

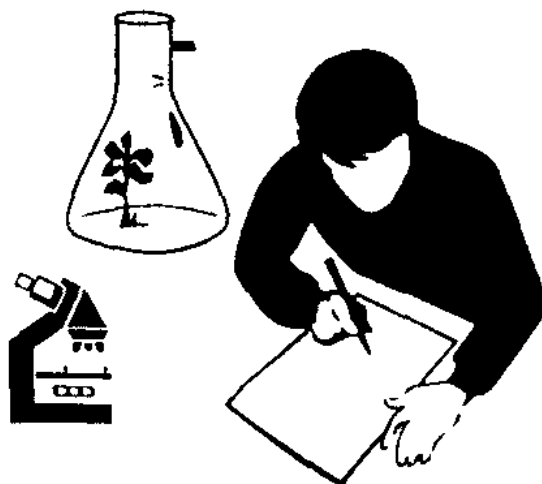
**МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
УМАНСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ САДІВНИЦТВА**

Кафедра генетики, селекції рослин та біотехнології

**Л. О. Рябовол, Я. С. Рябовол,
А. І. Любченко, І. О. Полянецька**

РОЗМНОЖЕННЯ КВІТКОВИХ РОСЛИН

**Методичні рекомендації для проведення
лабораторних занять з дисципліни «Генетика»**



УМАНЬ – 2016

УДК 631:147:378.022

Рецензенти: доктор с.-г. наук, професор Балабак А.Ф.
(Уманський національний університет садівництва)

доктор с.-г. наук, професор Улянич О.І.
(Уманський національний університет садівництва)

Л. О. Рябовол, Я. С. Рябовол,
А. І. Любченко, І. О. Полянецька

РОЗМНОЖЕННЯ КВІТКОВИХ РОСЛИН

Методичні рекомендації для проведення лабораторних занять з дисципліни «Генетика» для студентів стаціонарної та заочної форми навчання зі спеціальностей 201 „Агрономія”, 202 „Захист і карантин рослин”, 203 „Садівництво та виноградарство” вищих аграрних закладів освіти III–IV рівнів акредитації. – Умань: УНУС, 2016. – 16 с.

Рекомендовано до видання: кафедрою генетики, селекції рослин та біотехнології (протокол засідання кафедри № 1 від 1 вересня 2016 року) та методичною комісією факультету агрономії Уманського НУС (протокол засідання №1 від 6 вересня 2016 року)

Зміст

стор.

Тема: СПОРОГЕНЕЗ І ГАМЕТОГЕНЕЗ

- | | |
|--|---|
| 1. Типи розмноження організмів в природі | 4 |
| 2. Зміна поколінь у рослин | 6 |
| 3. Мікроспорогенез, мікрогаметогенез | 8 |
| 4. Мегаспорогенез, мегагаметогенез | 9 |

Тема: ЗАПИЛЕННЯ ТА ЗАПЛІДНЕННЯ У РОСЛИН

- | | |
|--|----|
| 1. Запилення у рослин..... | 12 |
| 2. Запліднення у рослин. Явище ксенійності | 16 |
| 3. Моноспермія, поліспермія | 19 |
| 4. Апоміксис та його форми | 20 |

Рекомендована література

Завдання

До теми: СПОРОГЕНЕЗ І ГАМЕТОГЕНЕЗ

1. Розглянути та вивчити процеси спорогенезу та гаметогенезу у квіткових рослин.
2. Навчитись на препаратах відрізнити двохядерний пилкок від трьохядерного, життєздатний від стерильного, гаплоїдні пилкові зерна від диплоїдних (нередукованих).

До теми: ЗАПИЛЕННЯ ТА ЗАПЛІДНЕННЯ У РОСЛИН

1. Розглянути різні способи запилення у рослин.
2. Вивчити механізм подвійного запліднення у квіткових рослин.

Матеріали, обладнання:

Мікроскопи, мікропрепарати, мікрофотографії, таблиці, качани кукурудзи з ксенійними зернами.

Тема: СПОРОГЕНЕЗ І ГАМЕТОГЕНЕЗ

1. Типи розмноження організмів в природі

Клітина і її структурні елементи складають матеріальну основу розмноження організмів. Продовження і наступність життя на Землі підтримуються завдяки розмноженню організмів. Розмноження – необхідна умова існування будь-якого виду рослин і тварин.

При величезній розмаїтості форм розмноження організмів усі вони можуть бути зведені до двох основних типів: безстатевого і статевого. При безстатевому розмноженні відтворення потомства походить від однієї батьківської особини шляхом утворення спор або вегетативно. У першому випадку новий організм виникає з одноклітинного утворення – спори. Спори в рослин утворюються в спорангіях. Таким способом розмножуються гриби, папороті, хвощі.

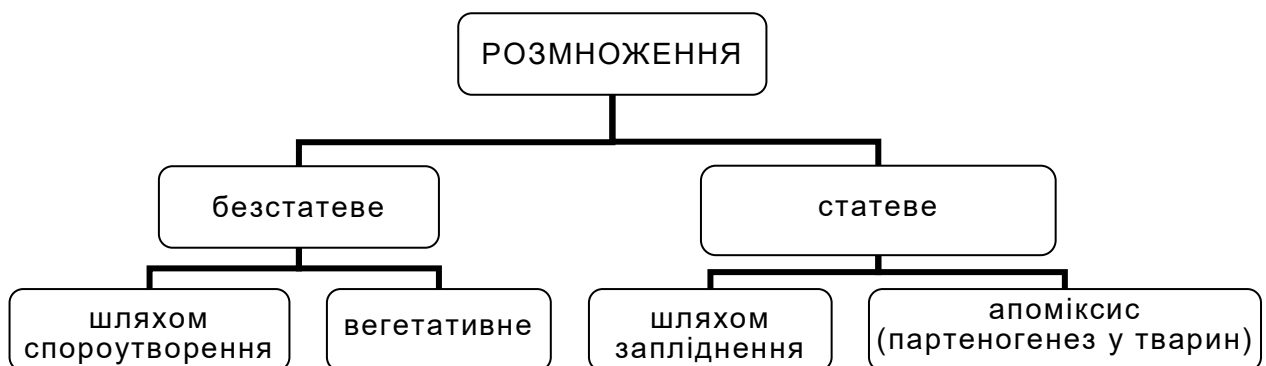
При вегетативному розмноженні потомство виникає від частин материнської рослини – з коренів, стебел або інших вегетативних органів. Багаторічні трави розмножуються кореневищами, картопля – бульбами, суниця – вусами, тюльпани – цибулинами. Можливе розмноження рослин черенками, відводками, вічками і навіть просто листками (герань, какао, бегонія). Вегетативне розмноження має велике значення для багаторічних плодових рослин. Шляхом вегетативного розмноження в них зберігається гетерозиготність протягом багатьох поколінь.

Серед тварин здатність розмножуватися шляхом брунькування властива, наприклад, гідрі (*Chlorohydra viridissima* L.) та іншим видам цього роду. Вони мають дивну властивість регенерації: з маленької відрізаної ділянки тіла тварини розвивається новий організм.

При статевому розмноженні потомство формується від двох батьківських особин. Кожна з них утворює статеві клітини, або гамети (від грец. *gamete* – дружина, *gametes* – чоловік). В процесі запліднення гамети зливаються й утворюють зиготу (від грец. *zygote* – з'єднана в пари). У самозапильних рослин у статевому розмноженні завдяки двостатевим квіткам бере участь одна особина.

У рослин можливий розвиток зародка і без злиття статевих клітин. цей процес одержав назву апоміксису (від грец. *apo* – частка заперечення і лат. *mixtus* – змішування). Особливу форму статевого розмноження представляє партеногенез (від грец. *parthenos* – незаймана і *genesis* – розвиток), або незаймане розмноження. При партеногенезі новий організм виникає з яйцеклітини, що розвивається без запліднення.

Багато рослин можуть розмножуватися і вегетативними органами, і насінням, тобто статевим й безстатевим шляхом. Схематично основні типи розмноження можна представити в наступному вигляді:



Пануючим типом розмноження тварин і рослин є статеве розмноження.

2. Зміна поколінь у рослин

У процесі розмноження вищих рослин спостерігається зміна статевого і безстатевого поколінь. Цикл їхнього розвитку складається з двох фаз: диплоїдної, або фази спорофіта, і гаплоїдної, або фази гаметофіта (мал. 1).

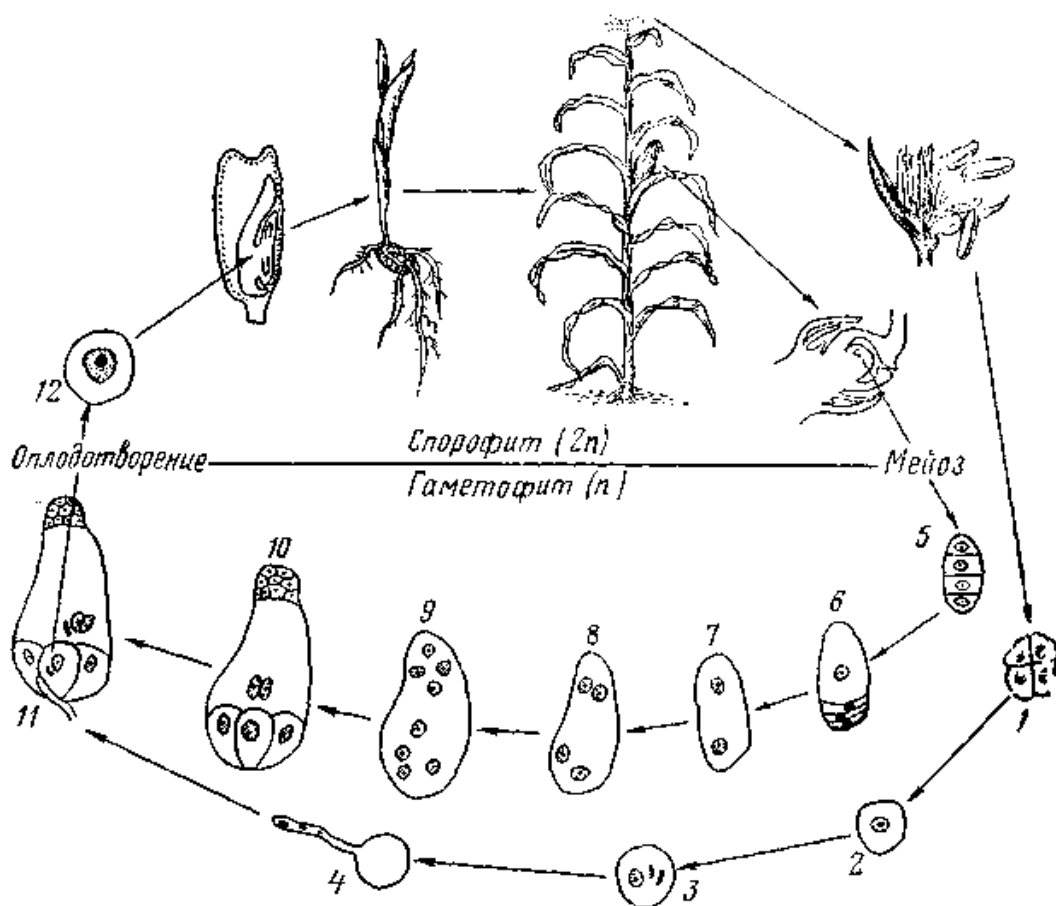


Рис. 1. Зміна диплоїдного і гаплоїдного поколінь в життєвому циклі кукурудзи:

1 – чотири гаплоїдні мікроспори; 2 – мікроспора; 3 – пилкове зерно; 4 – пилкова трубка; 5 – чотири гаплоїдні ядра; 6 – мегаспора, що виживає; 7-10 – утворення зародкового мішка; 11-12 – подвійне запліднення.

У диплоїдній фазі в ядрах клітин міститься в два рази більше хромосом ($2n$), ніж у гаплоїдній (n). Диплоїдна фаза охоплює весь період розвитку від моменту злиття гамет до мейозу. Гаплоїдна

пов'язана тільки з існуванням гамет, вона триває від мейозу до злиття гамет.

У всіх вищих рослин, деяких водоростей і грибів диплоїдна фаза включає зиготу і всі клітини, що походять від неї шляхом мітозу. Гаплоїдна фаза в цих рослин включає клітини репродуктивних органів – спори, що утворилися шляхом мейозу і поділяються далі мітотично.

