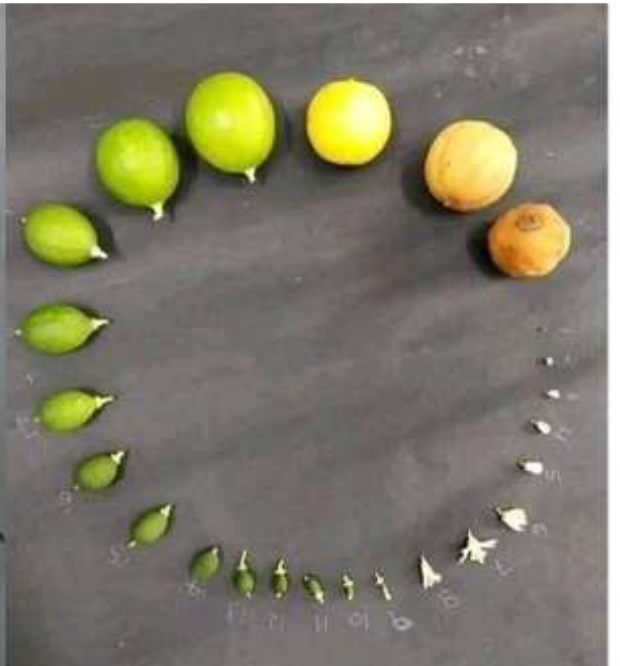




РЕПРОДУКТИВНЫЕ СИСТЕМЫ РАСТЕНИЙ





МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ
ДОНЕЦКОЙ НАРОДНОЙ РЕСПУБЛИКИ
Государственное образовательное учреждение
Высшего профессионального образования
«ДОНЕЦКИЙ НАЦИОНАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»
Биологический факультет
Кафедра ботаники и экологии

РЕПРОДУКТИВНЫЕ СИСТЕМЫ РАСТЕНИЙ



Донецк 2021

Репродуктивные системы растений.
/ составитель А. И. Сафонов ; ГОУ ВПО "Донецкий
национальный университет", Биологический факультет,
Кафедра ботаники и экологии. - Донецк :
ДонНУ, 2021. - 150 с.

Представлены материалы для работы по дисциплине Репродуктивные стратегии растений, организации и выполнения научно-исследовательской деятельности на кафедре ботаники и экологии Донецкого национального университета.

Рекомендовано к изданию решением заседания кафедры ботаники и экологии Донецкого национального университета. Протокол № 13 от 10.06.2021 г.

Рекомендовано к изданию решением заседания ученого совета биологического факультета Донецкого национального университета. Протокол № 10 от 18.06.2021 г.

ВВЕДЕНИЕ

Предложенное вашему вниманию научное издание сформировано таким образом, чтобы представить фундаментальные ботанико-экологические вопросы по стратегиям и тактикам растительных организмов в формировании специфики репродукции в широком смысле, что интегрирует многие фундаментально-прикладные задачи современной науки: выживание, популяционно-ценотические особенности, расселение растений (в контексте хронологии), размножение, воспроизведение, (ко-)эволюция, средообразование и перспективизация биоиндикационных исследований мониторингового назначения, что особо актуально для регионов с антропогенно трансформированной средой.



Возможно, это еще один повод задуматься:

- легко ли то, что **красиво** смотрится (?);
- **важно** ли то, на что направлены усилия (?);
- и за что **ботаника** удостоена такого внимания в молодежном сленге (?)



**РЕПРОДУКЦИЯ РАСТЕНИЙ:
ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ РАЗРАБОТКИ И ИННОВАЦИОННЫЕ ТЕХНОЛОГИИ**
из обзора ведущих специалистов РФ

©Т.Б. Батыгина, Г.Е. Титова, В.Е. Васильева

Перед биологической наукой все более остро встает задача построения индустриальных технологий, направленных на сохранение биологического разнообразия и расширенное воспроизводство биологических ресурсов России, а также на создание новых форм животных и растений с ценными признаками. Решение этих важнейших проблем возможно лишь на основе фундаментальных разработок в области биологии развития и теории репродукции, интегрирующим «стержнем» которых является эмбриологическая наука. Ни одно из современных исследований, связанных с клонированием, гибридизацией, влиянием антропогенного стресса на репродукцию, не может успешно развиваться без познания «интимных процессов» воспроизведения сложного многоклеточного организма и воссоздания целостной картины событий, начинающихся с момента его зарождения (из одной клетки — зиготы или соматической клетки) и определяющих дальнейший ход индивидуального развития.

Это положение ярко иллюстрируют работы по **программе «Репродукция человека»**, в рамках которой на основе фундаментальных исследований достигнуты значительные успехи по преодолению проблем зачатия и последствий генетических нарушений в развитии эмбриона, – **разработка технологий экстракорпорального оплодотворения, клонирования организма (образование однояйцевых близнецов — двоен, троен), а также его тканей с использованием генной инженерии и эмбриональных стволовых клеток.** Современная эмбриология растений, вооруженная арсеналом новейших методов исследования, располагает аналогичными достижениями в области клонирования растительного организма, а также в ряде других значимых аспектов репродукции. В связи с этим чрезвычайно актуальным является создание фундаментальной программы «Репродукция растений».

Специфика репродукции растений по сравнению с человеком и животными связана со сложившимся в ходе их эволюции прикрепленным образом жизни и автотрофностью. Она состоит в многовариантности способов образования их индивидуума (половой, бесполой, апомиксис), путей морфогенеза (эмбриогенез, эмбриоидогенез и гемморизогенез) и типов размножения (семенное, вегетативное, вивипатия). Поэтому в поле зрения современной эмбриологии растений находятся прежде всего проблемы становления различных систем репродукции, морфогенеза структурных модулей семенного и вегетативного размножения и его основных факторов (полярность, симметрия, «критическая масса» клеток, «морфологические поля», модели функционирования стволовых клеток и др.).

В XX веке эмбриология растений по праву стала одной из самых важных и увлекательных областей человеческого познания и сегодня переживает период расцвета, обусловленного общим прогрессом естествознания. В 50-60 годы этого столетия она перестала быть чисто описательной наукой и благодаря интенсивному развитию экспериментальных методов дала миру ряд ярчайших открытий общебиологического значения — *оплодотворение in vitro, соматический эмбриогенез (эмбриоидогенез), экспериментальная гаплоидия, парасексуальная гибридизация, цитоплазматическая мужская стерильность (ЦМС)*, получивших широкий выход в практику. Эмбриологическая информация становится все более актуальной для теоретических и прикладных исследований в XXI веке — в качестве ноу-хау при разработке генетикоселекционных программ и стратегии сохранения биологического разнообразия.

Необходимым звеном любой инновационной технологии является разработка теории, которая обеспечивает прорыв в знаниях о механизмах биологических процессов и базу для их целенаправленного управления. Результаты многолетних фундаментальных исследований лаборатории эмбриологии и репродуктивной биологии Ботанического института РАН по

сравнительной эмбриологии (Государственная премия, 1993 г. - 8 чел.) и биологии развития цветковых растений способствовали разработке **ОБЩЕЙ ТЕОРИИ РЕПРОДУКЦИИ**, а также *новых подходов и методов по оптимизации семенного и вегетативного размножения ряда ресурсных, редких и исчезающих видов*.

Создание общей теории репродукции оказалось возможным во многом благодаря тому, что коллектив **лаборатории и репродуктивной биологии БИН РАН** на протяжении многих лет сохраняет и приумножает традиции школы классической и экспериментальной эмбриологии растений, **основанной выдающим русским ученым С. Г. Навашиным**. Лаборатория является связующим звеном между ведущими научными и учебными центрами России и ряда зарубежных стран (Англии, Германии, Польши, Украины, Литвы, Латвии и др.), осуществляя **интеграцию исследований** в области эмбриологии и репродуктивной биологии растений. В 1996 г. коллектив лаборатории **получил официальное признание в статусе ведущей научной школы России** («Разработка теоретических основ семенной репродукции цветковых растений»), объединяющих большое число учеников (57 человек) из различных городов России и других стран.

Анализ банка эмбриологических данных, а также ревизия классических и современных представлений о сущности различных процессов и явлений с позиций системного комплексного подхода позволили сделать ряд открытий общебиологического значения.

Впервые выделен новый тип вегетативного размножения растений – эмбриодонегия, элементарной структурной единицей которого является эмбриод (соматический зародыш). При его выделении были использованы критерии: онтогенетический (гомофазная репродукция, унипарентальное наследование) и морфогенетический (биполярная организация — апексы побега и корня). В зависимости от происхождения и положения соматических зародышей на материнском растении выделены две основные формы эмбриодонегии: репродуктивная и вегетативная.

Исходя из современной концепции контроля клеточного цикла и структурной организации яйцеклетки и зиготы — ключевых факторов полового процесса у покрытосеменных растений, впервые выделен М-тип кариогамии в ходе первого звена двойного оплодотворения — сингамии. Установлены новые типы развития полового зародыша — Graminad и Paeoniad, и эндосперма — тубифлоральный. На основе разработанной теории критических периодов в онтогенезе выявлен новый генетический признак - «автономность зародыша», характеризующий его способность к самостоятельному (независимо от гормонов) развитию.

Выявлена роль феномена полиэмбрионии (образования в одном семени зародышей разного происхождения; уни- и бипарентальное наследование) как основы **ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ГЕТЕРОГЕННОСТИ СЕМЯН**, биологическое значение которой состоит в повышении пластичности и толерантности систем репродукции, адаптивных возможностей и конкурентоспособности растений.

Впервые обобщены данные по феномену живорождения у растений и животных, которое рассмотрено как своеобразная «эмбрионизация» онтогенеза; определена его роль в системе репродукции ряда видов в популяционно-экологическом и генетическом аспектах – в качестве особого типа размножения, сложившегося в ходе эволюции и обеспечивающего надежность репродукции при нарушении или отсутствии полового процесса.

Эти открытия и оригинальная интерпретация изучаемых явления легли в основу теории репродукции цветковых растений, освещающей принципы формирования систем репродукции (*чередование гаплоидного и диплоидного поколений, универсальность путей морфогенеза в естественных условиях и в культуре in vitro, соотношение способов семенного и вегетативного размножения — радикалов репродуктивной стратегии вида*), эмбриологические механизмы генетической гетерогенности семян, принципы структурной организации эмбриональных структур (*поливариантность развития, пространственно-временная координация*) и критические периоды в их развитии.

Эти теоретические разработки получили экспериментальное подтверждение в прикладных исследованиях по культивированию *in vitro* таких уникальных биологических систем, как зародыш, пыльник и др., и были реализованы в инновационных технологиях по созданию новых форм и сортов растений, а также по сохранению их естественного генофонда.

Использование нового универсального генетического признака - «АВТОНОМНОСТЬ ЗАРОДЫША», выявленного с помощью *метода эмбриокультуры*, содействовало оптимизации биотехнологических процессов и созданию в максимально сжатые сроки сортов ячменя «Раушан», «Рахат» и Биос-1, устойчивых к фитопатогенам, а также гомозиготного материала — тысяча линий (Алтайский НИИ земледелия и селекции, ВНИИ сельскохозяйственной биотехнологии, НИИ сельского хозяйства центральных районов Нечерноземной зоны).

Авторские работы по проблемам морфогенеза и размножения способствовали выведению сорта «Дульсинея» технологического растения стевии с высоким содержанием стевиозида — заменителя сахара в пищевой промышленности и медицине (совр. с ВИР РАСХН). Разработка способа массового тиражирования ценного лекарственного растения *Raiuolfia vomitoria* (на основе эмбриодогенного пути морфогенеза) освобождает страну от затрат на закупку импортного сырья (патент на изобретение № 2070787 — совм. с Санкт-Петербургской государственной химико-фармацевтической академией).

Фундаментальные разработки коллектива в области теории репродукции, не имеющие аналогов в мире, обобщены в 3-томном Энциклопедическом издании «Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции», опубликованном в США, и ряде других научных трудов. Это уникальная работа, обеспечившая высокий экономический и социальный эффект благодаря внедрению ее результатов в практику, получила широкое признание и была удостоена Премии Правительства РФ в области науки и техники.

В настоящее время новационные исследования по биотехнологии продолжены в рамках проекта «Создание новых форм растений (пшеница и подсолнечник) на основе современных достижений в области теории репродукции», выполняемого совместно с сотрудниками лаборатории генетики и цитологии растений Института биологии Уфимского НЦ РАН (зав. лаб., д.б.н. Н.Н. КРУГЛОВА) и отдела генетических ресурсов масличных и прядильных культур ВИР РАСХН (зав. отд., д.б.н. В.А. ГАВРИЛОВА, зав. гр. Молекулярной генетики, д.б.н. И.Н. АНИСИМОВА) (грант РФФИ № 05-04-08114-офи_а).

В результате разработки теоретических принципов культивирования мужских и женских генеративных структур различных видов растений (в том числе злаков) и экспериментальных работ по изучению их МОРФОГЕНЕЗА в культуре *in vitro* предложен ряд методических указаний, которые нашли применение в селекции растений. Использование этих принципов позволило провести системный анализ ЭМБРИОЛОГИЧЕСКИХ ОСНОВ АНДРОКЛИННОЙ ГАПЛОИДИИ. На модельных объектах — гибридах яровой мягкой пшеницы — определена специфика структурной организации и критический период развития пыльника, в ходе которого достигается компетентность сильновакуолизованных микроспор к переключению программы развития с гаметофитного — на альтернативный спорофитный путь.

Выявлены надежные фенотипические и морфологические маркеры для экспресс-диагностики пыльников в критическом периоде, оптимальный режим стрессового воздействия на них холодом (триггер спорофитной программы *in vitro*) и оптимальные концентрации гормонального компонента культурной среды для достижения максимального выхода хлорофиллоносных гаплоидных регенерантов посредством различных путей морфогенеза (*эмбриоидогенез, гемморизогенез*). На основе детального ультраструктурного исследования пластидного аппарата в ходе развития микроспориальных эмбриоидов установлены причины и возможный физиологический механизм возникновения альбинизма при андроклинии, снижающего ценность материала для селективных работ. Полученная информация позволила выявить определенные механизмы морфогенеза, обеспечивающие

формирование нормальных гаплоидных регенерантов на основе явления андроклинии, и разработать технологию их стабильного массового тиражирования. В результате максимальной реализации морфогенетического потенциала растений в условиях *in vitro* созданы андроклинные дигаплоидные линии яровой пшеницы с закрепленным гетерозисным эффектом, обладающие ценными признаками (однородностью, продуктивностью, устойчивостью к полеганию) и адаптированные к полевым условиям южного Урала. Полученные гибридные линии (АДГ 146, АДГ 152, АДГ 213, АДГ 225) в настоящее время используются в качестве исходного селекционного материала для создания новых сортов яровой пшеницы (совм. с ИБ УНЦ РАН и БашНИИСХ РАСХН, Уфа).

Использование комплекса молекулярно-генетических, биохимических и цитоэмбриологических методов для анализа путей возникновения межвидовых гибридов подсолнечника при скрещивании его культурных форм (с ЦМС) с многолетними дикими видами, обладающими ценными свойствами, позволило выявить генетические и эмбриологические механизмы, лежащие в их основе (апомиксис — апоспория). В результате межвидовой гибридизации созданы уникальные интрогрессивные линии — прототипы новых сортов подсолнечника. Предложенная разработка по созданию гибридных линий подсолнечника с закрепленным гетерозисным эффектом состоит в оригинальности происхождения его новых форм (использован генофонд многолетних видов), уникальности морфотипа, ветвистости, автофертильности, устойчивости к ложной мучнистой росе и фомопсису, однородности, а также наличия генов восстановления пыльцы форм с ЦМС. Поэтому полученные гибридные линии (ВИР767 Rf, ВИР768 Rf, ВИР769 Rf и др. - всего 10 линий) являются идеальными кандидатами для использования в качестве отцовских форм при создании промышленных гибридов и в настоящее время также включены в селекционно-генетическую работу (ВИР РАСХН совм. с ВНИИМК РАСХН).

Авторские разработки в области создания гетерозисных гибридов пшеницы и подсолнечника на основе использования явлений андроклинии и апомиксиса полностью патентоспособны и будут реализованы в рамках нового инновационного проекта.

Одним из приоритетных направлений работы лаборатории является разработка стратегии исследований в области Сохранения биологического разнообразия и создание биотехнологических способов массового размножения ряда редких и исчезающих видов растений.

В результате комплексных исследований различных аспектов эмбриологии и репродуктивной биологии ряда видов орхидных умеренной зоны (морфогенез семязачатка, семени, зародыша, проростка, сравнительный анализ и диагностика критических стадий развития при различных условиях культивирования и др.) разработана высокоэффективная технология их тиражирования в асимбиотической культуре *in vitro*. Данная технология позволяет: 1) качественно повысить всхожесть семян перечисленных видов и получить высокий процент жизнеспособных сеянцев, способных к дальнейшему развитию в нестерильных условиях; 2) унифицировать проращивание семян и выращивание растений орхидей различных видов; 3) удешевить стоимость процесса семенного размножения за счет уменьшения расхода компонентов питательных сред и использования более доступных веществ — дрожжевого экстракта и активированного угля вместо натриевой соли ДНК (заявка на патент № 93028737).

На основе растений, полученных в культуре *in vitro*, были созданы искусственные популяции различных видов орхидных — *Dactylorhiza maculata*, *Gymnadenia conopsea*, *Epipactis palustris*, *Cypripedium calceolus* (1991, 1993 гг., Научно-опытная станция БИН РАН «Отрадное»). Многолетний мониторинг этих популяций (1991-2006) показал, что они характеризуются стабильностью, увеличением численности, ускоренным прохождением особями начальных этапов онтогенеза и способностью к формированию полноценных семян. Уникальные разработки по репродукции орхидных *in vivo* и *in vitro* и мероприятия по созданию их искусственных популяций являются пионерскими в России (в странах Западной Европы — единичны). Несомненна их эффективность и перспективность для решения

проблем сохранения естественного генофонда орхидных в целом посредством не только интродукции, но и репатриации в естественных условиях, а также для разработки биотехнологии промышленного размножения высокодекоративных генотипов и их коммерческой реализации. В последние годы проводятся работы по созданию искусственных популяций в питомниках ряда других видов орхидных (*Dactylorhiza baltica*, *D. o'kelly*, *D. purpurella*, *Liparis loeselli*), а также их высадке в природные сообщества различного состава с целью репатриации (*D. maculata*). В настоящее время в БИН РАН создается генобанк орхидных умеренной зоны России, включающий 32 вида и 27 форм, из которых 7 видов сохраняется в коллекции *in vitro*. Семена, полученные с растений из искусственных популяций, включены в перечень семян БИН РАН (№ 140-1436 1995-2002 гг.) и используются для обмена с ботаническими учреждениями России и других стран (Франции, Германии, Словакии, Венгрии). Ряд исследований, проводимых в лаборатории эмбриологии и репродуктивной биологии БИН РАН, направлен на ближайшие и более отдаленные перспективы развития биологии, генетики и селекции в России.

Предложена **новая стратегия исследования явлений эмбриогении и эмбриоидогении у цветковых растений**. Рассмотрен **полиморфизм половых и соматических зародышей как проявление параллелизма в их развитии *in vivo* и *in vitro* с точки зрения основных критериев их развития — происхождение инициальных клеток, способы образования зародышей и их генетические характеристики**.

Результаты исследований позволили предложить **новую схему формирования генетической гетерогенности семян, обусловленной происхождением зародышей**. Выделены 4 категории семян: 1) с половыми зародышами (бипарентальное наследование); 2) с партеногенетическими зародышами (унипарентальное — материнское или отцовское наследование): диплоидными (нередуцированный партеногенез), гаплоидными (редуцированные партеногенез или андрогенез); 3) с химерными гемигамными зародышами (би- или унипарентальное наследование); 4) с соматическими зародышами (унипарентальное наследование): нуцеллярными, интегументальными, монозиготическими.

Гетерогенные семена могут содержать половой, партеногенетический зародыши и эмбриоиды в различных сочетаниях. В таких семенах бок о бок протекают половой и бесполой процессы образования нового индивидуума.

Впервые **ФЕНОМЕН ПОЛИЭМБРИОНИИ** рассмотрен с позиции **стволовых клеток растений**. На основе генезиса клеток яйцевого и антиподального аппаратов предложена **оригинальная концепция явления апогаметии**. Она позволяет объяснить различную **генетическую природу зародышей** при гаметофитном апомиксисе с учетом клонирования материнского и дочернего организмов. В связи с этим разработано новое представление о чередовании поколений в эволюции различных видов цветковых растений. Выявлены **шесть теоретически возможных способов образования половых и соматических зародышей из клеток яйцевого аппарата**.

Разработка данного направления имеет несомненное практическое значение, так как позволяет: 1) направленно влиять на сохранение почвенных банков семян («эмбриональных популяций») и создание искусственных семенных банков; 2) прогнозировать генотип потомства в популяциях и ценозах; 3) осуществлять тиражирование растений *in vivo* и *in vitro* на основе явления полиэмбрионии, т. е. Клонирования не только спорофита но и гаметофита.

Реализация этих задач внесет определенный вклад в решение проблем сохранения биологического разнообразия и создания новых форм растений.

Создание общей теории репродукции способствует решению фундаментальных проблем биологии развития (механизмы оплодотворения, развития зародыша и семени, апомиксиса, вивипарии) и определению роли и взаимосвязей различных форм и способов семенного и вегетативного размножения в системе репродукции. Это, в свою очередь, расширяет перспективы управления этапами онтогенеза и получения новых форм растений с помощью высоких технологий. **{Возможный алгоритм поиска: эмбриологическая информация→экспериментальные исследования→инновационные технологии}**

ЭМБРИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ (ЦВЕТКОВЫЕ)

Эмбриология растений - наука о закономерностях зарождения и первых этапов развития растительного организма - переживает полосу расцвета, обусловленного общим прогрессом в естествознании. Эмбриологи растений изучают сегодня не только процесс развития зародыша и семени в целом, но и сложные процессы морфогенеза, происходящие при бесполом размножении, различные аномалии, при половой репродукции. В последнее время эмбриология из чисто морфологической науки все больше становится морфофизиологической и экологоморфологической. Выявление морфогенетических и морфофизиологических корреляций, определяющих нормальный ход развития зародыша и проростка, невозможно без изучения меняющихся в процессе онтогенеза взаимоотношений растения и среды.

Современная эмбриология ставит своей задачей управление развитием организмов. Успехи в ее осуществлении возможны лишь при тесном сотрудничестве эмбриологов с цитологами, физиологами, генетиками, экологами и селекционерами. Эмбриологическая информация становится все более необходимой для теоретических и экспериментальных исследований, касающихся вопросов репродукции. Такие открытия XX века, как экспериментальная гаплоидия, парасексуальная гибридизация, выращивание растений из соматических клеток, имеют общебиологическое значение. Они не могут, однако, быть в полной мере переиспользованы без разработки эмбриологических аспектов этих явлений. Кроме того, и сама эмбриология растений располагает сегодня целым рядом фундаментальных открытий в области репродукции, имеющих широкий выход в практику (цитоплазматическая мужская стерильность - ЦМС, явления апомиксиса и ряд других).

На стыке эмбриологии, антэкологии, карпологии, генетики, физиологии и селекции сформировалось одно из новых, быстро развивающихся направлений – репродуктивная биология. Разработка теоретических основ полового и бесполого воспроизведения является составной частью репродуктивной биологии. Последняя включает изучение различных взаимосвязанных этапов онтогенеза: органогенез цветка, цветение, опыление, оплодотворение, эмбриогенез, созревание семян, диссеминацию, прорастание семян и семенное воспроизведение популяции. Все они так или иначе связаны с эмбриологией в широком смысле слова.

Главное – разработка проблем амфимиксиса и апомиксиса, закономерностей эмбриогенеза, явлений несовместимости и самосовместимости, выявление закономерностей потенциальной и реальной семенной продуктивности, а, следовательно, и урожайности.

Развитие репродуктивной биологии важно в связи с интродукцией и репатриацией редких, исчезающих и хозяйственно-ценных растений. К этому направлению примыкают цитоэмбриологические исследования по изучению влияния загрязнителей на репродуктивные структуры (антэкология), что связано с проблемой охраны окружающей среды. Эти исследования в последнее время - в век экологического стресса - приобретают все большее значение, так как репродуктивные структуры больше всего подвержены влиянию неблагоприятных факторов среды.

Особый интерес представляет изучение явлений апомиксиса во всей их широте. Вопросы, связанные с изучением партеногенеза, апоспории, диплоспории, полиэмбрионии нуждаются сейчас в более активном исследовании, особенно в связи с запросами практики. Такие типы агамоспермии, как вивипария и адвентивная эмбриония, которые вероятно можно рассматривать как переходные формы между семенным и вегетативным размножением, заслуживают особого внимания эмбриологов.

Выявление закономерностей эволюции онтогенеза в связи с вопросами филогении и систематики продолжает оставаться одним из основных направлений в современной эмбриологии. Эмбриологические признаки, в силу их относительного консерватизма, представляют собой дополнительный материал для развития и уточнения наших представлений о систематическом положении ряда порядков, семейств, родов и даже видов.

Одной из актуальных задач является исследование слабо изученных таксонов, что необходимо для уточнения критериев эволюционной и систематической значимости признаков.

Новые данные, накопленные в описательной и экспериментальной биологии, морфологии, репродуктивной биологии и биологии развития, должны сыграть свою роль в активизации работ в области эволюционной эмбриологии.

С накоплением новых данных повышается объективность классификаций и их соответствие реальным эволюционным процессам. Это способствует более активному участию эмбриологов в разработке проблем систематики и филогении цветковых растений. Однако теоретические основы классификации эмбриональных структур все еще разработаны недостаточно. Усиление систематической и филогенетической значимости этих классификаций тесно связано с прогрессом наших знаний о процессах эволюции растений, ее движущих факторах (экологических, генетических и др.) и способах эволюционных преобразований онтогенеза растений. Отсюда вытекает необходимость всестороннего углубленного внимания к эмбриональным структурам, наиболее полно отображающим особенности эволюции онтогенеза, а также необходимость обсуждения этих проблем и новых классификаций на предстоящих конференциях и симпозиумах (с участием не только эмбриологов, но и систематиков).

За сравнительно короткий период развития эмбриология растений стала разветвленной областью биологии.

В эволюционной эмбриологии зародился новый подход к изучению проблем эволюционной адаптации растений — эколого-морфологический. На примере паразитных растений, установлено, что в основе эволюционных преобразований их репродуктивных структур лежат такие общебиологические явления, как метаморфоз, неотения, редукция. В этом аспекте рассмотрены гипотезы о возможных механизмах эволюционного становления односемядольности зародыша в рамках существующих гипотез о гетерохронии и синкотилии.

Экологическая эмбриология — важнейшее направление в исследованиях раннего онтогенеза и выявлении в нем критических периодов. Познание пластичности и толерантности систем репродукции также является предметом исследования экологической эмбриологии. В связи с этим важное значение имеет изучение эмбриональных структур (семязачатка, зародыша и др.) с позиции выявления резервов и надежности биологических систем.

Это направление смыкается с популяционной эмбриологией, в задачу которой входит изучение варибельности морфогенеза и фенотипа в популяции (изучение вариаций жизненного цикла и многообразия систем репродукции).

Иммунологическое направление в эмбриологии призвано сыграть значительную роль в решении вопросов, связанных с проблемой совместимости и несовместимости при гибридизации.

В последнее время все более ярко проявляется тенденция к синтезу эмбриологических и генетических данных — генетической эмбриологии. Еще Н. К. Кольцов (1935) питал, что «...только объединение этих двух наук (экспериментальной эмбриологии и генетики — Т.Б. Батыгина) между собой, а также с цитологией и биохимией создаст единую науку, которая может разрешить общебиологические проблемы». Все проблемы, связанные с морфогенезом: проблемы дифференциации, специализации, оценки признаков, определение понятий «ген и признак», «генотип и фенотип», в той или иной степени касаются эмбриологии и генетики. Это направление уже сформировалось в Саратовском университете.

В последнее время бурно стала развиваться экспериментальная эмбриология, которая в отличие от описательной позволяет ответить на вопрос, не только как, но и почему, складывается так или иначе сложный морфопроецесс эмбрионального развития.

Известный крупнейший эмбриолог растений Р. Maheshwari предсказывал еще в 1950 г., что будущее эмбриологии несомненно принадлежит экспериментальному направлению.

Основным стимулом развития экспериментального направления в эмбриологии растений являются, в первую очередь, запросы практической селекции: выяснение причин стерильности и их преодоление: использование адвентивных зародышей и др.

Моделью для изучения механизмов дифференциации и молекулярно-генетических закономерностей морфогенеза эмбриональных структур, особенно в последнее время, стали регенеранты, полученные с помощью культуры растительных клеток, тканей, органов и зародышей (эмбриокультура). Получены интересные данные относительно влияния различных абиотических факторов на морфогенез, рассмотрены возможные способы образования эмбриоидов и т. п. Успех эмбриокультуры зависит от правильно выбранной стадии развития генеративных структур, используемых в культуре *in vitro*, от состояния донорских растений. Актуальной становится разработка теоретических основ культивирования *in vitro* как вегетативных, так и генеративных структур (завязь, пыльник, семязачаток, зародыш, эндосперм, зародышевый мешок, спермий и др.). Сочетание экспериментального подхода со знанием деталей генезиса эмбриональных структур, позволяет предсказать пути морфогенеза регенерантов, оптимальную стадию развития зародыша для эмбриокультуры и т. п. Это направление смыкается с клеточной инженерией и биотехнологией.

При создании генетико-селекционных программ и разработке эффективных биотехнологий все большее значение придается эмбриологическим данным, по которым можно судить о том, как протекают процессы, приводящие к образованию нормальных семян, и о причинах аномалий, сопровождающих ход эмбриональных процессов.

В результате разработанного эмбриологами Ботанического института РАН (С. Петербург) системного подхода применительно к генеративным структурам, используемым в культуре *in vitro* выдвинуты отдельные теоретические положения (например, автономность зародыша, критические стадии в развитии генеративных структур и др.), которые применяются в селекционной работе. С учетом этих знаний получены новые формы растений.

Становятся более очевидными перспективы развития прикладной эмбриологии. Среди проблем можно выделить:

– экологические проблемы, связанные с разработкой подходов и методов получения нормальных семян редких и хозяйственно-ценных растений; сохранение биологического разнообразия — создание банка генетического материала (семян, зародышей, половых клеток); выявление уровня пластичности и толерантности систем репродукции и соотношения различных способов размножения у разных таксонов при воздействии повреждающих факторов;

– биотехнологические проблемы, связанные с созданием эффективных технологий для массового тиражирования новых форм и сортов, а также редких и исчезающих видов растений на базе эмбриодогенеза (соматического эмбриогенеза) и гемморизогенеза (органогенеза);

– сельскохозяйственные проблемы — повышение реальной продуктивности, создание новых форм и сортов с применением методов отдаленной и парасексуальной гибридизации, преодоление нескрещиваемости и т. д.

Прогресс эмбриологии тесно связан с использованием современных методов (электронной микроскопии, ауторадиографии, радиоактивных изотопов, моделирования, микрохирургии), что открывает новые перспективы исследования на различных уровнях организации (молекулярном, клеточном, тканевом, органном, организменном и популяционном).

