

ОПЛОДОТВОРЕНИЕ. ЭНДОСПЕРМОГЕНЕЗ И ЭМБРИОГЕНЕЗ. АПОМИКСИС

1. Опыление

Опыление – это процесс переноса пыльцы от тычинок на рыльце пестика. Выделяют два типа опыления:

- Самоопыление (автогамия, от греч. аутоc – сам);
- Перекрестное (ксеногамия, от греч. ксенос – чужой).

При самоопылении рыльце опыляется пыльцой того же цветка или пыльцой других цветков этого же экземпляра растений эта разновидность самоопыления называется гейтоногамия (соседственное опыление). Самоопыление способствует изоляции возникших форм при мутациях, обособляя и фиксируя их в чистых линиях.

Перенос пыльцы между цветками разных особей называется перекрестным. Оно свойственно 90 % растений.

У цветковых растений имеются морфологические и физиологические устройства предотвращающие или ограничивающие самоопыление:

1. Дихогамия – одновременное развитие тычинок и пестиков.
2. Протерогинией – раннее созревание зародышевого мешка в семязачатке по сравнению с созревшей пыльцой.
3. Протерандрией – раннее созревание пыльцы по сравнению с созревшим зародышевым мешком в семязачатке.
4. Гетеростилия (разностолбчатость): легитимное – пыльца из длинностолбчатых цветков попадает на рыльце короткостолбчатые; иллегитимное – пыльца из короткостолбчатых цветков попадает на рыльце длинностолбчатых.
5. Двудомность – часть популяции мужские особи другая женская.
6. Самонесовместимость – пыльцевая трубка не способна проникнуть через весь столбик к зародышевому мешку. Выделяют следующие типы:
 - Гаметофитная;
 - Спрофитная;
 - Гетероморфная.

Перекрестное опыление осуществляется при помощи ветра (анемофилия), насекомыми (энтомофилия), водой (гидрофилия), орнитофилия (птицы).

2. Оплодотворение

Для оплодотворения необходимы следующие условия:

1. Зрелая жизнеспособная пыльца, попавшая на рыльце пестика.
2. Сформировавшийся зародышевый мешок в семязачатке.

Оплодотворению предшествует прорастание пыльцевого зерна. По мере роста трубки в нее переходят ядро вегетативной клетки и оба ядра спермия. Пыльцевые трубки растут по внутренней стенке завязи и достигают семязачатка. Существует различные способы внедрения пыльцевых трубок в зародышевый мешок: порогамия, халазогамия, мезогамия.

Проникнув в зародышевый мешок, пыльцевая трубка разрывается (под действием разницы осмотического давления), ее содержимое изливается внутрь. Один спермий сливается с яйцеклеткой и, образуя зиготу ($2n$), дающая начало развитию зародыша. Второй спермий сливается с вторичным ядром, развивающегося в питательную ткань – эндосперм ($3n$). Этот процесс называется двойным оплодотворением, впервые описанным в 1898 г. С. Г. Навашиным. Прочие клетки зародышевого мешка (антиподы, синергиды) разрушаются или дегенерируют при проникновении пыльцевой трубки.

В отличие от голосеменных, для которых характерно развитие достаточно мощного гаплоидного эндосперма вне зависимости от оплодотворения, у покрытосеменных ткань образуется только в этом единственном случае. Учитывая огромное количество поколений,

таким образом, достигается значительная экономия энергии. Повышение степени пloidности эндосперма, по всей видимости, способствует более скорому росту ткани в сравнении с диплоидными слоями спорофита.

3. Полиэмбриония и партенокарпия. Ксеный

В каждом семени образуется в основном один зародыш, но в некоторых случаях может развиваться несколько зародышей. Это явление получило название многозародышевости, или полиэмбрионии.

Зародыши возникают не только из яйцеклетки, но и:

1. Из всех клеток женского гаметофита (синергид и антипод);
2. Своеобразное развитие зиготы приводит к созданию многоклеточного образования, которое впоследствии само распадается на несколько проэмбрио, либо на основе его развивается несколько зародышей.
3. Зародыши образуются при почковании самого зародыша либо его подвеска.
4. За счет формирования их из разных зародышевых мешков, развивающихся в одном нуцеллусе.
5. Из соматических клеток нуцеллуса и интегумента.
6. В результате развития двух нуцеллусов в одной семяпочке, каждый из которых имеет свой зародышевый мешок.

В случаях полиэмбрионии одни зародыши образуются в результате оплодотворения, другие – без оплодотворения (апомиктично). Поэтому зародыши, развивающиеся в одном семени, могут иметь гаплоидные, диплоидные или полиплоидные числа хромосом.