Диплоїдне покоління, що утворює спори, називається спорофітом, а гаплоїдне, у якому формуються гамети – гаметофітом.

Статеві клітини в покритонасінних рослин (мікроспори і мегаспори) утворюються в пиляках і насінних зачатках квітки. Процес утворення мікроспор у пиляках квітки називається мікроспорогенезом, а мегаспор у насінневих зачатках зав'язі – мегаспорогенезом (мал. 2).

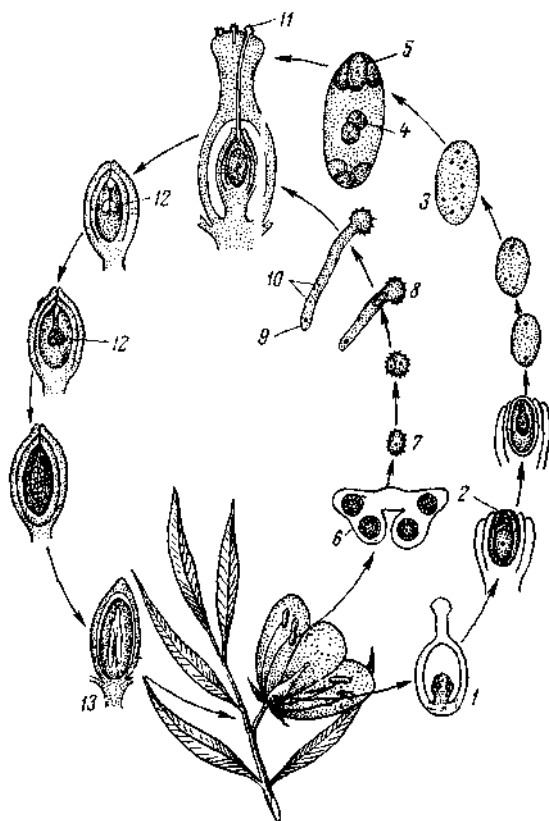


Рис.2. *Схема мікро- і мегаспорогенезу та запліднення у дводольних рослин: 1 – брунька й мегаспорангій з материнською клітиною мегаспор; 2 – мегаспори (гаплоїдні).*

Утворенням мікроспор і мегаспор у рослин закінчується диплоїдна фаза спорофіта і починається гаплоїдна фаза розвитку гаметофіта, що, у свою чергу, завершується утворенням пилкових зерен у пиляках і зародкових мішках у зав'язях. Формування чоловічих гамет (сперміїв) у пилкових зернах і жіночих гаметах (яйцеклітин) у зародкових мішках відбувається в результаті процесу, що одержав назву гаметогенезу.

Особливості гаметогенезу у рослин. Процес формування статевих клітин у рослин поділяється на два етапи: 1-й етап — *спорогенез* — завершується утворенням гаплоїдних клітин — спор; 2-й етап — *гаметогенез* — включає утворення дозрілих гамет.

3. Мікроспорогенез і мікрогаметогенез

Розглянемо мікроспорогенез і мікрогаметогенез на загальному прикладі покритонасінних рослин. У субепідермальній тканині молодого пиляка, яку називають *археспорієм*, кожна клітина після ряду поділів стає материнською клітиною пилку, яка проходить усі фази мейозу.

У результаті двох мейотичних поділів виникають чотири гаплоїдні мікроспори (рис. 1, 3). Вони лежать четвірками, їх називають *тетрадами спор*. Дозріваючи, тетради розпадаються на окремі *мікроспори*. Цим закінчується мікроспорогенез.

Слідом за утворенням одноядерної мікроспори починається мікрогаметогенез.

Перший мітотичний поділ мікроспори призводить до утворення *вегетативної* і *генеративної клітин*. Надалі вегетативна клітина і її ядро не діляться. В ній збираються запасні поживні речовини, які потім

забезпечують поділ генеративної клітини і ріст пилкової трубки у стовпчику маточки.

Генеративна клітина, яка містить у собі меншу кількість цитоплазми, знову ділиться. Цей поділ може здійснюватися ще в пилковому зерні, або в пилковій трубці. В результаті утворюються дві чоловічі статеві клітини, які, на відміну від сперматозоїдів тварин, не можуть рухатися і називаються *сперміями*.

Отже, з однієї спори з гаплоїдним набором хромосом у результаті двох мітотичних поділів утворюються три клітини. Дві з них – спермії і одна вегетативна.

4. Мегаспорогенез і мегагаметогенез

У субепідермальному шарі молодого насінневого зачатка відособлюється *археспоріальна клітина*, яка росте, перетворюючись у материнську клітину *мегаспори* (рис. 3, 2). Вона ділиться мейозом і утворюється тетрада гаплоїдних мегаспор, три з яких дегенерують і залишається одна. На цьому закінчується мегаспорогенез.

Далі мегаспора ділиться мітозом. У різних рослин кількість мітозів може варіювати від одного до трьох. У більшості рослин (70% видів покритонасінних) буває три поділи, в результаті чого формується вісім однакових ядер. Під час цих поділів ядра займають полярне положення, і виявляється, що чотири з них лежать ближче до мікропіле (місце проникнення сперміїв), а чотири інші — у протилежному кінці зародкового мішка, який називається *халазальним (халазним)*. Надалі ядра відособлюються в самостійні клітини, що мають значну кількість цитоплазми.

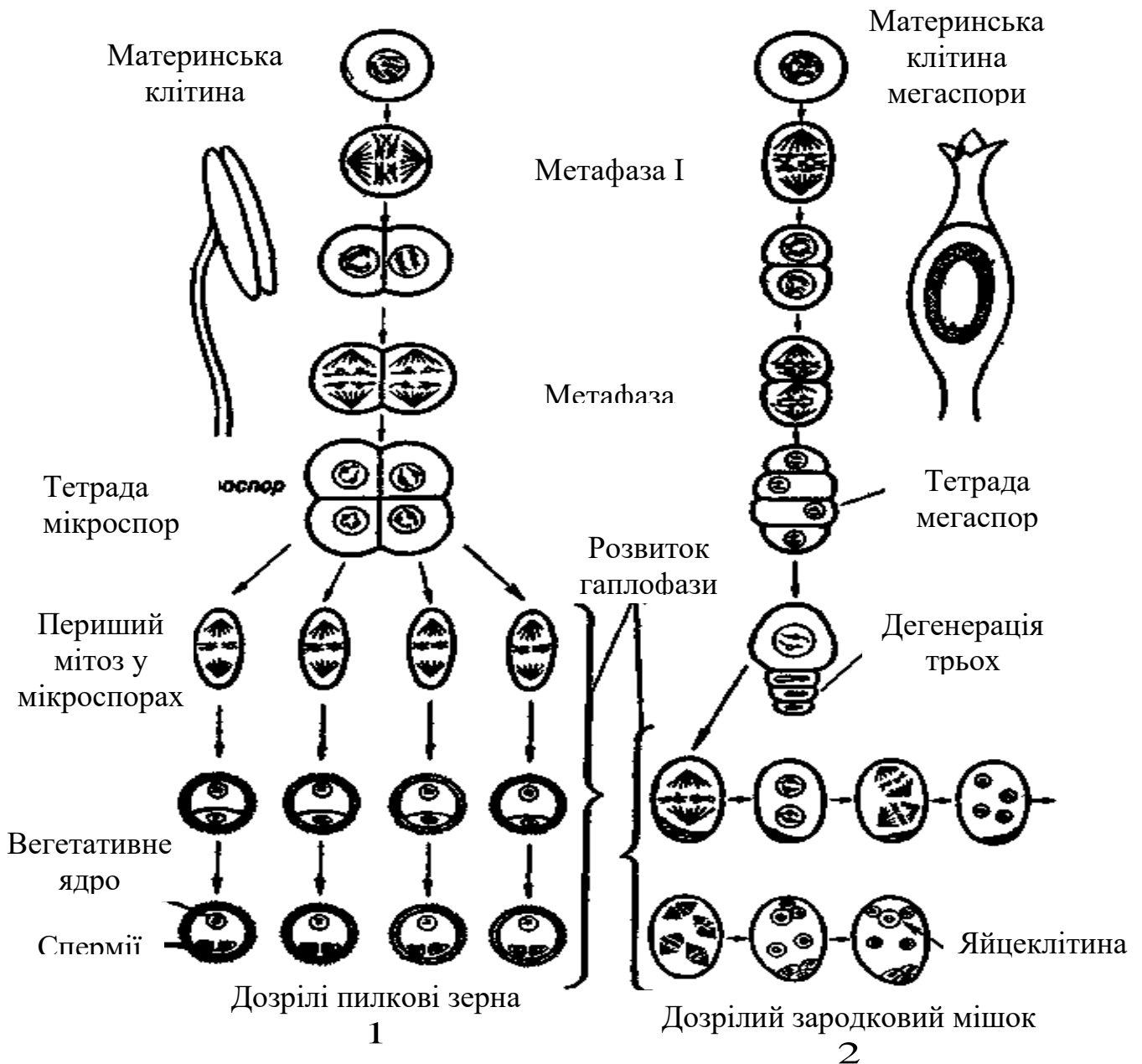


Рис. 3. Порівняльна схема розвитку:

чоловічих (мікроспорогенез і мікрогаметогенез) – 1 і жіночих (мегаспорогенез і мегагаметогенез) – 2 статевих клітин у квіткових рослин.

З чотирьох клітин, що розміщуються біля мікропіле, три клітини — яйцеклітина і дві так звані синергіди — утворюють яйцевий апарат. Синергіди відіграють допоміжну роль під час запліднення, вони

швидко руйнуються. Четверте ядро відходить до центру зародкового мішка, де зливається з одним з ядер, що відійшло від халазального кінця. Два гаплоїдних ядра, що злилися в центральній частині, утворюють одне диплоїдне — вторинне, або *центральне, ядро* зародкового мішка. Три ядра, що лишилися біля халазального кінця зародкового мішка, відособляються в клітини; вони називаються *антиподами*. Антиподи, як і синергіди, відіграють допоміжну роль у розвитку зиготи і швидко руйнуються.

Отже, в результаті трьох мітотичних поділів у зародковому мішку утворюються 8 однакових гаплоїдних ядер, з яких тільки одне утворює яйцеклітину.

Розглянута схема утворення восьмиядерного зародкового мішка з однієї мегаспори найтипівіша. Проте, у різних груп рослин цей процес проходить дуже різноманітно.

Крім щойно розглянутого моноспоричного типу розвитку, є й інші. При різних типах розвитку зародкового мішка зберігається різна кількість мегаспор, що виникають в результаті мейозу і готові до подальших мітотичних поділів (якщо зберігаються дві мегаспори — біспоричний; чотири — тетраспоричний тип розвитку).

Порівняння процесів дозрівання статевих клітин у тварин і рослин показує майже цілковитий паралелізм їх, незважаючи на те, що розходження (дивергенція) рослин і тварин у філогенезі сталася на ранньому етапі виникнення клітинної організації. Це свідчить про однотипність принципів побудови ряду пристосувальних механізмів у рослинному і тваринному світі.

Тема: ЗАПИЛЕННЯ ТА ЗАПЛІДНЕННЯ У РОСЛИН

Статеве розмноження тварин і рослин супроводжується заплідненням – злиттям двох гамет – яйцеклітини і спермія (сперматозоїда у тварин). У результаті утворюється запліднена яйцеклітина – зигота, що дає початок розвитку нового покоління організмів.

При заплідненні поєднуються галоїдні набори хромосом різних організмів і відновлюється їх диплоїдне число. Таким чином, у процесі запліднення забезпечується безперервність матеріального зв'язку між поколіннями організмів. Завдяки об'єднанню спадкових задатків двох організмів у потомстві спостерігаються новоутворення, що дають матеріал для добору.

1. Запилення у рослин.

Відомі два способи запилення покритонасінних рослин: перехресне і самозапилення. Спосіб запилення визначається характером будови квітки і розташуванням на рослинах жіночих і чоловічих генеративних органів. Спосіб запилення в одного й того ж виду залежить і від впливу зовнішніх умов у період цвітіння.

