

Лекція 3.

Гаметогенез і запліднення у рослин

1. Поняття гаметогенезу.
2. Мікроспорогенез і розвиток чоловічого гаметофіту.
3. Мегаспорогенез і розвиток жіночого гаметофіту. Будова зародкового мішка і функції його окремих елементів.
4. Сутність подвійного запліднення. Ксенійність.
5. Особливості успадкування ознак при нерегулярних типах статевого розмноження (апоміксис, партенокарпія, апогаметія).

Ключові поняття: спорогенез, гаметогенез, подвійне запліднення, ксенійність, апоміксис.

1. Поняття гаметогенезу життєвому циклі рослин відбувається закономірне чергування.

У статевого й спорового розмноження, причому саме спорогенез упрводжується редукцією числа хромосом. У Покритонасінних спорове й статеве розмноження являють собою безперервну послідовність репродуктивних процесів, що відбуваються у квітках. Кінцевим результатом перерахованих процесів є утворення насінь. Насіння – це унікальна структура, що включає в загальному випадку диференційований зародок, ендосперм і насінну шкірку. насіння, що проростає, дає початок новому організму, здатному до самостійного існування. Таким чином, спорове й статеве розмноження проявляється на макроскопічному рівні як насіннєве розмноження.

Морфофункціональні структури, у яких відбувається безстатеве, і статеве розмноження, називаються репродуктивними; ті ж структури, у яких утворюються статеві клітини (яйцеклітини, сперматозоїди або спермії), називаються генеративними. Потрібно зауважити, що на практиці терміни «генеративні структури» або «генеративні органи» часто використовують у самому широкому значенні, наприклад, зимові бруньки, з яких розвивається суцвіття, називають генеративними бруньками.

У квітках Покритонасінних репродуктивні органи представлені гінецеєм (сукупністю плодолистиків, що утворюють жіночу репродуктивну сферу) і андроцеєм (сукупністю тичинок, що утворюють чоловічу репродуктивну сферу).

Гаметогенез (від гамети і грец. genesis – походження) – процес формування і утворення статевих клітин – гамет. Гаметогенез чоловічих гамет (сперміїв) називають мікрогаметогенезом, жіночих гамет (яйцеклітин) – макрогаметогенезом. У тварин і рослин гаметогенез протікає по різному, залежно від місця мейозу в життєвому циклі цих організмів.

У покритонасінних рослин спорогенез, гаметогенез і запліднення являють собою безперервну послідовність взаємозалежних процесів.

2. Мікроспорогенез і розвиток чоловічого гаметофіту

Мікроспорогенез відбувається у андроцеї, елементом якого є тичинка, що складається із тичинкової нитки й пиляка. У середині пиляка є пилкові гнізда, що містять багатоклітинну археспоріальну тканину ($2n$). З кожної клітини

археспоріальної тканини (материнської клітини мікроспор) у результаті мейозу утворюється чотири мікроспори (n). Кожна мікроспора ділиться шляхом мітозу й утворюється двоклітинне пилокве зерно.

Зріле пилоквезерно покрите подвійною оболонкою: екзиною (зовнішньої) і інтиною (внутрішньої).

3. Мегаспорогенез і розвиток жіночого гаметофіту.

Будова зародкового мішка і функції його окремих елементів Мегаспорогенез відбувається у гінцеї, який морфологічно представлений маточкою (або маточками). До складу маточки входять: рильце, стовпчик і зав'язь. Усередині зав'язі знаходяться насінні зачатки(один або кілька).

Внутрішній уміст семязачатка являє собою нуцелус. Покриви насінного зачатка утворені подвійним або одиночним інтегументом. У нуцелусі насінного зачатка є одна археспоріальна клітина ($2n$), здатна ділитися шляхом мейозу (у верби і деяких інших рослин археспорій багатоклітинний). У результаті мейозу з археспоріальної клітини (материнської клітини мегаспор) утворюється чотири гаплоїдні мегаспори (n). Незабаром три з них відмирають, а одна збільшується в розмірах і тричі ділиться шляхом мітозів. У результаті утворюється восьмиядерний зародковий мішок (жіночий гаметофіт). Три ядра разом із цитоплазмою утворюють клітини–антиподи, два ядра – одне центральне диплоїдне ядро; два ядра – дві клітини–синергіди; одне ядро стає ядром яйцеклітини.

