перехресне запилення*.

Самозапилення відбувається тільки в двостатевих квітках, коли пилок потрапляє на приймочку маточки цієї самої

квітки. Самозапилюються такі рослини як горох, квасоля, помідори, баво
вник, льон, пшениця, ячмінь, овес тощо.



Рис. 2.2.3.1. Самозапильні культурні рослини:

1 – овес; 2– просо; 3–рис; 4 – пшениця; 5 – ячмінь; 6 – льон; 7 – горох; 8
– помідори

Самозапильні та самозаплідні рослини називають *автогамними*. Є автогамні рослини (арахіс, копитняк, розрив-трава, фіалка, квасениця, деякі види проса), які мають квітки, що зовсім не розкриваються, їх називають *клеистогамними*.



Рис. 2.2.3.2 .Клейстогамні квітки:

1 – фіалки; 2 – квасениці

Рослини, які при самозапиленні дають плоди і насіння, називають *самофертильними*, або *самоплідними*. Під час самозапилення добре зберігаються сортові особливості. Але, як зазначав ще Ч. Дарвін, самозапилення може призвести і до виродження. Самозапилення обмежує пристосованість рослинних організмів до умов зовнішнього середовища і тому не сприяє розвитку виду.

Перехресне запилення – більш прогресивний, основний тип запилення квіткових рослин, при якому у потомстві виявляються спадкові ознаки обох батьків, завдяки чому відкриваються широкі можливості у пристосуванні до різних умов існування.

Суть перехресного запилення в тому, що пилок з однієї квітки переноситься на приймочку маточки іншої квітки в межах однієї рослини (*гейтоногамія*, або *сусіднє запилення*), або іншої того самого виду (*ксеногамія*, або *власне перехресне*).

За способом перенесення пилку перехресне запилення здійснюється в природі різними шляхами: вітром (*анемофілія*), комахами (*ентомофілія*), водою (*гідрофілія*), птахами (*орнітофілія*) тощо.



Рис. 2.2.3.3. Способи перехресного запилення :

1 – птахами; 2 – комахами; 3 – кажанами; 4 – вітром; 5 – водою

Анемофілія. До вітрозапильних рослин належить близько 10% всіх покритонасінних рослин. Квітки анемофільних рослин характеризуються відсутністю, або редукцією оцвітини, утворенням великої кількості дрібних квіток, що не мають запаху, забарвлення і нектару. Пилок численний, легкий, сипучий. Серед вітрозапильних рослин частіше трапляються роздільностатеві квітки, зібрані у волоті, колоски, сережки. Більшість вітрозапильних рослин зацвітає рано навесні, частіше до розвитку до розвитку листків, або одночасно з

ними. До вітрозапильних рослин належать злакові, осокові, березові, букові, горіхові.



Рис. 2.2.3.4. Вітрозапильні рослини:

1 – осока; 2 – береза; 3 – бук; 4 – подорожник; 5 – горіх; 6 – кропива; 7 – жито; 8 – кукурудза; 9 – хміль

Ентомофілія. Комахи відіграли велику роль не тільки в еволюції квітки, її походженні. Перші покритонасінні рослини мали двостатеві ентомофільні квітки, які приваблювали комах пилом. Пізніше в квітках з'явилися нектарники і нектар став додатковим фактором приваблювання комах. Добре відомо, що комахи відвідують квітки для збору їжі, але інколи вони, знаходять там притулок, відкладають яйця тощо. Пилок – найважливіше джерело їжі, яке комахи знаходять у квітці. Він містить білки, жири, вуглеводи, вітаміни, ферменти, мінеральні елементи. У комахозапильовальних рослин пилок, як правило, крупний, звичайно з нерівною поверхнею, часто клейкий.



Рис. 2.2.3.5. Бджола обсипана пилком

Крім їжі, запилювачів приваблює також забарвлення віночка і запах. Комахозапильні рослини мають яскраво забарвлений віночок, а якщо квітки дрібні то вони зібрані в добре помітні суцвіття (китиці, щитки, зонтики).