За будовою квітки і розташуванням генеративних органів можливий наступний схематичний розподіл рослин:



У рослин з різностатевими квітками (пшениця, жито, ячмінь, горох і ін.) жіночі і чоловічі генеративні органи знаходяться в одній квітці. Роздільностатеві квітки можуть знаходитися на одній рослині, наприклад у кукурудзи, і на різних рослинах, наприклад у конопель.

Запліднення рослин можливе в результаті як перехресного запилення (запилення пилком інших рослин), так і самозапилення (запилення приймочки маточки пилком своєї рослини). Самозапилення роздільностатевих однодомних рослин (*гейтеногамія*) спостерігається дуже рідко. Запліднення материнських рослин дводомних видів відбувається тільки в результаті перехресного запилення.

Перехресне запилення в природі поширене ширше, ніж самозапилення. При перехресному запиленні генетично різнорідних рослин виникає життєздатніше потомство і створюється можливість для добору форм, краще пристосованих до мінливих зовнішніх умов середовища. Примусове самозапилення перехреснозапильних рослин призводить, як правило, до депресії (*інцухт депресія*) потомства – зниженої життєздатності й плодючості.

У ході природного добору в рослин виробилися численні і досконалі пристосування для забезпечення перехресного запилення. Вони пов'язані з забарвленням, формою і будовою квітки, а також явищем само несумісності (коли пилки не проростає в приймочках або у стовпчиках квіток однієї і тієї ж рослини). Одним з видів пристосування до перехресного запилення рослин, що мають двостатеві квітки, є *дихогамія* – явище неодночасного дозрівання тичинок (*андроцея*) і маточок (*гінецея*). Раннє дозрівання пилку в порівнянні з дозріванням маточки називається *протерандрією*, а

ранній розвиток маточки – *протерогінією*.

У переважної більшості покритонасінних рослин розвиток квіток проходить за типом протерандрії: спочатку дозрівають і розтріскуються пиляки, а потім дозріває маточка. У роздільностатевих однодомних і дводомних рослин також спочатку дозрівають чоловічі суцвіття, а потім жіночі.

Перехресному запиленню сприяє також *гетеростилія* (від грец. *heteros* – інший, *stilos* – стовп), або *різностовпчастість*.

Переважає більшість рослин запилюється за допомогою вітру (*анемофільне запилення*) або комах (*ентомофільне запилення*). Анемофільні рослини утворюють велику кількість дрібного пилку, приймочки в них розгалужені і мають велику поверхню. У ентомофільних рослин пилок великий, часто із шорсткуватою поверхнею. Їхні приймочки мають велику кількість залоз і виділяють липкі речовини (секрети), що сприяють утриманню пилку.

У дикій флорі, як зазначалось вище, переважають перехреснозапильні рослини. Серед культурних рослин є і перехреснозапильні (жито, кукурудза, гречка, цукровий буряк, конюшина, люцерна) і самозапильні (пшениця, ячмінь, овес, рис, просо, горох, сочевиця, льон, бавовник) біовиди.

У переважної більшості самозапильних культур у тій чи іншій мірі виражене відкрите цвітіння і перехресне запилення. Такі культури називаються *факультативними (необов'язковими) само запилювачами*. Наприклад, пшениця вважається самопильною рослиною, але в неї в умовах Московської області в середньому близько 0,2% квіток запилюється перехресно. За жаркої погоди під час цвітіння у південних

областях кількість перехреснозапильних квіток у цієї культури може збільшуватися до 1 % і більше. Тому нерідко спостерігається природна (спонтанна) гібридизація не тільки між різними сортами одного виду пшениці, але й між м'якою пшеницею і твердою, між пшеницею і житом тощо.

Можливість перезапилення квіток чужерідним пилом суттєво залежить від характеру цвітіння: буде воно відкритим чи закритим. Наприклад, ячмінь квітує закритіше, ніж пшениця. Іноді в нього цвітіння відбувається до виколошування, коли колосся тільки починає виходити з піхви листка. Тому відсоток перехресного запилення в ячменю значно нижчий, ніж у пшениці.

На характер цвітіння значно впливають погодні умови. При жаркій і сухій погоді кількість відкрито квітучих квіток збільшується і відсоток перехресного запилення відповідно зростає, у холодних і вологих умовах відкрите цвітіння і перехресне запилення відбуваються значно рідше.

Серед самопильних культур є і такі, у яких запилення проходить винятково у закритих квітках. Це явище одержало назву *клеїстогамії*, а рослини, у яких цвітіння відбувається завжди при закритих квітках – *клеїстогамними*. З польових культур до клеїстогамних рослин відноситься арахіс. Значно виражена клеїстогамія у ячменю.

Пилок, потрапивши на приймочку маточки, відразу ж, або через якийсь час починає проростати.

На проростання пилку і ріст пилкових трубок впливають багато умов. Наприклад, температура може як прискорити, так і сповільнити

цей процес: при температурі нижче 5°C він різко сповільнюється, при 20-25°C проходить найбільш інтенсивно. Висока вологість повітря сповільнює, а низька прискорює проростання.

У різних видів рослин період від попадання пилку на приймочку до проникнення пилкової трубки в зародковий мішок різний. Він може продовжуватися від декількох хвилин до декількох місяців, наприклад у ячменю і соняшника 30-60 хв., а у дуба – 3-4 і більше місяців.

Окрім умов запилення, на швидкість проростання пилку і пилкових трубок впливають вік та його кількість. Старий пилочок проростає повільніше, ніж молодий. Проростання пилкових трубок прискорюється при нанесенні великої кількості пилку на приймочку маточки. Швидкість проростання пилкових трубок у того самого виду рослин змінюється залежно від способу запилення: при перехресному запиленні – швидше, ніж при самозапиленні.

При схрещуванні різних видів і родин рослин у переважній більшості випадків пилкові трубки проростають ненормально, або так повільно, що запліднення не відбувається. Тому доводиться застосовувати спеціальні прийоми, що забезпечують запліднення і зав'язування насінин.

2. Запліднення у рослин. Явище ксенійності.

Процеси запилення і запліднення рослин фізіологічно тісно пов'язані між собою.

Пилкова трубка, доростаючи до мікропіле зародкового мішка, стикається з яйцевим апаратом – яйцеклітиною і синергідами (рис. 1).

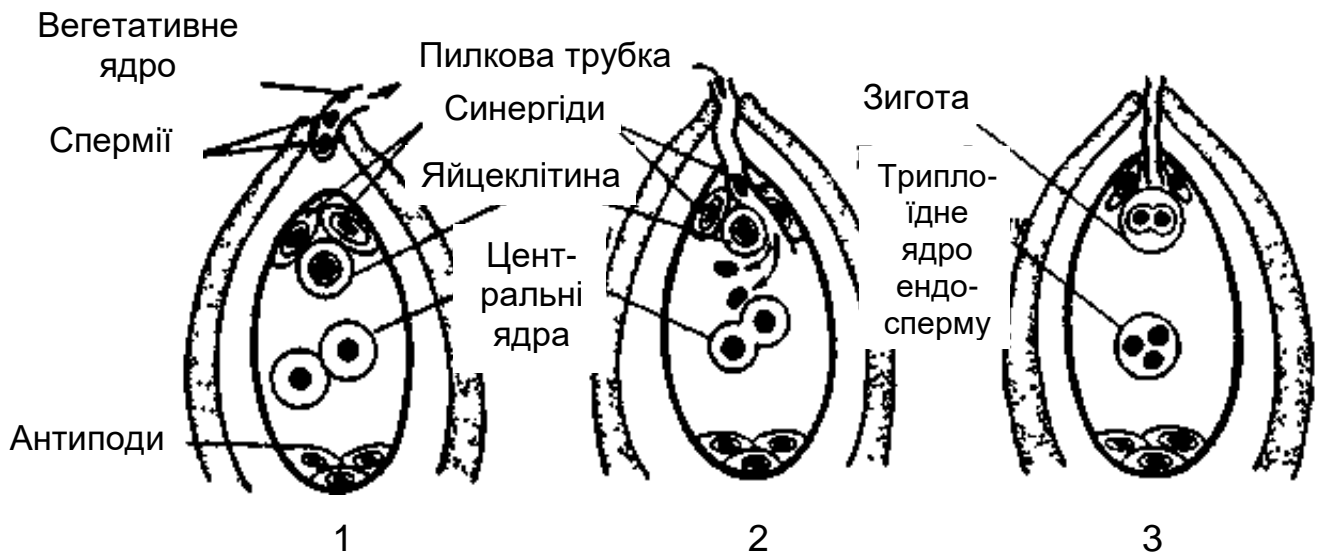


Рис. 1. *Схема подвійного запліднення в рослин: 1 — проникнення пилкової трубки в зародковий мішок; 2 — виливання вмісту пилкової трубки в зародковий мішок; 3 — зародковий мішок після запліднення.*

Коли кінець пилкової трубки дотикається до синергід, пилкова трубка лопається, а синергіди руйнуються. Два генеративних ядра — спермії, що пересуваються пилковою трубкою в міру її росту, після розриву трубки разом з її вмістом потрапляють всередину зародкового мішка. З двох сперміїв, що проникли в зародковий мішок, один спермій зливається з гаплоїдним ядром яйцеклітини.

Злиття ядра спермія з ядром яйцеклітини є власне заплідненням у рослин. У заплідненій яйцеклітині — зиготі, відновлюється диплоїдний набір хромосом. Із зиготи розвивається зародок насінини.

У покритонасінних рослин, окрім зародка, в насінині розвивається додатковий ембріональний орган — *ендосперм*, який є живильним депо зародка. Початок його формування забезпечується злиттям другого

спермія з диплоїдним ядром центральної клітини зародкового мішка. При цьому утворюється клітина з потрійним набором хромосом: два однакових набори хромосом материнського організму і один набір батьківського.

Злиття одного спермія з яйцеклітиною, а другого з ядром центральної клітини називають *подвійним заплідненням*.

Явище *подвійного запліднення* відкрив у 1898 р. російський учений С.Г. Навашин. Воно лягло в основу вивчення складних процесів запліднення і розмноження, та пояснення еволюційної переваги покритонасінних рослин. У 1915 р. М.С. Навашин встановив триплоїдну природу ендосперму.

Відкриття подвійного запліднення дозволило пояснити явище ксенійності (від грец. *ksenos* – чужий), що спостерігається в деяких рослин і полягає в тому, що в результаті подвійного запліднення ознаки батьківського організму проявляються безпосередньо на ендоспермі насінини (ксенії першого порядку), або на оплодні (ксенії другого порядку) материнських рослин. Наприклад, при вирощуванні поруч двох сортів кукурудзи – білозерної і човонозерної – у першого з них з'являються качани, на яких частина насіння забарвлена в червоний колір. Такі початки називаються ксенійними. Ознака червоного забарвлення ендосперму є результатом запліднення ядра центральної клітини зародкового мішка білозерної рослини одним із сперміїв пилкового зерна, що потрапило на приймочку човонозерного сорту. У явищі ксенійності добре виявляються статеві природа і гібридний характер утворення ендосперму.

Явище ксенійності використовується в селекційній роботі для

контролю за схрещуванням при одержанні гібридного насіння. Якщо при підборі батьківських пар в якості материнської форми брати матеріал із рецесивною ознакою ендосперму насіння, а в якості батьківської – з домінантною, то все гібридне насіння буде мати домінантну ознаку. Негібридне потомство, яке формується від самозапилення, можна легко вибракувати вже в рік схрещування. Поява ксенійних качанів у насінних посівах кукурудзи свідчить про недотримання просторової ізоляції між різними сортами і гібридами.

3. Моноспермія, поліспермія

В основі запліднення лежить процес злиття двох ядер – ядра яйцеклітини і ядра спермія (*каріогамія*).

При злитті ядра яйцеклітини з ядрами двох і більшої кількості сперміїв відбувалося б накопичення ядерного матеріалу, а властивості батьківського і материнського організмів не могли б успадковуватись в однаковій мірі. Тому в переважній більшості рослин і тварин в заплідненні приймає участь один спермій (сперматозоїд).

У 1875 р. О. Гертвіг, експериментуючи з морським їжаком, вперше довів, що яйцеклітина запліднюється тільки одним сперматозоїдом. Через два роки, у 1877 р., подібний доказ був представлений Е. Страсбургером на рослинах, у яких новий організм також формується в результаті злиття однієї чоловічої клітини з однією жіночою. Такий тип запліднення одержав назву *моноспермії*.