Применение флюоресценции, в том числе иммунофлюоресценции, фазового контраста, электронной (ТЭМ, СЭМ) и интерференционной контрастной оптики *Nomarski*, а также методов современной клеточной биологии — иммуоцитохимии, цейтраферной съемки, «*vidio-imageprocessing*» — уже позволило получить ряд уникальных данных по тонкой структуре и функциям репродуктивных органов и тканей. Выявлен деморфизм спермиев,

возможность энзиматического изолирования генеративной клетки и спермиев, зародышевого мешка, а также отдельных клеток женского гаметофита. Использование эндоэнзимных маркеров позволило выявить специфические особенности мейоза. Количественные исследования мРНК в пыльцевом зерне и спермиях уже позволили получить новые данные об их тонкой структуре. Идентифицирована мРНК в зрелом пыльнике и выявлены специфические гены, контролирующие микроспорогенез.

Достижения эмбриологической науки в последние десятилетия поставили эмбриологов перед необходимостью написания нового обобщающего труда. Предпринята попытка рассмотреть генезис отдельных эмбриональных структур с позиции системного подхода, а также по возможности наиболее полно и в современной интерпретации осветить вопрос о репродукции цветковых растений.

Следует отметить, что последние международные конгрессы и симпозиумы по эмбриологии растений, в которых участвовали не только эмбриологи растений, но и генетики, физиологи, цитологи, биотехнологи, еще раз подтвердили своевременность публикации данного издания. Биологи равных специальностей остро нуждаются в обобщении эмбриологических данных и особенно в единой терминологии.

ЦВЕТОК **ОБЩЕЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЕ**

ЦВЕТОК — важнейшая репродуктивная структура покрытосеменных, в которой происходит микро- и мегаспорогенез, микро- и мегагаметогенез, опыление и оплодотворение, развитие зародыша и в конечном счете — образование семян и плодов. Его рассматривают чаще всего как метаморфизированный, одноосный, укороченный побег с ограниченным ростом, выполняющий репродуктивную функцию.

Цветки необычайно разнообразны по строению, окраске и размерам, варьирующим от нескольких мм до одного метра и более в диаметре (например, у раффлезии).

Цветок заканчивает собой стебель, главный или боковой. Часть стебля под цветком, лишенная обычно листьев, называется цветоножкой. Цветоножки у разных растений различны по размерам и играют большую роль при формировании разнообразных соцветий (зонтиков, щитков, кистей и др.). Иногда цветоножка укорочена, едва выражена или даже отсутствует; в последнем случае цветки называют сидячими.

Цветоножка переходит в ось цветка, или цветоложе. Цветоложе обычно шире цветоножки и характеризуется слабо выраженными междоузлиями. На узлах цветоложа располагаются все части цветка, как стерильные (чашелистики и лепестки), так и споронные (тычинки и плодолистики). Цветоложе может иметь различную форму — удлинненную, уплотненную, выпуклую. В некоторых группах покрытосеменных цветоложе при созревании плодов сильно меняет размеры, окраску и является аттрактантом для биотических агентов, распространяющих плоды (например, у земляники, шиповника и др.).

Чашелистики и лепестки составляют вместе околоцветник, стерильную часть цветка. Чашелистики обычно служат для защиты внутренних частей цветка, особенно до его распускания (в бутоне), а если они зеленые, то и дополнительными органами фотосинтеза. Иногда чашелистики становятся лепестковидными и принимают на себя функцию лепестков, привлекая внимание биотических агентов, производящих перекрестное опыление (например, у дельфиниума, борца, купальницы из лютиковых). Чашелистики могут служить также для защиты развивающихся плодов, могут участвовать в формировании структуры плодов, способствовать их распространению. Благодаря многообразию биологических функций, выполняемых чашелистиками, они подвергаются разнообразным видоизменениям. Чашелистики имеют листовую природу. Они, по-видимому, произошли из верховых вегетативных листьев. Переходы от верховых листьев к чашелистикам хорошо выражены у представителей ряда семейств (например, у пионовых, калликантовых, диллениевых и др.),

Лепестки, образующие венчик цветка, играют обычно иную роль, чем чашелистики. На ранних стадиях развития цветка они также имеют функцию защиты внутренних частей цветка, а в дальнейшем, в раскрытом цветке, их основная функция — привлечение опылителей и содействие успешному перекрестному опылению. Происхождение лепестков у разных групп цветковых различно. В подавляющем большинстве случаев лепестки происходят из тычинок, которые стерилизовались. Особенно выражена тычиночная природа лепестков у представителей таких семейств, как лютиковые, маковые, нимфейные, розоцветные, а также у многих других. Однако не у всех представителей покрытосеменных лепестки имеют тычиночное происхождение; у ряда, в основном архаических, семейств, таких как магнолиевые, пионовые, винтеровые, лимонниковые, они, также как и чашелистики, имеют листовое происхождение. Поэтому в настоящее время в цветках принято различать андропеталы — лепестки, возникшие из тычинок, и брактеопеталы — лепестки, являющиеся производными прицветных листьев (брактей).

Размеры, форма и окраска венчика отличаются большим разнообразием и связаны с биологией опыления. Лепестки часто срастаются краями, образуя спайно-лепестный венчик. Такой венчик возникает из свободнолепестного независимо в разных линиях эволюции покрытосеменных растений. Когда в цветке имеются как чашечка, так и венчик, то околоцветник называют двойным. В тех случаях, когда либо лепестки отсутствуют, либо нет ясно выраженных различий между чашелистиками и лепестками, околоцветник называется простым. Простой околоцветник бывает венчикообразным, если его листочки ярко окрашены, либо чашечкообразным, если он невзрачный, окрашенный в зеленоватые тона.

Удобно различать несколько типов цветков в зависимости от наличия околоцветника и его строения:

ахламидный — цветок без околоцветника, голый (предполагается его первичная беспокровность); в некоторых случаях функции околоцветника могут выполнять верхушечные вегетативные листья;

гаплохламидный — цветок, с первично недифференцированным простым околоцветником, листочки которого расположены по спирали или циклами — мутовками; листочки околоцветника могут быть брактеоидными (чашечкообразными) или петалоидными (лепесткообразными);

диплохламидный — цветок, в котором внутренние стерильные филломы отличаются от наружных (т. е. имеется чашечка и венчик);

апохламидный — голый цветок, но не первично беспокровный, а такой, в котором, несомненно, произошла редукция околоцветника, приведшая к его исчезновению; если вследствие редукции цветок утратил чашелистики, его можно назвать апосепальным, а если в процессе эволюции исчезли лепестки — апопетальным.

Внутри от околоцветника расположены тычинки, а в центре — плодолистики. Совокупность тычинок в цветках называется **андроцеом**, а совокупность плодолистиков — **гинецеом**.

В некоторых специализированных цветках тычинки становятся стерильными, изменяют форму и превращаются в так называемые стаминодии.

Внутреннюю часть цветка занимают плодолистики, морфологически и функционально плодолистики соответствуют мегаспорофиллам. У ряда архаических покрытосеменных сохранился довольно примитивный тип плодолистика (например, у родов дегенерия и тасманния). Он состоит из короткой ножки и сложенной вдоль средней жилки пластинки, края которой не замкнуты, они не только не срастаются, но фактически едва соприкасаются. Сближенные края плодолистика представляют собой примитивную рыльцевую поверхность, покрытую многочисленными железистыми волосками. Срастание этих сближенных краев у таких типов плодолистиков происходит после опыления, при формировании плода. У подавляющего большинства покрытосеменных плодолистки в процессе эволюции срослись краями и сформировали пестики. В пестике выделяются рыльце, улавливающее и удерживающее пыльцевые зерна, столбик (стилодий), который приподнимает рыльце над

завязью и представляет собой тракт, по которому растет пыльцевая трубка, и завязь, где формируются семязачатки, в которых образуется женский гаметофит, или зародышевый мешок.

Пестик мультифункционален, причем его функции строго меняются в онтогенезе. На самых ранних этапах развития он защищает развивающиеся семязачатки от неблагоприятных условий среды, пестик представляет собой влажную камеру, в которой формируются семязачатки, а стенки его на этом этапе также и фотосинтезируют. Рыльце, которое в дальнейшем улавливает и удерживает на своей поверхности пыльцевые зерна, представляет собой селектор, отбирающий и стимулирующий прорастание пыльцы своего вида. В семязачатках, располагающихся внутри завязи пестика, происходит оплодотворение яйцеклетки, формируется зигота, зародыш, в дальнейшем они превращаются в семена, обычно хорошо защищенные плодолистиком, который к моменту созревания семян превращается в плод и способствует их дальнейшему распространению.

Наиболее архаичные покрытосеменные характеризуются цветками, в которых плодолистики (пестики) свободные, они обычно присутствуют в большом числе и располагаются спирально (например, гинецей магнолии, лютика). Такой гинецей называется **апокарпным**; число плодолистиков при это может быть очень различно — от многих до одного (мономерный гинецей). В процессе эволюции гинецея плодолистики могут срастаться между собой, и из апокарпного гинецея возникает **ценокарпный**. Обычно различают **три типа ценокарпного гинецея: синкарпный, паракарпный и лизикарпный**. Во всех этих типах отдельные стилодии могут оставаться свободными или срастаются, образуя общий столбик. Если плодолистики свободны, и каждый из них образует отдельный пестик, то верхняя удлинённая часть пестика, несущая рыльце, называется стилодием. Если плодолистики срослись, то верхушки их могут все же оставаться свободными, и тогда пестик имеет несколько свободных стилодиев, если же стилодии срастаются, то образуется столбик.

Во многих линиях эволюции покрытосеменных независимо и параллельно произошло срастание ценокарпного гинецея с окружающими его частями цветка, и в результате возникла так называемая нижняя завязь. Конструктивно нижняя завязь более экономична: при относительно меньшей затрате «строительного материала» обеспечивается более эффективная защита семязачатков и семян, увеличивается полиморфизм типов плодов расширяются возможности распространения плодов и семян.

Части цветка закладываются на цветоложе в виде меристематических бугорков (примордиев), обычно в строгой последовательности — от периферии к центру, т.е. сначала бугорки чашелистиков, затем лепестков, тычинок и, наконец, плодолистиков. Но нередко эта последовательность частично нарушается; более того известны даже крупные таксоны, у представителей которых заложение элементов андроцея (при многочисленных тычинках) идет центробежно, т.е., от центра к периферии, и т.д.

Исходным в эволюционном плане было, по-видимому, спиральное, или ациклическое, расположение частей цветка на цветоложе. В настоящее время у покрытосеменных преобладают круговые, или циклические цветки, когда части цветка образуют отчетливые циклы, мутовки, или круги (например, 5 чашелистиков в одном круге, 5 лепестков в следующем, 10 тычинок в двух кругах и пестик из 5 плодолистиков). Чаше других встречаются пятикруговые, четырех круговые (особенно в тех случаях, когда выпадает один круг тычинок) и трехкруговые цветки, но возможно и сокращение, и увеличение числа кругов. Наконец, известны и гемициклические цветки, в которых наружные филломы (весь околоцветник или только чашечка) располагаются кругами, а внутренние (тычинки и пестики) — по спирали.

В циклических цветках обычно соблюдается правило чередования кругов, т.е. члены каждого последующего круга не противолежат членам соседних кругов, а чередуются с ними. Иногда это правило нарушается: так, если в цветке, например, два круга тычинок, то

наружные могут противолечь лепесткам, а не чашелистикам — явление так называемой обдиплостемонии.

Цветки бывают **обоеполые** (с андроцеом и гинецеом) и **однополые** (только с андроцеом или только с гинецеом). При этом однополые цветки могут находиться на одном растении, как у дуба, березы, кукурузы, когда растение называется однодомным, либо они развиваются на разных растениях, как у тополя, облепихи и конопли — растения называются двудомными. В случае же когда на одном растении встречаются как обоеполые, так и однополые цветки, как у многих сложноцветных и тыквенных, то их называют полигамными. В настоящее время считается, что однополые цветки возникли в процессе эволюции из обоеполых, а у однополых цветков двудомность — явление более позднее, чем однополость.

Один из очень важных признаков цветка — тип его симметрии, которая определяется в первую очередь расположением листочков околоцветника. Если через поперечное сечение цветка можно провести несколько плоскостей симметрии, т.е. если он имеет радиальную симметрию, то такой цветок называют актиноморфным (правильным). Актиноморфные цветки свойственны большинству покрытосеменных.

В процессе специализации, связанной в первую очередь с биологией опыления, во многих линиях эволюции из актиноморфных возникли зигоморфные (неправильные) цветки. В отличие от актиноморфных зигоморфные цветки могут быть разделены в медианной плоскости на две одинаковые половины только в одном направлении (например, цветок фиалки или гороха). Кроме радиально симметричных (т.е. актиноморфных) и зигоморфных цветков встречаются также асимметричные, в которых невозможно провести ни одной плоскости симметрии и разделить их на две равные (симметричные) половины (например, цветок канны).

Таким образом, следует отметить, что цветки различных покрытосеменных имеют очень разное и зачастую сложное строение, поэтому описание их и сравнение друг с другом, что важно в первую очередь для целей систематики, нередко затруднительно и во всяком случае очень трудоемко. Для более быстрого и легкого ознакомления со строением цветков с середины прошлого столетия ученые стали пользоваться диаграммами и формулами. Диаграммой в ботанике называется изображение проекции частей цветка на горизонтальную плоскость, причем различные части цветка обозначаются различными знаками. Практически наиболее точный метод построения диаграммы — это сечение зрелого бутона вместе с кроющим листом и прицветниками (если они есть) и точное изображение полученной картины. Диаграмма дает возможность судить о числе частей цветка, их взаимных отношениях, расположении, типе симметрии цветка и т.д.

Более сжато, хотя и менее наглядно, общий план строения цветка может быть передан в виде формулы. При использовании принятых для этой цели символов и цифр в формуле также можно отразить тип симметрии, спиральное или циклическое расположение частей цветка, число элементов, их срастание, увеличение путем расщепления, положение завязи и другие признаки.

Возникновение цветка в эволюции растений было ароморфозом большого биологического значения. Цветок позволил покрытосеменным использовать множество биотических и абиотических агентов для процесса перекрестного опыления и тем самым дал им значительные преимущества в решении проблем репродукции по сравнению с другими отделами высших растений. Большинство современных ученых считают, что первоначальными агентами, производящими опыление покрытосеменных растений, были насекомые.

Важным условием возникновения энтомофилии послужила обоеполость репродуктивных органов цветковых растений. В обоеполых цветках насекомые, использовавшие первоначально пыльцу в качестве пищи, перелетая с цветка на цветок, неизбежно производили перекрестное опыление, тогда как при раздельнополых

репродуктивных органах (например, у современных голосеменных) роль насекомых как опылителей весьма невелика.

По мнению ряда ученых, связь насекомых с репродуктивными органами растений возникла давно, в триасе или даже в перми. Насекомые еще тогда обнаружили питательную ценность пыльцы и поллинофагия, вероятно, возникла независимо в разных отрядах насекомых, начавших систематически питаться пыльцой различных групп высших растений. Тем самым, ко времени появления цветковых растений в природе уже существовали различные группы насекомых-поллинофагов среди прямокрылых, жуков, сетчатокрылых и др., которые стали посещать цветки и использовать пыльцу в качестве пищи. По-видимому, именно опыление цветков различными группами насекомых на разных этапах эволюции

покрытосеменных стимулировало большое разнообразие их морфологии. В процессе дальнейшей сопряженной эволюции покрытосеменных и насекомых в результате стабилизирующего отбора возникают удивительные, хитроумные устройства в структуре цветков, способствующие посещению их строго определенными группами насекомых. В цветках кроме пыльцы появляются разнообразные аттрактанты, в первую очередь нектар, пищевые тельца, масла, их начинают посещать птицы, летучие мыши и другие мелкие позвоночные. Аттрактанты, вырабатываемые цветками покрытосеменных, ученые делят на две группы — первичные и вторичные. К первичным аттрактантам относятся те, ради которых животные посещают цветки, это в первую очередь источники пищи, а именно пыльца, нектар, пищевые тельца, масла и др. Ко вторичным аттрактантам относят то, что привлекает внимание агентов опыления, а именно — аромат, визуальные приманки (венчик и др.), жилище и т.д. Использование покрытосеменными большой армии биотических агентов привело к возникновению во многих их группах сложных механизмов опыления. Однако далеко не все покрытосеменные используют животных в качестве опылителей, некоторые цветковые, либо изначально, либо потеряв биотические агенты, используют в качестве опылителей ветер и воду. Цветки у таких растений имеют внешне более простое строение, околоцветник, как правило, простой, невзрачный, его листочки не препятствуют попаданию на пестик пыльцевых зерен, которые двигаются с потоками воздуха. У тычинок часто

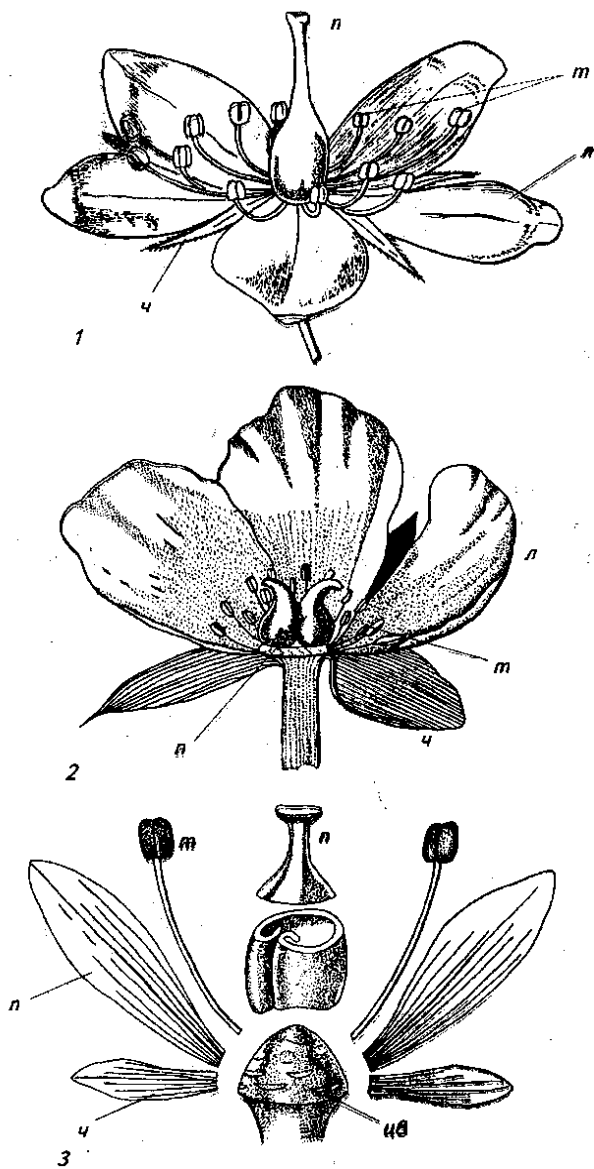


Рис. 1 Цветок.

1 — полный обоеполый цветок; 2 — цветок неона (в продольном разрезе со многими тычинками и двумя пестиками /прочие удалены/); 3 — отдельные части цветка (схема); л — лепестки, n — пестики, m — тычинки, цв — цветоложе, ч — чашелистики. 1—3 — по: Курсанов и др., 1940.

околоцветник, как правило, простой, невзрачный, его листочки не препятствуют попаданию на пестик пыльцевых зерен, которые двигаются с потоками воздуха. У тычинок часто

удлиняется тычиночная нить, своеобразные модификации претерпевают столбик, рыльце и т. д. Особенно сильно у анемофильных и гидрофильных растений изменяется оболочка пыльцевых зерен, благодаря чему пыльца легко распространяется не только потоками воздуха, но и в толще воды. У растений, использующих абиотические агенты опыления, четко выражены сезонные, фенологические и суточные ритмы цветения.

В отношении происхождения цветка существует несколько основных точек зрения. Чаще всего его рассматривают как метаморфизированный, укороченный побег с ограниченным ростом, приспособленный для выполнения специфических функций (эвантовая, или стробилиарная теория). При этом предполагают, что цветок произошел из стробила (шишки) тех или иных голосеменных, в частности беннеттитовых или саговниковых. Однако в настоящее время считается более вероятным, что как цветок покрытосеменных, так и стробилы голосеменных имеют лишь общее происхождение от репродуктивных побегов еще лишенных стробил полностью вымерших семенных папоротников. Другие ученые считают, что в процессе эволюции цветок возник не из простого побега, а из целой системы побегов и, следовательно, скорее гомологичен соцветию («псевданций»), хотя конкретные морфологические решения здесь очень разнообразны (псевдантовая теория). Существует также и теломная теория, трактующая цветок как модификацию теломов первичных высших растений. Наконец, ряд ученых считают, что необычайный полиморфизм цветков покрытосеменных не позволяет свести их к одному-единственному, исходному прототипу и, следовательно, цветки в разных таксонах вовсе не обязательно строго гомологичны.

Как бы то ни было, на практике **цветок** действительно, удобнее всего уподобить **простому, укороченному побегу**, имеющему **осевую часть** (цветоложе, тор) или **стоподобные филломы** — **стерильные** (околоцветник) и **фертильные** (тычинки и пестики).

Оценка примитивности или, наоборот, эволюционной продвинутости признаков цветка покрытосеменных зависит, конечно, от взглядов на происхождение этой группы. Исходя из господствующих представлений на этот счет большинство исследователей считают примитивными признаками выпуклое или коническое цветоложе, спиральное расположение частей цветка, множественность и неопределенность его частей, актиноморфность, отсутствие сростаний, листовидные тычинки без четко дифференцированной тычиночной нити и обычно с выраженным над связником, апокарпный гинецей, незамкнутые до конца плодолистики, низбегающие рыльца и т. д. С другой стороны, альтернативные особенности — плоское или точечное цветоложе, фиксированное число циклически расположенных частей, спайнолепестность, ценокарпия и т.п. рассматриваются как эволюционно продвинутые признаки.

Таким образом, возникновение цветка и его производство – плода позволило покрытосеменным использовать множество биотических и абиотических компонентов биосферы для обеспечения процессов опыления и расселения, что дало им значительные преимущества по сравнению с другими группами растений и явилось важной причиной их победы в борьбе за существование.

АНДРОЦЕЙ (греч. *aner*, род. *andros* — мужчина, *oikos* — дом) - совокупность тычинок (микроспорофиллов) в цветке. Термин предложен в 1826 г. DeCandolle. Число и форма тычинок в цветках варьируют, что в первую очередь связано со способом опыления.

В цветках тычинки располагаются строго закономерно. У сравнительно более архаичных семейств они располагаются еще в спиральном порядке, их, как правило, много, и число их неопределенное. У подавляющего же большинства покрытосеменных тычинки в цветках расположены циклически или мутовчато, число их строго определенное, обычно небольшое.

Тычинки могут сростаться, причем сростаются либо тычиночные нити (например, у бобовых), либо пыльники (например, у сложноцветных), Редко сростание заходит так далеко,

что даже теряются границы пыльников (например, у некоторых тыквенных). Нити тычинок иногда срастаются в отдельные пучки, как у зверобойных, либо в окружающие завязь трубки, как у мальвовых. Тычинки могут срастаться и с околоцветником, особенно с венчиком, на большем или меньшем протяжении; часто происходит также срастание тычинок со столбиком пестика (например, гиностемий у орхидных). Все срастания тычинок возникли в эволюции в результате стабилизирующего отбора под влиянием различных способов опыления и являются обычно чрезвычайно постоянными.

Как было отмечено раньше, в процессе эволюции покрытосеменных число тычинок в цветках уменьшается, и становится строго определенным, однако в некоторых линиях эволюции число тычинок вновь возрастает, что характерно, например для кактусовых и некоторых розоцветных. Это увеличение числа тычинок связано с биологией опыления и обычно характерно для цветков, лишенных нектара, где аттрактантом для биотических агентов, производящих перекрёстное опыление, являются пыльцевые зерна.

ТЫЧИНКА – генеративный орган цветка, представляющий собой преобразованный в процессе эволюции микроспорофилл.

Тычинка у большинства цветковых растений состоит из проксимальной стерильной части – **тычиночной нити** и дистальной фертильной части – **пыльника**. Тычиночная нить варьирует по форме, размерам и времени ее существования. Обычно это произвольный орган, но иногда, становясь деревянистой, тычинки сохраняются при плоде. На тычиночной нити иногда образуются придатки различного происхождения и с разными функциями. Чаще всего возникновение этих приспособлений обусловлено тем или иным способом опыления. У большинства видов цветковых в тычинке имеется проводящий пучок. Обычно пучок проходит через всю тычиночную нить и заканчивается либо в ткани связника, либо у основания пыльника. У некоторых растений проводящий пучок в тычинке частично или полностью редуцирован.

Пыльник состоит из одного или нескольких микроспорангиев, в полости которых развивается пыльца. Связник – стерильная ткань, соединяет микроспорангии в единое целое – пыльник. Связник может выступать над микроспорангиями, образуя разной формы и величины придатки. У большинства видов цветковых (95%) в связнике имеется один проводящий пучок, у злаков вокруг проводящего пучка дифференцируются клетки обкладки. Форма, размеры и степень дифференциации связника в значительной степени определяют форму пыльника.

Тычиночная нить, связник и его дистальные придатки представляют собой части микроспорофилла, поэтому морфологически не совсем точно говорить, что пыльник «прикрепляется» к тычинке. Выделено несколько типов тычинок на основании характера соединения пыльника с тычиночной нитью (вросшие, качающиеся и т. д.), которые учитываются систематиками.

У отдельных примитивных представителей семейств *Magnoliaceae*, *Degeneriaceae* и др. тычинка представляет собой пластинчатый микроспорофилл с тремя жилками, в толще которого дифференцируются и формируются микроспорангии. У этих видов тычинка не разделена на тычиночную нить и пыльник. У некоторых видов (например, у представителей рода *Juglans*) в процессе эволюции произошла редукция тычиночной нити, в результате чего появились сидячие тычинки. Однако сидячие тычинки могут являться следствием и ряда других причин. Рис. 2.

Число микроспорангиев и их положение в микроспорофилле различно у разных таксонов. Изменение расположения микроспорангиев частично прослеживается в их генезисе, но обычно ход этих изменений проследить трудно, т. к. они являются результатом длительных эволюционных преобразований (адаптации к способам рассеивания пыльцы). Установлены две формы расположения микроспорангиев на спорофилле: **абаксиальное** и **адаксиальное**. Кроме того, положение микроспорангиев в пыльнике определяется также характером вскрывания пыльника: экстрорзным, интрорзным, латрорзным и их различными

вариациями. Все эти признаки используются систематиками и имеют большое значение для понимания эволюции микроспорангиев и микроспорофилла в целом.

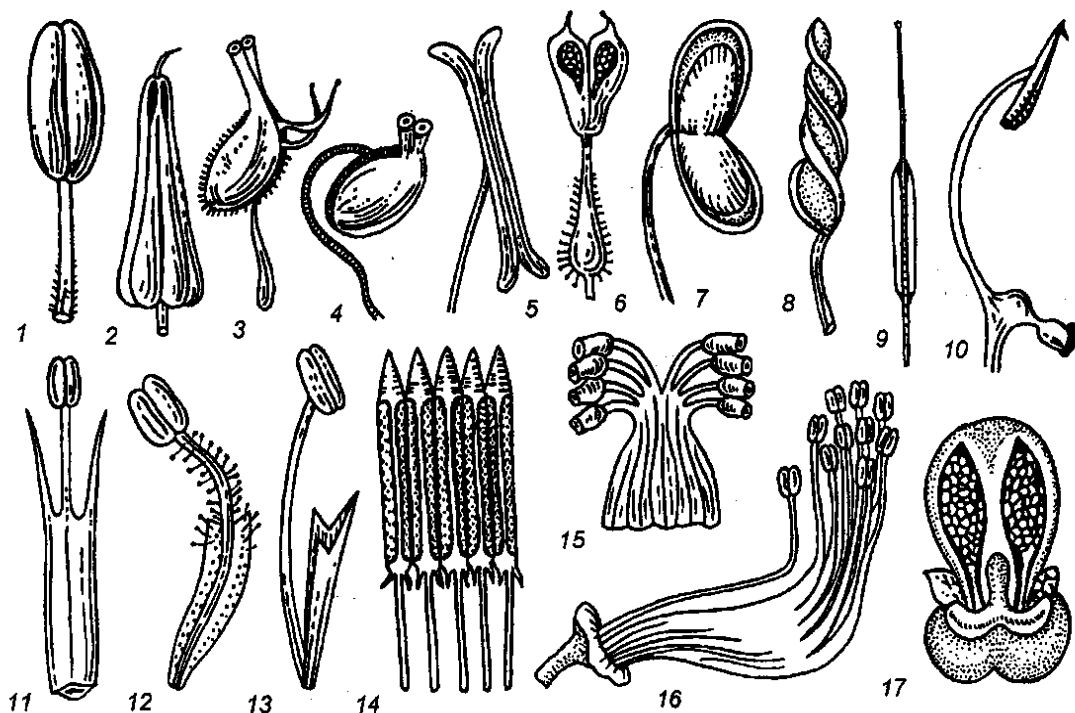


Рис. 2. Тычинки разных растений.

1 — *Hyoscyamus niger*, 2 — *Calanthus nivalis*, 3 — *Vaccinium uliginosum*, 4 — *Pyrola grandiflora*, 5 — *Anthoxanthum odoratum*, 6 — *Arctous alpina*, 7 — *Galeopsis angustifolia*, 8 — *Erythraea erythraea*, 9 — *Paris quatrifolia*, 10 — *Salvia pratensis*, 11 — *Allium* sp., 12 — *Aconitum* sp., 13 — *Borago* sp., 14 — *Taraxacum officinale* (5 тычинок, сросшихся пыльниками), 15 — *Polygala* sp. (8 тычинок, сросшихся тычиночными нитями), 16 — *Pisum sativum* (9 тычинок, сросшихся в нижней части тычиночными нитями, одна — свободная), 17 — *Platanthera bifolia* (тычинка и рыльце пестика).
1—17 — по: Биологический энциклопедический словарь. М.: Сов. энциклопедия. 1986. С. 654—655 (с изменениями).

У большинства цветковых растений пыльник **тетраспорангиатный**, т. е. содержит 4 микроспорангия, расположенных попарно. Однако у многих видов из семейств *Adoxaceae*, *Malvaceae*, *Phyllidraceae* и др. он биспорангиатный. Встречаются семейства (*Araceae*, *Asclepiadaceae*, *Asteraceae*, *Moringaceae*, и др.), у которых в одном и том же цветке обнаружены би- и тетраспорангиатные пыльники. Существуют пыльники, содержащие восемь и более микроспорангиев.

Пыльник или его половину называют **синангием**, а сросшиеся в единую структуру тычинки или пыльники — **синандрием**.

Полость, в которой образуется пыльца, называют различными терминами: микроспорангий, гнездо пыльника, пыльцевой мешок, пыльцевая камера и тека. Большинство из этих терминов морфологически не точны, так как подчас не отражают сути структуры. У некоторых видов в процессе созревания как тетра, так и биспорангиатного пыльника число микроспорангиев как бы «уменьшается» до одного, так как они «сливаются» в результате дегенерации перегородок между соседними микроспорангиями. Такое уменьшение числа микроспорангиев может быть вызвано и другими причинами, в том числе и недоразвитием.

У отдельных видов в латеральных зрелых пыльниках, не происходит слияния микроспорангиев, так как они расположены изолированно по углам спорофилла, и «тека» представляет собой один спорангий, а пыльник оказывается «четырёхтековым». В русской литературе, бытует термин «тека» и используется обычно для обозначения двух латеральных микроспорангиев одной пары (дорзального и вентрального) в тетраспорангиатном пыльнике.

У некоторых представителей семейств *Nymphaeaceae*, *Calicanthaceae* и *Magnoliaceae* часть тычинок становятся стерильными и, в этом случае, они называются **стаминодиями**

(лат. *stamen* — тычинка, греч. *oidos*— вид), Стаминодии разнообразны по форме и размерам и часто представляют собой переходные формы между тычинкой и лепестком.