Запилення – це процес перенесення пилку з пиляків на приймочкуматочки. У ході запилення пилокві зерна вивільняються з пиляків і забезпечують перенесення генетичного матеріалу із чоловічої репродуктивної сфери в жіночу.

З погляду генетики, запилення являє собою доставку чоловічого генетичного матеріалу до жіночих гамет (яйцеклітинам). Запилення як генетичний процес описується термінами автогамія й аллогамія (гейтоногамія й ксеногамія).

Автогамія – це самозапилення всередині однієї квітки (окремим випадком автогамії є клейстогамія – самозапилення у нерозкриті квітці).

Алогамія (перехресне запилення) – необхідна наявність зовнішніх факторів,

або агентів, що забезпечують запилення.

У пилковій трубці ядро генеративної клітини ділиться шляхом мітозу, утворюючи два генеративні ядра. (У низки рослин поділ генеративної клітини відбувається ще в пиляках). Кожне генеративне ядро із прилеглим шаром цитоплазми називається спермієм.

4. Сутність подвійного запліднення. Ксенійність

Для запліднення необхідна наявність статевих клітин: чоловічих –сперміїв і жіночих – яйцеклітин. Яйцеклітина знаходиться у зародковому мішку, який виникає в середині насінного зачатка (рис. 3). Спермії утворюються в пилкових зернах, при потраплянні пилку на приймочку маточки він проростає пилковою трубкою, яка проникає в зародковий мішок крізь отвір у покривах насінного зачатка (пилковхід). Два спермія по пилковій трубці потрапляють у зародковий мішок, відбувається запліднення – злиття чоловічої (спермія) та жіночої (яйцеклітини) статевих клітин. У квіткових рослин два спермії: один зливається з яйцеклітиною і утворюється зигота, другий – з центральною клітиною зародкового мішка. Таке запліднення отримало назву подвійного. Зигота дає початок зародку, а центральна клітина після злиття утворює вторинний ендосперм (запас поживних речовин). Відкрив подвійне запліднення у 1898 р. професор Київського університету С. Г. Навашин.

Після запліднення утворюється насінина, яка містить зародок, ендосперм і вкрита шкіркою (утворилась із покривів насінного зачатка). Іноді замість ендосперму запасні поживні речовини відкладаються в сім'ядолях (горох, гарбуз) та інших частинах (щириця, кукуль). Стінки зав'язі перетворюються на оплодень.

Відкриття подвійного запліднення дозволило пояснити явище, що спостерігається у деяких рослин. *Ксенійність* (від греч. ksenos – чужий) полягає в тому, що ознаки батьківського організму проявляються безпосередньо у результаті запліднення на ендоспермі насіння (ксенії першого порядку) або на оплодні (ксенії другого порядку) материнських рослин. Наприклад, при виростанні поруч двох сортів кукурудзи – білонасінного та червононасіного – у першого з них з'являються качани, на яких частина насінин забарвлена у червоний колір.

У явищі ксенійности дуже добре виявляються статева природа й гібридний характер утворення ендосперму.

5. Особливості успадкування ознак при нерегулярних типах статевого розмноження

Типове статеве розмноження, пов'язане з попарним злиттям гамет, плазмогамією й наступної каріогамією, називається амфіміксисом. Однак поряд з амфіміксисом існує безліч девіантних форм утворення зародків, при яких не відбувається об'єднання двох клітин.

Девіантні форми в рослин у цілому називаються апоміксисом. Апоміксис (від грец. аро – без і міхіс – змішення), різні способи безстатевого розмноження тварин і рослин; у більш вузькому значенні – утворення зародка без запліднення. Відкритий в середині XVIII ст. швейцарським натуралістом Ш. Бонне.

Зазвичай, стать у рослин, які розмножуються апоміктично – жіноча: у дводомних рослин апоміксис пов'язаний з відсутністю або крайньою рідкістю чоловічих рослин, у однодомних – з дегенерацією чоловічих квіток, відсутністю або абортівністю пилку.