В процесі еволюції виробилися різні пристосування, що перешкоджають проникненню в яйцеклітину декількох сперматозоїдів.

В той же час у деяких видів птахів, ссавців, комах, зокрема в шовкопряда, і риб, яйце має декілька мікропіле, через які проникає, як

правило, багато сперматозоїдів. Це явище одержало назву *поліспермії*.

При поліспермії в цитоплазмі яйця утворюється декілька чоловічих пронуклеусів, але тільки один з них з'єднується з ядром яйцеклітини, а всі інші розчиняються і зникають (елімінуються).

У рослин, так само, як і у тварин, в ході еволюції виробилися механізми, що забезпечують блокування зародкового мішка після проникнення однієї пилкової трубки, проте спостерігаються випадки, коли в зародковий мішок проникають декілька пилкових трубок і відбувається злиття сперміїв з іншими клітинами зародкового мішка, у результаті чого утворюється кілька зародків.

Поліспермія в рослин можлива і при проникненні в зародковий мішок однієї пилкової трубки. Це відбувається в тому випадку, коли спермії під час її проростання діляться мітозом (один, або декілька разів). Явище поліспермії спостерігається в бавовнику, тютюну, буряка та інших рослин.

Незважаючи на всі відомі випадки поліспермії, у жодному з них не було встановлено злиття ядра яйцеклітини з двома та більшою кількістю ядер сперміїв (сперматозоїдів). Отже, злиття двох галоїдних ядер та утворення диплоїдної зиготи і при явищі поліспермії зберігає своє значення в процесі запліднення і розмноження організмів.

4. Апоміксис та його форми

Основний тип статевого розмноження, в основі якого лежить процес поєднання двох гамет – чоловічої і жіночої, називається *амфіміксисом* (від грец. *amfi* – обоє і лат. *mixtus* – змішування). Але в деяких організмів розвиток зародка відбувається без злиття статевих

клітин. Розвиток зародка без запліднення називається **апоміксисом** (рис. 2).

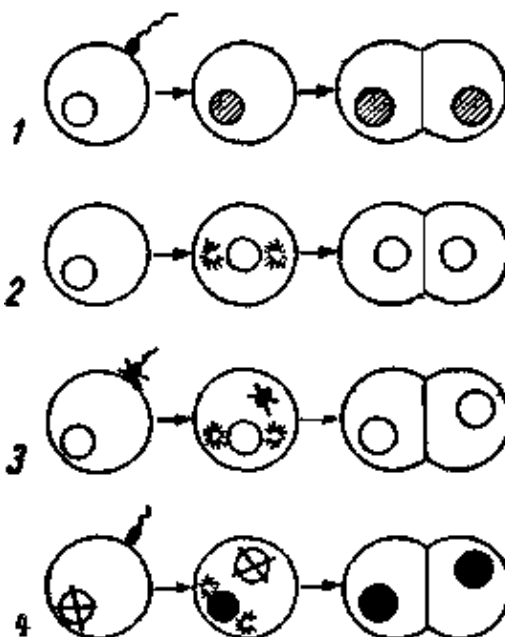


Рис. 2. *Різні типи статевого розмноження:*

1 – нормальне запліднення; 2 – партеногенез; 3 – гіногенез; 4 – андрогенез.

Оскільки апоміксис поширений як у рослинному, так і в тваринному світі і має велике значення при вивченні успадковування, розглянемо його особливості.

Апоміксис може бути *нерегулярним* і *регулярним*. При першому типі материнська клітина, мегаспор ділиться звичайним мейозом, і формується гаплоїдний зародковий мішок. Новий зародок може утворюватися з незаплідненої яйцеклітини (*гаплоїдний партеногенез*), або інших клітин зародкового мішка – синергід і антиподів (*гаплоїдна апогамія*). Іноді спермій проникає в яйцеклітину, але з її ядром не зливається. Він лише стимулює його поділ, а сам елімінується

(*гіногенез*). При таких формах нерегулярного апоміксису виникають гаплоїди з одинарним набором хромосом і ознаками материнської рослини.

У випадках, коли ядро яйцеклітини гине, зародок може утворитися з ядра спермія і цитоплазми яйцеклітини (*андрогенез*). Він буде мати гаплоїдне число хромосом і ознаки батьківської рослини, що забезпечуються ядерними генами та ознаки материнської, що забезпечуються плазмогенами. Андрогенні зиготи маложиттєздатні, але болгарському генетику Д. Костову вдалося одержати андрогенну гаплоїдну рослину тютюну.

Андрогенний розвиток зародку також отримують при культивуванні пилкових зерен (пиляків) в культурі *in vitro*. В даному випадку біоматеріал успадковує ознаки батьківського організму.

Життєздатнішими є зиготи, які формуються при злитті двох сперміїв. Такі варіанти можливі, коли в результаті з'єднання двох сперміїв (сперматозоїдів) однієї, або різних особин (*поліандрія*) розвиваються диплоїдні чоловічі форми.

Нерегулярний апоміксис у природі з'являється спонтанно і може бути викликаний штучно факторами, що порушують нормальне запліднення. До них відносяться: чужорідне запилення, затримання з опиленням, опромінення пилку і маточки іонізуючою радіацією, обробка зав'язей хімічними речовинами та інше.

Іноді в першому мітотичному поділі гаплоїдних яйцеклітин, що розвиваються апоміктично відбувається подвоєння числа хромосом (*псевдодиплоїдний партеногенез*) і утворюються гомозиготні

диплоїди, ідентичні тим, що формуються при подвоєнні числа хромосом у гаплоїдних рослин.

Подібні результати отримано у випадку партеногенетичного розвитку диплоїдної яйцеклітини, що виникає шляхом подвоєння кількості хромосом у другому поділі мейозу (*аутоміксис*).

При регулярному апоміксисі зародковий мішок диплоїдний. Він може утворюватись з нередукованої клітини археспорію (*генеративна апоспорія, диплоспорія*), або інших клітин нуцеллуса – центральної багатоклітинної частини насінневого зачатку (*соматична апоспорія*). Зародок при цьому може утворитися з яйцеклітини (*диплоїдний партеногенез*), та іншої клітини гаметофіту (*диплоїдна апогамія*).

Незалежно від способу виникнення і плоїдності зародкового мішка, зародки можуть утворюватися з нуцеллуса, або його покриву – інтегументу (*адвентивна ембріонія*). Ці зародки завжди диплоїдні і розвиваються поруч з іншими зародками, що формуються з запліднених та незапліднених яйцеклітин, синергід, або антиподів.

За характером ендосперму в покритонасінних рослин виділяють два типи стійкого апоміксису. В першому випадку апоміктичний розвиток зародку може відбуватися тільки при запиленні і заплідненні центрального ядра зародкового мішка, у результаті чого формується гібридний ендосперм (*псевдогамія, або менторальний апоміксис*). У таких форм зберігається здатність до формування фертильного пилку. При другому типі апоміксису насіння утворюється незалежно від запилення (*автономний апоміксис*). Такий тип апоміксису пов'язаний з дегенерацією пилку.

Одержання стійкого регулярного апоміксису в основних сільськогосподарських культур – важливе завдання генетики. Апоміксис дозволяє уникнути розщеплення в потомстві гетерозиготних гібридів і зберегти гетерозис у необмежено довгому ряді поколінь. Встановлено, що перехід до апоміксису обумовлений мутаційними змінами елементів нормального статевого розмноження: випаданням редукції числа хромосом, здатністю яйцеклітин розвиватися без запліднення, автономним розвитком ендосперму та ін. Для одержання форм із регулярним апоміксисом необхідно розробити методи виділення окремих його елементів та об'єднання їх в одному генотипі.

Рекомендована література

1. Генетика сільськогосподарських рослин / М.М. Макрушин., О.О. Созінов, Є.М. Макрушина, О.І. Созінов. – К.: Урожай, 1996. – 318 с.
2. Гершензон С.М. Основы современной генетики. – К.: Наукова думка, 1983. – 508 с.
3. Гуляев Г.В. Генетика. – 3-е изд. перераб. и доп. – М.: Колос, 1984. – 351 с.
4. Инге-Вечтомов С.Г. Генетика с основами селекции. – М. Высш. шк., 1989. – 581 с.
5. Лобашов М.Ю., Ватті К.В., Тихомирова М.М. Генетика з основами селекції. –К.: Вища школа, 1974. – 366 с.
6. Молоцький М.Я., Васильківський С.П., Князюк В.І. Генетика. – Біла церква: Аграрний університет, 1998. – 280 с.
7. Робертис Е., Новинский В., Саэс Ф. Биология клетки. – М.: Мир, 1967. – 473 с.

Навчальне видання

Рябовол Людмила Олегівна
Рябовол Ярослав Сергійович
Любченко Андрій Іванович
Полянецька Ірина Олегівна

РОЗМНОЖЕННЯ КВІТКОВИХ РОСЛИН

Методичні рекомендації для проведення лабораторних занять з дисципліни «Генетика» для студентів стаціонарної та заочної форми навчання зі спеціальностей 201 „Агрономія”, 202 „Захист і карантин рослин”, 203 „Садівництво та виноградарство” вищих аграрних закладів освіти III–IV рівнів акредитації.

Відповідальний за випуск Я. С. Рябовол

Підписано до друку 06.09.2016 р. формат 60x90/20
Обсяг 1,4 умов. друк. арк. Наклад 100 прим.
Замовлення № 174.

Редакційно–видавничий центр Уманський НУС.
Свідоцтво КВ № 17791-6641 ПР від 17.03.2011р.
20305, м. Умань, вул. Інституцька ,1
тел. 8(04744) 4–69–77

Стійке апоміктичне розмноження має відомі переваги в порівнянні із звичайним статевим. Апоміксис дозволяє уникнути розщеплення в потомстві гетерозиготних гібридів і зберегти гетерозис у необмеженому ряді поколінь. Наприклад, триплоїди у видів із статевим розмноженням виявляються стерильними, а в апоміктів вони нормально плідні. Багато аллополіплоїдів й анеуплоїдів також виявляються закріпленими за допомогою апоміксису.

Одержання стійкого регулярного апоміксису в основних сільськогосподарських культур – важливе завдання генетики. Встановлено, що перехід до апоміксису обумовлений мутаційними змінами елементів нормального статевого розмноження: випаданням редукції числа хромосом, здатністю яйцеклітин розвиватися без запліднення, автономним розвитком ендосперму й ін. Для одержання форм із регулярним апоміксисом необхідно розробити методи виділення окремих його елементів і об'єднання їх в одному генотипі.

Еволюційне значення апоміктичного способу розмноження суперечливо. З одного боку, апомікти мають велику перевагу, пов'язану із наявністю в них дуже стійкої і вигідної у даних умовах генетичної системи, що часто забезпечує їм високу життєздатність. Це, наприклад, спостерігається в багатьох широко розповсюджених видів кульбаб, що розмножуються апоміктично. З іншого боку, перевага апоміктів має тимчасовий характер, тому що в результаті виключення статевого процесу вони утворюють всередині виду закриті клонові системи і тому мають малу еволюційну пластичність. От чому еволюційний успіх апоміктів відносний і історично нетривалий. Спеціалізація форм, що

розмножуються апоміктично, обмежує їх подальші еволюційні можливості.

Найпоширенішим типом апоміктичного розмноження є тип партеногенетичного утворення зародка з яйцеклітини. В даному випадку успадкування відбувається по материнській лінії.

Розрізняють *партеногенез соматичний* або диплоїдний та *генеративний* або гаплоїдний. Під час соматичного партеногенезу яйцеклітина не зазнає редукційного поділу, або якщо й зазнає, то два гаплоїдні ядра, зливаючись разом, відновлюють диплоїдний набір хромосом (автокаріогамія). Тому у клітинах тканин зародка зберігається диплоїдний набір хромосом, завдяки якому забезпечується редукція числа хромосом вдвоє при утворенні гамет.

Під час генеративного партеногенезу зародок розвивається з гаплоїдної яйцеклітини.

У деяких апоміктів для формування повноцінного насіння потрібна *псевдогамія* — активація зародкового мішка пилковою трубкою. При цьому один спермій з трубки, досягаючи зародкового мішка, руйнується, а другий зливається з центральним ядром і бере участь тільки в утворенні тканини ендосперму (види роду *Potentilla*, *Rubus* та ін.). Зародок успадковує ознаки тільки по материнській лінії, а ендосперм — і по материнській, і по батьківській.