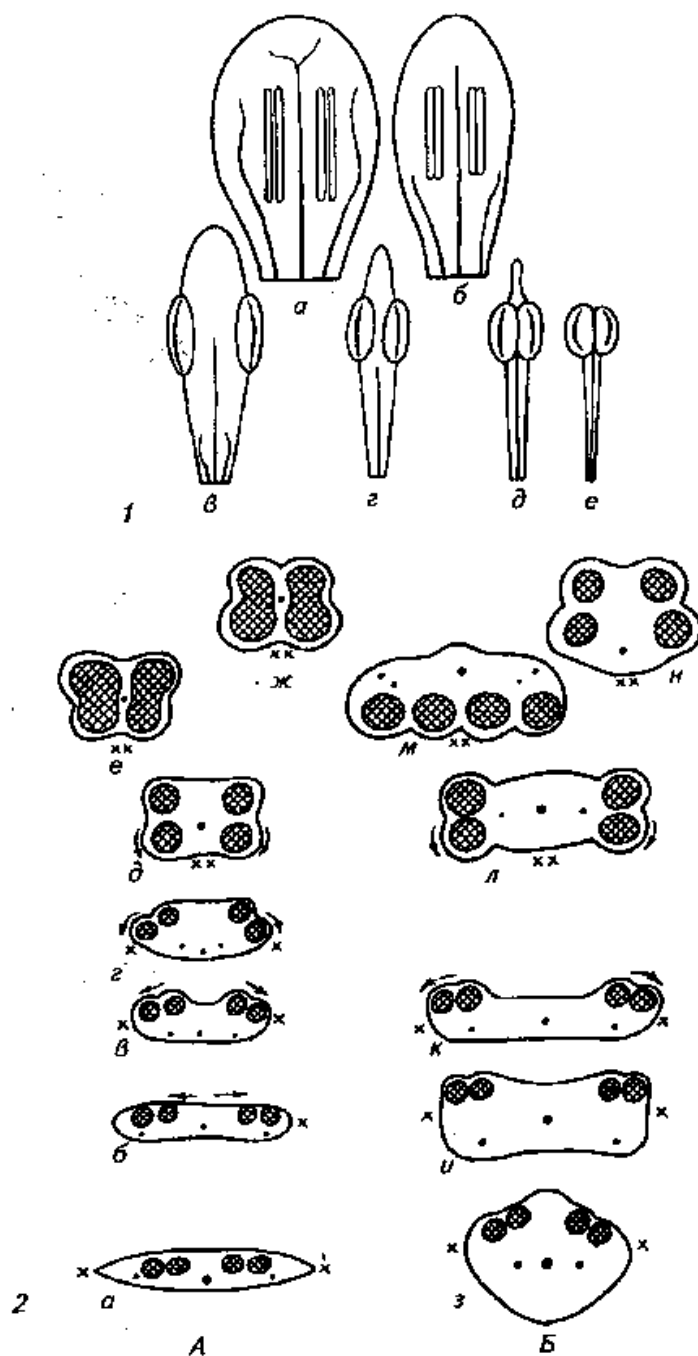


Рис. 3. Тычинка.

1 — стадии эволюции тычинок (микроспорофиллов) (а—е) от примитивного микроспорофилла (*Degeeria vittensis*) (а) до высокоспециализированного типа (е); 2 — изменение положения краев тычинки (xx) и спорангиев от погруженных (а) до выступающих (е, ж, м, н): А — изменения типа вскрывания (а — интроразное; д — латроразное; е — экстроразное; ж — интроразное); Б — разнообразные стадии, наблюдаемые у *Magnolia* и *Liriodendron* (з, и, к — *Magnolia mangayi*, *M. nitida*, *M. grandiflora*, соответственно, вскрывание интроразное, спорангии слегка выступающие; л — *M. cambelli*, вскрывание латроразное, спорангии выступающие; м — *Liriodendron*, вскрывание экстроразное, спорангии выступающие, изменение их положения сопровождается изменением положения наружных мельчайших жилок; н — *Magnolia acuminata*, вскрывание латроразно-интроразное, спорангии выступающие).

Стаминодиями называются также и редуцированные тычинки, которые иногда представлены в пестичных цветках. У некоторых видов они функционируют как нектарники. Стаминодии имеют проводящую систему, характерную для тычинок, но в редуцированных тычинках тычинки либо совсем не имеют проводящего пучка, либо лишь его остатки присутствуют в цветоложе.

В процессе эволюции у некоторых групп растений происходила редукция отдельных частей тычинки: тычиночной нити, связника, числа микроспорангиев, числа слоев стенки микроспорангия, числа пыльцевых зерен. Так, например, ткань в связниках в платинчатых спорофиллах обычно массивная, а в таком специализированном семействе, как *Poaceae*, она представлена только группой клеток. Одновременно может редуцироваться как число микроспорангиев, так дистальный отрезок связника – у паразитного растения *Arceuthobium*, в пыльнике сохраняется лишь один почвенный микроспорангий. Рис 3.

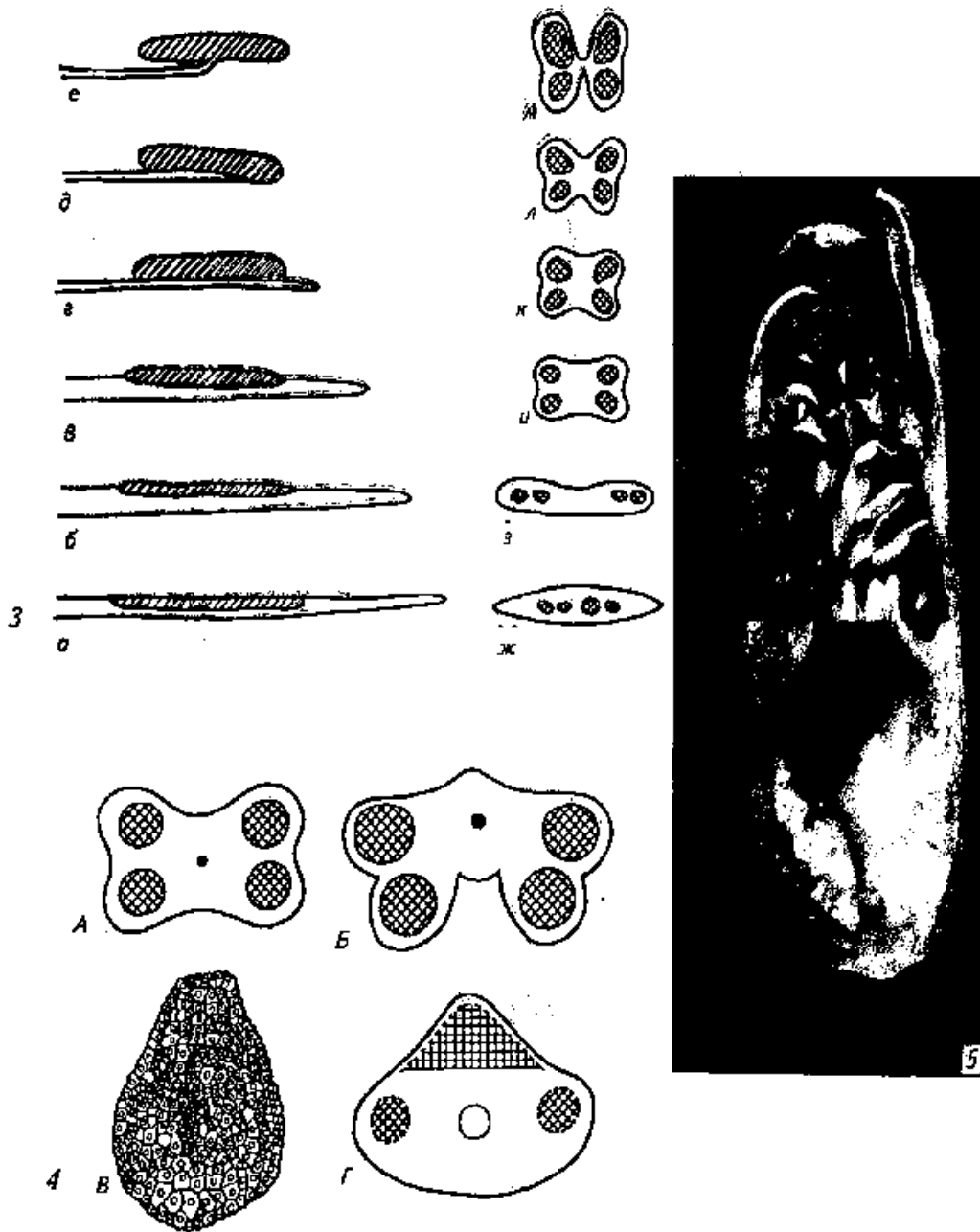


Рис. 3 (продолжение).

3 — схема строения тычинки: А — продольные разрезы тычинок (можно наблюдать последовательное освобождение половинок пыльника, ранее погруженных в ткань пластинки); Б — поперечные разрезы пыльников (показывают развитие половинок пыльника путем редукции боковых тканей и ткани связника); 4 — поперечные разрезы пыльников (можно наблюдать видоизменения в форме связника во время цветения: А, Б — *Iris pumila*, изменение обусловлено дифференциальным ростом (А — молодой, Б — зрелый пыльник); В, Г — *Nymphaea colorata*, изменение обусловлено ростом, подобным росту камбия, характерно развитие гребня на связнике (В — молодой, Г — зрелый пыльник); 5 — стаминодии у *Hydrostemma longifolia* (Barclayaceae).

1 — по: Тахтаджян, 1985; 2—4 — по: Fames, 1961, с изменениями; 5 — Батыгина, ориг.

ГИНЕЦЕЙ (греч. *gune* — женщина, *oikos* — дом, жилище) — совокупность плодолистиков (мегаспорофиллов) в цветке покрытосеменных. В цветке имеется один или несколько плодолистиков, которые могут быть свободными т. е. не сросшимися друг с другом (апокарпный гинецей — греч. *apo-* один и *karpos* — плод) или сросшимися в единое целое (синкарпный гинецей — греч. *syn* - вместе).

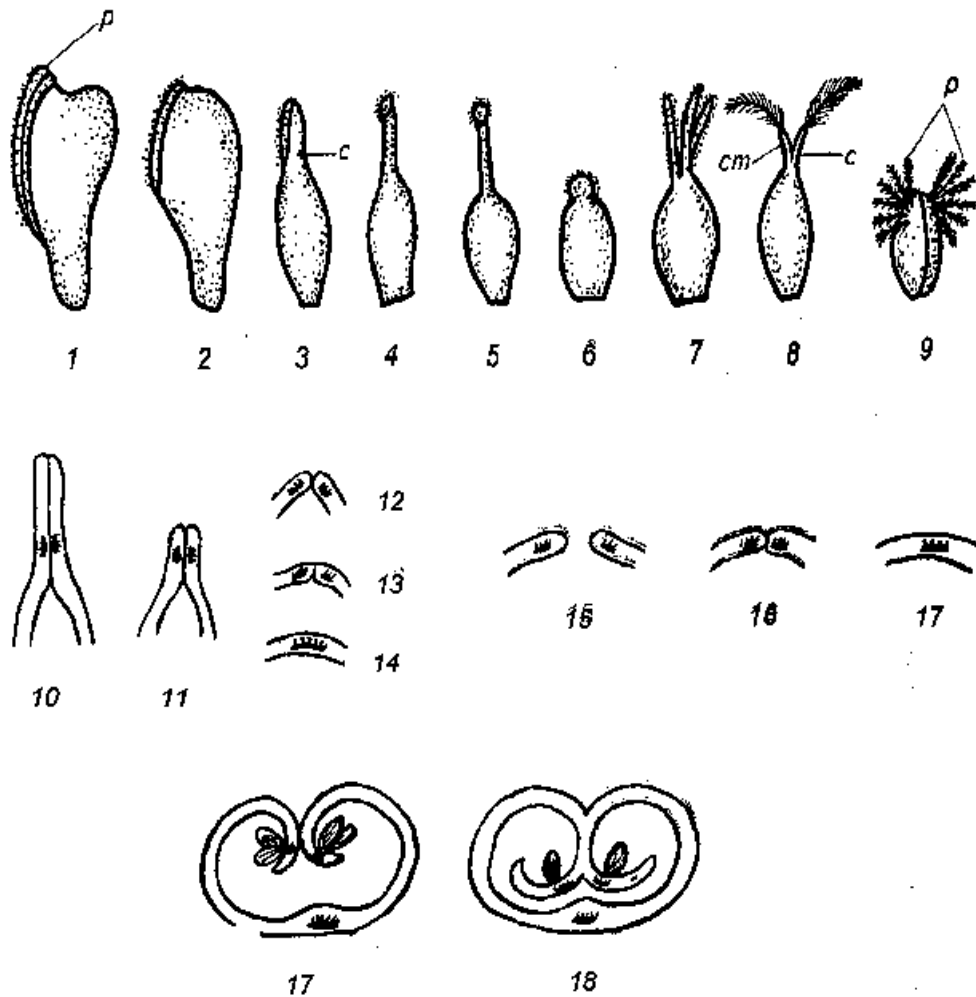


Рис. 4. ГИНЕЦЕЙ. ПЛОДОЛИСТИК. ПЛАЦЕНТА.

1—9 — типы рылец; 1 — шовное рыльце апокарпного гинецея («рыльцевый гребень»); 2 — шовное при сросшихся краях плодолистика; 3 — избегающее; 4 — верхушечное; 5 — головчатое; 6 — сидячее головчатое; 7 — три нитевидных; 8 — перистые; 9 — кистевидные. 10—18 — схема двух способов смыкания краев плодолистика: 10—14 — способ складывания плодолистика вдоль, при котором края плодолистика соприкасаются вентральными поверхностями, а проводящие пучки краев плодолистика полуинвертированы: 10 — обширная краевая зона; 11 — редукция краевой зоны; 12—14 — этапы срастания и слияния проводящего тяжа; 15—17 — способ свертывания, при котором половинки пластинки плодолистика сближаются краями, а проводящие пучки инвертированы слабо; показаны этапы сближения и срастания; 17—18 — способ свертывания, при котором половинки пластинки соприкасаются своими дорвальными поверхностями, пучки инвертированы, края свободные.

По отношению к гинецею используется также давно укоренившийся термин «пестик». Последним обозначают либо каждый плодолистик в апокарпном гинецее (простой пестик), либо весь синкарпный гинецей (сложный пестик). Некоторые ботаники предлагают устранить термин «пестик»; однако в том смысле, в котором он был определен выше он и сейчас остается полезным. Рис 4.

Объединение плодолистиков в **синкарпном гинецее** осуществляется тремя основными путями: соседние плодолистики сомкнутые или сросшиеся по первому (с незавернутыми краями), либо по второму (с завернутыми краями) типу, срастаются своими уплощенными боковыми, абаксиальными сторонами друг с другом, а иногда еще прирастают к столбиковидному карпофору, в результате чего образуется двугнездный или многгнездный гинецей (ценокарпный — греч. *koinos* - общий). У третьего типа синкарпного гинецея первично или вторично несложные плодолистики в полностью или частично развернутом состоянии срастаются своими краями друг с другом, в результате чего образуется одногнездный, так называемый **паракарпный гинецей** (лат. *parallelus* – параллельный). Эти основные способы объединения плодолистиков могут видоизменяться в результате вторичных модификаций. Пример такой модификации можно найти у представителей сем. *Brassicaceae*, *Boraginaceae*, *Lamiaceae*, у которых гнезда гинецея, сформированного из двух сросшихся плодолистиков, оказывается разделенными пополам ложно перегородкой, образовавшейся из выростов плацент у краев плодолистиков. Наконец, перегородки в **ценокарпном гинецее**, разделяющие завязь на гнезда, могут разрушаться в результате одногнездный гинецей из двух – нескольких плодолистиков – **лизикарпный гинецей** (лат. *lysis* – разрушение, растворение).

Плодолистик апокарпного гинецея более продвинутых таксонов дифференцируется на нижнюю, расширенную, фертильную часть – завязь, в полости которой образуются семязачатки, и верхнюю суженную, стерильную – **стилодий**. У наиболее примитивных таксонов стилодии отсутствуют. Образование синкарпного гинецея характеризуется в первую очередь срастанием фертильных частей плодолистиков (завязей), а у более продвинутых таксонов и стилодиев, в результате чего формируется **столбик**.

У более примитивных таксонов вдоль краев плодолистиков, а у более продвинутых - в стилодиях или в столбике, дифференцируется своеобразная секреторная ткань, выделяющая слизь и сахаристую жидкость, служащие для улавливания пыльцы и дальнейшего ее прорастания. Эти участки плодолистиков были названы **рыльцами**. В зависимости от формы и местоположения различают шовное («рыльцевой гребень»), низбегающее, верхушечное (головчатое, шаровидное, овальное, сферическое, вогнутое, цилиндрическое, перистое, лопастное, кистевидное и т. д.) рыльца. У некоторых примитивных таксонов формируется завязи. У некоторых крупных таксонов формируется так называемое «внутреннее рыльце», иногда почти целиком выстилающее полость завязи. Если столбик или стилодий под верхушечным рыльцем редуцируется, то рыльце называется сидячим. Рис. 4.

ПЛАЦЕНТА (лат. *placenta*— лепешка) — **место заложения и прикрепления семязачатка к плодолистнику**. Плацента может представлять собой довольно крупный вырост, иногда почти заполняющий просвет в полости завязи.

По мнению многих авторов, наиболее примитивна ламинальная, (диффузная, поверхностная) плацентация, при которой семязачатки разбросаны по всей внутренней поверхности плодолистника. У большинства цветковых плаценты субмаргинальные или сутуральные. В таком случае каждый плодолистик имеет две плаценты, тянущиеся близко от его краев. Иногда говорят о шовной, маринальной плаценте, с существованием которой, однако согласны не все авторы.

Положение и тип плаценты зависит от способа объединения плодолистиков и типа гинецея. В апокарпном гинецее плацентация чаще всего **субмаргинальная** и **сутуральная** (околошовные), в ценокарпном - **центрально-угловая** (или центрально-сутуральная), в лизикарпном – **колончатая** (или центральная), а в паракарпном – **париетальная** (или стенная, пристенная). В одногнездной завязи плацента может находиться у самого ее основания, и плацентация в этом случае называется **базальной**. Существуют также таксоны, у которых ткани плаценты и халазы образуют единую структуру – **плацентохалазу**. Рис 4.

ПЫЛЬНИК – фертильная часть тычинки, в микроспорангиях которой осуществляется микроспорогенез, образуются и созревают пыльцевые зерна. Первые морфологические описания пыльника и пыльцы относятся к концу XVII века. В начале XVIII века Линней дал определение всех частей тычинки и пыльника, и эта терминология стала общепринятой. Пыльник состоит из микроспорангиев, попарно объединенных в теки с помощью стерильной ткани – связника. Пыльник многих растений имеет надсвязник и другие стерильные придатки, что особенно характерно для примитивных цветковых (*Magnoliaceae*, *Degeneriaceae*, *Calycanthaceae*, *Hamamelidaceae*). Пыльники варьируют по форме и размерам. Различны также положение их в цветке, способ прикрепления к тычиночной нити, способ вскрывания. Чаще всего пыльник содержит 4 микроспорангия, однако число их может варьировать. Микроспорангии в пыльнике располагаются в большинстве случаев симметрично, иногда ассиметрично, только на адаксиальной (*Magnoliaceae*) или на абаксиальной (*Winteraceae*, *Degeneriaceae*, *Calycanthaceae*) стороне пыльника. Проводящая система пыльника представлена одним или несколькими проводящими пучками, следующими из тычиночной нити в связник, иногда разветвляющимися в теки (*Escalloniaceae*).

В развитии пыльника наблюдаются 3 периода: премейотический, мейотический и постмейотический. Премейотический период характеризуется усиленной митотической активностью, в результате которой формируются стенка пыльника и спорогенная ткань, т.е. происходит образование микроспорангиев. Завершается он с прекращением делений в спорогенной ткани и с переходом спорогенных клеток в микроспороциты. В мейотический

период происходит дифференциация слоев стенки микроспорангиев и мейоз в микроспороцитах, в результате чего образуются тетрады гаплоидных микроспор. В постмейотический период развиваются и созревают пыльцевые зёрна на фоне соответствующих изменений в стенке микроспорангиев.

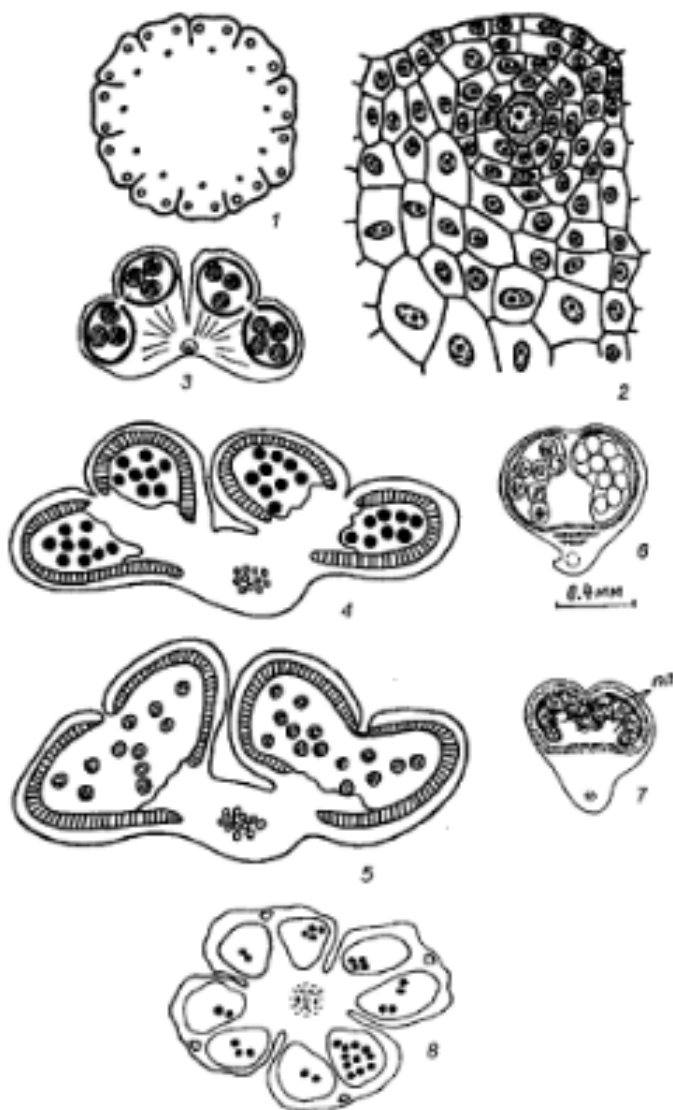


Рис. 5. Пыльник, микроспорангий
 1,2 - пыльник *Myristica macrothyrsa* (*Myristicaceae*) с многочисленными микроспорангиями и отдельными микроспорангиями со сформированной стенкой; 3 — тетраспорангиальный пыльник *Scabiosa bipinnata* (*Dipsacaceae*), сохраняющий индивидуальность каждого микроспорангия до самого вскрывания; 4, 5 — тетраспорангиальный пыльник *Phytolacca americana* (*Phytolaccaceae*) с раздвинутыми теками; перегородка между микроспорангиями в теках разрушается (5); 6,7 — биспорангиальный пыльник *Calathea louisae* и *Stenantho lubbersoniana* (*Marantaceae*) перегородка между микроспорангиями разрушается; 8 — восьмиспорангиальный пыльник *Zannichellia pedunculata* (*Zannichelliaceae*) (1-8 — поперечные срезы); пл — плацентоид.

В зрелом пыльнике, содержащем зрелые пыльцевые зерна, отсутствует локулярная жидкость и сохраняются только те слои стенки, которые участвуют во вскрытии пыльника.

Раскрываются пыльники чаще всего продольной щелью, иногда клапанами (*Berberidaceae*), порами (*Ericaceae*) и другими способами. У многих видов вскрытие пыльника происходит с предварительным разрушением перегородки в теке между микроспорангиями, в результате которого полости двух микроспорангиев объединяются, а затем вскрываются одной щелью. В месте вскрытия теки у некоторых видов образуются валики из увеличенных клеток эпидермиса и эндотеция (стомиум) (*Liliaceae*, *Bignoniaceae* и др.), замыкающиеся несколькими мелкими клетками, которые и разрываются. Но чаще встречаются пыльники без стомиума с мелкими замыкающими клетками эпидермиса и эндотеция, причем в этих клетках не образуются фиброзные утолщения. У ряда видов микроспорангии в пыльниках остаются обособленными до самого вскрытия (*Dipsacaceae*, *Morinaceae*, *Valerianaceae* и др.).

Эволюционное преобразование пыльника цветковых растений шло в направлении уменьшения размеров связника и числа сосудистых пучков в нем, числа слоев в стенке микроспорангия, изменения положения микроспорангиев и других признаков. Рис.5.

МИКРОСПОРАНГИЙ (греч. *micros* - малый, *spora* — семя, *angeion* - вместилище) – спорогенная часть пыльника. В микроспорагии происходит развитие микроспор и пыльцевых зерен. Синонимы: гнездо пыльника, пыльцевой мешок.

В типичном случае на ранних этапах развития примордий пыльника представлен меристемой, окруженной эпидермисом, в дальнейшем выделяются 4 бугорка, в каждом из которых одна или несколько субэпидермальных клеток становятся археспориальными. Последовательные периклиналильные деления археспориальной клетки и её производных приводят к формированию стенки микроспорангия и спорогенной ткани. Со стороны связника из активной меристемы пыльника, прилегающей к спорогенной ткани, формируется внутренняя часть тепетума, а у отдельных видов и остальные слои, идентичные слоям стенки микроспорангия.

Развитие четырёх микроспорангиев в пыльнике характерно для большинства цветковых растений. Однако, у отдельных видов число микроспорангиев в пыльнике может быть меньшим – один (*Diapensiaceae*), два (*Moringaceae*, *Marantaceae*, некоторые *Monimiaceae*), три (*Daphniphyllaceae* – наряду с четырьмя) или большим – восемь (*Zannichelliaceae*, *Cymodoceaceae*, наряду с четырьмя), и даже до 50 (*Mimosaceae*). Изменение числа микроспорангиев объясняется различными причинами: редукцией части пыльника или трансформацией её в стерильный придаток (*Cannaceae*, *Marantaceae*), слиянием одной пары микроспорангиев на раннем этапе развития пыльника, что встречается спорадически (*Daphniphyllaceae*, *Nitrariaceae*), расщеплением тычинки (*Adoxaceae*), или срастанием примордиев пыльников на ранних этапах, а также закладкой дополнительных перегородок внутри микроспорангия. В отдельных семействах пыльники образуют синандрии, которые несут множество микроспорангиев (*Myristicaceae*, *Aristolochiaceae*).

Микроспорангии одного пыльника могут быть равной величины или разной, когда микроспорангии, расположенные на абаксиальной стороне пыльника меньше адаксиальных (*Eupomatiaceae*, *Ceratophyllaceae*, *Berberidaceae*, *Nandinaceae*). Форма микроспорангия варьирует от овальной, округлой до подковообразной (у видов с выдающимися внутрь гнезда выростами связника - *Lamiaceae*, *Bignoniaceae*, некоторые *Campanulaceae*). Различны микроспорангии и по величине; на ранних стадиях в них могут быть разными число слоев спорогенной ткани и величина микроспороцитов, а на поздних — число и величина пыльцевых зерен.

В микроспорангиях одного пыльника стадии микроспорогенеза и развития пыльцевого зерна проходят обычно синхронно, но иногда асинхронно. Так, в сем. *Peganaceae* одним и тем же микроспорангии можно наблюдать все стадии мейоза — от интерфазы мейоза I (в основании пыльника), последовательно к верхушке пыльника — до телофазы.

Асинхронность в развитии обнаруживается и в разных микроспорангиях одного пыльника (*Bignoniaceae*, *Zygophyllaceae*). У многих растений в постмейотический период микроспорангии заполняются локулярной жидкостью, окружающей микроспоры, которая исчезает в процессе созревания и дегидратации пыльника.

ЭПИДЕРМИС (греч. *epi* – на, сверху; *derma* – кожа) – покровная ткань, окружающая весь пыльник. Синонимы: **экзотеций**.

На ранних стадиях развития пыльника клетки эпидермиса стенки микроспорангиев и связника не отличаются, имеют вид меристемы, их характерной особенностью является только антиклинальное направление делений. Но по мере дифференциации слоев стенки эти различия проявляются в изменении величины формы клеток и ядер, в наличии запасных веществ, в плотности цитоплазмы, в сохранности самих клеток.

Клетки эпидермиса стенки микроспорангия в процессе развития изменяются по величине, конфигурации, состоянию органелл и другим параметром. В подавляющем большинстве случаев эпидермис в зрелом пыльнике сохраняется, но иногда сминается или сдувается (*Nitrariaceae*, *Tetradiclidaceae*). У некоторых растений, чаще всего, когда пыльник вскрывается порой или другим способом, а не продольной щелью, стенки зрелого пыльника представлена только эпидермисом (*Bignoniaceae*). В отдельных случаях в эпидермисе образуются тонкие фиброзные утолщения (*Empetraceae*).

Эпидермис в стенке микроспорангия покрыт кутикулой, которая бывает различной толщины (очень толстая у *Peganumharmala*) и конфигурации (например, звездчатая шипиковатая у *Coriariaceae* гребневидная у *Morinaceae*). Кутикула на наружной тангентальной оболочке у некоторых видов появляется очень рано, еще до мейоза (*Elaeagnaceae*, *Brexiaceae*).

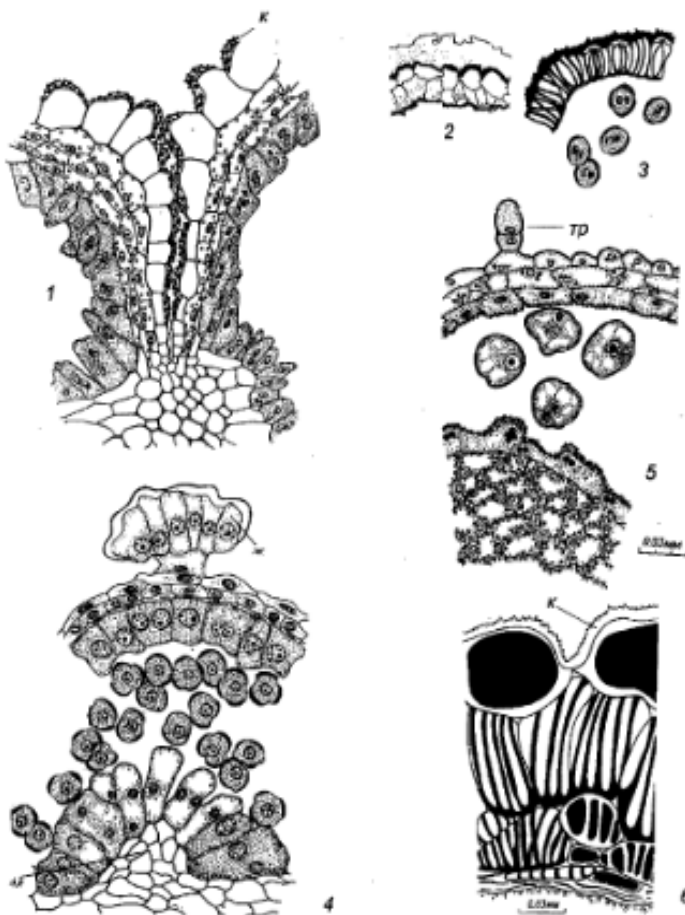


Рис. 6. Эпидермис

1 — фрагмент пыльника *Coriaria myrtifolia* (*Coriariaceae*), эпидермис со «звездчатой» кутикулой; 2 — эпидермис с очень толстой кутикулой у *Peganum harmala* (*Peganaceae*); 3 — в зрелом пыльнике *Nitraria komarovi* (*Nitrariaceae*) эпидермис практически не сохраняется; 4 — фрагмент пыльника *Stachys trinervis* (*Lamiaceae*) с пельтатными железами на эпидермисе, тапетум гетероморфный; 5 — фрагмент пыльника *Incarvillea rotaninii* (*Bignoniaceae*), эпидермис с трихомами, тапетум гетероморфный с орбукулами, клетки плацентоида с крахмалом; 6 — крупные клетки эпидермиса зрелого пыльника *Brexia madagascariensis* (*Brexiaceae*) заполнены танинами, эндотеций и сохраняющиеся средние слои с фиброзными утолщениями, кутикула на эпидермисе мелко-зубчатого профиля; ж — железка, к — кутикула, лл — плацентоид, тр — трихомы.