Типи апоміксису:

- партеногенез – зародок розвивається не із зиготи, а безпосередньо із незаплідненої яйцеклітини;
- апогамія – з клітин жіночого гаметофіту (синергід, антипод);
- адвентивна ембріонія – з соматичних клітин насінного зачатка (нуцелуса, інтегументів) .

У Покритонасінних апоміксису часто передує апоспорія – відсутність редукційного поділу й утворення диплоїдного зародкового мішка із клітин нуцелуса або покривів насінного зачатка. Партеногенез відомий у буряка, бавовнику, льону, кукурудзи, ячменю й пшениці, тонконогу, жовтеців, звіробоїв, кульбаб, тютюну, гарбуза та хмелю.

Рідше апоміксис проявляється у вигляді апогамії (розвитку зародка рослини з інших клітин зародкового мішка, гаплоїдних або диплоїдних), ще рідше – у вигляді адвентивної ембріонії (розвитку зародка безпосередньо із клітин нуцелуса або

покривів насінного зачатка). При цих формах апоміксису часто розвивається кілька зародків в одній насініні. Це явище одержало назву поліембріонія й часто спостерігається у цитрусових. У випадку партенокарпії насінні зачатки розвиваються без стимуляції й запліднення, і при цьому плід утворюється без насіння, наприклад, у банану, ананасу, мандарину.

Генетичні особливості апоміксису використовують у селекції деяких культурних рослин.

У тварин існують і інші відхилення від нормального статевого розмноження, наприклад, гіногенез, андрогенез, кредитогенез.

При гіногенезі відбувається проникнення чоловічого ядра в яйцеклітину, але потім це ядро гине. Тому гіногенез можна розглядати як форму партеногенезу. Вважається, що гіногенез широко розповсюджений у природі.

Андрогенез – це явище, протилежне гіногенезу: жіноче ядро гине, а чоловіче зберігається. Серед Покритонасінних андрогенез зустрічається рідко (у кукурудзи й деяких видів тютюну).

Апоміксис частіше зустрічається в гібридних і поліплоїдних форм. До теперішнього часу встановлена наявність апоміксису більш ніж в 300 родів з 96 родин квіткових рослин. Найчастіше він зустрічається в родинях тонконогових (злаків), складноцвітих, розових, рутових і пасльонових. Апоміксис може бути спадковим (регулярним) або неспадковим (випадковим).

Особливо часто апоміксис зустрічається у покритонасінних, серед яких відомо декілька тисяч апоміктичних видів 300 родів, що належать до 80 родин, зокрема, і таких розповсюджених, як злаки (60 родів), складноцвіті (28 родів), розоцвіті (15 родів) і рутові (13 родів).

Апоміксис можна викликати експериментально – дією яких-небудь чинників (індукований апоміксис). Іноді він виявляється спорадично у окремих особин (факультативний апоміксис) або є основним і навіть єдиним способом розмноження (облігатний апоміксис).

Значення апоміксису:

- апоміктичне утворення насіння може розглядатися як форма безстатевого розмноження, оскільки всі члени апоміктичного клону володіють ідентичними генотипами з повністю закріпленими ознаками материнської рослини;
- апомікти, утворюють насіння, зазвичай мають перевагу порівняно з рослинами, що розмножуються статевим шляхом: для них є характерним регулярне утворення великої кількості насіння, яке не залежить від порушень мейозу.

- в тих випадках, коли зародок розвивається з гаплоїдних клітин, при апоміксісі утворюються гаплоїдні нащадки. Такі форми широко використовуються в селекції рослин;
- апоміксіс може бути використаний для закріплення гетерозису, при цьому виходить відносно константне потомство, яке зберігає особливості вихідних форм;
- апоміксіс може використовуватися при виробництві гібридного насіння різних культур з апоміктичних гаплоїдів шляхом подвоєння у них числа хромосом;
- апоміксіс використовують в генетиці та селекції рослин, наприклад, у селекції плодових та інших деревних рослин, у яких отримання гомозиготних ліній шляхом тривалого самозапилення в 6–7 поколіннях практично неможливо.