Зародок також може формуватись з інших клітин зародкового мішка (синергід, антиподів). Такий тип апоміксису називається *апогамією*.

До партеногенезу подібне гіногенетичне розмноження. На відміну

від партеногенезу, при гіногенезі беруть участь спермії (сперматозоїди) як стимулятори розвитку яйцеклітини (псевдогамія), але запліднення (каріогамії) тут не відбувається; зародок розвивається тільки за рахунок жіночого ядра (рис. 2, 3).

Гіногенез виявлено у круглих черв'яків, живородної рибки (*Molinia formosa*), у сріблястого карася (*Platycoecilus*) і в деяких рослин — у жовтишу (*Ranunculus auricomus*), тонконога (*Poa pratensis*) та ін.

Гіногенетичний розвиток можна викликати штучно, якщо перед заплідненням сперму або пилок опромінити рентгенівським промінням, обробити хімічними речовинами або піддати дії, високої температури. При цьому руйнується ядро чоловічої гаметі і втрачається здатність до каріогамії, але зберігається здатність до активації яйцеклітин.

Явище гіногенетичного розмноження має велике значення для вивчення спадковості, так як при цьому потомство дістає спадкову інформацію тільки від матері. Таким чином, при безстатевому розмноженні, партеногенезі, апогамії і гіногенезі потомство успадковує ознаки материнського організму.

Андрогенез. Прямою протилежністю гіногенезу є андрогенез. При андрогенезі зародок розвивається тільки за рахунок чоловічих ядер і материнської цитоплазми (рис. 2, 4). Це явище спостерігається в тих випадках, коли материнське ядро чомусь гине до моменту запліднення.

Якщо в яйцеклітину потрапляє один сперматозоїд, то розвивається нежиттєздатний або маложиттєздатний зародок з гаплоїдним набором хромосом. Життєздатність андрогенних зигот нормалізується, якщо відновлюється диплоїдний набір хромосом. В тих випадках, коли відбувається поліспермія у тварин, і в яйцеклітину одночасно попадає кілька сперматозоїдів, можуть злитися два батьківських пронуклеуси і

утворюється диплоїдне ядро з якого розвивається зародок. У цьому випадку сформоване потомство успадкує ознаки лише батьківського організму.

Андрогенні особини розвиваються до дорослого стану тільки в шовковичного шовкопряда (*Bombyx mori*) і в паразитичної оси (*Habrobracon juglandis*). Андрогенетичне розмноження, як виняток, виявлено і в деяких рослин (тютюн, кукурудза та ін.).

Рекомендована література

8. Генетика сільськогосподарських рослин / М.М. Макрушин., О.О. Созінов, Є.М. Макрушина, О.І. Созінов. – К.: Урожай, 1996. – 318 с.
9. Гершензон С.М. Основы современной генетики. – К.: Наукова думка, 1983. – 508 с.
10. Гуляев Г.В. Генетика. – 3-е изд. перераб. и доп. – М.: Колос, 1984. – 351 с.
11. Инге-Вечтомов С.Г. Генетика с основами селекции. – М. Высш. шк., 1989. – 581 с.
12. Лобашов М.Ю., Ватті К.В., Тихомирова М.М. Генетика з основами селекції. –К.: Вища школа, 1974. – 366 с.
13. Молоцький М.Я., Васильківський С.П., Князюк В.І. Генетика. – Біла церква: Аграрний університет, 1998. – 280 с.
14. Робертис Е., Новинский В., Саэс Ф. Биология клетки. – М.: Мир, 1967. – 473 с.

УМАНСЬКИЙ ДЕРЖАВНИЙ АГРАРНИЙ УНІВЕРСИТЕТ

Кафедра генетики, селекції та насінництва

І.В. Ковальчук, Л.О. Рябовол

**РОЗМНОЖЕННЯ У РОСЛИН:
СПОРОГЕНЕЗ І ГАМЕТОГЕНЕЗ.
ЗАПИЛЕННЯ ТА ЗАПЛІДНЕННЯ**

**Теоретичні основи для проведення
лабораторних занять з генетики**

УМАНЬ – 2006

УДК 631.53

Рецензенти: доктор с.-г. наук, професор Єщенко В.О.
(Уманський державний аграрний університет)
доктор біол. наук Манько А.О.
(Філіал інституту цукрових буряків)

Ковальчук І.В., Рябовол Л.

Розмноження у рослин: спорогенез і гаметогенез. Запилення та запліднення

Теоретичні основи для проведення лабораторних занять з генетики для студентів стаціонарної та заочної форми навчання зі спеціальностей 7.130102 – „Агрономія”, 7.130103 – „Плодоовочівництво і виноградарство” вищих аграрних закладів освіти III-IV рівнів акредитації. – Умань: УДАУ, 2005. – 24 с.

Рекомендовано до видання: кафедрою генетики, селекції та насінництва УДАУ (протокол засідання кафедри № 1 від 2 вересня 2005 року) та методичною комісією факультету агрономії УДАУ (протокол засідання №1 від 11 жовтня 2005 року)

Зміст

стор.

Тема: СПОРОГЕНЕЗ І ГАМЕТОГЕНЕЗ

1. Типи розмноження організмів в природі 4
2. Зміна поколінь у рослин 6
3. Мікроспорогенез, мікрогаметогенез 8
4. Мегаспорогенез, мегагаметогенез 9

Тема: ЗАПИЛЕННЯ ТА ЗАПЛІДНЕННЯ У РОСЛИН

1. Запилення у рослин і тварин 12
2. Запліднення у рослин. Явище ксенійності 16
3. Моноспермія, поліспермія 19
4. Нерегулярні типи статевого розмноження 20

Рекомендована література

Завдання

До теми: СПОРОГЕНЕЗ І ГАМЕТОГЕНЕЗ

3. Розглянути та вивчити процес формування статевих клітин (спорогенез та гаметогенез) у квіткових рослин.
4. Навчитись на препаратах відрізнити двохядерний пилкок від трьохядерного, життєздатний від стерильного, гаплоїдні пилкові зерна від диплоїдних (не редукованих).

До теми: ЗАПИЛЕННЯ ТА ЗАПЛІДНЕННЯ У РОСЛИН

3. Розглянути різні способи запилення у рослин.
4. Вивчити механізм подвійного запліднення у квіткових рослин.

Матеріали, обладнання:

Мікроскопи, мікропрепарати, мікрофотографії, таблиці, качани кукурудзи з ксенійними зернами.

1. Типи розмноження організмів в природі

Клітина і її структурні елементи складають матеріальну основу розмноження організмів. Продовження і наступність життя на Землі підтримуються завдяки розмноженню організмів. Розмноження – необхідна умова існування будь-якого виду рослин і тварин.

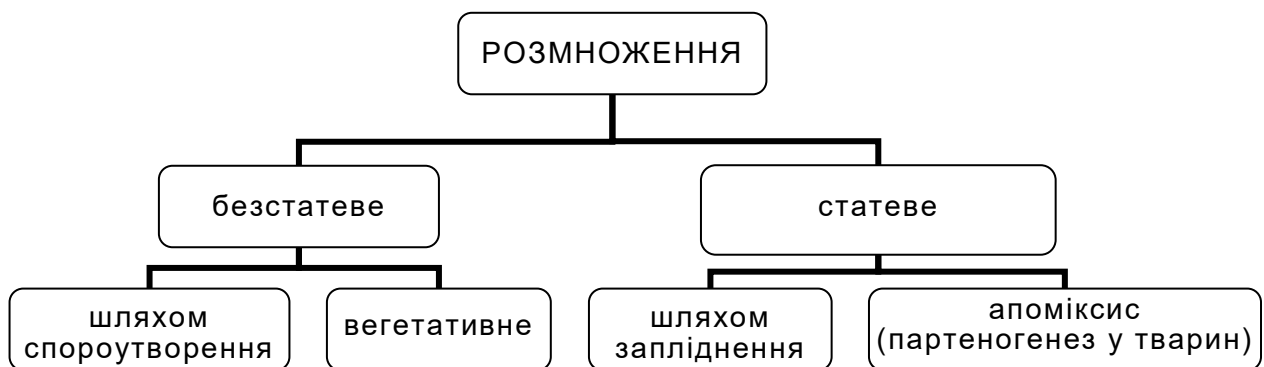
При величезній розмаїтості форм розмноження організмів усі вони можуть бути зведені до двох основних типів: безстатевого і статевого. При безстатевому розмноженні відтворення потомства походить від однієї батьківської особини шляхом утворення спор або вегетативно. У першому випадку новий організм виникає з одноклітинного утворення – спори. Спори в рослин утворюються в спорангіях. Таким способом розмножуються гриби, папороті, хвощі.

При вегетативному розмноженні потомство виникає від частин материнської рослини – з коренів, стебел, або інших вегетативних органів. Багаторічні трави розмножуються кореневищами, картопля – бульбами, суниця – вусами, тюльпани – цибулинами. Можливе розмноження рослин черенками, відводками, вічками і навіть просто листками (герань, какао, бегонія). Вегетативне розмноження має велике значення для багаторічних плодових рослин. Шляхом вегетативного розмноження в них зберігається гетерозиготність протягом багатьох поколінь.

Серед тварин здатність розмножуватися шляхом брунькування властива, наприклад, гідрі (*Chlorohydra viridissima* L.) та іншим видам цього роду. Вони мають дивну властивість регенерації: з маленької відрізаної ділянки тіла тварини розвивається новий організм.

При статевому розмноженні потомство формується від двох батьківських особин. Кожна з них утворює статеві клітини, або гамети (від грец. *gamete* – дружина, *gametes* – чоловік). В процесі запліднення гамети зливаються й утворюють зиготу (від грец. *zygote* – з'єднана в пари).

Багато рослин можуть розмножуватися і вегетативними органами, і насінням, тобто статевим й безстатевим шляхом. Схематично основні типи розмноження можна представити в наступному вигляді:



Пануючим типом розмноження тварин і рослин є статеве розмноження.

2. Зміна поколінь у рослин

У процесі розмноження вищих рослин спостерігається зміна статевого і безстатевого поколінь. Цикл їхнього розвитку складається з двох фаз: диплоїдної, або фази спорофіта, і гаплоїдної, або фази гаметофіта (мал. 1).

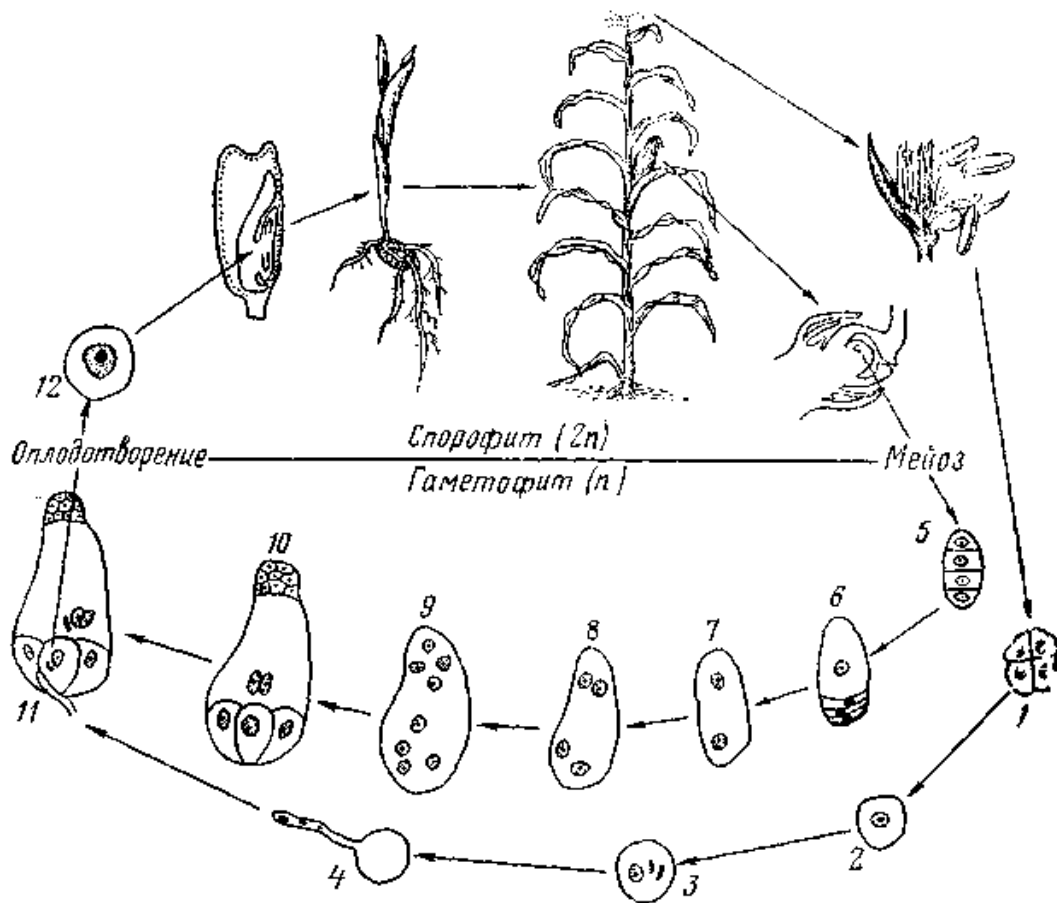


Рис. 1. *Зміна диплоїдного і гаплоїдного поколінь в життєвому циклі кукурудзи:*

1 – чотири гаплоїдні мікроспори; 2 – мікроспора; 3 – пилкове зерно; 4 – пилкова трубка; 5 – чотири гаплоїдні ядра; 6 – мегаспора, що виживає; 7-10 – утворення зародкового мішка; 11-12 – подвійне запліднення.