В клетках эпидермиса на ранних стадиях часто имеется крахмал (*Valerianaceae*, *Dipsacaceae*), у некоторых видов накапливаются танины (*Brexiaceae*, *Cyrilaceae*, *Myristicaceae*, присутствуют кристаллы оксалата кальция (роды *Ixerba*, *Malacocarpus*), хлоропласты (*Zannichelliaceae*, *Ruppiaceae*). У отдельных видов на эпидермисе образуются

волоски (*Calycanthaceae*) и специфические структуры в виде острых шипов, способствующие вскрытию пыльника (*Incarvillea*), трихомы (пельтатные железки у *Stachys trinervis*, *Lamiaceae*). Иногда в эпидермисе присутствуют устьица (*Geraniaceae*). Рис.6

СВЯЗНИК — стерильная часть пыльника, связующая микроспорангии и являющаяся продолжением тычиночной нити.

Структура связника, число слоев в нем и его форма различны. У некоторых видов связник очень массивный (*Magnoliaceae*, *Eupomatiaceae*, *Degeneriaceae*, *Trapaceae*, *Brexiaceae*), у многих видов связник не массивен, а иногда представлен всего несколькими слоями (*Tetradiclidaceae*). У некоторых водных растений между клетками связника имеются воздушные полости (*Zannichelliaceae*). В отдельных случаях в связнике образуются многоклеточные выросты — плацентоиды, растущие в каждой микроспорангии и обуславливающие его подковообразную форму (*Lamiaceae*, *Verbenaceae*, *Bignoniaceae*, некоторые *Campanulaceae*). Выросты эти могут быть и от перегородки между микроспорангиями (*Lamiaceae*, *Verbenaceae*). В клетках связника накапливается крахмал (*Nandinaceae*, *Bignoniaceae*), танины (*Escalloniaceae*, *Brexiaceae*, *Marantaceae*), кристаллы оксалата кальция (*Peganaceae*). У некоторых растений в связнике отмечены специфические клетки-вместилища, в которых накапливаются различные вещества - жиры (*Pittosporaceae*), слизь полисахаридной природы (*Nitrariaceae*).

На поздних стадиях развития пыльника у некоторых видов слой клеток связника, примыкающий к гнезду, дифференцируется по типу эндотеция, и в его клетках образуются фиброзные утолщения (*Datisceae*, *Parnassiaceae*, *Tamaricaceae*, *Escalloniaceae* и др.). Фиброзные утолщения в связнике можно наблюдать также в клетках его субэпидермиса (*Daphniphyllaceae*, *Magnoliaceae*, *Sneoraceae*, *Peganaceae* и др.), плацентоидах (некоторые *Campanulaceae*) и в глубже лежащих слоях связника (*Brexiaceae*, *Morinaceae*). В центре связника проходит проводящий пучок или пучки (многочисленные у *Ostrowskia magnifica*, *Campanulaceae*).

Связник является полифункциональной структурой, выполняя механическую, запасную роль и участвуя в транспорте веществ из тычиночной нити и материнского растения в микроспорангии.

СТЕНКА МИКРОСПОРАНГИЯ — слой клеток микроспорангия, окружающие спорогенную ткань.

Warming (1873) ввел понятие о **центробежном** характере развития стенки микроспорангия покрытосеменных растений. При этом типе **тапетум** (если он происходит из париетального слоя) является **первичным продуктом** развития **париетального слоя**. Напротив, при **центростремительном** развитии стенки микроспорангия **тапетум** является **конечным продуктом** дифференциации париетального слоя.

Следует различать **сформированную стенку** микроспорангия, характеризующуюся конечным числом слоев, специфичным для каждого таксона, и **стенку зрелого микроспорангия** — в момент вскрывания. Сформированная стенка микроспорангия у большинства покрытосеменных состоит из **эпидермиса, эндотеция, среднего слоя и тапетума**.

Возможны (по крайней мере) два пути образования тапетума со стороны связника: либо из **меристемы пыльника**, прилегающей к связнику, либо из **меристемы**, входящей в состав самого **микроспорангия**.

ПАРИЕТАЛЬНЫЙ СЛОЙ (лат. *paries* — стенка) — слой стенки микроспорангия, возникающий в результате периклиналичного деления археспориальных клеток и являющийся инициальным для других слоев. Различают первичный и вторичный париетальные слои. Первый образуется из археспориальной клетки (клеток), его клетки делятся периклиналично. В зависимости от типа формирования стенки микроспорангия, производными первичного

париетального слоя могут быть тапетум и вторичный париетальный слой (при центробежном типе), эндотеций и вторичный париетальный слой (при центростремительном типе) или два вторичных париетальных слоя (при основном типе).

ЭНДОТЕЦИЙ (греч. *endon* - внутри и *theke* - вместилище) — наружный слой стенки микроспорангия, расположенный под эпидермисом. Эндотеций является производным первичного или вторичного париетальных слоев. В клетках эндотеция на ранних стадиях присутствует крахмал, иногда в них накапливаются танины (*Elaeagnaceae*, *Ebenaceae*, *Brexiaceae*). У большинства растений эндотеций в стенке зрелого пыльника сохраняется и участвует во вскрывании пыльника.



СРЕДНИЙ СЛОЙ (назван по расположению между тапетумом и эндотецием) — является производным первичного и (или) вторичного париетальных слоев. Количество средних слоев в стенке микроспорангия варьирует от 1 (или в редких случаях он вообще отсутствует) до 5—7 (*Nandinaceae*, *Marantaceae*).

Функции среднего слоя различны: запасаящая (депо крахмала и других питательных веществ), транспорта ассимилятов, секреторная (в т. ч. участие в образовании полленкита), механическая, связанная со вскрыванием стенки пыльника.

Рис. 9. Средний слой

1, 2 — один эфемерный средний слой в стенке микроспорангия *Phytolacca americana* (*Phytolaccaceae*); 3 — многочисленные средние слои у *Nandina domestica* (*Nandinaceae*), не сохраняющиеся в зрелом пыльнике (4); 5 — сохраняющийся средний слой в зрелом пыльнике *Stegnosperma halimifolium* (*Stegnospermataceae*), без фибровых утолщений; 6 — два средних слоя в гнезде пыльника *Datisca cannabina* (*Datisceae*), внутренний разрушается, а наружный сохраняется, в его клетках образуются фибровые утолщения (7), отличающиеся от таковых в эндотеции; 8 — многочисленные средние слои в стенке гнезда пыльника *Stenanthus lubbersiana* (*Marantaceae*), выделяющие слизь в полость микроспорангия (9) и разрушающиеся по мере созревания пыльника; с с — средний слой, мл с — тапетальный слой, эн — эндотеций, эп — эпидермис.

ФИБРОЗНЫЕ (=волокнистые) **УТОЛЩЕНИЯ** — специфические утолщения оболочек клеток различных тканей пыльника. При дегидратации клеток фиброзные утолщения действуют как пружина, разворачивающая стенки тек пыльника (пояски эндотеция и среднего слоя), выталкивая пыльцу за пределы пыльника. Рис. 10.

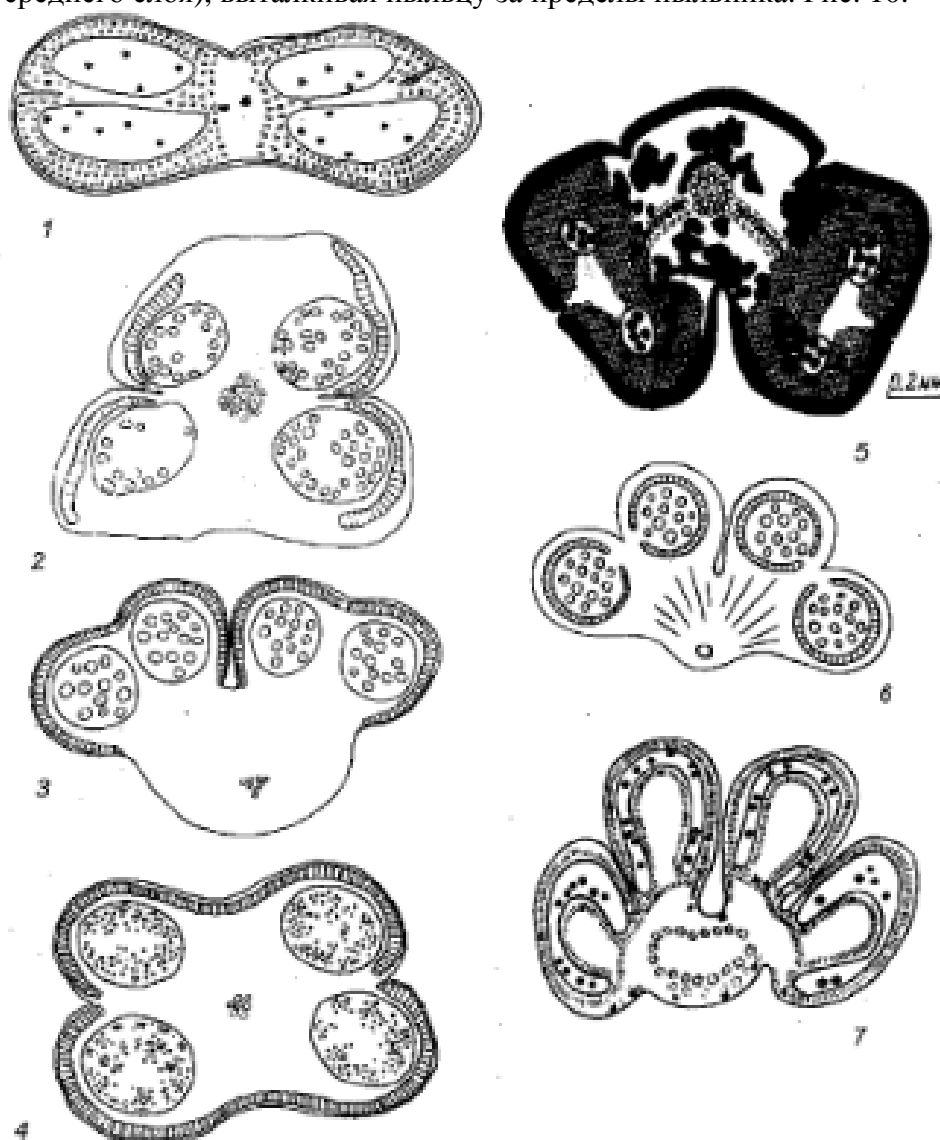


Рис. 10. Фиброзные утолщения.

1—7 — различные варианты расположения фиброзных слоев в пыльниках: в эндотеции, средних слоях и тканях связника у *Bubbia howeana* (*Winteraceae*) (1) и *Brexia madagascariensis* (*Brexiaceae*) (5); в эндотеции у *Eupomatia laurina* (*Eupomatia laurina* (*Eupomatiaceae*)) (2) и *Calycanthus fertilis* (*Calycanthaceae*) (3); в эндотеции и субэпидермисе связника *Daphniphyllum macropodum* (*Daphniphyllaceae*) (4); в эндотеции и одном слое со стороны связника, прилегающем к полости микроспорангия у *Scabiosa bipinnata* (*Dipsacaceae*); в эндотеции, плацентоидах, ткани связника у *Ostrowskia magnifica* (*Campanulaceae*) (7).

(1—7 — поперечные срезы, фиброзные слои заштрихованы).

ТАПЕТУМ (греч. *tapes* — выстилающий слой) — полифункциональная ткань, непосредственно прилегающая к спорогенной ткани пыльника и обеспечивающая прохождение мейоза, нормальное развитие микроспор и созревание пыльцевых зерен. Главной функцией тапетальной ткани является снабжение образующихся микроспор питательными веществами. Различают два основных типа тапетума:

1. **Железистый** (синонимы: секреторный, клеточный, париетальный) **тип** тапетума, клетки которого сохраняют свое первоначальное положение и впоследствии разрушаются.

2. **Амебоидный тип** (синонимы: проникающий, периплазмодиальный): протопласты клеток тапетальной ткани проникают между микроспороцитами и развивающимися пыльцевыми зернами, где они сливаются и образуют тапетальный периплазмодий.

У растений с секреторным тапетумом условно можно выделить 4 типа строения тапетальной мембраны:

I. ***Pinaceae***-тип. Структура мембраны довольно однородна на всех стенках клетки. Она представлена фибриллярным материалом, в который на внутренней тангентальной стенке включены орбикулы. Обнаружен у представителей семейств *Pinaceae*, *Schisandraceae*, *Simmondsiaceae*, *Moraceae*, *Chenopodiaceae*, *Alliaceae*, *Ruscaceae*.

II. ***Rosaceae***-тип. Этот тип тапетальной мембраны отличается от предыдущего отсутствием орбикул в фибриллярном материале и выявлен у представителей семейств: *Rosaceae*, *Fabaceae*, *Linaceae*, *Polygonaceae*.

III. ***Solanaceae***-тип. Структура тапетальной мембраны представлена сетчатым переплетением тяжей, окружающим каждую клетку целиком. К мембране на внутренней тангентальной стенке прикрепляются орбикулы. Такая структура мембраны наблюдалась у представителей *Solanaceae*.

IV. ***Poaceae***-тип. Наблюдаются различия в структуре мембраны в зависимости от ее положения. Тапетальная мембрана внутренних тангентальных стенок состоит из трех компонентов: продырявленного слоя, сетчатого переплетения тяжей и орбикул. Характерна для представителей семейства *Poaceae*.

У растений с **амебоидным типом тапетума** (*Asteraceae* и *Caprifoliaceae* и др.) формируется только экстратапетальная мембрана в виде электронно-прозрачного слоя с глобулами спорополленина.

МИКРОСПОРОГЕНЕЗ

МИКРОСПОРОГЕНЕЗ — процесс формирования микроспор путем мейотического деления микроспороцитов, развивающихся внутри гнезд пыльника. Материнские клетки микроспор (микроспороциты) возникают из клеток спорогенной ткани. Они характеризуются плотной цитоплазмой и крупными ядрами и, вступая в мейоз, теряют плазмодесменные связи с тапетумом. Далее пекто-целлюлозные оболочки микроспороцитов подвергаются гидролизу и замещаются новыми, каллозными оболочками. В ходе этого процесса плазмодесмы между микроспороцитами исчезают, но микроспороциты соединены между собой широкими (1-2 мкм) тяжами цитоплазмы, проникающими через цитомиктические каналы в каллозных оболочках. Наиболее выражены каналы на стадиях зиготены и пахитены. Через них осуществляется межклеточный транспорт и создается возможность обмена макромолекулами и даже цитоплазматическими органеллами. Как следствие этого, физиологически активные вещества могут распространяться очень быстро во все микроспороциты гнезда. Это, по-видимому, способствует определенной синхронизации развития клеток и прохождения фаз мейотического деления.

В ранней профазе I микроспороциты изолируются утолщенными каллозными оболочками с ограниченной проницаемостью. Полагают, что микроспороциты не подвергаются воздействию со стороны сопряженных систем родительского растения и поэтому могут осуществлять свое мейотическое развитие.

Митохондрии и пластиды микроспороцита дедифференцируются и их строение упрощается. Цистерны ЭР1 закручиваются в кольцевидные образования и изолируют участки цитоплазмы в виде многослойных включений аналогично тому, что имеет место в мегаспороцитах. Одновременно с изменением формы ЭР наблюдается и снижение содержания цитоплазматической, рибосомальной и информационной РНК. Эти изменения могут свидетельствовать, по крайней мере, о частичной деструкции специфических информационных молекул и о подготовке основы, на которой могут транслироваться транскрипты м-РНКазы, специфичные для гаметофитной фазы; однако генная информация о

спорофитной несовместимости сохраняется и проявляется в прорастающих пыльцевых зернах. Влияние цитоплазматических изменений, однако, интерпретируется по-разному.

Ядерная оболочка и ядрышки очень активны в профазе I. Ядерная оболочка образует внутриядерные везикулы, которые очевидно влияют на расположение хромосом. Ядрышко выделяет многочисленные микроядрышки, которые в последующей анафазе I, по-видимому, остаются в цитоплазме как нуклеолоиды.

Первое мейотическое деление приводит к формированию диады. Затем образуется тетрада микроспор обычно тетраэдральная. Тетрада и микроспоры внутри нее окружены сплошными, обычно толстыми каллозными оболочками. У очень немногих растений (например, из сем. *Surragaceae*) три постмейотических ядра дегенерируют, и в дальнейшем формируется единственная микроспора.

Известны два основных способа цитокинеза в микроспороцитах: симультанный (у большинства двудольных) и сукцессивный (у большинства однодольных).

Сукцессивный цитокинез. Деления ядер в мейозе I и II сразу же сопровождаются формированием фрагмопласта и каллозной клеточной пластинки.

Симультанный цитокинез. После мейоза I клеточная пластинка не образуется и два ядра диады располагаются в общей цитоплазме. Мейоз II сопровождается одновременным цитокинезом между четырьмя пост-мейотическими ядрами и образованием внутренней каллозной оболочки тетрады.

У многих растений с симультанным цитокинезом отмечаются определенные закономерности в расположении цитоплазматических органелл в ходе микроспорогенеза (*Nymphaea*, *Impatiens*, *Orchis*). Пластиды и митохондрии располагаются в экваториальной плоскости первого мейотического деления, разделяя таким образом диаду на две одноядерные зоны. У отдельных растений в результате недостаточной активности цитокинетического аппарата формируется неполная каллозная клеточная пластинка внутри скопления органелл (у *Nymphaea*). В течение интеркинеза фрагмопласт и неполная клеточная пластинка разрушаются, но агрегация органелл в форме диска сохраняется до завершения мейоза. Затем он изменяет свою форму и разделяет четыре постмейотических ядра. С образованием перегородок между микроспорами агрегация органелл исчезает.

У отдельных растений (род *Malva*) отмечены некоторые особенности в образовании комплекса органелл. В поздней профазе I пластиды и митохондрии концентрируются в виде слоя вокруг ядра. По завершении мейоза каждое ядро снова оказывается окруженным органеллами. Затем между такими ядрами одновременно формируются перегородки. Комплексы органелл предположительно играют роль клеточных пластинок, предотвращая объединение ядер и веретен в ходе формирования тетрад микроспор.

После стадии тетрад каллозные оболочки микроспор начинают быстро растворяться, но прежде чем разъединиться, каждая микроспора покрывается новой оболочкой, примэкзиной, таким образом вступая в период интенсивной генной транскрипции.

АРХЕСПОРИЙ (греч. *arche* — начало, *spore* — спора) — группа клеток субэпидермального слоя лопасти пыльника, из которых формируются спорогенная ткань и слои стенки микроспорангия. Большинство исследователей считают, что археспориальные клетки дифференцируются в субэпидермальном слое лопасти пыльника. Рис. 16.

СПОРОГЕННАЯ ТКАНЬ — ткань, формирующаяся в результате периклиналь-ных деле

ний археспориальных клеток. Спорогенные клетки интенсивно делятся и после завершения митозов преобразуются в микроспороциты. В процессе делений объем ядер спорогенных клеток сильно увеличен, однако объем самих клеток меняется незначительно. Клетки спорогенной ткани содержат значительное количество РНК и очень мало углеводов. Рис. 17.

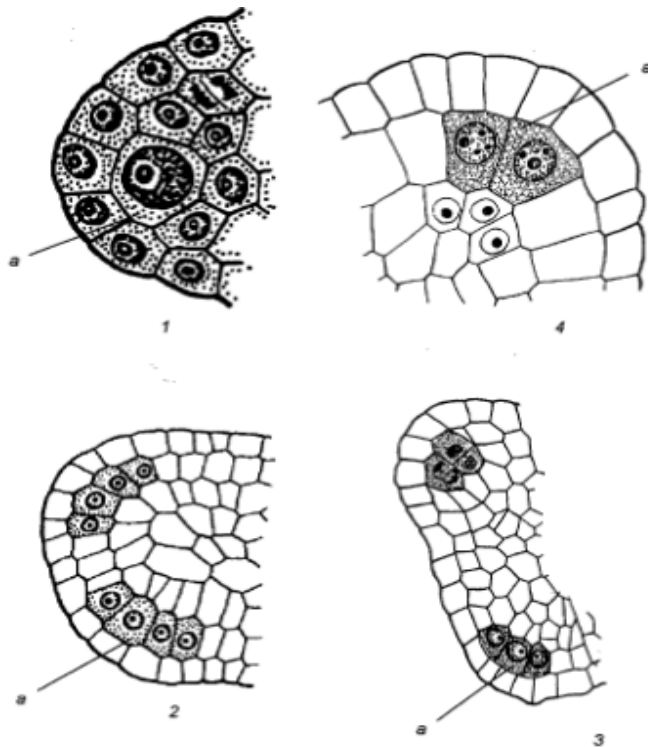


Рис. 16. Архиспорий

1-4 — дифференциация архиспория в пыльниках *Zizyphus jujuba* (1), *Allium caspium* (3) и *Helianthus annuus* (4); а - архиспорий.

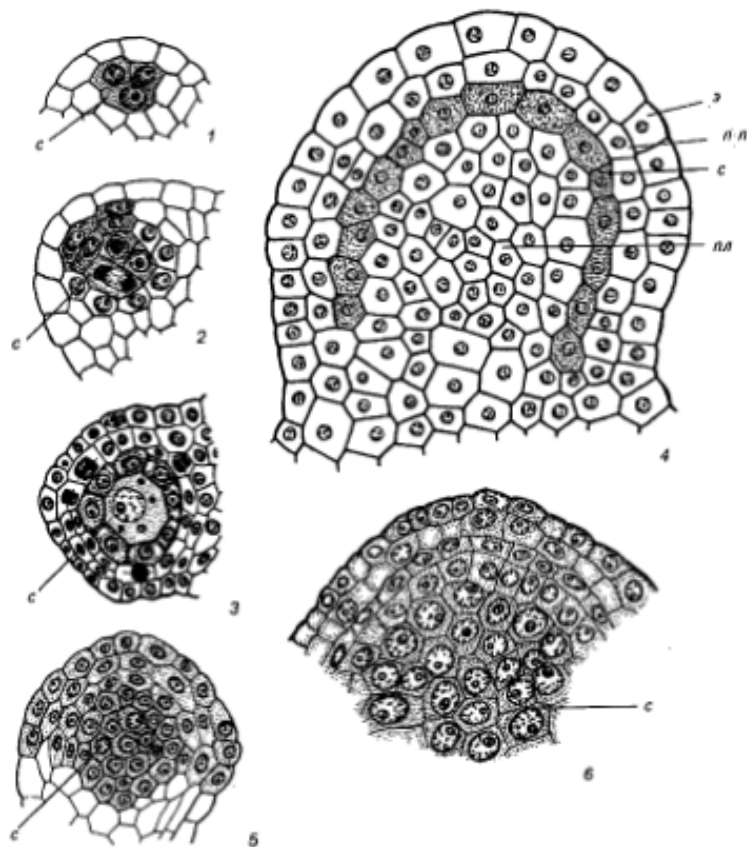


Рис. 17. Спорогенная ткань

1—6 — формирование спорогенной ткани: у *Allium caspium* (1, 2), *Scabiosa lucida* (3), *Ostrowskia magnifica* (4), *Davidia involucrata* (5) и *Rhoeo discolor* (6); пл — плацента, п.п. — первичный париетальный слой, с — спорогенная ткань, э — эпидермис.

МИКРОСПОРОЦИТ — спорогенная клетка, вступающая в мейоз после прекращения в ней митозов. Синонимы: материнская клетка микроспор, мейоцит.

Микроспороциты отличаются от клеток окружающих тканей более густой цитоплазмой, большими размерами и крупными ядрами. В премейотической интерфазе в ядрах микроспороцитов осуществляется репликация ДНК и подавляется синтез гистонов.

В начале мейоза вокруг микроспороцитов начинает откладываться каллоза, причем синтез каллозы начинается перед лептотеной, а наибольшее ее количество образуется в пахитене. Толщина каллозной оболочки может быть различной и коррелирует со стадией мейоза. Каллоза представляет собой полисахарид, состоящий из глюканов. В образовании

каллозы принимают участие диктиосомы, эндоплазматический ретикулум и липиды. В конце мейоза каллозная оболочка растворяется, что связано с изменением величины рН и активизацией каллазы.

В функции каллозы входит механическая и химическая изоляция микроспор друг от друга в период их формирования и от окружающих соматических тканей. Предполагается, что каллозная стенка играет важную роль в детерминации строения поверхности первичной экзины.

У многих покрытосеменных растений отмечено наличие плазмодесм, связывающих микроспороциты, и цитоплазматических мостиков, пронизывающих каллозные стенки соседних микроспороцитов. Плазмодесмы могут превращаться в широкие цитомиктические каналы, через которые проходят различные компоненты цитоплазмы и даже пластиды. Обмен растворенными в цитоплазме веществами через плазмодесмы обеспечивает синхронность прохождения ранних стадий развития микроспороцитов. Рис. 18.

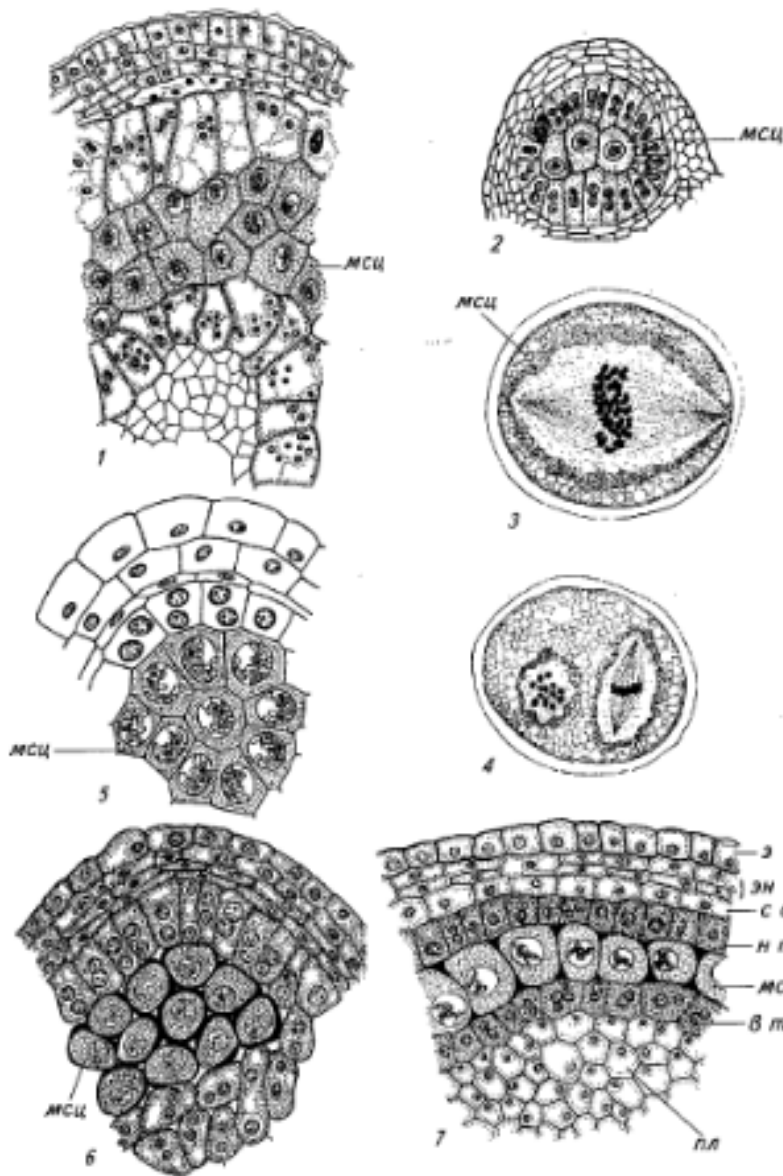


Рис. 18. Микроспороцит

1—7 — микроспороциты на разных стадиях развития: у *Campsis radicans* (1), *Linum perenne* (2), *Gossypium hirsutum* (3, 4), *Reseda lutea* (5), *Pittosporum tobira* (6) и *Ostrowskia magnifica* (7); в т — внутренний тапетум, мсц — микроспороциты, н т — наружный тапетум, пл — плацента, с с — средний слой, э — эпидермис, эн — эндотелий.

МЕЙОЗ

МЕЙОЗ (греч. *meiosis* — уменьшение) был открыт в 1884 г. Ван-Бенеденом при цитологическом изучении развития червя *Parascaris equorum*. Мейоз занимает центральное место в цикле полового размножения эукариот при чередовании диплоидной и гаплоидной фаз. **Это особый тип деления клетки, при котором весь набор хромосом уменьшается ровно вдвое.** Из каждой клетки с диплоидным набором хромосом в ходе мейоза образуются четыре гаплоидные половые клетки. *Свойство уменьшать число хромосом вдвое, составляет биологическую суть мейоза и гарантирует сохранение постоянства диплоидного числа хромосом при смене поколений.*

Отличительные цитологические особенности мейоза и митоза

В диплоидном организме каждая хромосома (кроме половых у гетерогаметного пола) представлена двумя копиями по одной от каждого родителя. Эти пары хромосом называют гомологичными. И в митоз, и в мейоз пары гомологичных хромосом вступают в редуцированное состояние. Каждый из гомологов представлен двумя сестринскими хроматидами, соединенными вместе.

Основные отличия мейоза и митоза заключены в их предназначении. В митозе исходная клетка делится на две себе подобные. Обе дочерние клетки наследуют по одной копии каждого из гомологов, сохраняя диплоидное число хромосом, диплоидное количество ДНК и свою генетическую идентичность материнской клетке. Чтобы это осуществилось, каждое митотическое деление ядра сопровождается разделением редуцированных сестринских хроматид. Сестринские хроматиды располагаются в экваториальной плоскости веретена таким образом, что их кинетохорные нити направлены к противоположным полюсам, что позволяет в анафазе митоза им правильно распределиться между двумя полюсами.

Основной результат мейоза — редукция числа хромосом вдвое. Это осуществляется благодаря двум событиям, специфичным для мейоза: конъюгации гомологичных хромосом и одному разделению центромер на два деления ядра в мейозе. Конъюгация гомологичных хромосом осуществляется в профазе I мейоза с участием синаптонемного комплекса (СК). Конъюгирующие гомологичные хромосомы (биваленты) выстраиваются в экваториальной плоскости веретена так, что центромеры гомологов ориентированы к противоположным полюсам. При этом сестринские хроматиды каждого из гомологов своими кинетохорными нитями соединены с одним из полюсов. Такая особенность ориентации центромер приводит к тому, что в анафазе I мейоза каждая дочерняя клетка наследует обе копии одного из гомологов. Дочерние клетки будучи диплоидными по количеству ДНК, уменьшают число центромер вдвое. Эти клетки отличаются от исходной материнской и друг от друга по происхождению наследуемых хромосом за счет перетасовки хромосом отцовской и материнской линии (количество разных вариантов наследования составляет 2^n , где n равно гаплоидному числу хромосом) и за счет кроссинговера в пределах пар гомологов.