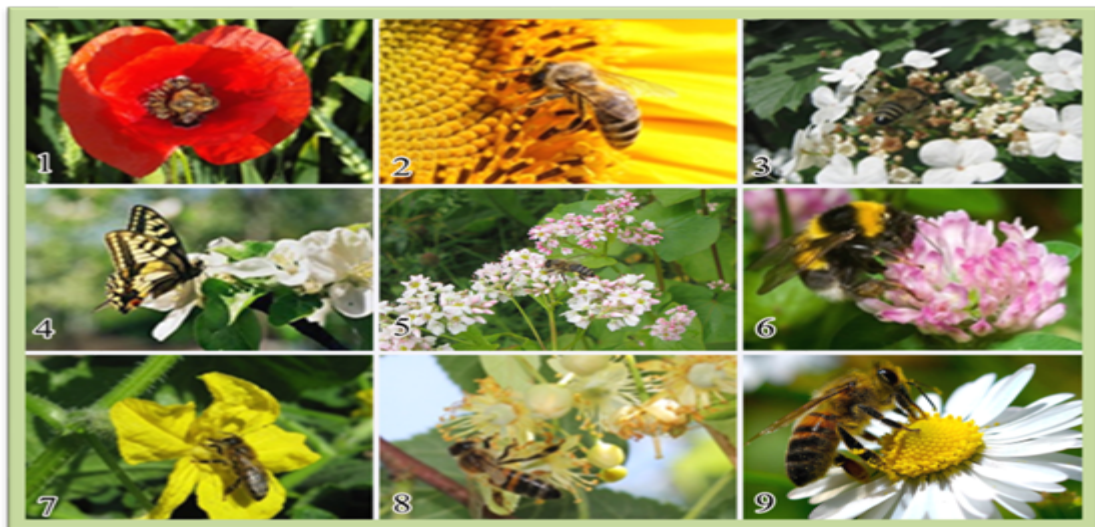


Рис. 2.2.3.6. Комахозапильні рослини:

1 – мак; 2 – соняшник; 3 – калина; 4 – яблуня; 5 – гречка; 6 – конюшина; 7 – огірок; 8 – липа; 9 – ромашка

Багато комах добре орієнтуються на запахи. Так, квітки, що запилюються бджолами, мають приємний аромат, зумовлений сполуками бензольного

типу. Аміноїдні запахи, зумовлені наявністю амінів приваблюють і жуків (горобина, глід, барбарис). Ароматичні сполуки, виділяються пелюстками, тичинками, нектарниками або спеціальними

багатоклітинними залозками і поширюються потоками повітря. Рослини, квітки яких, виділяють нектар, називаються *медоносними*. Донихналежать представники родини розоцвітих, бобових, гарбузових, г убоцвітих, зонтичних та ін.

Гідрофілія спостерігається у водних рослин. Типовими гідрофільними рослинами є кушир, різуха, валіснерія, морська трава. Характерною їх ознакою є утворення негроскопічного пилку, який не гине у воді. Пилкок течією переноситься на приймочки.