У диплоїдній фазі в ядрах клітин міститься в 2 рази більше хромосом ($2n$), ніж у гаплоїдної (n). Диплоїдна фаза охоплює весь період розвитку від моменту злиття гамет до мейозу. Гаплоїдна пов'язана тільки з існуванням гамет, вона триває від мейозу до злиття гамет. У всіх вищих рослин, деяких водоростей і грибів диплоїдна фаза включає зиготу і всі клітини, що походять від неї шляхом мітозу. Гаплоїдна фаза в цих рослин включає клітини репродуктивних органів – спори, що утворилися шляхом мейозу і поділяються далі мітотично.

Диплоїдне покоління, що утворює спори, називається спорофітом, а гаплоїдне, у якому формуються гамети – гаметофітом.

Статеві клітини в покритонасінних рослин (мікроспори і мегаспори) утворюються в пиляках і насінних зачатках квітки. Процес утворення мікроспор у пиляках квітки називається мікроспорогенезом, а мегаспор у насінневих зачатках зав'язі – мегаспорогенезом (мал. 2).

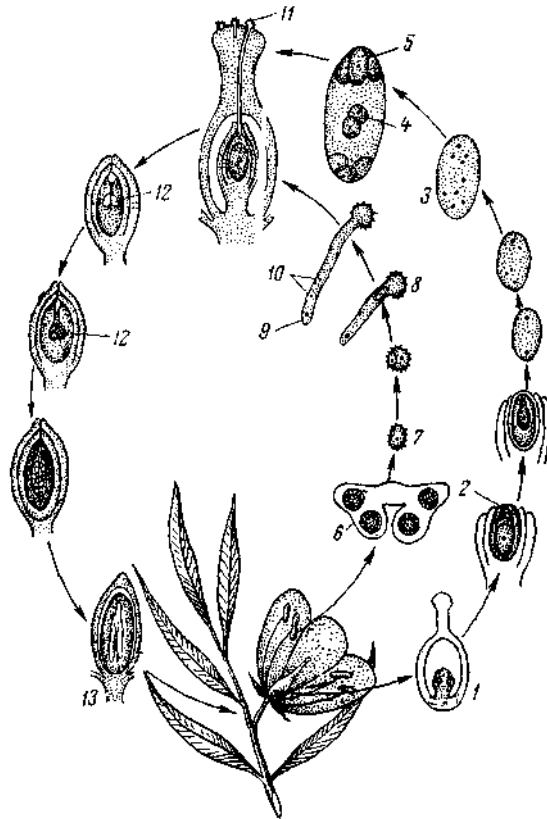


Рис.2. *Схема мікро- і мегаспорогенезу та запліднення у дводольних рослин: 1 – брунька й мегаспорангій з материнською клітиною мегаспор; 2 – мегаспори (гаплоїдні).*

Утворенням мікроспор і мегаспор у рослин закінчується диплоїдна фаза спорофіта і починається гаплоїдна фаза розвитку гаметофіта, що, у свою чергу, завершується утворенням пилкових зерен у пиляках і зародкових мішках у зав'язях. Формування чоловічих гамет (сперміїв) у пилкових зернах і жіночих гаметах (яйцеклітин) у зародкових мішках відбувається в результаті процесу, що одержав назву гаметогенезу.

Особливості гаметогенезу у рослин. Процес формування статевих клітин у рослин поділяється на два етапи: 1-й етап — *спорогенез* — завершується утворенням гаплоїдних клітин — спор; 2-й етап — *гаметогенез* — включає утворення дозрілих гамет.

3. Мікроспорогенез і мікрогаметогенез

Розглянемо мікроспорогенез і мікрогаметогенез на загальному прикладі покритонасінних рослин. У субепідермальній тканині молодого пиляка, яку називають *археспорієм*, кожна клітина після ряду поділів стає материнською клітиною пилку, яка проходить усі фази мейозу.

У результаті двох мейотичних поділів виникають чотири гаплоїдні мікроспори (рис. 1, 3). Вони лежать четвірками, їх називають *тетрадами спор*. Дозріваючи, тетради розпадаються на окремі *мікроспори*. Цим закінчується мікроспорогенез.

Слідом за утворенням одноядерної мікроспори починається мікрогаметогенез. Перший мітотичний поділ мікроспори призводить до утворення *вегетативної* і *генеративної клітин*. Надалі вегетативна клітина і її ядро не діляться. В ній збираються запасні поживні речовини, які потім забезпечують поділ генеративної клітини і ріст пилкової трубки у стовпчику маточки.

Генеративна клітина, яка містить у собі меншу кількість цитоплазми, знову діляться. Цей поділ може здійснюватися ще в пилковому зерні або в пилковій трубці. В результаті утворюються дві чоловічі статеві клітини, які, на відміну від сперматозоїдів тварин, не можуть рухатися і називаються *сперміями*.

Отже, з однієї спори з гаплоїдним набором хромосом у результаті двох мітотичних поділів утворюються три клітини. Дві з них – спермії і одна вегетативна.

4. Мегаспорогенез і мегагаметогенез

У субепідермальному шарі молодого насінневого зачатка відособлюється *археспоріальна клітина*, яка росте, перетворюючись у материнську клітину *мегаспори* (рис. 2, 3). Вона ділиться мейозом і утворюється тетрада гаплоїдних мегаспор, три з яких дегенерують і залишається одна. На цьому закінчується мегаспорогенез.

Далі мегаспора ділиться мітозом. У різних рослин кількість мітозів може варіювати від одного до трьох. У більшості рослин (70% видів покритонасінних) буває три поділи, в результаті виникають вісім однакових ядер. Під час цих поділів ядра займають полярне положення, і виявляється, що чотири з них лежать ближче до мікропіле (місце проникнення сперміїв), а чотири інші — у протилежному кінці зародкового мішка, який називається *халазальним (халазним)*. Надалі ядра відособляються в самостійні клітини, що мають значну кількість цитоплазми.

З чотирьох клітин, що розміщуються біля мікропіле, три клітини — яйцеклітина і дві так звані синергіди — утворюють яйцевий апарат. Синергіди відіграють допоміжну роль під час запліднення, вони швидко руйнуються. Четверте ядро відходить до центра зародкового мішка, де зливається з одним з ядер, що відійшло від халазального кінця. Два гаплоїдних ядра, що злилися в центральній частині, утворюють одне диплоїдне — вторинне, або *центральне, ядро*

зародкового мішка. Три ядра, що лишилися біля халазального кінця зародкового мішка, відособляються в клітини; вони називаються *антиподами*. Антиподи, як і синергіди, відіграють допоміжну роль у розвитку зиготи і швидко руйнуються.

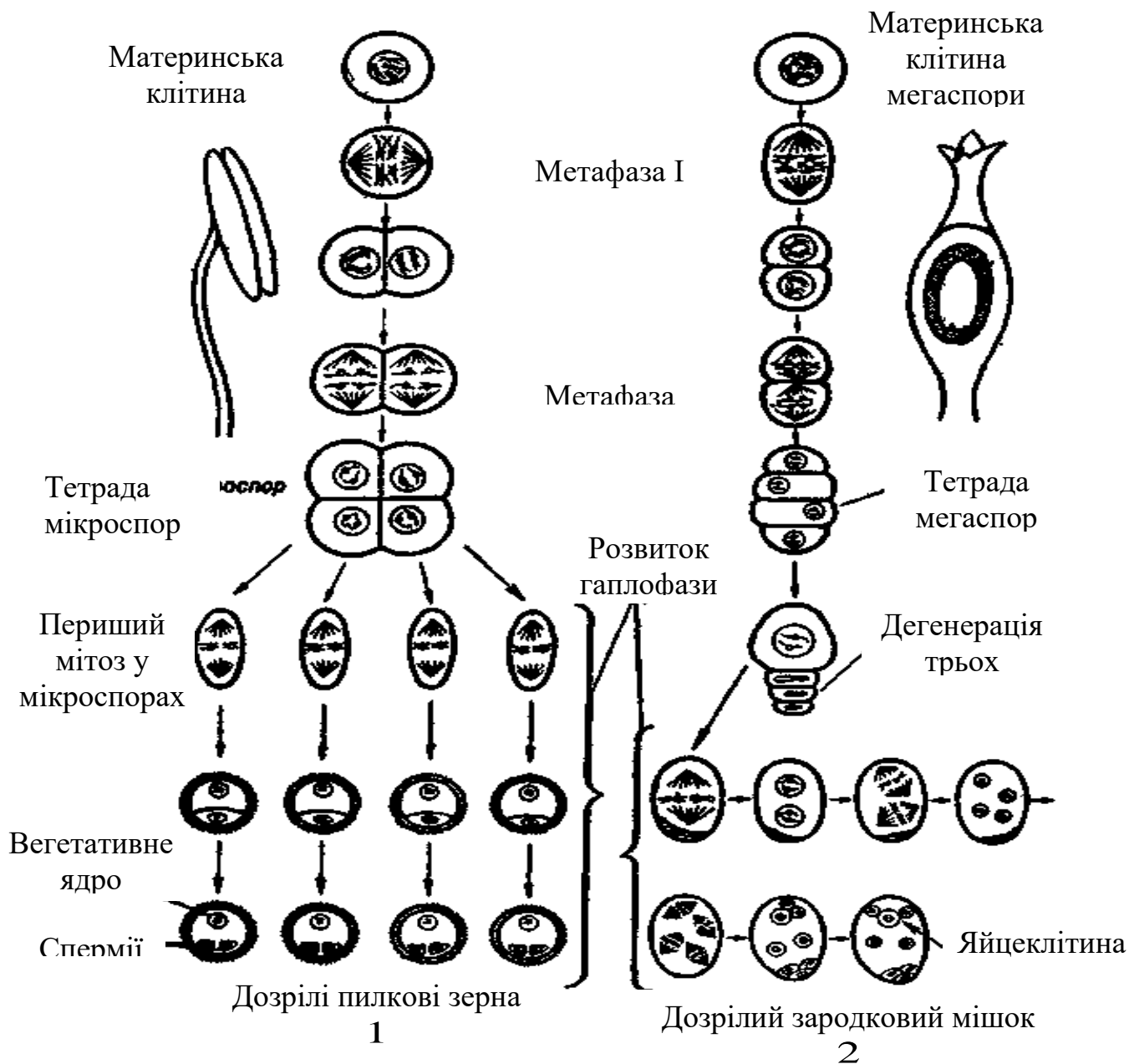


Рис. 3. Порівняльна схема розвитку:

чоловічих (мікроспорогенез і мікрогаметогенез) – 1 і жіночих (мегаспорогенез і мегагаметогенез) – 2 статевих клітин у квіткових рослин.

Отже, в результаті трьох мітотичних поділів у зародковому мішку утворюються вісім однакових гаплоїдних ядер, з яких тільки одне утворює яйцеклітину.

Розглянута схема утворення восьми ядерного зародкового мішка з однієї мегаспори найтиповіша. Проте, у різних груп рослин цей процес проходить дуже різноманітно.