Образование гаплоидных гамет завершается во втором делении мейоза, которое происходит без репликации. Хромосомы выстраиваются на экваторе вновь строящегося веретена и сестринские хроматиды отходят к противоположным полюсам как в митозе.

Типичная картина мейоза и некоторые особенности метаболизма нуклеиновых кислот и белков

Различают два деления мейоза, каждое из которых состоит из стадий, последовательно сменяющих друг друга. Первое деление включает интерфазу, профазу I, метафазу I, анафазу I, телофазу I. Второе деление начинается с короткой стадии интеркинеза, далее следуют друг за другом профазы II, метафазы II, анафазы II, телофазы II.

Интерфаза. В S-фазе премейотической интерфазы происходит синтез ДНК. Эта стадия значительно продолжительнее таковой в митозе, и в этот период реплицируется основная масса ДНК (99,7%), остальная часть ДНК, составляющая 0,3%, реплицируется в профазе I. Тип синтеза ДНК в премейотической интерфазе назван задержанным типом. В профазу I

вступают клетки с редуцированными хромосомами, каждая хромосома представлена двумя хроматидами.

Профаза I. Самая важная стадия мейоза. Продолжительность профазы составляет около 90% времени всего мейотического цикла и у разных объектов длится от нескольких суток до десятков лет. В профазе I выделяют пять стадий: лептотену., зиготену, пахитену, диплотену, диакинез.

Лептотена. На этой стадии хромосомы представлены тонкими нитями, переплетенными в клубок. Каждая хромосома своими концами прикрепляется к ядерной мембране с помощью прикрепительного диска. Вдоль каждой хромосомы строится боковой осевой элемент, который на стадии синапсиса гомологов составит один из боковых элементов синаптонемного комплекса. Число хромосом в лептотене соответствует диплоидному набору, но общее количество ДНК и число хроматид — тетраплоидному.

Выделен лептотенный белок (L-белок, Л-белок), синтезирующийся только в мейотической клетке. Он не связан с ядерной мембраной и его мол. масса 73000 дальтон. В отсутствие ионов Mg^{2+} белок представлен мономерной формой. Он ингибирует синтез зиготенной ДНК в нормальном и ахиазматическом (лишенном конъюгации и кроссинговера) генотипах. Это означает, что функция Л-белка не связана ни с конъюгацией, ни с кроссинговером. Он не влияет и на синтез общей ДНК ядра в мейотической и соматической клетках не влияет. Считают, что с Л-белком связана необратимая детерминация вступления клетки в мейоз после S- фазы.

Зиготена. Начало синапсиса гомологичных хромосом отличает эту стадию мейоза от предшествующей. Точки инициации конъюгации гомологов располагаются на ядерной мембране. Концы гомологичных хромосом каким-то образом узнают эти точки на ядерной мембране и от них синапсис распространяется по всей длине хромосомы. В местах синапсиса гомологичных хромосом формируется белковая структура СК, состоящая из двух боковых и одного центрального элемента.

Пахитена. На этой стадии наступает завершение конъюгации гомологов. Пару хромосом, образовавшуюся в результате синапсиса в профазе I называют бивалентом. СК сформирован по всей длине хромосомы, в центральном элементе СК на этой стадии различают рекомбинационные узелки, с которыми связывают процесс кроссинговера. В пахитене осуществляется обмен участками между несестринскими хроматидами, т. е. кроссинговер.

На этих двух стадиях профазы I появляются пики синтеза определенных фракций ДНК и энзиматической активности специфических ферментов, участвующих в осуществлении важнейших цитогенетических процессов конъюгации гомологичных хромосом и кроссинговера.

В зиготене синтезируется зиготенная ДНК (zyg-ДНК, зиг-ДНК).

Характер ее репликации полуконсервативный. Зиг-ДНК обогащена G-C парами оснований, что определяет ее более высокую плавучую плотность 1,712 г/см³. Для сравнения общая ДНК ядра содержит 40% G-C пар оснований и ее плавучая плотность — 1,700 г/см³. Зиг-ДНК состоит в основном из уникальных последовательностей, каждая из которых содержит 5—10 тысяч пар нуклеотидов (т.п.н.) и равномерно распределена по длине всех хромосом. Поведение зиг-ДНК в мейозе необычно. Это касается не только задержки ее репликации до стадии зиготены. Синтез ее не завершается и на этой стадии, небольшие пробелы остаются на концах вновь синтезированных нитей вплоть до анафазы I. Репликация зиг-ДНК ингибируется Л-белком, он же защищает пробелы зиг-ДНК от вырезания S-I нуклеазой. Функцию зиг-ДНК связывают с процессом конъюгации и рекомбинации.

Пахитенная ДНК (rach-ДНК, пах-ДНК) выделена в пахитене мейоза. Характер ее репликации репаративный. В пах-ДНК выделяют две фракции: 30% ее составляют умеренно повторяющиеся последовательности длиной 5—7 т.п.н., остальная часть состоит из коротких умеренных повторов порядка 200 пар нуклеотидов, повторенных в геноме 700—2000 раз. Пробелы пах-ДНК тут же устраняются репаративным синтезом.

Оказалось, что в пах-ДНК локализуются сайты, подверженные односторонним разрывам под воздействием специфической эндонуклеазы с оптимальным значением рН 5,2. Доступность пахитенной ДНК для односторонних разрывов регулируется группой небольших молекул ядерной РНК (psn-РНК — pachytene small nuclear), длина которых составляет 125 пар нуклеотидов, и в транскрипции которых принимает участие РНК-полимераза III. Эти молекулы РНК синтезируются только при условии осуществления истинной конъюгации гомологичных хромосом. Выделение фракции psn-РНК позволило расшифровать молекулярную организацию участков пах-ДНК, претерпевающих репаративный синтез. Сайтами разрезания-репарации оказались последовательности ДНК комплементарные psn-РНК. Функцию пах-ДНК связывают с процессом кроссинговера, осуществление которого требует репаративного синтеза ДНК.

Специфическая эндонуклеаза действует на двухнитевую ДНК, вызывая односторонние разрывы, что подтверждается появлением свободных 3' Р — 5' ОН концов.

На этих стадиях профазы I мейоза выделены белки, способствующие реассоциации односторонних ДНК. Они относятся к группе ДНК-связывающих белков. Двум белкам приписывают важную роль в процессе кроссинговера. U-белок (*unwinding*) активен в присутствии АТФ. Пик активности совпадает с зиготеной-пахитеной. Обладает двумя важными свойствами. Одно из них — связывание или удержание дуплексной ДНК, другое свойство — расплетение двухнитчатой ДНК.

R-белок (*reannealing*) обеспечивает реассоциацию ДНК. Он существует в клетке только в комплексе с липидами. По своим молекулярным свойствам R-белок сходен с белком, кодируемым геном 32 у фага T4, и играющим важнейшую роль в процессе генетической рекомбинации. Для активации R-белка необходима истинная гомологичная конъюгация.

В мейотических клетках лилии, мыши, человека обнаружены и другие ферменты — экзонуклеазы, полинуклеотидкиназы, лигазы.

Таким образом, в мейотической профазе активируется множество ферментных систем, регулирующих готовность клетки к мейозу, конъюгацию гомологичных хромосом, кроссинговер и др.

Диплотена. На этой стадии теряется тесный контакт между конъюгирующими гомологами, т. к. синаптонемный комплекс распадается. Хромосомы раздвигаются и каждая гомологичная хромосома бивалента обретает свою индивидуальность. Но гомологи остаются связанными одной или несколькими хиазмами, т. е. в местах, где произошел кроссинговер. У объектов (саранчовых), удобных для наблюдения диплотены, отчетливо видно, что в образовании хиазм участвуют только две из четырех хроматид бивалентной хромосомы.

В ооцитах (развивающихся яйцеклетках) диплотена может растянуться на месяцы и годы, т. к. на этой стадии оогенеза хромосомы спирализуются и синтезируют РНК, обеспечивая яйцеклетку резервными веществами. В некоторых случаях диплотенные хромосомы особенно активно синтезируют РНК. Такие хромосомы — типа ламповых щеток — находят, например, у насекомых, амфибий и человека.

Диакинез. Хромосомы на этой стадии еще более укорачиваются, отделяются от ядерной мембраны, полностью разрушается СК, и прекращается синтез РНК. Стадией диакинеза завершается профазы I мейоза со всеми сложными цитогенетическими событиями и начинается подготовка к расхождению гомологичных хромосом.

Метафаза I. На этой стадии исчезает ядрышко и ядерная оболочка, завершается построение веретена. Биваленты в метафазной пластинке ориентированы так, что центромеры гомологов направлены к противоположным полюсам. Гомологичные хромосомы удерживаются вместе за счет хиазм. В метафазе I происходит подготовка хромосом к их правильному расхождению в дочерние клетки.

Анафаза I. В этой стадии начинается движение гомологичных хромосом к противоположным полюсам. Молекулярные и физические механизмы анафазного движения пока не выяснены. Ясно одно, что в анафазе I происходит разделение хиазм, и гомологи, освободившись друг от друга, приобретают способность к движению. Хромосома в анафазе I

представлена двумя хроматидами, удерживающимися вместе только в области центромера (за ними сохранился термин диада). Центромерные области первыми достигают полюсов, к каждому из полюсов отходит полный гаплоидный набор хромосом, в котором представлено по одному удвоенному гомологу от каждого бивалента.

Телофаза I. Хромосомы на этой стадии теряют свои очертания под микроскопом, восстанавливается ядерная мембрана и после деления клетки (цитокинеза) формируются две дочерние клетки. На этом первое деление мейоза завершается.

Таким образом, при первом делении мейоза каждая дочерняя клетка наследует две копии одного из двух гомологов и поэтому содержит диплоидное количество ДНК. Однако от обычных диплоидных клеток они отличаются в двух отношениях: 1) обе копии ДНК каждой хромосомы происходят лишь от одной из двух гомологичных хромосом, имевшихся в исходной материнской клетке, 2) эти две копии клетка получает в виде тесно связанных сестринских хроматид, составляющих одну хромосому. Количество ДНК от тетраплоидного (4с), которым обладает клетка, вступающая в мейоз, редуцируется до диплоидного (2с) (с — количество ДНК, приходящееся на гаплоидный набор). Таково состояние дочерних клеток перед вторым делением мейоза.

Второе деление мейоза наступает после короткого периода покоя — интеркинеза и протекает по типу митоза. Поскольку в период покоя не происходит синтеза ДНК, создается впечатление, что хромосомы из одного деления быстро входят во второе. Профаза II у всех организмов короткая, в профазе II и метафазе II хромосомы, как и в анафазе I, представлены двумя хроматидами, соединенными в области центромеры. Ядерная оболочка разрушается как только формируется новое веретено. После этого, быстро сменяя друг друга, проходят метафаза II, анафаза II, телофаза II. Как и в митозе, кинетохорные нити сестринских хроматид направлены к противоположным полюсам. В метафазной пластинке сестринские хроматиды удерживаются вплоть до того момента, когда их центромеры расходятся к противоположным полюсам в анафазе II. В телофазе II формируются ядерные оболочки вокруг каждого из четырех гаплоидных ядер, проходит цитокинез, и мейоз на этом завершается.

Итак, единственный акт синтеза ДНК в премейотической интерфазе, конъюгация гомологичных хромосом, кроссинговер и одно деление центромер на два последовательных деления мейоза — вот цепь событий, обеспечивающих переход от (2n)- к (1n)-набору хромосом, образование четырех гаплоидных клеток из одной диплоидной, вступившей в мейоз, и огромное генетическое разнообразие половых клеток.

Такова типичная картина мейоза и по такой схеме он протекает у большинства видов растений и животных.

Типы мейоза

Помимо классического двухступенчатого типа мейоза, описанного выше, в природе встречаются и другие типы. Одноступенчатый тип мейоза наиболее интересен в этом отношении. Впервые этот тип описан у жгутиконосцев Кливлендом. Суть его сводится к выпадению I деления мейоза, связанного с конъюгацией, кроссинговером и хиазообразованием. Одноступенчатый мейоз описан у споровиков, некоторых видов раковинных корненожек и других простейших.

Отдельного рассмотрения заслуживает мейоз у организмов с нелокализованной центромерой (тип ожиги и кокцид). От классического типа он отличается тем, что первое деление мейоза является полностью эквационным. Это обеспечивается тем, что гомологичные хромосомы в диплотене-метафазе I мейоза располагаются тандемно, в результате чего коориентация бивалентов не осуществляется, а осуществляется автоориентация. В профазе II вновь осуществляются конъюгация гомологов.

Асимметричный цитокинез. Процесс созревания яйцеклетки в оогенезе различных объектов показателен. (Из всего сложного процесса формирования яйцеклетки рассматриваем только два деления мейоза). Основное отличие мейоза заключается в том, что

в оогенезе из одной дилоидной клетки с редуцированным (4с) содержанием ДНК формируется единственная гаплоидная яйцеклетка, крупная по размерам и богатая питательными веществами. Это достигается двумя особенностями мейоза при оогенезе:

- 1) обратимой задержкой мейоза на стадии профазы I;
- 2) несимметричным делением цитоплазмы после каждого деления мейоза.

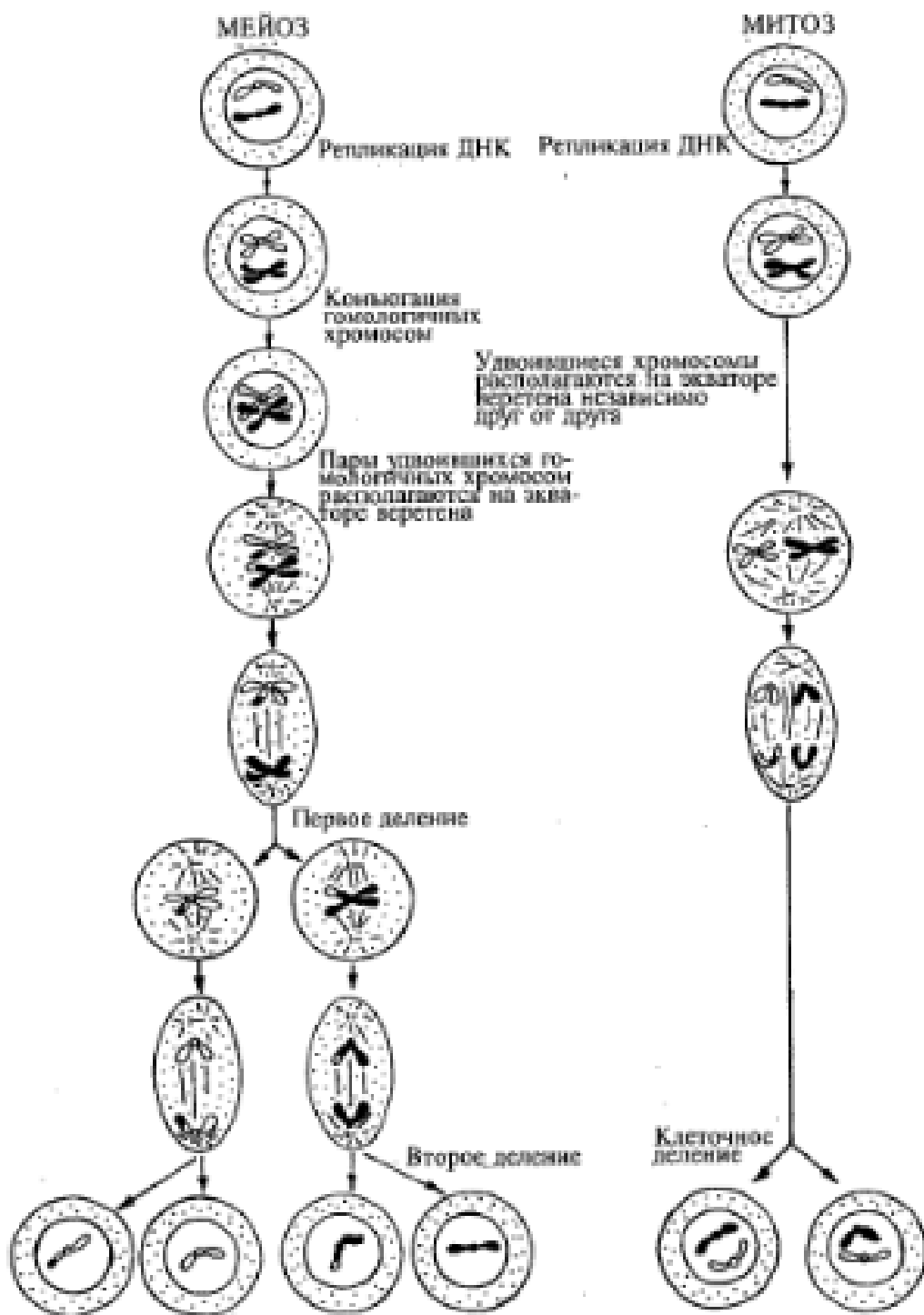


Рис. 19. Мейоз

1 — сравнение мейоза с обычным митозом (схема). Для простоты показана только одна пара гомологичных хромосом. Спаривание гомологичных хромосом происходит только в мейозе; поскольку перед спариванием каждая хромосома удваивается и состоит из двух сестринских хроматид, для образования гаплоидных гамет необходимы два клеточных деления. Поэтому из любой диплоидной клетки, вступающей в мейоз, образуются четыре гаплоидные клетки.

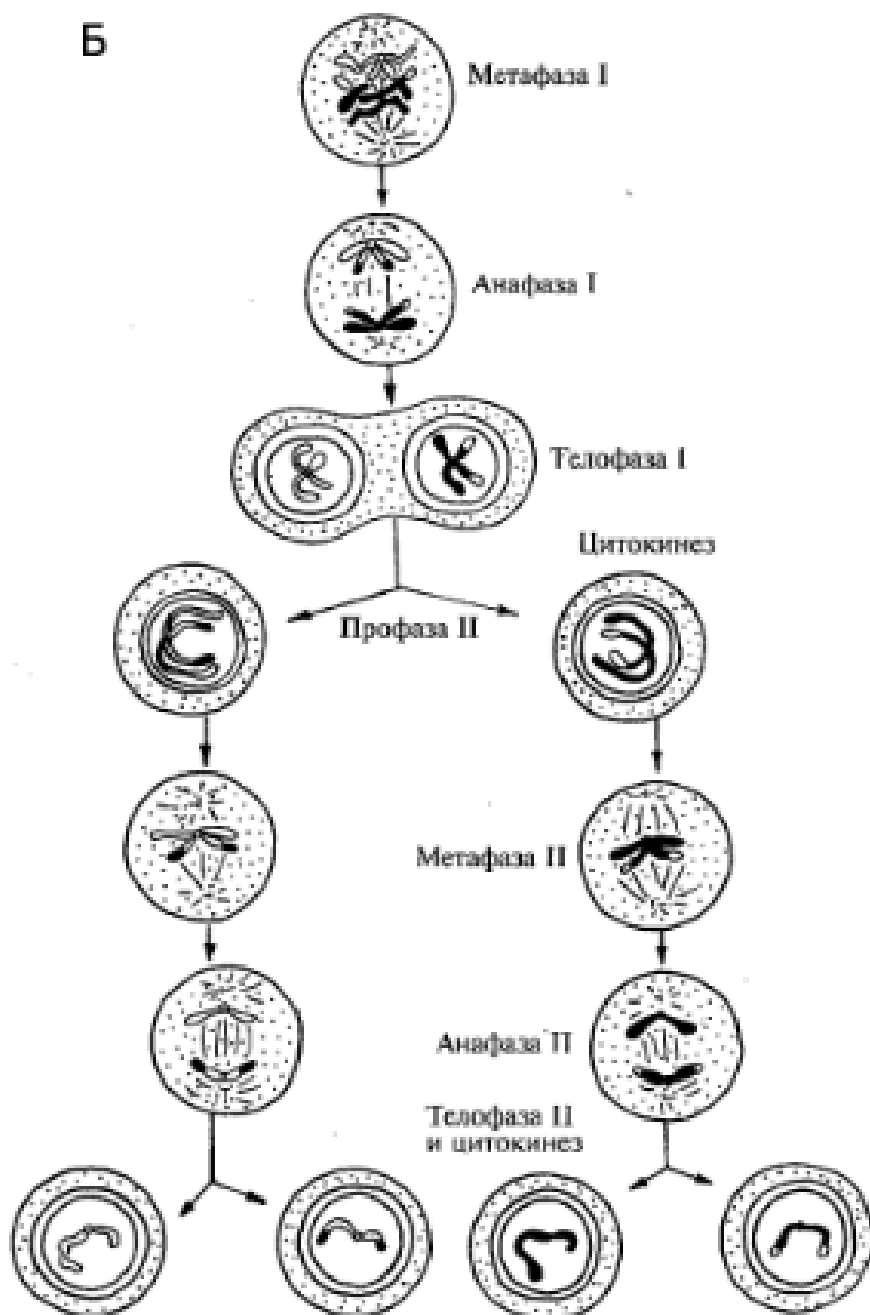


Рис. 19. Мейоз (продолж.).

Остановка мейоза на стадии диплотены от нескольких дней до нескольких десятков лет необходима для формирования яйцевой оболочки, играющей важную роль в процессе оплодотворения. Спаренные хромосомы при этом принимают вид «ламповых щеток», свойственных хромосомам, активно синтезирующим РНК.

В результате асимметричного деления цитоплазмы продукты первого мейотического деления — ооциты второго порядка — резко различаются по величине при равном содержании ДНК и количестве хромосом. Один из них представляет собой маленькое полярное тельце, другой — крупную клетку, которая продолжает развитие.

Второе деление вновь завершается асимметричным цитокinesisом, в результате которого формируется зрелая яйцеклетка крупных размеров, и второе полярное тельце. Обе клетки гаплоидны по содержанию ДНК и набору одиночных хромосом. Первое и второе полярные тельца деградируют.

Гаплоидные самцы медоносной пчелы — трутни могут формировать спермин с гаплоидным числом хромосом только благодаря тому, что у них эволюционно закрепился

аномальный мейоз, связанный с блокадой расхождения хромосом к полюсам. В результате в первом делении мейоза все унивалентные хромосомы остаются в центре клетки. Асимметричный цитокинез отделяет небольшую часть цитоплазмы без хромосом, формируя одну большую клетку с исходным гаплоидным набором хромосом и маленькую клетку без хромосом с небольшим количеством цитоплазмы. Второе деление мейоза протекает как обычный митоз, но асимметричный цитокинез образует две гаплоидные клетки разного размера. Только крупная клетка превращается в жизнеспособный спермий. По той же схеме протекает мейоз у самцов осы.

Ахиазматический мейоз протекает без образования хиазм (распространен у гетерогаметных полов бабочек, двукрылых, богомолов). У одной группы особей с таким типом мейоза (например, самки тутового шелкопряда (*Bombyx mori* L.) имеется нормально развитый, но не исчезающий в диплотене СК, который, видоизменившись, остается в клетке вплоть до метафазы I; кроссинговер отсутствует, хиазм нет. У другой группы особей (типичные представители — самцы *Drosophila melanogaster*) образование СК заблокировано полностью, кроссинговер и хиазмы отсутствуют. Таким образом, в ахиазматическом мейозе этих двух групп цитогенетический эффект сходен (нет кроссинговера и хиазм), но генетические механизмы блокады этих процессов, по-видимому, различны: в первой группе блокада может быть осуществлена генами, воздействующими непосредственно на систему рекомбинации (типа гена *mei9* у дрозофилы), в другой — асиноптическими генами, блокирующими формирование СК.

Среди апомиктических видов растений встречаются различные формы перехода от типичного мейоза к митозу. Изменение касается 1-го деления мейоза и проявляется в различной степени нарушения конъюгации гомологичных хромосом и в блокаде кроссинговера.

У некоторых видов партеногенетически размножающихся животных (*Carassius auratus gibelio*, *Daphnia pulex*), гаплоидных самцов Перепончатокрылых и Простейших первое деление мейоза может полностью выпасть (одноступенчатый мейоз), у других оно частично нарушается, при этом блокируется кроссинговер и нарушается расхождение гомологов (например, у *Poeciliopsis Cx*). Рис. 19.

ТЕТРАДА МИКРОСПОР (греч. *tetra* — четыре, *micros* — малый, *spora* — спора, семя) — структура, образованная четырьмя гаплоидными клетками, возникшими в процессе обоих делений мейоза микроспороцита.

На основе времени и способа заложения перегородок, выделил два типа образования тетрад: **сукцессивный**, или сукцеданный (лат. *successivus, succedaneus* — последовательный) и **симультанный** (лат. *simultaneus* — одновременный). При сукцессивном типе каждое деление мейоза сопровождается образованием клеточных перегородок. При симультанном типе образования тетрад после мейоза I цитокинез отсутствует. Образования тетрад при симультанном типе у представителей ряда семейств (*Cucurbitaceae, Plumbaginaceae, Fabaceae*) в разделении микроспороцита на микроспоры важную роль играют вакуоли, которые, сливаясь, разделяют протопласт микроспороцита на отдельные микроспоры.

Описан третий тип образования тетрад — **промежуточный**, когда после мейоза I наблюдается заложение борозды по периферии микроспороцита, но к концу интерфазы II рост борозды приостанавливается и возобновляется после мейоза II, и в то же время происходит заложение и рост второй борозды, завершающийся образованием четырех клеток. Промежуточный тип образования тетрад ближе к симультанному типу.

Симультанный тип образования тетрад характерен для двудольных цветковых растений, а **сукцессивный** — для однодольных. Хотя возможны исключения. **Промежуточный тип** описан у представителей двудольных (сем. *Magnoliaceae, Annonaceae, Winteraceae, Nelumbonaceae, Plantaginaceae*).

При симультанном типе цитокинеза образуются только тетраэдральные тетрады. При сукцессивном типе образуются все типы тетрад микроспор, кроме тетраэдральных. Рис. 21.

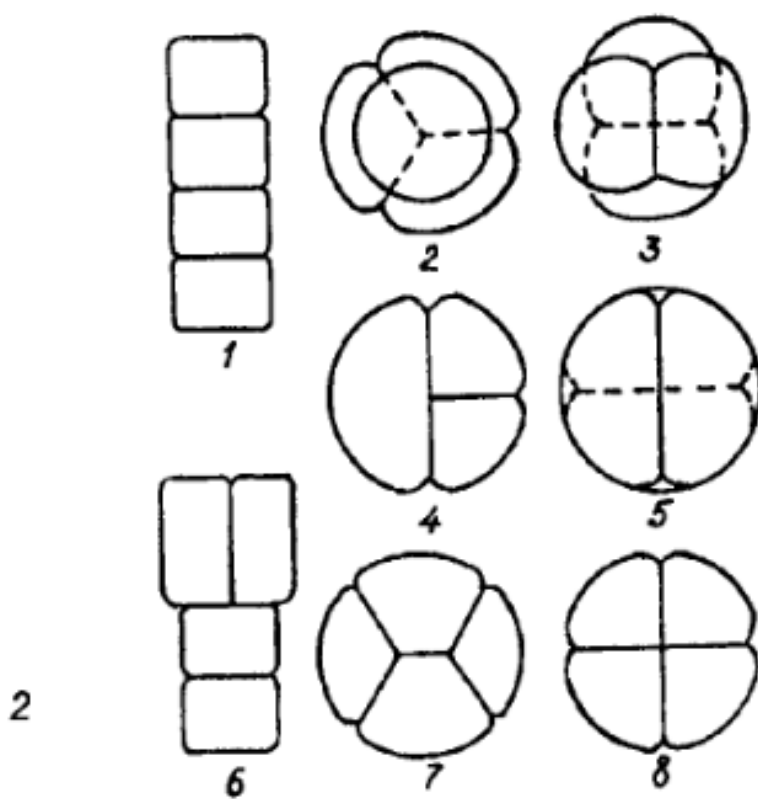
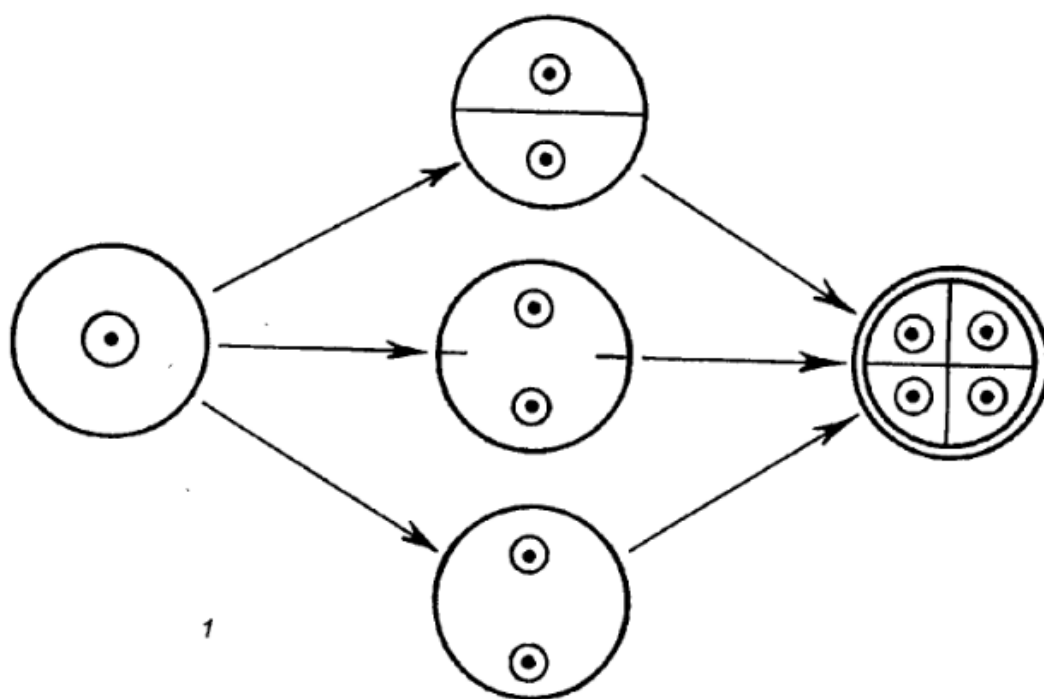


Рис.21. Тетрады микроспор

1 — типы микроспорогенеза: сукцессивный, симультанный и промежуточный;
 2 — типы тетрад микроспор: 1-линейный,
 2,3 — тетраэдрический,
 4-5 — крестообразный, 6 — Т-образный,
 7 — ромбический, 8 - изобилатеральный.