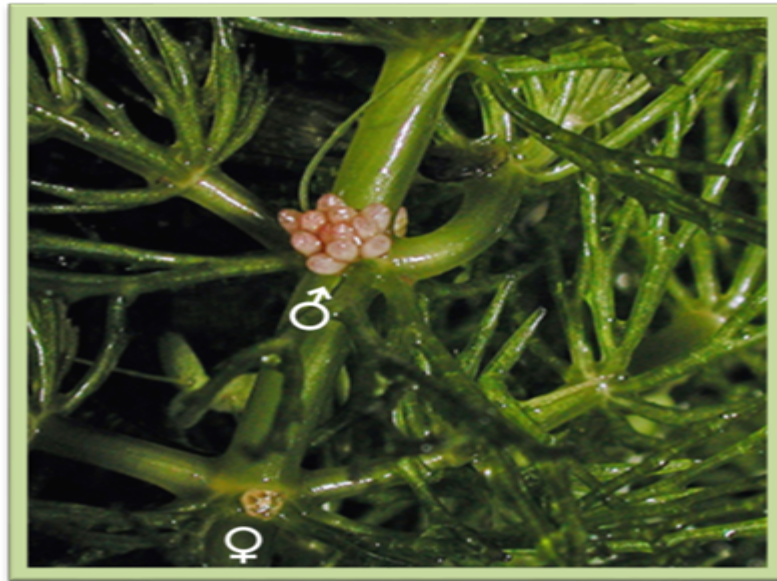


Рис. 2.2.3.7. Гідрофільна рослина
кушир занурений з чоловічою та жіночою квіткою

Орнітофілія, тобто запилення птахами характерне для тропіків зрідка для субтропічних областей. Орнітофільними рослинами є деякі види евкаліптів, кактусів, алоє. Вони приваблюють колібрі, нектарниць. Для квіток, які запилюють птахи, характерне яскраве забарвлення і велика кількість пилку.



Рис. 2.2.3.8. Запилення птахами (колібрі)

Штучне запилення – запилення, яке здійснює людина. Цей вид запилення широко застосовують у плодовому і декоративному садівництві, овочівництві, лісовому господарстві і селекційній роботі. При цьому пилок штучно переносять із тичинок на приймочку маточки запилюваної рослини. Штучним може бути як самозапилення, так і перехресне запилення.

Штучне запилення широко застосовується людиною для підвищення урожаю і отримання нових сортів рослин. При цьому для перенесення пилку на приймочку маточки використовують різні способи. Так, у кукурудзи, яка має одностатеві квітки, пилок збирають, струшуючи верхівки волоті чоловічих квіток у паперові мішечки. Потім зібраний пилок пензликом переносять на жіночі квітки.



При штучному запиленню соняшнику надягають рукавичку на руку, знімають нею пилок з однієї рослини і переносять на другу. Можна це зробити притисканням двох кошиків один до одного.

Для отримання нових сортів рослин з двостатевими квітками необхідна підготовка до штучного запилення. Перш за все із квіток рослини, обраної за материнську, ще в пуп'янку вилачують пиляки і захищають ці квітки марлевими або паперовими мішечками від потрапляння пилку. Через 2–3 дні, коли пуп'янок розкриється, наносять на приймочку маточки пилок іншого сорту чистим пензликом.

4. Запліднення. Подвійне запліднення квіткових рослин

Це процес злиття двох статевих клітин — *чоловічої* і *жіночої гамет*. Чоловічу гамету у покритонасінних називають *спермієм*, жіночу — *яйцеклітиною*. Одна з клітин пилку, потрапивши на приймочку маточки, витягується крізь пори екзини у довгу пилкову трубку, яка досягає іноді кількох сантиметрів. У ній внаслідок поділу генеративної клітини утворюються два спермії. Пилкова трубка росте крізь пухку тканину приймочки і стовпчика у напрямку зав'язі маточки, потрапляє в насінний зачаток крізь мікропіле або крізь покриви і взаємодіє з однією із синергід. Потім пилкова трубка проникає всередину синергиди і лопається, вивільнюючи спермії. Один з них зливається з яйцеклітиною, утворюючи зиготу ($2n$), другий зливається з вторинним ядром зародкового мішка ($2n$), утворюючи *триплоїдну клітину* ($3n$). Так відбувається *подвійне запліднення*, характерне лише для покритонасінних. Явище подвійного запліднення відкрив російський учений академік С. Г. Навашин (1898).

Після подвійного запліднення із зиготи утворюється зародок ($2n$), з триплоїдної клітини — *ендосперм* (запасальна тканина, $3n$), з інтегументів — *спермодерма* (насінна шкірка), а з усього насінного зачатка — *насінина*. Синергиди й антиподи звичайно руйнуються, а нуцелус рослина використовує як живильне середовище під час формування зародка, рідше він перетворюється на запасальну тканину — *перисперм*.