Крім щойно розглянутого моноспоричного типу розвитку, є й інші. При різних типах розвитку зародкового мішка зберігається різна кількість мегаспор, що виникли в результаті мейозу I готові до подальших мітотичних поділів (якщо зберігаються дві мегаспори — біспоричний; чотири — тетраспоричний тип розвитку).

Порівняння процесів дозрівання статевих клітин у тварин і рослин показує майже цілковитий паралелізм їх, незважаючи на те, що розходження (дивергенція) рослин і тварин у філогенезі сталося на дуже ранньому етапі виникнення клітинної організації. Це свідчить про однотипність принципів побудови ряду пристосувальних механізмів у рослинному і тваринному світі.

Тема: ЗАПИЛЕННЯ ТА ЗАПЛІДНЕННЯ У РОСЛИН

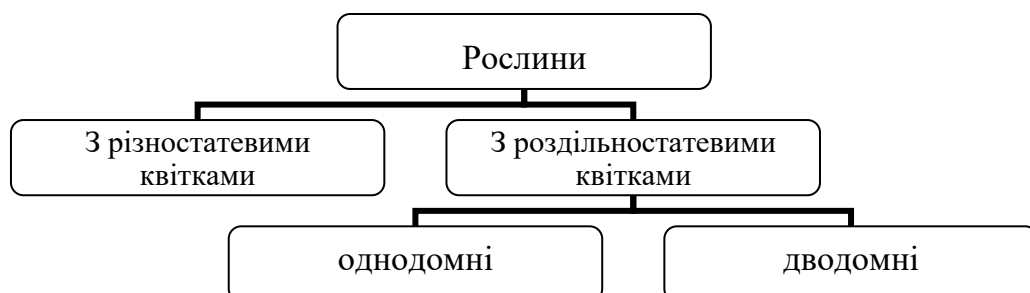
Статеве розмноження тварин і рослин супроводжується заплідненням – злиттям двох гамет – яйцеклітини і спермія (сперматозоїда у тварин). У результаті утворюється запліднена яйцеклітина – зигота, що дає початок розвитку нового покоління організмів.

При заплідненні поєднуються галоїдні набори хромосом різних організмів і відновлюється їх диплоїдне число. Таким чином, у процесі запліднення забезпечується безперервність матеріального зв'язку між поколіннями організмів. Завдяки об'єднанню спадкоємних задатків двох організмів у їхньому потомстві відбуваються новоутворення, що дають матеріал для добору.

1. Запилення у рослин.

Відомі два способи запилення покритонасінних рослин: перехресне і самозапилення. Спосіб запилення визначається характером будови квітки і розташуванням на рослині жіночих і чоловічих генеративних органів. Спосіб запилення в одного й того ж виду залежить і від впливу зовнішніх умов у період цвітіння.

За будовою квітки і розташуванням генеративних органів можливий наступний схематичний розподіл рослин:



У рослин з різностатевими квітками (пшениця, жито, ячмінь, горох і ін.) жіночі і чоловічі генеративні органи знаходяться в одній квітці. Роздільностатеві квітки можуть знаходитися на одній рослині, наприклад у кукурудзи, і на різних рослинах, наприклад у конопель.

Запліднення рослин можливе в результаті як перехресного запилення (запилення пилком інших рослин), так і самозапилення (запилення приймочки маточки пилком своєї рослини). Самозапилення роздільностатевих однодомних рослин (*гейтеногамія*) спостерігається дуже рідко. Запліднення материнських рослин дводомних видів відбувається тільки в результаті перехресного запилення.

Перехресне запилення в природі поширене більш широко, ніж самозапилення. При перехресному запиленні генетично різнорідних рослин виникає більш життєздатне потомство і створюється можливість для добору форм, краще пристосованих до мінливих зовнішніх умов середовища. Примусове самозапилення перехреснозапильних рослин призводить, як правило, до депресії (*інцухт депресія*) потомства – зниженої життєздатності й плодючості.

У ході природного добору в рослин виробилися численні і дуже досконалі пристосування для забезпечення перехресного запилення. Вони пов'язані з забарвленням, формою і будовою квітки, а також явищем самонесумісності, коли пилки не проростає в приймочках чи у стовпчиках квіток тієї ж рослини. Одним з видів пристосування до перехресного запилення рослин, що мають двостатеві квітки, є *дихогамія* – явище неодногочасного дозрівання тичинок (*андроцея*) і маточок (*гінецея*). Більш раннє дозрівання пилку в порівнянні з дозріванням маточки називається *протерандрією*, а більш ранній

розвиток маточки – *протерогінією*.

У переважної більшості покритонасінних рослин розвиток квіток йде по типу протерандрії: спочатку дозрівають і розтріскуються пиляки, а потім дозріває маточка. У роздільностатевих однодомних і дводомних рослин також спочатку дозрівають чоловічі суцвіття, а потім жіночі.

Перехресному запиленню сприяє також *гетеростилія* (від грец. *heteros* – інший, *stilos* – стовп), чи *різностовпчастість*.

Переважає більшість рослин запилюється за допомогою вітру (*анемофільне запилення*) чи комах (*ентомофільне запилення*). Анемофільні рослини утворюють велику кількість дрібного пилку, приймочки в них більш розгалужені і мають велику поверхню. У ентомофільних рослин пилок більш великий, часто із шорсткуватою поверхнею, їхні приймочки мають велику кількість залоз і виділяють липкі речовини (секрети), що сприяють утриманню пилку.

У дикій флорі, як уже говорилося вище, переважають перехреснозапильні рослини. Серед культурних рослин є і перехреснозапильні (жито, кукурудза, гречка, цукровий буряк, конюшина, люцерна) і самозапильні (пшениця, ячмінь, овес, рис, просо, горох, сочевиця, льон, бавовник).

У переважної більшості самозапильних культур у тій чи іншій мірі виражене відкрите цвітіння і перехресне запилення. Такі культури називаються *факультативними (необов'язковими) самозапильниками*. Наприклад, пшениця вважається самопильною рослиною, але в неї в умовах Московської області в середньому близько 0,2% квіток запилюється перехресно. За жаркої погоди під час цвітіння і у більш

південних областях число перехреснозапильних квіток у цієї культури може збільшуватися до 1 % і більше. Тому нерідко спостерігається природна (спонтанна) гібридизація не тільки між різними сортами одного виду пшениці, але між м'якою пшеницею і твердою, між пшеницею і житом тощо.

Можливість перезаплення квіток чужим пилом суттєво залежить від характеру цвітіння: чи буде воно відкритим чи закритим. Ячмінь квітує більш закрито, ніж пшениця, іноді в нього цвітіння відбувається до виколошування, коли колосся тільки починає виходити з піхви листка. Тому відсоток перехресного запилення в ячменю значно нижчий, ніж у пшениці.

Погодні умови дуже впливають на характер цвітіння. При жаркій і сухій погоді число відкрито квітучих квіток збільшується і відсоток перехресного запилення відповідно зростає, у холодних і вологих умовах відкрите цвітіння і перехресне запилення відбуваються значно рідше.

Серед самопильних культур є і такі, у яких запилення проходить винятково у закритих квітках. Це явище одержало назву *клеїстогамії*, а рослини, у яких цвітіння відбувається завжди при закритих квітках – *клеїстогамних*. З польових культур до клеїстогамних рослин відноситься арахіс; суттєво виражена клеїстогамія у ячменю.

Пилок, потрапивши на приймочку маточки, відразу ж чи через якийсь час починає проростати. На проростання пилка і ріст пилкових трубок впливають багато умов. Температура може як прискорити, так і сповільнити цей процес: при температурі нижче 5°C він різко

сповільнюється, при 20-25°C проходить найбільш інтенсивно. Висока вологість повітря сповільнює, а низька прискорює проростання.

У різних видів рослин період від попадання пилка на приймочку до проникнення пилкової трубки в зародковий мішок різний. Він може продовжуватися від декількох хвилин до декількох місяців, наприклад у ячменю і соняшника 30-60 хв., а у дуба – 3-4 і більше місяців.

Крім умов запилення, на швидкість проростання пилка і пилкових трубок впливають вік пилку і його кількість. Старий пилок проростає повільніше, ніж молодий. Проростання пилкових трубок прискорюється при нанесенні великої кількості пилка на приймочку маточки.

У того самого виду рослин швидкість проростання пилкових трубок змінюється залежно від способу запилення: при перехресному запиленні – швидше, ніж при самозапиленні. При схрещуванні різних видів і родин рослин у переважній більшості випадків пилкові трубки проростають ненормально, або так повільно, що запліднення не відбувається. Тому доводиться застосовувати спеціальні прийоми, що забезпечують запліднення і зав'язування насінин.

2. Запліднення у рослин. Явище ксенійності.

Власне заплідненню, тобто злиттю гамет, у рослин передують запилення і проростання пилкових трубок.

Процеси запилення і запліднення рослин фізіологічно тісно пов'язані між собою.

Пилкова трубка, доростаючи до мікропіле зародкового мішка, стикається з яйцевим апаратом – яйцеклітиною і синергідами (рис. 1).

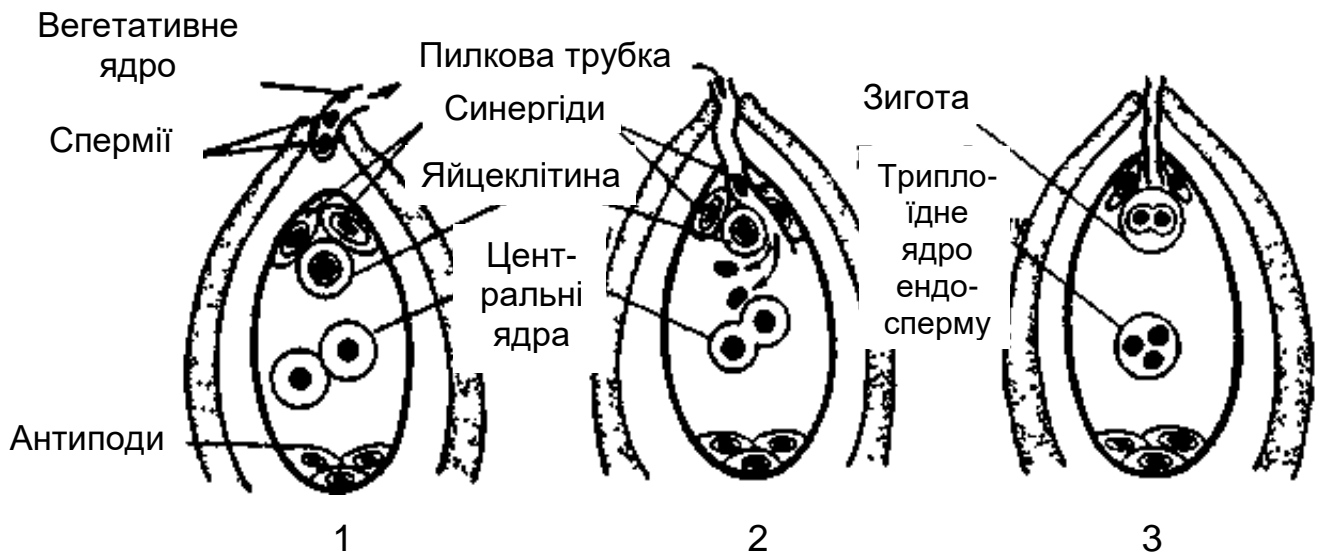


Рис. 1. *Схема подвійного запліднення в рослин: 1 — проникнення пилкової трубки в зародковий мішок; 2 — виливання вмісту пилкової трубки в зародковий мішок; 3 — зародковий мішок після запліднення.*

Коли кінець пилкової трубки дотикається до синергід, пилкова трубка лопається, а синергіди руйнуються. Два генеративних ядра — спермії, що пересуваються пилковою трубкою в міру її росту, після розриву трубки разом з її вмістом попадають всередину зародкового мішка. З двох сперміїв, що проникли в зародковий мішок, один спермій зливається з гаплоїдним ядром яйцеклітини. *Злиття ядра спермія з ядром яйцеклітини є власне заплідненням у рослин.* У заплідненій яйцеклітині — зиготі, відновлюється диплоїдне число хромосом. З зиготи розвивається зародок насінини.