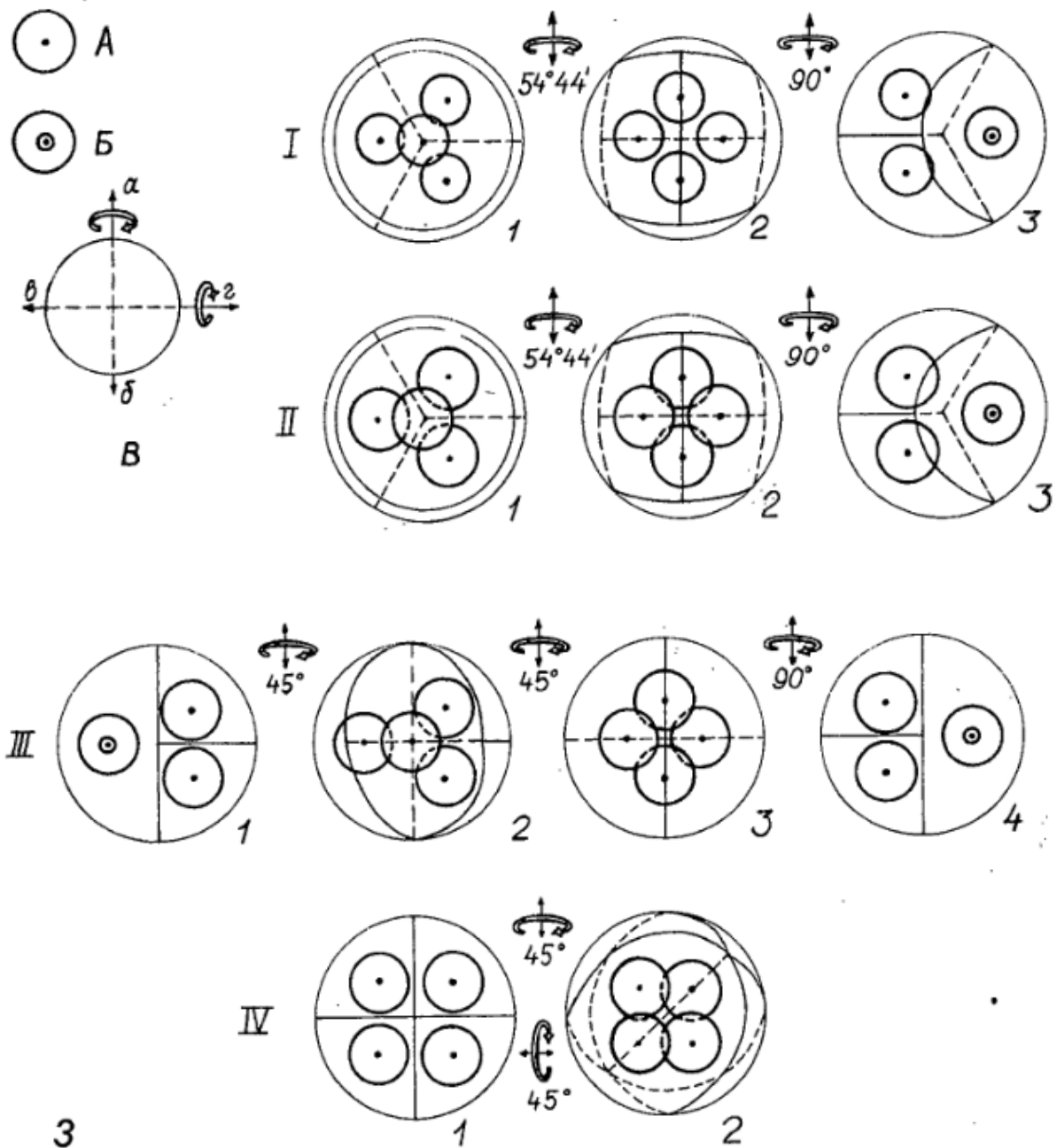


Рис. 21. Тетрады микроспор (продолж.).

МИКРОСПОРА

МИКРОСПОРА (греч. *micros* — малый) — первая клетка гаметофитной генерации, образующаяся в микроспорангии в результате двух мейотических делений микроспороцита. Термин «микроспора» часто ошибочно используют в качестве синонима термина «пыльцевое зерно», микроспора и пыльцевое зерно — это разные стадии гаметофитной генерации.

После завершения мейоза в микроспороците формируется **тетрада микроспор**, окруженных каллозной оболочкой. Особенности поверхности микроспор и положение апертур в них обнаруживаются уже на стадии тетрады в процессе синтеза примэкзины. Синтез элементов примэкзины в тетраде осуществляется протопластом каждой отдельной микроспоры. Примэкзину образуют пектоцеллюлозные микрофибриллы, которые располагаются между плазмалеммой и каллозной оболочкой микроспоры. При ферментативном разрушении каллозы происходит отложение на поверхности микроспоры

спорополленина, синтезированного клетками тапетума, что приводит к формированию **эскины**. На стадии микроспоры синтезируется и внутренний слой оболочки будущего пыльцевого зерна — интина, важной функцией которой является формирование стенки, выстилающей апертуру. У ряда родов цветковых (*Pseudowintera*, *Victoria*, *Philydrum*, *Luzula*, *Typha* и др.) микроспоры остаются в тетрадах и продолжают свое развитие, образуя сложные пыльцевые образования.

Продолжительность развития микроспор переменна: от нескольких часов и дней — у тропических и субтропических растений до нескольких месяцев у многих арктических растений. Разработано несколько классификаций фаз развития микроспор.

Высвободившиеся из тетрады микроспоры имеют плотную невакуолизированную цитоплазму и ядро с одним или несколькими ядрышками, расположенное в центре клетки. Обычно наблюдается заметный рост микроспор, сопровождающийся оводнением и вакуолизацией цитоплазмы. Затем начинается процесс автофагии цитоплазмы, за которым следует формирование новой цитоплазмы и рибосом. В результате амилогенеза пропластиды дифференцируются в амилопласты, содержащие крахмал. В ходе образования интины и формирования апертур крахмал гидролизует. Последующий амилогенез и вакуолизация новой цитоплазмы имеют место после I митоза в пыльцевом зерне.

В период вакуолизации наблюдается интенсивное увеличение объема микроспоры. Так, у злаков диаметр микроспоры увеличивается более чем в два раза, достигая 3/4 размера зрелого пыльцевого зерна. Происходит смещение ядра из центрального положения в пристенное, что часто связывают с образованием большой центральной вакуоли (*Poaceae*, *Campanulaceae*, *Juglandaceae*, *Saxifragaceae*). Иногда (*Haivortia*, *Juncus*, *Luzula*, *Ruppia*) вакуоль не наблюдается, но ядро все же оказывается в пристенном положении. По отношению к апертуре положение ядра в микроспоре перед митозом строго постоянно для каждого вида растений. Это обусловлено, вероятно, наличием в микроспоре химических и физических градиентов, которые определяются архитектоникой и полярностью ее протопласта и обнаруживаются еще при образовании тетрады микроспор.

Полярность микроспор особенно заметно проявляется у злаков и выражается в положении ядра микроспоры относительно поры. Пора микроспоры обращена к тапетуму. Перед митозом ядро микроспоры находится на максимальном расстоянии от поры, тогда как на стадиях вакуолизации и роста микроспоры оно может занимать разное положение по отношению к поре.

В процессе роста и формирования микроспоры заметно увеличивается объем ее цитоплазмы, ядра и ядрышек, меняется характер вакуолизации цитоплазмы. Состояние цитоплазматических органелл тесно связано с процессами, имеющими место в ходе развития микроспор. Особенно сильным изменениям подвержены популяции рибосом, цитоплазматический матрикс и эндомембранная система. Число и распределение рибосом тесно связано с аккумуляцией нуклеолоидов в цитоплазме. Во время формирования примэскины, эскины и интины меняется конфигурация ЭР, диктиосом, число и величина пузырьков. Обилие гладкого ЭР и диктиосом может быть тесно связано с сильным ростом микроспор и вакуолизацией их цитоплазмы. Микроспора завершает свое развитие, вступая в дифференцирующий митоз, в результате которого образуются две клетки мужского гаметофита: вегетативная и генеративная.

ЦИТОХИМИЯ МИКРОСПОРЫ

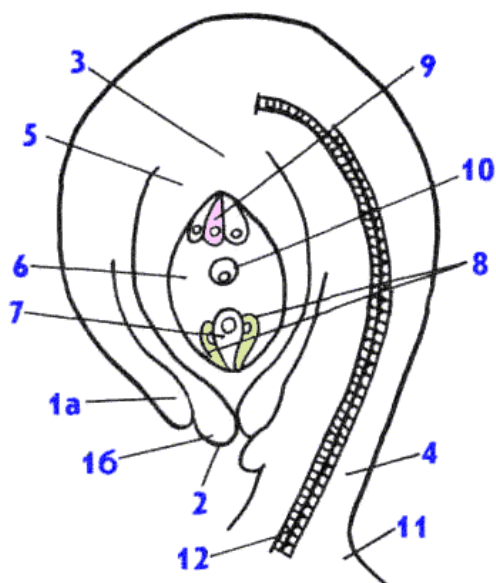
Процесс развития микроспор является наиболее длительным этапом при формировании пыльцевого зерна цветковых растений. Исключение составляют поздние стадии, характеризующиеся более активным внутриклеточным метаболизмом, о чем свидетельствует усиление деконденсации хроматина и увеличение содержания РНК. В ходе развития микроспоры сильно увеличиваются в объеме. С помощью цитохимических и биохимических методов удалось показать, что в развивающихся микроспорах наблюдается увеличение содержания ДНК, РНК и белков.

СЕМЯЗАЧАТОК

СЕМЯЗАЧАТОК — орган семенного растения, формирующийся на плаценте, в котором происходит мегаспорогенез, формирование женского гаметофита и процесс оплодотворения и из которого в результате сложных преобразований образуется семя. Семязачаток представляет собой защищенный стерильными покровами видоизмененный мегаспорангий семенных растений. Синоним: семяпочка.

Еще Goethe в своих работах употреблял термин «Samenknospe» (нем) и рассматривал эту структуру как метаморфизированную почку, видя в нуцеллусе верхушку стебля, а в интегументах — видоизмененную последнюю пару листьев. Некоторые ботаники не делали принципиального различия между семяпочкой и вегетативной почкой, связывая ее природу с осью—стеблем. Позже употребление термина «семяпочка» стало традиционным, хотя многие морфологи уже отказались от рассмотрения этого образования как почки.

С середины 19 века параллельно с термином «семяпочка» стали использовать и термин «семязачаток». Дискутируется написание термина «семяпочка» и «семязачаток». Тахтаджян предложил писать эти термины через «е», так как по правилам русского языка соединительной буквой в составных словах является «е». В настоящее время через «и» пишут скорее по традиции.



Строение семязачатка и зародышевого мешка (женского гаметофита) покрытосеменных растений.

- 1 - покровы семязачатка, или интегументы (а - наружный, б - внутренний), 2 - микропиле ,
- 3 - халаза , 4 - фуникулус , 5 - нуцеллус ,
- 6 - зародышевый мешок , 7 - яйцеклетка ,
- 8 - синергиды , 9 - антиподы ,
- 10 - вторичное ядро, 11 - плацента ,
- 12 - проводящий пучок.

Семязачаток состоит из центрального тела — **нуцеллуса** (устаревшее название — ядро семязачатка), окруженного одним или двумя защитными покровами — **интегументами** и прикрепленного к плаценте семяножкой — **фуникулюсом**. Часть семязачатка, прилегающая к фуникулюсу, где происходит слияние фуникулюса с

нуцеллусом и интегументами, называют **халазой**. Напротивоположном полюсе семязачатка (микропилярном) свободные концы интегумента или интегументов вытягиваются в более или менее длинную трубку — **микропиле**, или микропилярный канал. Микропиле **соединяет** нуцеллус **с внешней средой**. У «голосеменных» растений, кроме араукариевых, через микропиле к яйцевому аппарату проникает пыльца, а у цветковых — пыльцевая трубка; при прорастании семени через него выходит зародышевый корень. Большинство исследователей сходятся во мнении, что нуцеллус гомологичен мегаспорангию разноспоровых папоротниковидных. Заметная уже у высших споровых тенденция к стерилизации археспориальных клеток в мегаспорангии при переходе к разноспоровости, достигает у семенных своего апогея. Как правило, у них стерилизуется почти все материнские клетки мегаспор, кроме одной, отличающейся клиновидной формой, гигантскими размерами, крупным светлоокрашивающимся ядром (отчего она напоминает инициальную клетку апикальной меристемы высших споровых растений). В результате мейоза она дает тетраду метаспор, погруженную в нуцеллус. Таким образом, в отличие от споровых растений, у семенных не происходит высыпания спор из мегаспорангия, и развитие не только женского гаметофита, но и начальные фазы образования нового спорофита, протекают внутри мегаспорангия.

Семязачаток семенных растений, в том числе и многих покрытосеменных, массивный, красинуцеллятный, его нуцеллус развивается по эуспорангиатному типу, из многих клеток плаценты, эпидермальных в группе «голосеменных» и эпидермальных и субэпидермальных — у цветковых. На основании этого сделано предположение, что семенные растения произошли от древнейших эуспорангиатных разнообразных папоротниковидных. Из цветковых наиболее массивным нуцеллусом обладают двудольные однопокровные из *Hamamtlidae*, а также примитивные таксоны двудольных (*Rosaceae*, *Ranunculaceae* и др.) и однодольные. У них на верхушке нуцеллуса обычно формируется массивная ткань — нуцеллярный колпачок, иногда вдающийся в основание микропиле. В этом проявляется отличие цветковых от группы «голосеменных», особенно от их наиболее примитивных представителей, у которых мегаспорангий, наоборот, как бы раскрывается, что выражается в образовании пыльцевой камеры — углубления на верхушке нуцеллуса — образующейся на месте лизиса его клеток. Раскрывание нуцеллуса можно рассматривать как свойство, унаследованное от предковых споровых растений. В микропилярном канале выделяется секреторная жидкость, которая втягивает пыльцу в пыльцевую камеру, где она и прорастает.

У наиболее высокоорганизованных покрытосеменных семязачаток тенуинуцеллятный, с очень маленьким, тонким нуцеллусом, состоящим из 1—2 слоев клеток, формирующимся из одной, нескольких субэпидермальных и эпидермальных клеток плаценты, наподобие спорангиев лептоспорангиатных папоротников.

У ряда представителей подклассов *Dilleniidae*, *Rosidae*, *Caryophyllidae* верхушка нуцеллуса сильно разрастается и образует клювовидный вырост, внедряющийся в микропиле, а иногда даже выступающий над семязачатком. Если он прилегает к обтуратору, то этим облегчается путь пыльцевой трубки. Клювовидный вырост напоминает вырост над семязачатком, служащий для улавливания пыльцы у *Araucariaceae*, *Saxegothaea*, *Cedrus* и некоторых других голосеменных. Наличие клювовидного выроста у цветковых может свидетельствовать о сохранении у них потенциальной возможности улавливать пыльцу. Martens рассматривал эту структуру как патологическое образование. Для понимания функции клювовидного выроста интересны случаи его образования у *Betulaceae*, у которых в период опыления завязь еще не сформирована, семязачатки открыты и, поэтому, можно говорить о своеобразной «голосемянности». Возможно, что клювовидный вырост есть проявление апахронизма.

По типу нуцеллуса и числу интегументов выделяют пять типов семязачатков: красинуцеллятный с одним или двумя интегументами, тенуинуцеллятный с одним или двумя интегументами и, наконец, «голый» (без интегумента) и с редуцированным нуцеллусом.

В примордии семязачатка у некоторых таксонов формируется одна археспориальная клетка и мегаспороцит, из которого и образуются мегаспоры. У ряда таксонов фертильными оказывается большое число клеток, составляющих спорогенную ткань (*Casuarinaceae*, *Betulaceae*, *Fagaceae*, *Ranunculaceae*, а также некоторые *Rosaceae*, *Asteraceae* и др.). Обычно многоклеточный археспорий считается более примитивным; его наличие у эволюционно продвинутых таксонов может быть либо проявлением гетеробатмии, либо вторичным явлением. В результате мейоза возникают споры. Чаще всего женский гаметофит формируется только из одной споры, обычно расположенной ближе к халазе, т.е. к источнику питания, хотя потенциально любая из спор тетрады может прорасти. Остальные споры тетрады, как правило редуцируются на той или иной фазе развития.

В результате прорастания мегаспоры формируется женский гаметофит. В разных отделах семенных растений развитие женского гаметофита имеет специфические черты. У большинства он моноспорический, формируется из единственной мегаспоры, которая при этом очень сильно разрастается за счет потребления окружающих клеток нуцеллуса.

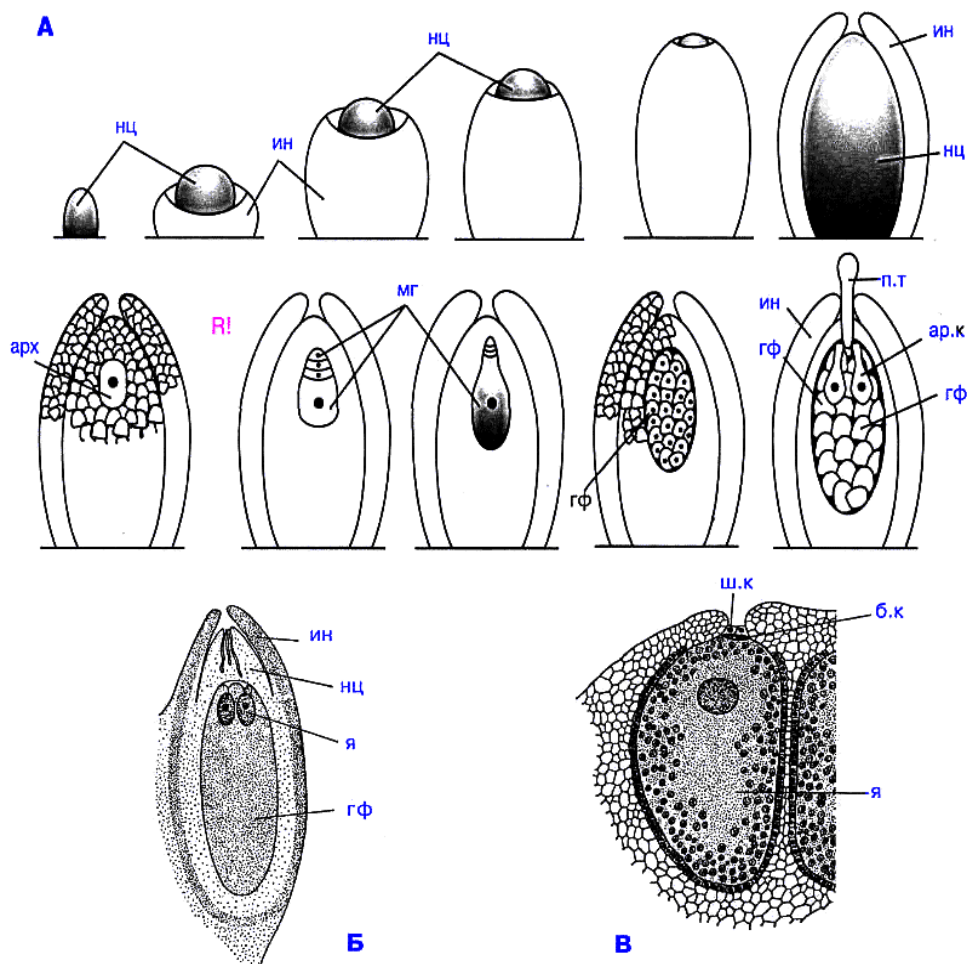


Схема развития и строение семязачатка хвойных на примере сосны (*Pinus*):

А - стадии морфогенеза семязачатка: ин - интегумент; нц - нуцеллус; арх - археспариальная клетка; мг - мегаспоры; п.т - пыльцевая трубка; арх - архегоний; гф - гаметофит (эндосперм);

Б - строение зрелого семязачатка; я - яйцеклетка;

В - строение архегония: б.к - брюшная канальцевая клетка; ш.к - две шейковые канальцевые.

У «голосеменных» вначале в споре происходит многократное деление ядер с образованием 260 и более ядер, располагающихся в пристенной цитоплазме вокруг крупной центральной вакуоли. Позже нуклеарная фаза сменяется целлюлярной. Клетки формируются в центростремительном направлении, а позднее разрушаются под воздействием проэмбрио в центробежном направлении. На микропиллярном полюсе многоклеточного заростка образуются архегонии – один (*Torreya*), два (большинство таксонов «голосеменных») или более (*Cupressaceae*), до 200 (*Widdingtonia*). У *Cupressaceae* архегонии образуют группу, отделенную от заростка специальной оболочкой. При наличии большого количества архегониев у цикадовых, они располагаются по всей поверхности заростка. Архегонии обычно погружены полностью в ткань гаметофита, стенка архегония поэтому сильно редуцирована, у многих таксонов укорачивается шейка (у *Cycadopsida*, например, она состоит всего из двух клеток). Наконец, в отделе *Gnetophyta* рода *Gnetum* *Welwitschia* архегонии в классическом понимании вообще не формируются.

У цветковых архегонии отсутствуют, число делений ядра мегаспоры сильно сокращено, многоклеточный заросток не образуется. Из мегаспоры формируется зародышевый мешок. Обычный восьмиядерный зародышевый мешок Polygonum-типа развития обнаружен у 80%

изученных цветковых. Выделяют и другие типы зародышевых мешков.

В литературе высказывалось много гипотез о природе зародышевого мешка. Большинство авторов рассматривает его как сильно измененный и редуцированный женский гаметофит, состоящий всего из 7 клеток и 8 ядер, с ранним проявлением тенденции к половому слиянию. Одной из наиболее интересных является гипотеза Porsch, позволяющая перекинуть мост через пропасть, разделяющую цветковые и остальные семенные растения. Porsch считал, что зародышевый мешок цветковых представляет собой результат дальнейшей редукции заростка семенных растений. Здесь достиг своей кульминации принцип экономии материала и ускорения темпов развития, проходящий красной нитью в эволюции высших растений. В то время, как громоздкие, многоклеточные заростки других семенных растений развиваются крайне медленно, иногда не один год, у цветковых его образование происходит сравнительно быстрее и сократилось до трех ядерных делений. Такая крайняя экономия материала достигается благодаря тому, что развитие гаметофита и затем спорофита происходит в мегаспорангии, заключенном внутри завязи, и обеспечивается питанием непосредственно от материнского спорофита. У покрытосеменных редукция захватила и архегоний, который изменился и упростился. Он полностью утратил свои стенки (эта тенденция наблюдается и у некоторых других семенных растений), и от них остались, как считал Porsch, только яйцеклетка, брюшная канальцевая клетка, дающая вегетативное ядро, и две шейковые канальцевые клетки, превращающиеся в синергиды, не утратившие функции проведения пыльцевой трубки. Второй архегоний превратился в антиподальный аппарат. Две брюшные канальцевые клетки обоих архегониев, сливаясь, образуют вегетативное ядро зародышевого мешка. Их природа как клеток сестринских по отношению к яйцеклетке, проявляется в их тенденции к слиянию, к половому процессу. Постепенная редукция архегониев и ускорение прохождения половой стадии наблюдается еще у папоротниковидных и «голосеменных», особенно в отделе *Gnetophyta*.

Интегумент, или покров семязачатка, у большинства семенных растений, в том числе у большинства сростнолепестных и ряда свободнолепестных двудольных покрытосеменных и некоторых однодольных — единственный. У подавляющего же большинства свободнолепестных двудольных и однодольных два интегумента, причем чаще наружный развит сильнее.

Некоторые авторы трактуют ариллусы и ариллоиды как третий интегумент, появляющийся в результате расщепления наружного интегумента. Иногда считают третий интегумент образованием *suigeneris*. Вопрос о его происхождении и гомологии остается дискуссионным. Наконец, Cornery трех родов семейства *Annonaceae* ткань разросшейся халазы между наружным и внутренним интегументами, участвующую в формировании семенной кожуры, описал как четвертый интегумент, принимая ариллус, разрастающийся после оплодотворения и становящийся мякотью плода, за третий интегумент.

У большинства семенных растений интегумент сростается с нуцеллусом, а свободным он остается, в лучшем случае, на микропиллярном конце и лишь у семенных папоротников и у большинства относительно примитивных цветковых (*Cleome*, *Julianiania*, *Casuarina*, *Juglans*, *Myrica*) оба интегумента явно свободны и не сростаются ни друг с другом, ни с нуцеллусом. У представителей ряда таксонов можно проследить весь процесс срастания. При отсутствии срастания интегументов с нуцеллусом последний может иметь свою ножку, приподнимающую его над интегументом. Это можно рассматривать как примитивный признак.

Из фактов срастания интегументов можно сделать заключение, что простой интегумент у некоторых цветковых возник из двойного вторично, конгенитально, в результате срастания. При этом в разных семействах тенденция к слиянию интегументов проявлялась независимо и гетерохронно. Сростшийся интегумент более массивный. Причиной такого слияния может быть проявление общей для всех органов цветковых эволюционной тенденции к срастанию либо они могли срастись в результате давления стенки завязи на семязачатки.

Возможно, следует признать, что и для большинства «голосеменных» характерен двойной интегумент, если рассматривать купулу у семенных папоротников как наружный интегумент. Тогда можно предположить, что в отделе *Sycadophyta* единственный массивный покров семязачатка, соответствует только купуле, автнутренний интегумент нацело срастается с нуцеллусом и образует его наружные слои. В отделе *Gnetophyta* снаружи интегумента имеется второй, наружный покров. Лишь в отделе *Pinophyta* интегумент единственный, поскольку семязачатки большинства представителей укрыты в шишках. У подокарповых, тиссовых и головчатотиссовых, не имеющих таких шишек, снаружи образуется эпиматий — видоизмененная семенная чешуя. Интегумент играет, в первую очередь, защитную функцию в семязачатке, защищая нуцеллус от неблагоприятных воздействий. В семени из него формируется семенная кожура. Кроме того, в семязачатке он играет трофическую функцию, частично секреторную. Вопрос о природе интегумента у семенных растений до сих пор остается загадкой для ученых. Было высказано много гипотез, но ни одна из них не может полностью удовлетворить. Сейчас большинство ученых придерживаются синангиальной гипотезы его происхождения, выдвинутой Venson. Согласно этой гипотезе, семязачатки произошли из плоского соруса, из небольшого количества спорангиев, причем один спорангий, расположенный в середине, остается фертильным, а окружающие его периферические спорангии полностью стерилизовались, срослись и превратились в интегумент. Доказательством может служить строение семязачатков наиболее древних семенных папоротников с их камерным интегументом, камеры которого вверху заканчивались свободными отростками, соответствующими верхушкам спорангиев.

Переходя к собственно покрытосеменным, следует сказать, что в трактовке происхождения покровов их семязачатков так же еще много спорного. Действительно, по-видимому, покровы семязачатков цветковых унаследованы ими от *Lyginopteridophyta*. Если это так, то можно предположить, что хотя бы один из покровов их семязачатков мог образоваться из покрова семенных папоротников (из стерилизовавшихся и сросшихся спорангиев). Некоторые авторы считают, что хотя бы один из покровов является новообразованием. В последнее время исследователи все больше склоняются к мнению, что оба покрова унаследованы от семенных папоротников, нуцеллус которых защищен двумя покровами — интегументом и купулой, из которых внутренний — результат стерилизации и преобразования спорангиев, а наружный, возможно, образовался из спорофилла или его частей.

На наш взгляд, правомерно сделать и еще одно предположение. Возможно, что у некоторых таксонов цветковых оба интегумента синангиальной природы, образовавшиеся в результате слияния и стерилизации спорангиев, располагавшихся в сорусе двумя кругами, вокруг центрального спорангия. Из внутреннего круга спорангиев образовался внутренний интегумент, а из периферического — наружный. По-видимому, интегументы разных таксонов покрытосеменных не всегда гомологичны.

У цветковых морфологические особенности семязачатка и семяножки, их форма и взаимное расположение, а также положение семязачатка в полости завязи, в первую очередь ориентация микропиле, являются устойчивыми таксономическими и систематическими признаками. Многочисленные исследования показали, что эти признаки отражают определенные биологические особенности таксонов, направление их эволюции.

Один из наиболее важных признаков семязачатка является ориентация микропиле. В зависимости от этого затрудняется или облегчается оплодотворение, удлиняется или укорачивается путь пыльцевой трубки, облегчается или затрудняется поступление в семя, к зародышу воды, необходимой для начала ростовых процессов. Иногда ориентация микропиле влияет также на прорастание зародыша, на положение кончика корня в плоде, причем причину того или другого расположения микропиле в каждом конкретном случае следует устанавливать, исходя из биологических особенностей растения. Отсюда тип семязачатка и его ориентация в завязи являются важным показателем биологических особенностей растения и, в комплексе с другими признаками, способны пролить свет на

возможное направление эволюции данной группы растений и на достигнутый эволюционный уровень.

Первую попытку классифицировать типы семязачатка, встречающиеся у покрытосеменных, сделал основатель французской школы анатомов-ботаников Mirbel (1829). Изучая развитие семязачатка у ряда семейств, он пришел к выводу, что прямой семязачаток, названный им ортотропным, или атропным, является исходным типом и встречается у *Juglandaceae*, *Polygonaceae*, *Urticaceae*. Наиболее распространенным считал обращенный семязачаток, названный им анатропным. Кроме этих двух типов, описаны еще два: изогнутый, или кампилотропный, и двухсторонне изогнутый, или амфитропный. Первый из них обнаружен у *Cruciferae* и *Caryophyllaceae*, а второй — у *Chenopodiaceae*. С тех пор, при классификации семязачатков покрытосеменных растений в качестве основных признаков принимались форма семязачатка и фуникулюса, расположение оси нуцеллуса и микропиле по отношению к плаценте и фуникулюсу. На этом основании было установлено пять основных классических типов семязачатков (Goebel, 1933).

1. Ортотропный, или атропный — прямой семязачаток (лат. *ovulum orthotropum*). Микропиле находится на одной оси с рубчиком и фуникулюсом. Таким образом, семязачаток расположен перпендикулярно к плаценте, а халаза и микропиле противостоят друг другу. Такой семязачаток был также назван радиальным или симметричным. У этого типа фуникулюс обычно короткий, а иногда он отсутствует. Такой семязачаток характерен для представителей семейств двудольных, относящихся к порядкам *Centrospermae*, *Polygonales*, *Juglandales*, *Piperiales*, *Enantioblastae*. Среди однодольных он встречается у некоторых *Najadaceae*, *Commelinaceae*, *Restionaceae*, *Agaceae* и *Smilacaceae*.

2. Анатропный — обращенный семязачаток (лат. *ovulum anatropum*), повернутый на 180° так, что микропиле, обращенное к плаценте, и рубчик расположены параллельно, а халаза и микропиле противостоят друг другу. Полная обращенность нуцеллуса вызывается своеобразным неравномерным ростом фуникулюса, который в процессе развития изгибается под халазой. Верхняя часть интегумента, формирующая микропиле, часто бывает приросшей к фуникулюсу. В большинстве случаев, наружный интегумент со стороны фуникулюса не развивается. Это самый распространенный тип семязачатка среди покрытосеменных, особенно характерный для более примитивных порядков и семейств из подклассов *Magnoliidae*, *Alismatidae*.

3. Гемитропный — полуповернутый семязачаток (лат. *ovulum hemitropum*). Нуцеллус с интегументами повернут только на 90° по отношению к плаценте и фуникулюсу, а микропиле и халаза противостоят друг другу. Занимает промежуточное положение между ортотропным и анатропным семязачатками и характерен для представителей семейств *Primulaceae*, *Scrophulariaceae* и др.

4. Кампилотропный — односторонне изогнутый семязачаток (лат. *ovulum campylotropum*). Характеризуется односторонним разрастанием нуцеллуса и интегументов. Изгибание нуцеллуса приближает микропиле к плаценте, которое располагается почти на одном уровне с халазой. Этот тип семязачатков характерен для некоторых представителей пор. *Caryophyllales* семейства *Caryophyllaceae*.

5. Амфитропный — двухсторонне изогнутый семязачаток (лат. *ovulum amphitropum*). Семязачаток перегибается таким образом, что нуцеллус в продольном разрезе имеет подковообразную форму. Микропиле и халаза расположены почти на одном уровне. Изгиб нуцеллуса сопровождается образованием близ брюшной стороны выроста паренхимной ткани, которая врастает в нуцеллус. Этот участок ткани образуется из клеток нуцеллуса либо интегументов. В клетках этой ткани накапливаются питательные вещества.

Семязачаток этого типа характерен для представителей надпор. *Ulianae*, пор. *Caryophyllales*, семейств *Alismataceae*, *Brassicaceae*, *Fabaceae*.