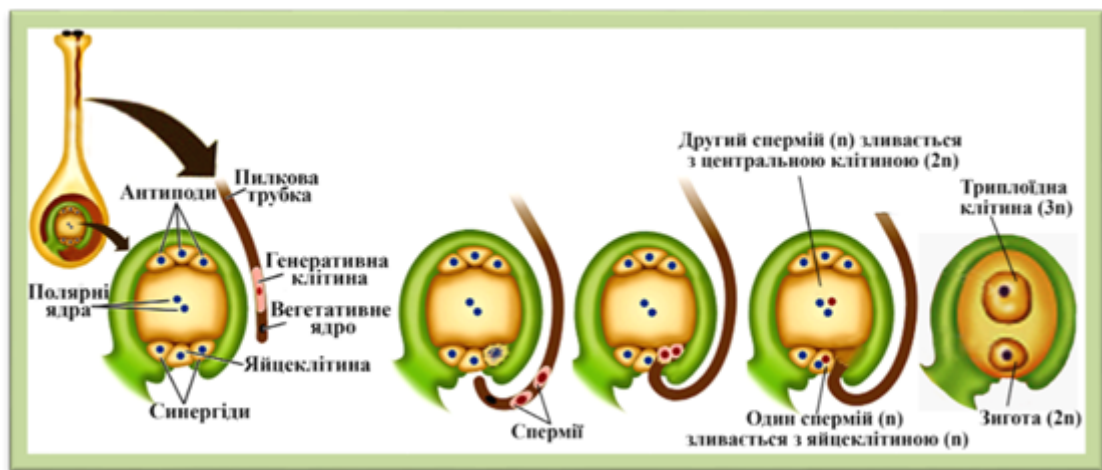


Рис. 2.2.4.1. Схема подвійного запліднення і проростання пилкової трубки у квіткових рослин

У цьому злитті двох спермій з двома клітинами зародкового мішка полягає суть подвійного запліднення, яке відкрив у 1898 році С.Г. Навашин.

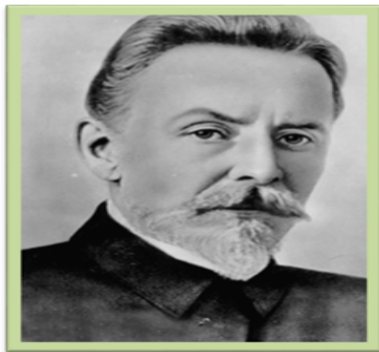


Рис. 2.2.4.2. С. Г. Навашин

Після подвійного запліднення синергіди й антиподи відмирають. Насінний зачаток розростається і перетворюється в *насінину*. Інгументи, видозмінившись, дадуть *шкірку насінини*. Зав'язь (а іноді в цілому квітка) перетвориться в *плід*. Із стінок зав'язі сформується *оплодень*. Якщо в клітинах нуцелуса накопичуються поживні речовини, то вони утворюють особливу тканину – *перисперм*. З моменту потрапляння пилинки на приймочку маточки до процесу запліднення у різних рослин проходить різний час – від 20–30 хв. до кількох діб. Подвійне запліднення властиве тільки квітковим рослинам.

Самостійне вивчення: Апоміксис: партеногенез, апогамія, апоспорія

Апоміксисом називають різноманітні випадки розвитку зародка без запліднення. У цьому випадку при утворенні зародкового мішка мейоз не відбувається і всі його клітини диплоїдні.

Диплоїдна яйцеклітина нередукованого жіночого гаметофіта може дати початок зародку. Це явище називається *партеногенезом*. Розвиток зародка з інших клітин жіночого гаметофіта (синергид, антипод) називається *апогамією*, а розвиток зародка з частин спорофіта (інгументів, нуцелуса) – *апоспорією*. З апоспорією пов'язана *поліембріонія* – багатозародковість насінини.

Питання для контролю

1. Де і як відбувається мікроспорогенез?
2. У чому полягає принципова відмінність між пилком і мікроспорою?
3. Де і як відбувається мегаспорогенез?
4. Що таке зародковий мішок? Яка його будова?
5. Який із способів запилення найбільш прогресивний?
6. Як відбувається подвійне запліднення? Які зміни відбуваються у на сінному зачатку в результаті подвійного запліднення?
7. Які бувають способи утворення зародка без запліднення? В результаті чого виникає поліембріонія?