У покритонасінних рослин, крім зародка, в насінині розвивається додатковий ембріональний орган — *ендосперм*, який є живильним депо зародка. Початок розвитку ендосперму забезпечується другим заплідненням. Другий спермій пилкової трубки, попадаючи в

зародковий мішок, зливається з диплоїдним ядром центральної клітини зародкового мішка. При цьому утворюється клітина з потрійним набором хромосом: два однакових набори хромосом материнського організму і один набір батьківського.

Злиття одного спермія з яйцеклітиною, а другого з ядром центральної клітини називають *подвійним заплідненням*.

Це відкриття зробив у 1898 р. російський учений С.Г. Навашин. Воно лягло в основу вивчення складних процесів запліднення та розмноження і пояснення еволюційної переваги покритонасінних рослин. У 1915 р. М.С. Навашин встановив триплоїдну природу ендосперму.

Відкриття подвійного запліднення дозволило пояснити явище ксенійності (від грец. *ksenos* – чужий), що спостерігається в деяких рослин і полягає в тому, що ознаки батьківського організму виявляються безпосередньо в результаті запліднення на ендоспермі насінин (ксенії першого порядку) чи на оплоднєві (ксенії другого порядку) материнських рослин. Наприклад, при вирощуванні поруч двох сортів кукурудзи – білозерного і човонозерного – у першого з них з'являються качани, на яких частина насіння забарвлена в червоний колір. Такі початки називаються ксенійними. Ознака червоного забарвлення ендосперму виникає тут як результат запліднення ядра центральної клітини зародкового мішка білозерної рослини одним із сперміїв пилкового зерна, що потрапило на приймочку човонозерного сорту. У явищі ксенійності добре виявляються статєва природа і гібридний характер утворення ендосперму.

Явище ксенійності можна використовувати в селекційній роботі

для контролю за схрещуванням при одержанні гібридного насіння. Якщо при підборі батьківських пар в якості материнської слід брати сорт із рецесивною ознакою ендосперму насіння, а в якості батьківської – з домінантною, то все гібридне насіння буде мати домінантну ознаку. Тому негібридне потомство, яке формується від самозапилення, можна легко вибракувати вже в рік схрещування. Поява ксенійних качанів у насінних посівах кукурудзи свідчить про недотримання просторової ізоляції між різними сортами і гібридами.

3. Моноспермія, поліспермія

Сутність запліднення полягає в злитті двох ядер – ядра яйцеклітини і ядра спермія (*каріогамія*).

При злитті ядра яйцеклітини з ядрами двох і більшого числа сперміїв відбувалося б накопичення ядерного матеріалу і властивості батьківського і материнського організмів не могли б успадковуватися в однаковій мірі. Тому в переважній більшості рослин і тварин запліднення йде за участю одного спермія (сперматозоїда).

У 1875 р. О. Гертвіг, експериментуючи з морським їжаком, вперше довів, що яйцеклітина запліднюється тільки одним сперматозоїдом. Через два роки, у 1877 р., подібний доказ був представлений Е. Страсбургером у відношенні рослин, у яких новий організм також виникає в результаті злиття однієї чоловічої клітини з однією жіночою. Такий тип запліднення одержав назву *моноспермії*.

Виробилися різні пристосування, що перешкоджають проникненню в яйцеклітину декількох сперматозоїдів.

В той же час у деяких видів птахів, ссавців, комах, зокрема в шовкопряда, і риб, яйце має декілька мікропіле, через які проникає, як

правило, багато сперматозоїдів. Це явище одержало назву *поліспермії*. При поліспермії в цитоплазмі яйця утвориться декілька чоловічих пронуклеусів, проте тільки один з них з'єднується з ядром яйцеклітини, а всі інші розчиняються і зникають (елімінуються).

У рослин, так само як і у тварин, в ході еволюції виробилися механізми, що забезпечують блокування зародкового мішка після проникнення в нього однієї пилкової трубки. Однак спостерігаються випадки, коли в зародковий мішок проникають декілька пилкових трубок і відбувається злиття сперміїв з іншими клітинами зародкового мішка, у результаті чого утвориться кілька зародків. Поліспермія в рослин можлива і при проникненні в зародковий мішок однієї пилкової трубки, коли спермії під час її росту пережили один чи декілька мітотичних поділів. Явище поліспермії спостерігалось в бавовнику, тютюну, буряка й інших рослин.

Варто підкреслити, що, незважаючи на всі відомі випадки поліспермії, у жодному з них не було встановлено злиття ядра яйцеклітини з двома чи більшою кількістю ядер сперматозоїдів. Отже, злиття двох гаплоїдних ядер і утворення диплоїдної зиготи і при явищах поліспермії зберігає своє значення в процесі запліднення і розмноження організмів.

4. Нерегулярні типи статевого розмноження

У рослин можливий розвиток зародка і без злиття статевих клітин. цей процес одержав назву апоміксису (від грец. *apo* – частка заперечення і лат. *mixtus* – змішування). Особливу форму статевого розмноження представляє партеногенез (від грец. *parthenos* –

незаймана і *genesis* – розвиток), або незаймане розмноження. При партеногенезі новий організм виникає з яйця, що розвивається без запліднення.

До нерегулярних типів статевого розмноження рослин відносять апоміксис (рис. 2, 2) — це розвиток зародка з незаплідненої яйцеклітини.

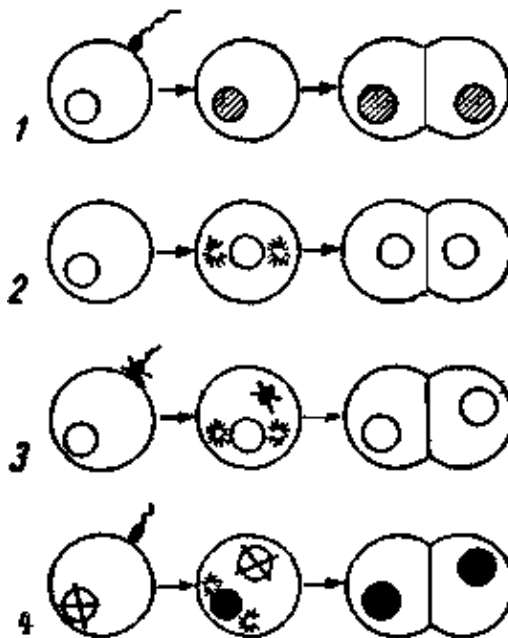


Рис. 2. *Різні типи статевого розмноження:*

1 – нормальне запліднення; 2– партеногенез (апоміксис у рослин); 3– гінногенез; 4 – андрогенез.

Оскільки апоміксис поширений як у рослинному, так і в тваринному світі і має велике значення при вивченні успадковування, розглянемо його особливості.

Найпоширенішим типом апоміктичного розмноження є тип партеногенетичного утворення зародка з яйцеклітини. В даному випадку успадкування відбувається по материнській лінії.

Розрізняють партеногенез *соматичний* або диплоїдний та *генеративний* або гаплоїдний. Під час соматичного партеногенезу яйцеклітина не зазнає редукційного поділу або якщо й зазнає, то два гаплоїдні ядра, зливаючись разом, відновлюють диплоїдний набір хромосом (автокаріогамія); так у клітинах тканин зародка зберігається диплоїдний набір хромосом. завдяки якому забезпечується редукція числа хромосом удвоє під час утворення гамет. Таким механізмом є мейоз. А запліднення є механізмом відновлення диплоїдного числа хромосом. Під час генеративного партеногенезу зародок розвивається з гаплоїдної яйцеклітини.

У деяких апоміктів для формування повноцінного насіння потрібна *псевдогамія* — активація зародкового мішка пилковою трубкою. При цьому один спермій з трубки, досягаючи зародкового мішка, руйнується, а другий зливається з центральним ядром і бере участь тільки в утворенні тканини ендосперму (види з родів *Potentilla*, *Rubus* та ін.). Успадковування тут відбувається трохи інакше, ніж у попередньому випадку. Зародок успадковує ознаки тільки по материнській лінії, а ендосперм — і материнські, і батьківські.

Зародок також може формуватись з інших клітин зародкового мішка (синергід, антиподів). такий тип апоміксису називається *апогамією*.

Гіногенез. Дуже подібне до партеногенезу гіногенетичне. розмноження. На відміну від партеногенезу, при гіногенезі беруть участь сперматозоїди (спермії) як стимулятори розвитку яйцеклітини (псевдогамія), але запліднення (каріогамії) тут не відбувається; зародок розвивається тільки за рахунок жіночого ядра (рис. 2, 3).

Гіногенез виявлено у круглих червів, живородної рибки (*Molinisia*

formosa), у сріблястого карася (*Platyphacelus*) і в деяких рослин — у жовтишу (*Ranunculus auricomus*), тонконога (*Poa pratensis*) та ін.

Гіногенетичний розвиток можна викликати штучно, якщо перед заплідненням сперму або пилок опромінити рентгенівським промінням, обробити хімічними речовинами або піддати дії, високої температури. При цьому руйнується ядро чоловічої гамети і втрачається здатність до каріогамії, але зберігається здатність до активації яйцеклітин.

Явище гіногенетичного розмноження має велике значення для вивчення спадковості, так як при цьому потомство дістає спадкову інформацію тільки від матері. Таким чином, при безстатевому розмноженні, партеногенезі, апогамії і гіногенезі потомство успадковує ознаки материнського організму.

Андрогенез. Прямою протилежністю гіногенезу є андрогенез. При андрогенезі зародок розвивається тільки за рахунок чоловічих ядер і материнської цитоплазми (рис. 2, 4). Це явище спостерігається в тих випадках, коли материнське ядро чомусь гине до моменту запліднення.

Якщо в яйцеклітину потрапляє один сперматозоїд, то розвивається нежиттєздатний або маложиттєздатний зародок з гаплоїдним набором хромосом. Життєздатність андрогенних зигот нормалізується, якщо відновлюється диплоїдний набір хромосом. В тих випадках, коли відбувається поліспермія у тварин, і в яйцеклітину одночасно попадає кілька сперматозоїдів, можуть злитися два батьківських пронуклеуси і утворюється диплоїдне ядро з якого розвивається зародок. У цьому випадку сформоване потомство успадкує ознаки лише батьківського організму.

Андрогенні особини розвиваються до дорослого стану тільки в

шовковичного шовкопряда (*Bombyx mori*) і в паразитичної оси (*Habrobracon juglandis*). Андроґенетичне розмноження, як виняток, виявлено і в деяких рослин (тютюн, кукурудза та ін.).

Рекомендована література

15. Генетика сільськогосподарських рослин / М.М. Макрушин., О.О. Созінов, Є.М. Макрушина, О.І. Созінов. – К.: Урожай, 1996. – 318 с.
16. Гершензон С.М. Основы современной генетики. – К.: Наукова думка, 1983. – 508 с.
17. Гуляев Г.В. Генетика. – 3-е изд. перераб. и доп. – М.: Колос, 1984. – 351 с.
18. Инге-Вечтомов С.Г. Генетика с основами селекции. – М. Высш. шк., 1989. – 581 с.
19. Лобашов М.Ю., Ватті К.В., Тихомирова М.М. Генетика з основами селекції. –К.: Вища школа, 1974. – 366 с.
20. Молоцький М.Я., Васильківський С.П., Князюк В.І. Генетика. – Біла церква: Аграрний університет, 1998. – 280 с.
21. Робертис Е., Новинский В., Саэс Ф. Биология клетки. – М.: Мир, 1967. – 473 с.

Навчальне видання

Рябовол Людмила Олегівна
Рябовол Ярослав Сергійович

РОЗМНОЖЕННЯ КВІТКОВИХ РОСЛИН

Методичні рекомендації для проведення лабораторних занять з дисципліни «Генетика» для студентів стаціонарної та заочної форми навчання зі спеціальностей 201 „Агрономія”, 202 „Захист і карантин рослин”, 203 „Садівництво та виноградарство” вищих аграрних закладів освіти III–IV рівнів акредитації.

Відповідальний за випуск Я. С. Рябовол

Підписано до друку 00.09.2016 р. формат 60x90/20
Обсяг 1,4 умов. друк. арк. Наклад 100 прим.
Замовлення № 174.

Редакційно–видавничий центр Уманський НУС.
Свідоцтво КВ № 17791-6641 ПР від 17.03.2011р.
20305, м. Умань, вул. Інституцька ,1
тел. 8(04744) 4–69–77