Четыре последних типа семязачатков (анатропный, гемитропный, кампилотропный, амфитропный) были названы Goebel (1933) также дорсовентральными, или асимметричными. Описанная выше классификация, вошедшая в учебники и пособия по ботанике, не отражает однако все существующее разнообразие морфогенетических типов семязачатков и их переходных форм.

Появилась необходимость включения других признаков или построения классификации на совершенно иных принципах. Так, например, в классификациях Тахтаджяна (1964), Eames (1961) выделяются типы семязачатков и по характеру их расположения в завязи (эпитропный, апотропный, плевротропный). Все чаще появляются классификации, учитывающие большее количество признаков, например, ход проводящих тяжей в семяножке, закономерности онтогенеза семязачатка.

В разработку уже имеющихся классификаций большой вклад внес Vosquet (1959b), который принимал во внимание не только взаимное расположение семязачатка и семяножки с ее проводящей системой, но, по преимуществу, и признаки самой семяножки. На этом основании Vosquet выделяет две серии типов семязачатков, сочетая такой признак, как «прямая» или «согнутая» на дистальном конце семяножка («орто-» или «ана» — группа) с общепризнанными признаками семязачатков, как бы вынося признак семяножки за скобки. Он выделяет следующие семязачатки: 1. с «орто» (прямой) семяножкой (фуникулярным тяжем): ортотропный, орто-кампилотропный, орто-амфитропный и 2. с «ана» (вверх повернутой, загнутой) семяножкой (фуникулярным тяжем) — анатропный, ана-кампилотропный, ана-амфитропный. Одновременно Vosquet различает семязачатки в зависимости от их положения по отношению к верхушке завязи, выделяя эпитропные и апотропные. Критически рассматривая классификацию Vosquet, следует отметить, что принцип, положенный в ее основу, действительно весьма важен. Однако она (классификация), как признает и сам Vosquet, далеко не исчерпывает всего разнообразия семязачатков, не во всем выдержана, и определения понятий, данные Vosquet, иногда сужают возможность их приложения.

Сходный подход к классификации типов семязачатков по форме семязачатка и семяножки можно встретить в работах Савченко и Петровой (1963), Савченко и Комар (1965), Савченко (1973). Наряду с формой семяножки, ряд авторов считает положение семязачатка в завязи важным признаком для выделения типов, разделяя семязачатки на прямостоячие (расположенные на дне завязи, с микропиле, направленным вверх), повислые (свешивающиеся сверху, с микропиле, направленным вниз) и горизонтальные или боковые (расположенные на боковых стенках или на центральном семяносеце).

Судя по имеющимся в литературе определениям, в этих случаях речь идет о семязачатках с прямыми семяножками. Но остается неясным, к какому типу отнести семязачатки с изогнутыми семяножками, например анатропные? Недостатком этих классификаций является то, что в них объединяются вместе признаки различной категории (положение в завязи, характер семяножки и т. д.)

В связи с классификацией морфологических типов семязачатков интерес представляет работа Sterling. Тип семязачатка она определяет не только по форме семязачатка и семяножки, но обращает также большое внимание на положение семязачатка в полости завязи. Интересен принцип ее подхода к классификации тем, что она не объединяет разные признаки в одно понятие, а делит семязачатки по разным признакам на группы. Характеризуя семязачатки рода *Prinsepia*, например, она учитывает положение обтуратора, семяножки и семязачатка и ход проводящих тяжей. На этом основании она противопоставляет семязачатки прямостоячие или приподымающиеся (лат. *erect*) семязачаткам

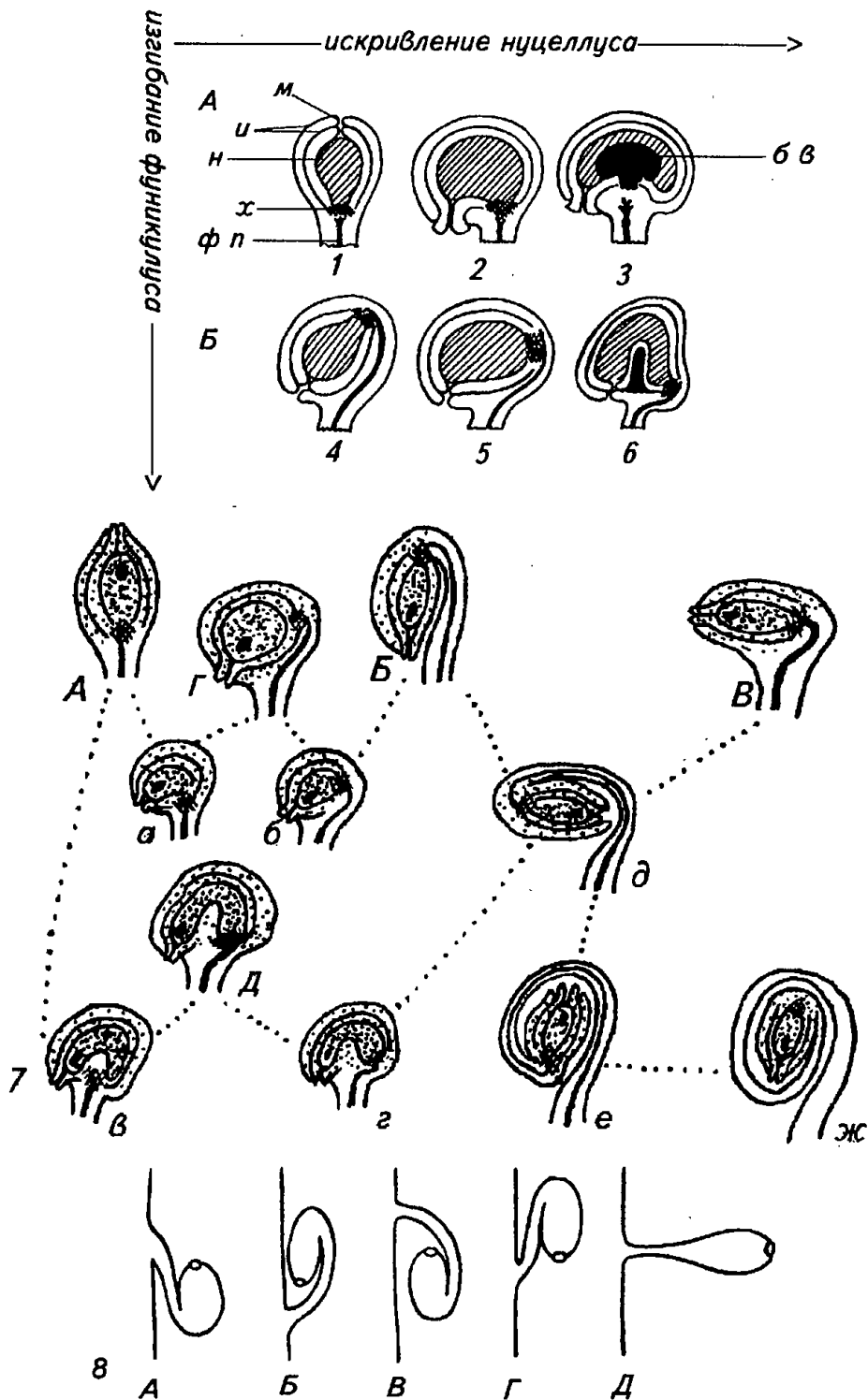
свисающим (лат. *pendent*) и плевротропным (лат. *pleurotropus*), используя известную терминологию Lindley.

В зависимости от изгиба семяножки вдоль дорсальной или вентральной стороны плодолистика (это определяет их положение в полости завязи), **Sterling выделяет семязачатки восходящие, поднимающиеся** (лат. *ascendent, ascendens*) **и нисходящие** (лат. *descendens*). В первом случае семяножка поднимается вдоль стороны семязачатка к дорсальной поверхности плодолистика, а во втором — спускается вдоль вентральной его стороны. Учитывая, что семязачаток может быть при этом ориентирован по-разному, Sterling выделяет в зависимости от направления микропиле (вверх или вниз по отношению к верхнему концу завязи) семязачатки, соответственно, эпитропные и апотропные как среди приподнятых или прямостоячих (*erect — epitropic; erect — apotropic*), так и среди висячих (*pendent — epitropic; pendent — apotropic*) и т. д. Отсюда тип семязачатка Sterling характеризует с учетом по крайней мере четырех признаков. Таким образом, градация типов семязачатков по их расположению в завязи, предложенная Sterling, является более гибкой, отражающей большее разнообразие форм.

Сходный подход к классификации типов семязачатков предложен нами. Она оформлена в виде таблицы, где перечислены основные признаки семязачатков, имеющие большое биологическое и морфологическое значение, и необходимые, как минимум, для выделения групп типов: ориентировка микропиле по отношению к основанию стилодийного канала, положение семязачатка по отношению к месту его прикрепления к плаценте, взаиморасположение семязачатка и семяножки, величина угла прикрепления семяножек (у семяножковых) или (у бессемяножковых) к плаценте, форма (характер продольной оси) семязачатка, наличие или отсутствие семяножки, наличие определенных разрастаний тканей интегумента, нуцеллуса или семяножки.

Таким образом, пользуясь идеей, предложенной Vocquet, Sterling, Савченко и Комар, предлагаем выделять тип семязачатка отдельно по каждому признаку, при этом название типа образуется из сочетания названий всех этих групп. Такой подход позволяет, в случае необходимости ввести в характеристику типа дополнительные признаки. Недостатком такого подхода является громоздкость названия и постепенное и бесконечное увеличение количества таких терминов, зато таким путем можно охарактеризовать тип любого семязачатка.

Тип семязачатка имеет филогенетическое значение. Исходным типом семязачатка одни морфологи считают ортотропный, или атропный, другие — анатропный семязачаток. Дискуссия по этому вопросу продолжается и сейчас. Возникновение различного рода модификаций основных типов определялось, очевидно, строением завязи, числом семязачатков, типом плацентации, степенью развития проводниковой ткани и др. Все эти условия, конечно, имели большое значение и в видоизменении исходной формы семязачатка, существовавшего у предков семенных растений. Есть основание предполагать, что видимо, ортотропный семязачаток может быть примитивным, но может быть и вторичным. Семязачаток в конечной фазе своего развития является зрелым органом, способным к выполнению свойственной ему функции. После оплодотворения происходит развитие зародыша и эндосперма, сопровождающееся изменениями всех структур семязачатка, характерными для развивающегося семени. Поскольку в ходе индивидуального развития форма семязачатка и фуникулюса сильно изменяется, то характеристику типов семязачатка необходимо составлять на стадии зрелого зародышевого мешка, так как до этой фазы семязачаток еще не сформирован полностью, а после оплодотворения он уже не семязачаток, а молодое семя.



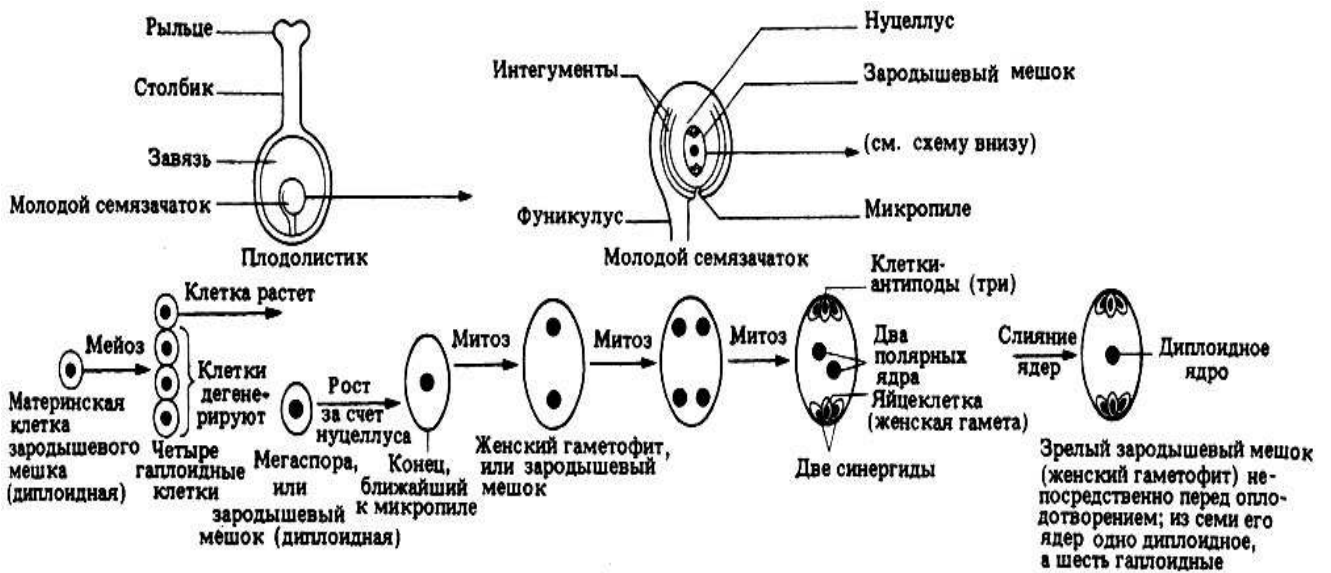
Типы семячатков. 1-6- типы семячатков: А - ортотропная серия:

1 - ортотропный; 2- орто-кампилотропный; 3 - орто-амфитропный; Б - анатропная серия; 4 - анатропный; 5 - ана-кампилотропный; 6 - ана-амфитропный;

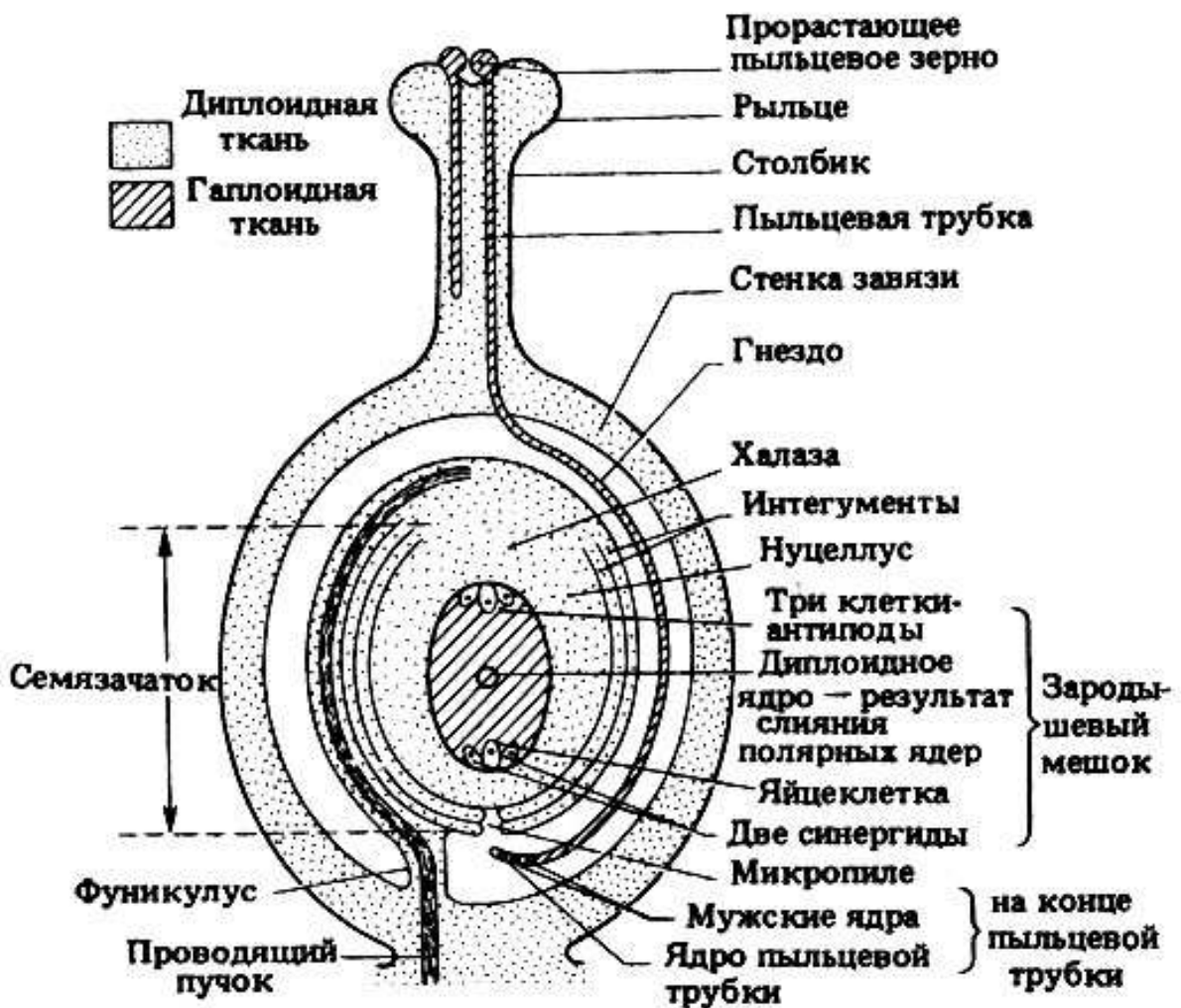
7 - схема связей различных морфологических типов семячатков: А - ортотропный; Б - анатропный; В - гемитропный; Г - кампилотропный: а - орто-кампилотропный; б - ана-кампилотропный; Д - амфитропны й: в - орто-амфитропный; г - ана-амфитропный; д - гипертропный; е - орто-цирцинотропный; ж - ана-цирцинотропны й;

8-типы семячатков в зависимости от положения в завязи:

А, Б - эпитропный; В, Г - апотропный; Д - плевротропный; 6 е - базальный вырост семячатка, и - интегумент, м - микропиле, н - нуцеллус, ф п - фуникулярны й проводящий пучок, х - халаза. 1-6 - по: Восце, 1959; 7 - по: Савченко, 1973.



Развитие зародышевого мешка и женской гаметы (в анатропном семязачатке)



ДВОЙНОЕ ОПЛОДОТВОРЕНИЕ

В последнее время очевидна тенденция к сближению эмбриологии с генетикой, физиологией и биохимией. Прогресс в области молекулярной биологии усилил эти взаимосвязи. Если раньше основным методом генетики был гибридологический анализ, позволяющий регистрировать те или иные альтернативные признаки, то в настоящее время внимание генетиков все больше привлекают вопросы проявления генетических признаков в процессе онтогенеза, закономерности кариогамии, плазмогамии и цитокинеза, равно как гистогенеза и органогенеза. В центре внимания многих генетиков стало изучение мутаций, проявляющихся на критических этапах развития мужских и женских генеративных структур и эмбриогенеза (например, нарушение асимметричного заложения перегородки в зиготе), что позволяет выявлять механизмы генной регуляции процессов развития и органогенеза. Найдены удачные модельные объекты для исследования мутаций (*Arabidopsis thaliana*, *Zea mays*). К сожалению, специалисты в области изучения наследования признаков не всегда учитывают фундаментальные достижения эмбриологии. Однако именно классическая эмбриология в лице таких ученых, как K. Schnarf, R. Soueges, D. A. Johansen, P. Maheshwari, V. M. Johri, J. S. Mestre, J. L. Guignard, A. Lebegue, С. Г. Навашин, М. С. Яковлев, Е. Н. Герасимова-Навашина и др., внесла значительный вклад в понимание основных закономерностей зарождения и первых этапов развития растительного организма.

В резолюции XV Международного Конгресса по половой репродукции у цветковых растений (Австралия, 1996) была отмечена актуальность усиления работ в области классической эмбриологии как необходимого фундамента любого исследования по репродуктивной биологии. В предлагаемой книге большое внимание уделено морфологическим и функциональным аспектам процесса оплодотворения и эмбриогенеза, которые составляют основное ядро семенного воспроизведения. Важно отметить, что особый тип полового воспроизведения у цветковых растений, неразрывно связанный с семенной репродукцией, позволил им «завоевать» Землю и создать основу для развития и процветания нашей цивилизации. Именно семена являются основным источником питания для человечества, и поэтому невозможно переоценить значение научного прогресса в их изучении. Достижения в области экспериментальной эмбриологии, касающиеся морфогенеза репродуктивных структур, в частности, развития соматического зародыша, позволили обсудить новую категорию бесполого размножения - эмбриоидогению.

ИСТОРИЯ ОТКРЫТИЯ ФЕНОМЕН ДВОЙНОГО ОПЛОДОТВОРЕНИЯ

В 2018 году исполняется 120 лет со времени сделанного Сергеем Гавриловичем Навашиным крупнейшего открытия в биологии - **двойного оплодотворения**.

Открытие С. Г. Навашиным феномена двойного оплодотворения — «...замечательное достижение отечественной науки, которое по своему влиянию на дальнейшее развитие биологии можно сравнить лишь с открытием законов наследственности и механизма мейоза» (Поддубная-Арнольди, 1976). Его значение настолько велико, что представляется необходимым остановиться на истории этого открытия.

Величайший ботаник Hofmeister (1849) на основании изучения 38 видов из 19 родов покрытосеменных дал впервые целостную картину полового процесса. Он показал на живом материале (*Orchis* и *Gymnadenia*) прорастание пыльцы на рыльце и возможное участие пыльцевой трубки в оплодотворении (рис. 1). Однако он остался на позициях, согласно которым «мужское оплодотворяющее начало» поступает в яйцеклетку путем диффузии.

Horkel (1836), Schleiden (1837, 1839), Schacht (1850), являющиеся ярыми поллинистами, считавшими, что зародыш возникает из кончика пыльцевой трубки, своим авторитетом настолько убедили всех в своей правоте, что Нидерландская Академия Наук присвоила Schacht премию за выдающиеся исследования в области процесса оплодотворения.

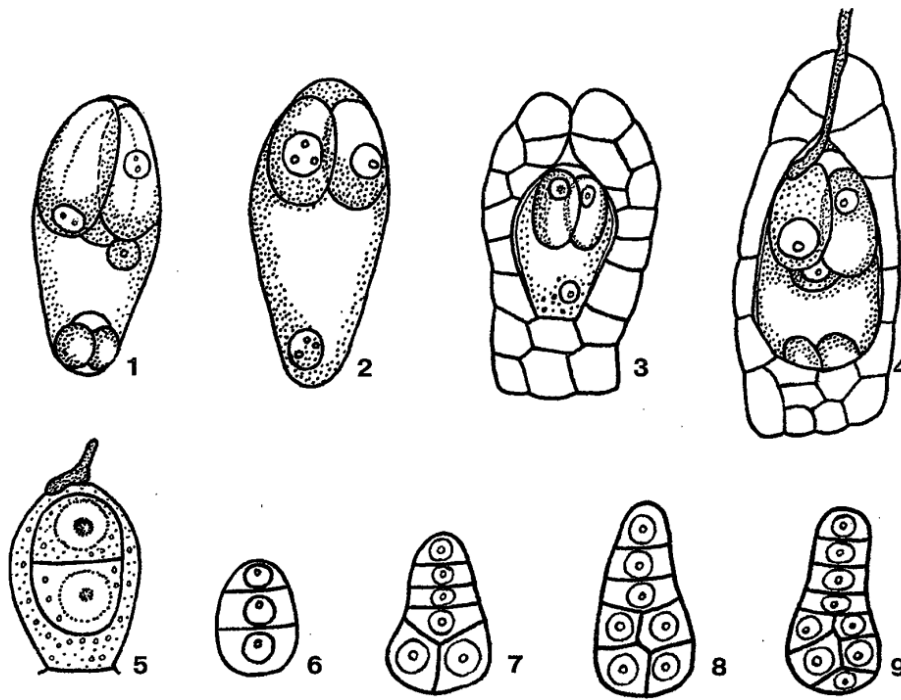


Рис. 1. 1-4 - строение зрелого мешка и вхождение в него пыльцевой трубки у *Orchismorio*(1,2) и *O. milifaris* (3,4); 5-7, 9 — развитие зародыша у *Gymnadenia odoratissima* и *O. morio* (8).

В подтверждение правильности своих воззрений Schacht привел рисунки по развитию зародыша из пыльцевой трубки *Martynialutea* (рис. 2). Однако позднее, в 1856 г. поллинисты признали ошибочность своих убеждений.

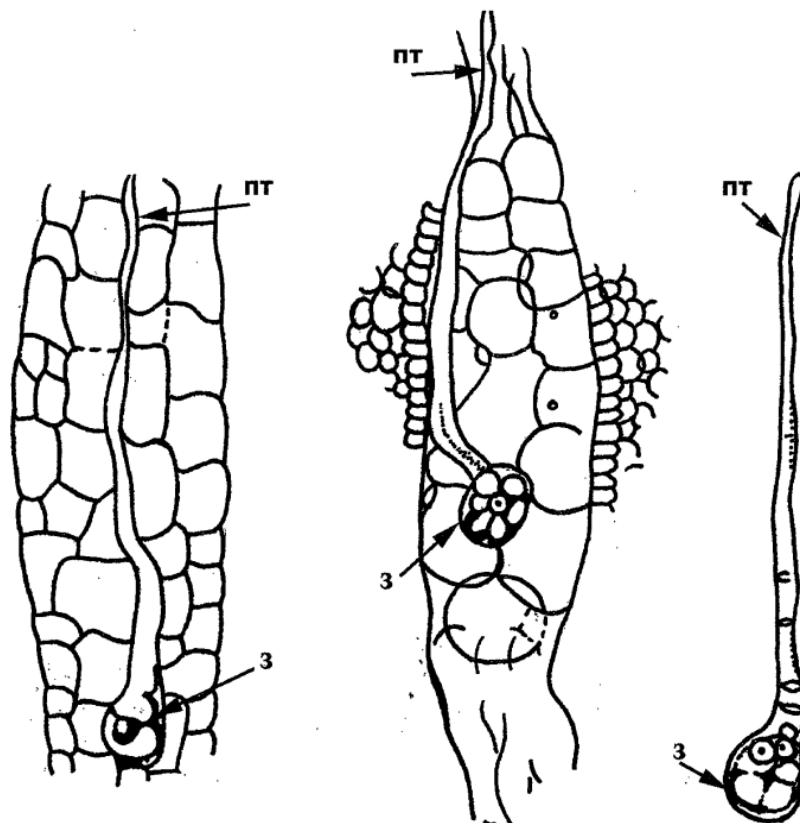


Рис. 2. Развитие зародыша из пыльцевой трубки *Martynia lutea*,
пт - пыльцевая трубка, з - зародыш.

После открытия одинарного оплодотворения многие эмбриологи мира занимались детальным исследованием различных аспектов оплодотворения, в том числе и ростом пыльцевых трубок в пестике. Treub (1891) открыл феномен халазогамии (см. Халазогамия). Работая над проблемой халазогамии у *Juglans regia*, С. Г. Навашин (1895) впервые установил наличие двух спермиев в зародышевом мешке, представленных в виде растянутых спиралей.

24 августа (по старому стилю) 1898 года на X съезде русских естествоиспытателей С. Г. Навашин сделал сообщение на тему «Новые наблюдения над оплодотворением у *Fritillariatenella* и *Lilium martagon*». Впервые в мире С. Г. Навашин показал, что обе мужские клетки проникают в протоплазму зародышевого мешка и имеют почти червеобразную форму, причем тело их изгибается в различных случаях «чрезвычайно прихотливо».

Далее мужские ядра отделяются друг от друга, причем одно проникает в яйцеклетку, а другое «тесно прикладывается» к одному из неслившихся еще полярных ядер, т. е., как подчеркивал С. Г. Навашин, к сестринскому ядру яйцеклетки. С. Г. Навашин отмечал, что мужские ядра продолжают сохранять свою червеобразную форму, а «несколько позже полярное ядро, копулирующее с другим мужским ядром, направляется навстречу другому полярному ядру, с которым и встречается в середине зародышевого мешка». Только после значительного промежутка времени наступает полное слияние всех ядер в профазе деления. «...Вся группа ядер делится, как одно ядро».

Таким образом, весь ученый мир узнал об открытии С. Г. Навашиным двойного оплодотворения у покрытосеменных растений. Крупнейшие русские ботаники — академики Фаминцын, Воронин, Тимирязев, Беляев — высоко оценили открытие С. Г. Навашина.

Однако вопрос о биологическом значении двух звеньев оплодотворения (сингамии и тройного слияния) вызвал широкую дискуссию.

Guignard считал, что второе звено (оплодотворение клетки зачатка эндосперма) в двойном оплодотворении является ложным оплодотворением в отличие от истинного оплодотворения. Strasburger полагал, что слияние ядра спермия со вторичным ядром центральной клетки является лишь большим стимулом к развитию эндосперма, поэтому он назвал его вегетативным оплодотворением («vegetative Befruchtung»), в отличие от генеративного — оплодотворения яйцеклетки, которое имеет целью, по его выражению, передачу наследственных свойств.

Сам С. Г. Навашин, признавая сингамию и тройное слияние половым актом, тем не менее считал оплодотворение полярных ядер своего рода полиэмбрионией, сходной с таковой у голосеменных. Продукт тройного слияния он называл белковой зиготой, а образующийся из нее эндосперм приравнивал к видоизмененному зародышу. Основная функция этого «близнецового зародыша», по мнению С. Г. Навашина, — трофическая, т. е. эндосперм, по существу, играет роль питательной ткани. В общем сходное мнение было высказано и Strasburger. Позднее Sargent (1900) рассматривала образование эндоспермального зародыша как стимул к его активному росту, а Porsch (1907) — как «питательный зародыш». Некоторые исследователи (Schurhoff, 1919) считают, что эндосперм покрытосеменных подобен заростку так же, как и эндосперм голосеменных.

Тахтаджян (1978), оценивая роль двойного оплодотворения, считал его характерной особенностью цветковых, резко отличающей их от остальных групп растений. Он рассматривал слияние одного из двух, образующихся в мужском гаметофите спермиев с яйцеклеткой, как собственно оплодотворение, а результат тронного слияния — первичное ядро эндосперма как питательную ткань, характерную для цветковых растений, и служащую для питания развивающегося из зиготы зародыша. Известная талантливая русская исследовательница Цингер (1958) считала, что двойное оплодотворение — половой процесс в обоих его звеньях. Хотя физиологический механизм ядерных слияний при образовании эндосперма — половой, но биологическое его значение — трофическое, так как ядерные слияния повышают физиологическую активность тканей, ускоряя подачу к ним питательных веществ.

С. Г. Навашин дает следующую оценку двойного оплодотворения: «Рядом со своим бесспорным значением в систематике, процесс этот, - по существу физиологический, как это ни странно, в физиологии игнорируется до сего времени почти совершенно. Мне известны лишь немногие слабые попытки морфологов, в том числе и моя собственная, подвергнуть физиологическому анализу самое существеннейшее в этом своеобразном процессе, почти не имеющем себе аналогии ни в других типах растительного царства, ни в царстве животных: различие поведения мужских половых ядер, т. е. обоих спермиев, перед слиянием с женскими ядрами.»

Применение электронной микроскопии позволило уточнить ряд данных, полученных на светооптическом уровне, и дать новую трактовку отдельным этапам процесса оплодотворения у некоторых таксонов. На ультраструктурном уровне было впервые показано двойное оплодотворение у цветковых, строение так называемого «нитчатого аппарата», выявлен диморфизм спермиев, их цитоскелет (наличие микротрубочек и микрофиламентов), наличие цитоплазмы у спермиев в экстрацеллюлярном пространстве (щели) зародышевого мешка, подтверждена роль синергид в оплодотворении. Кроме того, рассмотрена кариогамия в зародышевом мешке и показан ряд последовательных событий этого процесса.

В связи с изучением механизма двойного оплодотворения были проведены экспериментальные исследования по выделению спермиев из пыльцевых зерен и пыльцевых трубок и осуществлению оплодотворения.