Полиэмбриония не всегда приводит к образованию зародышей, одинаково способных к прорастанию. Чаще всего большинство зародышей погибает на ранних стадиях развития и к моменту созревания сохраняются лишь некоторые из них

Образование плода начинается обычно после оплодотворения, развитие же семени идет параллельно с развитием плода; если семя не образуется, то обычно не развивается и плод.

Образование плодов без оплодотворения, лишенных семян, называется партенокарпией, т. е. формируются бессемянные плоды. Различают:

1. Стимулятивную партенокарпию – для образования плодов необходимо опыление плодов;
2. Автономную партенокарпию – для образования плодов опыление не требуется.

Партенокарпия имеет большое практическое значение, так как плоды, лишенные семян, отличаются чрезвычайной мясистостью, сочностью и хорошими вкусовыми качествами. Что касается развития пыльцы и зародышевого мешка у партенокарпических видов, то при этом возможно как нормальное их образование, так и нарушение обычного процесса их формирования и дегенерация на разных стадиях развития.

Ксеный (греч. ксенос – чужой) – проявление влияния сорта опылителя на эндосперм семян в год опыления, проявление доминирования. Из пары константных признаков проявляется лишь один.

4. Апомиксис и его типы

Апомиксис (от греч. аро – частица отрицания, mīxīs). Размножение растений и животных без оплодотворения называют апомиксисом.

Сущность этого явления в том, что развитию зародыша не предшествует процесс оплодотворения. В случае апомиксиса он образуется из неоплодотворенной клетки, гаплоидной или диплоидной.

Существуют разные виды апомиксиса:

1. Партеногенез (от греч. parthenos – девственный, genesis – происхождение) – развитие зародыша происходит из неоплодотворенной яйцеклетки. Причем яйцеклетка может быть гаплоидной и диплоидной. В последнем случае яйцеклетка образуется без редукции числа хромосом (манжетка, ястребинка, одуванчик, табак и др.);

2. Апогамия (от греч. аро – частица, обозначающая отрицание, gamos – брак). Зародыш развивается не из яйцеклетки, а из других клеток зародышевого мешка – синергид или антипод (подорожник, лук);

3. Аспория (от греч. аро – частица, обозначающая отрицание, sporos – семя, спора). Развитие зародыша происходит не из клеток зародышевого мешка, а из клеток спорофита – нуцеллуса или интегументов семяпочки.

5. Органогенез.

Органогенез – процесс развития вегетативных органов, заложенных еще в зародыше. Исследованиями Ф. М. Купермана и др. (1952-1963) установлено, что в развитии побего покрытосеменных растений наблюдается двенадцать последовательных этапов органогенеза, то есть процесса органообразования (рисунок 33).

Особенности этапов органогенеза:

I этап – проходит в недифференцированном конусе нарастания. Наблюдается в начавшем прорасти семени или в вегетативной почке в начале развития.

II этап – происходит дифференциация основания конуса нарастания на зачаточные узлы в междоузлия, а также дифференцируются зачатки стеблевых листьев.

III этап – дифференцируется главная ось зачаточного соцветия и появляются зачатки кроющих листьев, прицветников и прицветничков.

IV этап – на зачаточной оси соцветия появляются конусы нарастания второго порядка (зачатки лопастей или веточки соцветия), то есть формируются боковые оси соцветия.

V этап – начало образования и дифференциации цветков. В зачатках тычинок возникают археспориальные клетки.

VI этап – идут процессы формирования цветка – усиленный рост чашелистиков (колосковых чешуй у злаков), заметный рост лепестков венчика (цветковых чешуй у злаков) и увеличение размеров плодолистиков. В материнских клетках микро- и макроспор проходит мейоз.

VII этап – завершаются процессы формирования пыльцы, осуществляется гаметогенез.

VIII этап – завершается формирование всех органов соцветия и цветка, происходит цветение.

IX этап – происходит оплодотворение и образование зиготы.

X этап – протекают процессы роста и формирования плодов и семян.

XI этап – происходит накопление питательных веществ в семени («налив семян»).

XII этап – превращение накопленных питательных веществ в запасные вещества семени. Семена полностью созревают.

Детальное изучение этапов органогенеза у самых различных растений позволило разработать метод биологического контроля за развитием и ростом растений. Метод биологического контроля включает систему наблюдений за развитием и ростом растений и изучение потребностей растений к условиям внешней среды на разных этапах органогенеза. В настоящее время биологический контроль используют для определения состояния озимых растений в осенний, зимний и весенний период, для прогноза урожая, для определения эффективности подкормок и установления норм и сроков поливов и внесения удобрений. Биологический контроль позволяет более полно и точно оценивать селекционный материал.