Однако следует сказать, что электронно-микроскопические исследования внесли определенный вклад в познание различных аспектов двойного оплодотворения. Тем не менее, отсутствуют, например, детальные темпоральные исследования двойного оплодотворения у представителей разных таксонов, контрастирующих по способу образования спермиев (дву- и трехклеточные пыльцевые зерна), по количеству цитоплазмы спермиев, по типу оплодотворения и т. п., также отсутствует сравнительный анализ детальных данных, полученных при световых и электронно-микроскопических исследованиях.

Большое значение имеет цитофотометрическое изучение процесса оплодотворения. Первые данные в этом направлении получены с помощью реакций Фельгена, Унна, Браше, что позволило охарактеризовать состояние хроматина спермиев на протяжении всего их сложного морфогенетического пути от попадания в зародышевый мешок до кариогамии.

С помощью цейтраферной кинофотосъемки обнаружен ряд интересных особенностей двойного оплодотворения, свидетельствующих, в частности, об активном движении спермиев у *Galanthusnivalis*.

Можно только удивляться великой прозорливости и интуиции С. Г. Навашина, который почти сто лет назад очертил круг проблем, связанных с изучением открытого им явления, которые и в настоящее время продолжают быть актуальными: механизм двойного оплодотворения, уникальность этого явления и его биологическая сущность.

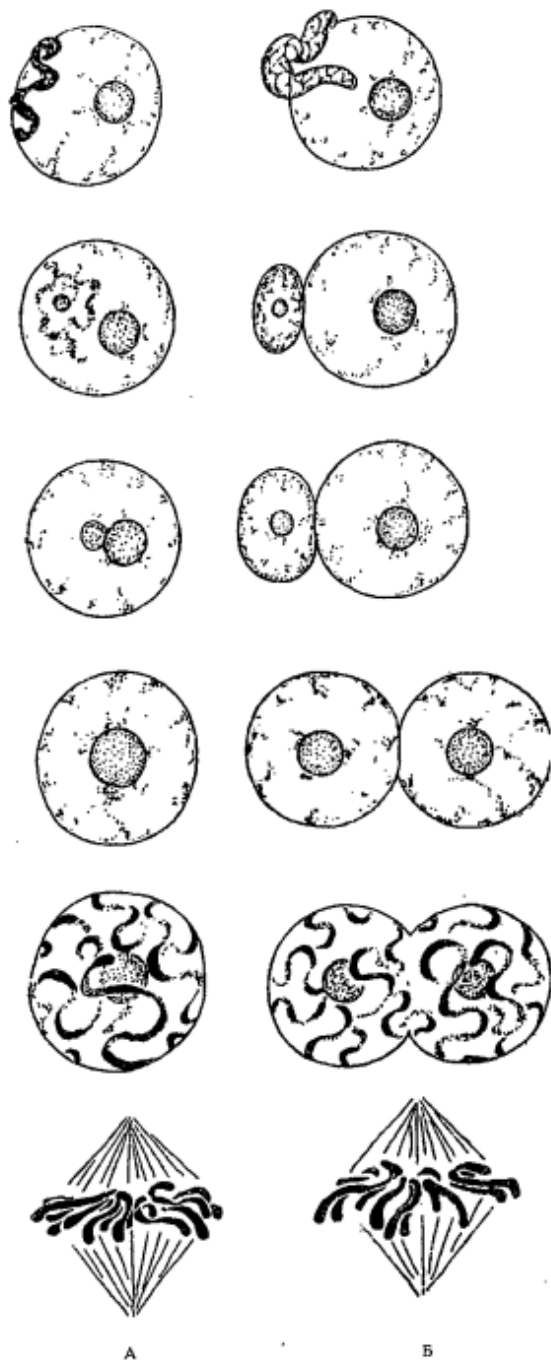
ЛИЛЕЙНЫЕ – КЛАССИЧЕСКИЙ ОБЪЕКТ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ОПЫЛЕНИЯ И ОПЛОДОТВОРЕНИЯ

Изучение процесса оплодотворения у цветковых во всех его аспектах требовало от ученых тщательного поиска объектов, обладающих такими особенностями, как крупные размеры элементов зародышевого мешка, пролонгированность всех этапов процесса оплодотворения. Вероятно, не случайно, что в серии работ, посвященных открытию двойного оплодотворения, два классика эмбриологии в двух разных странах мира — С.Г. Навашин (1898) и L. Guignard (1899) в качестве модельных объектов использовали представителей семейства *Liliaceae* — *Lilium martagon* и *Fritillaria tenella*. Это в значительной степени предопределило успех их исследований. В последующие годы представители лилейных продолжали оставаться излюбленными объектами как

светооптических, так и электронномикроскопических исследований процесса оплодотворения.

Среди лилейных особый интерес представляет *Scilla sibirica* как модельный объект для изучения процесса оплодотворения *sensulato* (т. е. от опыления до первого деления зиготы и первичной клетки эндосперма). Примечательно, что на этом объекте впервые была сделана попытка открытия двойного оплодотворения у цветковых растений.

Имевшиеся в литературе данные об этом процессе у видов *Scilla* противоречивы.



Источником противоречий в основном являлось то, что авторы не касались в полной мере цикла развития и состояния половых элементов и не рассматривали процесс оплодотворения в динамике. Кроме того, не рассматривался весь процесс оплодотворения в связи с последовательностью фаз митоза, неизменно наступающих при прохождении половыми элементами цикла развития, как это имеет место в онтогенезе любой клетки, а также при взаимодействии половых элементов друг с другом.

Процесс оплодотворения у видов *Scilla* совершается по премитотическому типу, что отличает их от других лилейных, где, как известно еще из классической работы С. Г. Навашина (1898) и других исследований многочисленных видов *Lilium*, процесс идет обычно по постмитотическому типу (рис.). Представляется интересным выяснить, почему в одном семействе существуют два различных типа оплодотворения.

Прежде чем ответить на этот вопрос, кратко остановимся на строении отдельных элементов зародышевого мешка у *S. sibirica*, так как это позволит лучше понять все аспекты двойного оплодотворения у данного объекта.

В противоположность мнению ряда авторов, отмечавших, что у многих лилейных клетки яйцевого аппарата слабо дифференцированы, у *S. sibirica* эти клетки с большим постоянством обнаруживают резкие различия как по своему положению, так и по характеру развития.

Рис. Схематическое изображение премитотического (А) и постмитотического (Б) типов оплодотворения

Синергиды — клетки с довольно плотной цитоплазмой, обычно лежат над яйцеклеткой у самого входа в зародышевый мешок, занимая весь его «свод». Между ними и несколько сбоку (латерально) прикреплена более вакуолизированная яйцеклетка. Синергиды своими краями обхватывают ее в виде колокола; сама же яйцеклетка подобно языку

колокола помещается между ними, хотя и не совсем центрально. Яйцеклетка, располагаясь всегда несколько ниже синергид; вдаётся в центральную клетку зародышевого мешка; между яйцеклеткой и центральной клеткой имеется экстрацеллюлярное пространство (щель), которое обнаруживается в той или иной степени, в зависимости от качества фиксации (рис. 2). У синергид хорошо выражен так называемый «нитчатый аппарат».

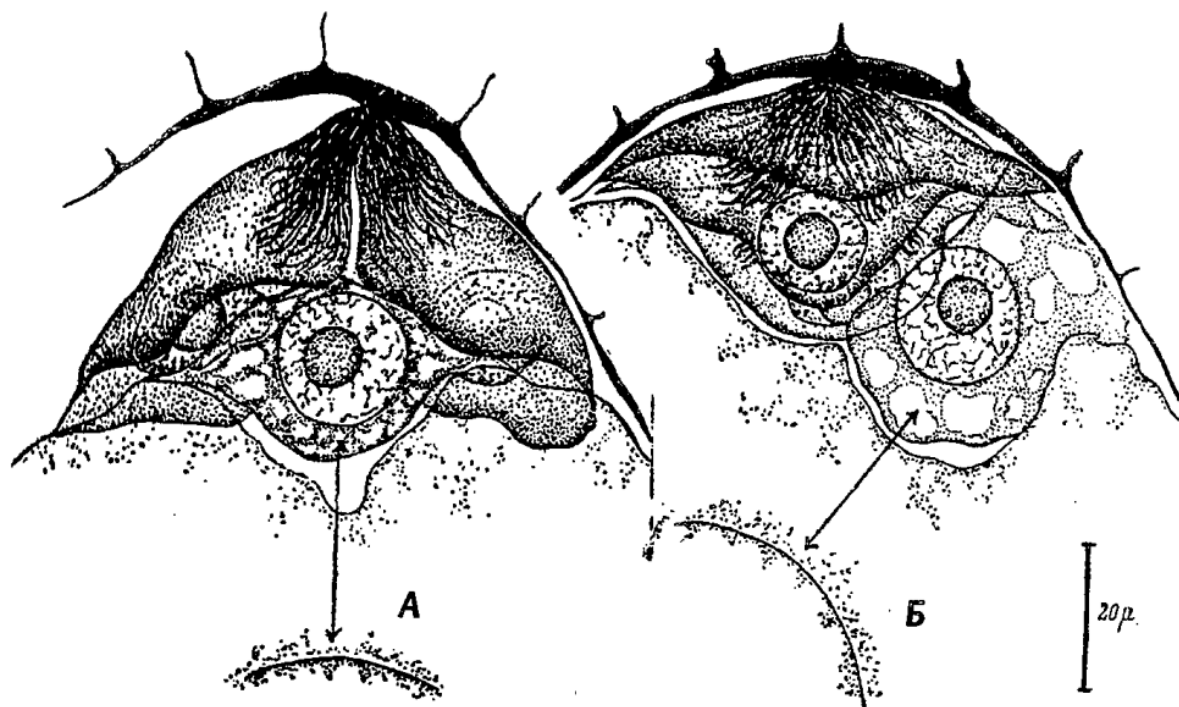


Рис. 2. Верхняя часть зародышевого мешка *S.sibirica*. А — анфас; Б — профиль. Стрелками показано направление будущего расхождения спермиев

Можно предположить, что образование нитчатого аппарата синергид зависит от их положения в системе зародышевого мешка и связано с процессами, идущими в нуцеллусе. Наиболее ярко выраженным нитчатым аппаратом обладают растения, зародышевый мешок которых окружен разрушающимися клетками нуцеллуса. У тех растений (например, сложноцветные), у которых имеется хорошо выраженный выстилающий слой (эндотелий, или внутренний слой интегумента) вокруг зародышевого мешка, синергиды, концы которых далеко выдаются в микропиле, как правило, не имеют нитчатого аппарата или он слабо выражен.

Антиподы прекрасно развиты и не только сохраняются в течение всего хода оплодотворения, но сильно разрастаются и нередко размножаются, вследствие чего их число достигает 6-10 (рис. 3). Поведение антипод отличает исследованный нами вид *S.sibirica* от всех изученных до сих пор видов *Scilla*, в том числе и *S. sibirica*, *S. hispanica*, *S.campanulata*, *S. nutans*, *S. hyacinthoides*, *S. nonscripta*, у которых антиподы или не развиваются совсем, или рано отмирают. Возможно, последнее обстоятельство можно поставить в связь с тем, что у всех вышеуказанных видов у основания зародышевого мешка развивается так называемая «антигона», которая, используя питательные вещества, поступающие в зародышевый мешок из халазы, может тормозить развитие антипод. У исследованного нами вида *S. sibirica* к моменту образования зрелого зародышевого мешка антигона не обнаруживалась. Сходные с антигоной по положению и функции структуры в халазальной части зародышевого мешка *S. sibirica* были описаны как трабекулы. Вероятно, необходимы дополнительные исследования зародышевого мешка у разных видов рода *Scilla*, чтобы внести в этот вопрос полную ясность.

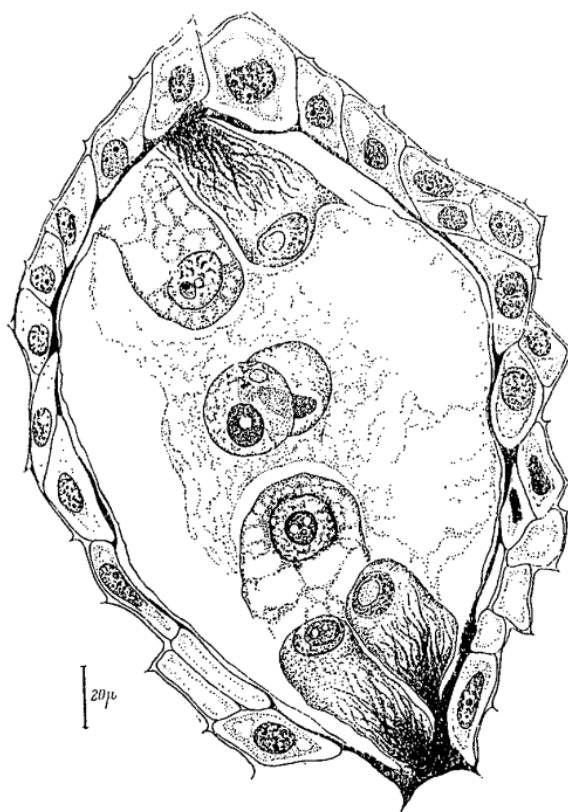


Рис. 3. Различная дифференциация клеток зародышевого мешка в связи с их положением в системе. Зародышевый мешок оплодотворен (фиксирован через 22 ч после опыления); в женских клетках заканчивается слияние половых ядер (впадение в митотический покой мужских ядер, деспирализация, выделение ядрышек)

Клетки антипод имеют часто такой же вид (например, наличие нитчатого аппарата - рис. 3), как и синергиды, особенно в начале их развития, когда они еще недостаточно вакуолизованы. При этом нитчатый аппарат несли только антиподы, располагавшиеся в основании зародышевого мешка, в то время как те из них, которые лежали выше, имели черты организации, напоминающие яйцеклетку, т. е. были более вакуолизованы и лишены нитчатого аппарата. Эти данные, таким образом, лишней раз подтверждают мысль ранних авторов об эквипотенциальности клеток зародышевого мешка. Все они, будучи по своей природе клетками заростка, дифференцируются, а в дальнейшем несут различные функции в зависимости от положения в системе зародышевого мешка. Подкреплением сказанного может также служить аномальный случай, когда в микропиллярном конце зародышевого мешка совсем не дифференцировались отдельные клетки, а весь яйцевой аппарат состоял из одной громадной клетки; последняя как бы совмещала в себе свойства синергид и яйцеклетки: в своей нижней части она, подобно яйцеклетке, была вакуолизована, а в верхней, более плотной, несла нитчатый аппарат.

Полярные ядра в центральной клетке к моменту оплодотворения чаще сближены или слиты в одно вторичное ядро; в одной и той же завязи могут формироваться зародышевые мешки со слившимися и не слившимися полярными ядрами. Причину такой изменчивости пока еще выяснить не удалось. Полярные ядра *S. sibirica* (или продукт их слияния) лежат на продолжении продольной оси яйцеклетки, проходящей через то место, куда впоследствии попадают спермии, чем и создаются условия для направленного их расхождения.

Во всех клетках зародышевого мешка *S. sibirica* можно наблюдать крахмальные зерна, однако количество крахмала очень сильно варьирует.

Процесс оплодотворения у *S. sibirica* сильно растянут во времени, обнаруживая часто большие колебания в наступлении отдельных фаз даже внутри одной и той же завязи. Повидимому, это связано с тем, что цветение растения приурочено к ранней весне с ее резкими

колебаниями температуры. При обильном искусственном опылении в лабораторных условиях отдельные фазы процесса оплодотворения проходят более синхронно. Через 10-20 ч после опыления наблюдается деление генеративной клетки в пыльцевых трубках, растущих в зоне столбика. В интервале от 18 до 25 ч после опыления обнаруживаются пыльцевые трубки, входящие в завязь, подходящие к семязачаткам, проникающие в микропиле и в зародышевые мешки, выход из них спермиев и, наконец, слияние половых ядер. Первое деление в эндосперме отмечается через 24-28 ч, второе деление - через 25-48 ч, третье и четвертое деления - через 90-96 ч после опыления. Зигота очень долго находится в покое; через 96 ч после опыления, когда в эндосперме имеется уже 16 ядер, в зиготе еще продолжается сложный морфогенетический процесс и только после 10 дней она приступает к делению.

Прохождение отдельных фаз полового процесса у *S. sibirica* сопряжено с морфофизиологическими изменениями в цветке (рис. 4). Одновременно с раскрытием бутона лопаются пыльники с готовой пылью. Начало прорастания пыльцевых зерен и вступление пыльцевых трубок в столбик совпадает с полным раскрытием цветка. В лабораторных условиях цветение продолжается около суток; только в это время околоцветник достигает полного развития, лепестки увеличиваются в размере, полностью раскрываются, отгибаясь назад к цветоножке, столбик сильно выдвигается (рис. 4,В), а в зародышевых мешках проходят основные фазы оплодотворения — слияние ядер половых клеток.

К моменту, когда наступает первое деление эндосперма, в цветке намечаются первые признаки увядания: лепестки снова изгибаются в прежнем направлении (рис. 4,Г), и весь цветок начинает поникать, окраска его становится более светлой. К началу второго деления в эндосперме все эти признаки увядания усиливаются. Если растение находится в грунте, то вся цветоножка с цветком в это время пригибается к земле. Зигота долго готовится к делению, которое наступает после полного увядания цветка.

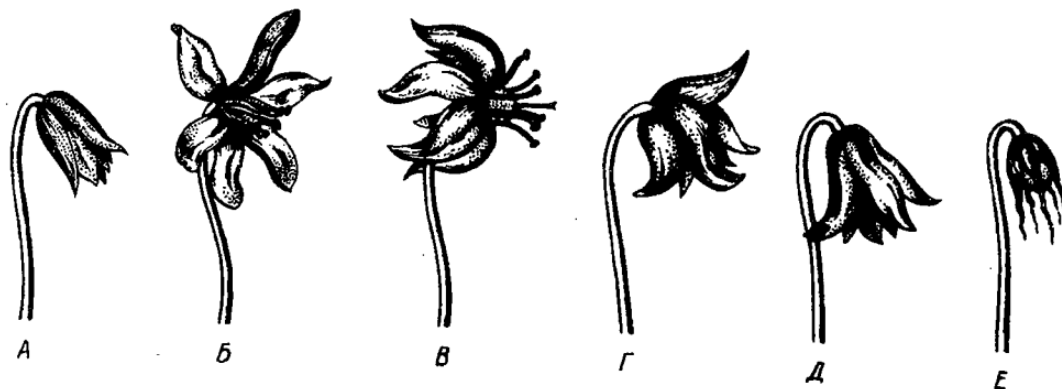


Рис. 4. Сопоставление морфофизиологических изменений с эмбриологическими процессами в цветке (слегка увеличено). А - бутон накануне открывания (кастрация); Б - зацветание; раскрытие пыльников, опыление, начало прорастания пыльцы; В - цветение, основные фазы процесса оплодотворения; Г - начало увядания, первое деление в эндосперме; Д - увядание, второе и третье деления в эндосперме; Е - полное увядание, первое деление зиготы.

Вступая в зародышевый мешок, пыльцевая трубка сразу встречает синергиды, в одну из которых она и изливает свое содержимое. При этом синергида лопается, а содержимое пыльцевой трубки, как показал еще С. Г. Навашин, попадает как раз в промежуток между двумя подлежащими оплодотворению «покоящимися» женскими клетками (рис. 7). Ядра спермиев в это время находятся в стадии телофазы с сильно красящимися хроматиновыми нитями, скрученными в плотный клубок, ядрышка в них нет.

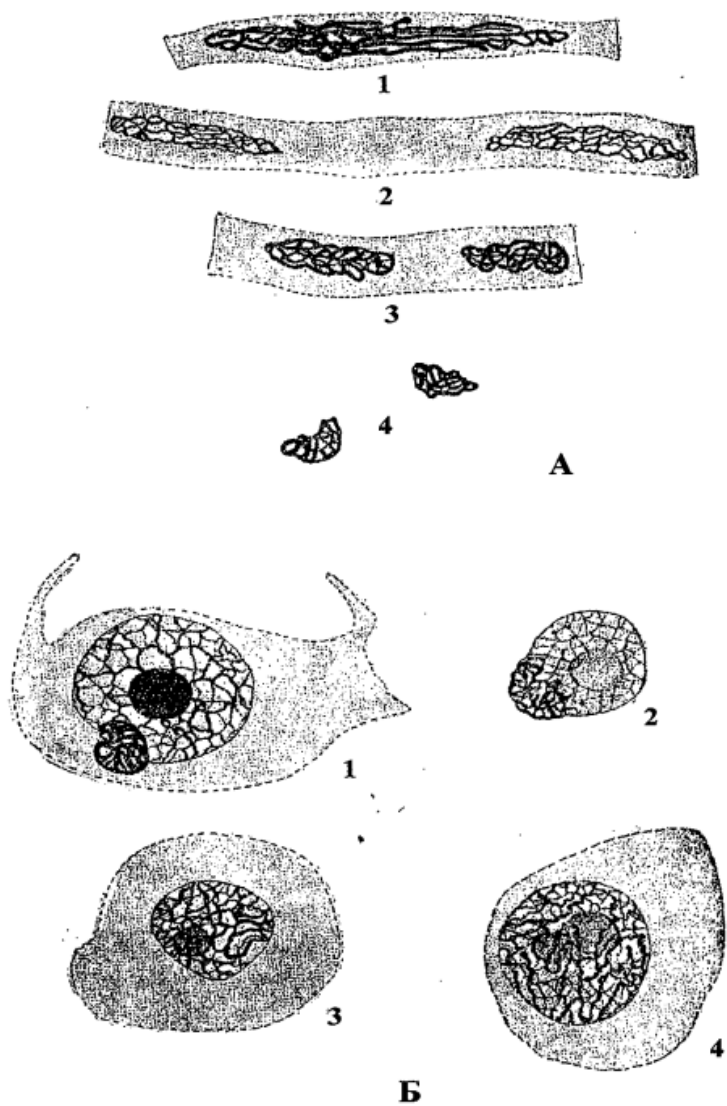


Рис. 5. Спермиогенез (А) и оплодотворение (Б) у *S.nonscripta*.

Двойное оплодотворение. Спермии в пыльцевых трубках, достигающих завязи, имеют вид телофатических ядер с плотно скрученной хроматиновой нитью. Ядро вегетативной клетки обычно в это время уже бесструктурное и сильно красится (рис. 7). Хотя Ноаге и указывает, что после деления генеративной клетки образуются спермии-клетки, в зародышевом мешке наблюдаются лишь ядра (рис. 5, 6).

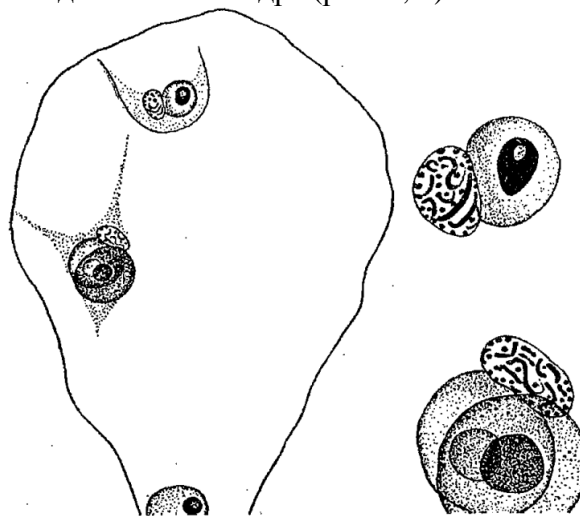


Рис.6. Двойное оплодотворение.

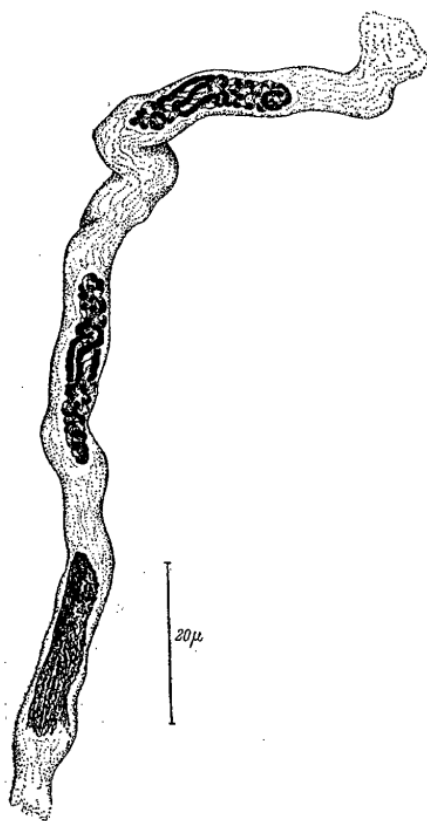


Рис.7. Пыльцевая трубка со спермиями и ядром вегетативной клетки (из полости завязи).

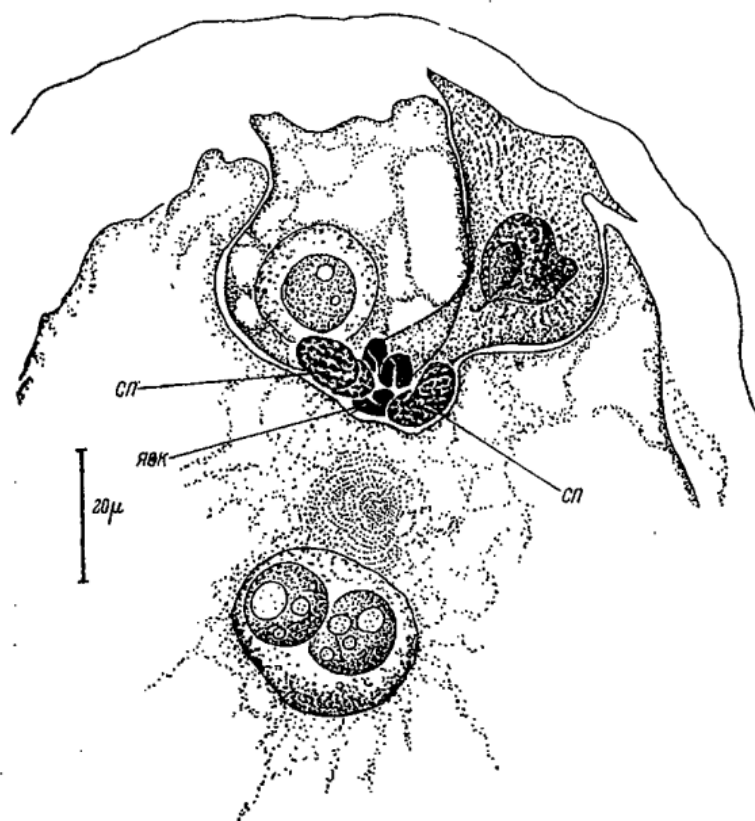


Рис. 8. Верхняя часть зародышевого мешка через 25 ч после опыления. Пыльцевая трубка только что излила свое содержимое в промежуток («щель») между оплодотворяемыми клетками, разрушив одну из синергид (справа от яйцеклетки); видны структурированные спермии (сп) и гомогенное ядро вегетативной клетки (явк).

Попав в экстрацеллюлярное пространство между двумя женскими клетками, спермии, в силу взаимного отталкивания друг от друга, которое они начинают испытывать вскоре после своего попадания в зародышевый мешок, расходятся в противоположных направлениях по прямой, встречая ядра женских клеток. Последние лежат как раз на концах этой прямой, являющихся как бы полюсами, куда и «отбрасываются» мужские ядра (рис. 2, 9, 10). Ядро же вегетативной клетки, войдя вместе со спермиями в то же пространство между оплодотворяемыми клетками, оказывается индифферентным и поэтому остается в том месте, куда его внесло излившееся содержимое пыльцевой трубки (рис. 8-10). Спермии, имея в пыльцевой трубке удлинненную форму, в зародышевом мешке слегка скручиваются, по-видимому, из-за перемены физико-химического состояния среды. Такую же форму приобретают и их ядра. Однако, войдя в женские клетки и придя в контакт с их ядрами, ядра спермиев снова распрямляются, они становятся более округлыми, везикулярными. Вскоре ядра спермиев «погружаются» в женские ядра (рис. 10, 11). По мере их объединения с женскими ядрами плотный клубок их хроматина разматывается, деспирализуеться, теряет способность краситься основными красителями и отвечать на реакцию Фельгена в связи с уменьшением количества ДНК; в ходе этого превращения выделяется ядрышко. Вероятно, под влиянием «покоящихся» в это время женских клеток мужские ядра переходят от телофатического состояния к покоящемуся, заканчивая только здесь свой цикл развития и проявляя все характерные изменения, связанные с этим процессом.

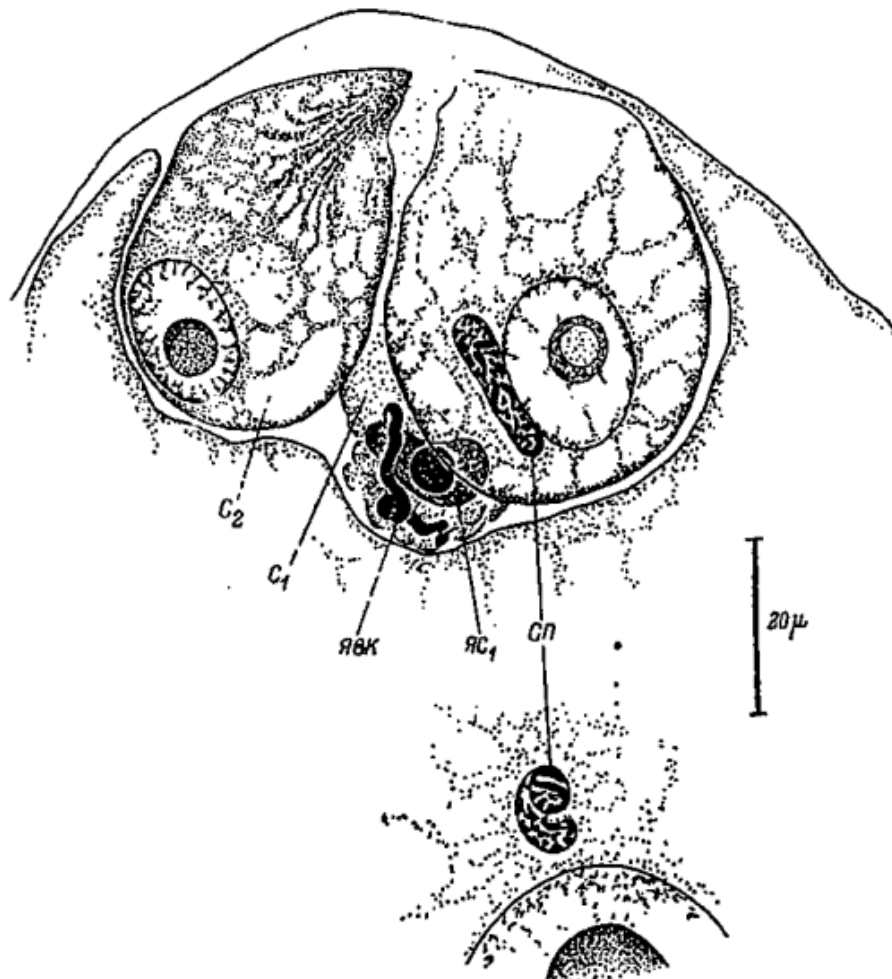


Рис. 9. Верхняя часть зародышевого мешка в момент оплодотворения через 18 ч после опыления. Ядра спермиев (сп) приблизились к женским половым ядрам. Спермий в центральной клетке еще скручен. Видны обе синергиды (с₁, с₂), в одной из них измененное ядро (яс₁) и задержавшееся около нее (в щели) гомогенное, сильно вытянутое ядро вегетативной клетки (явк).

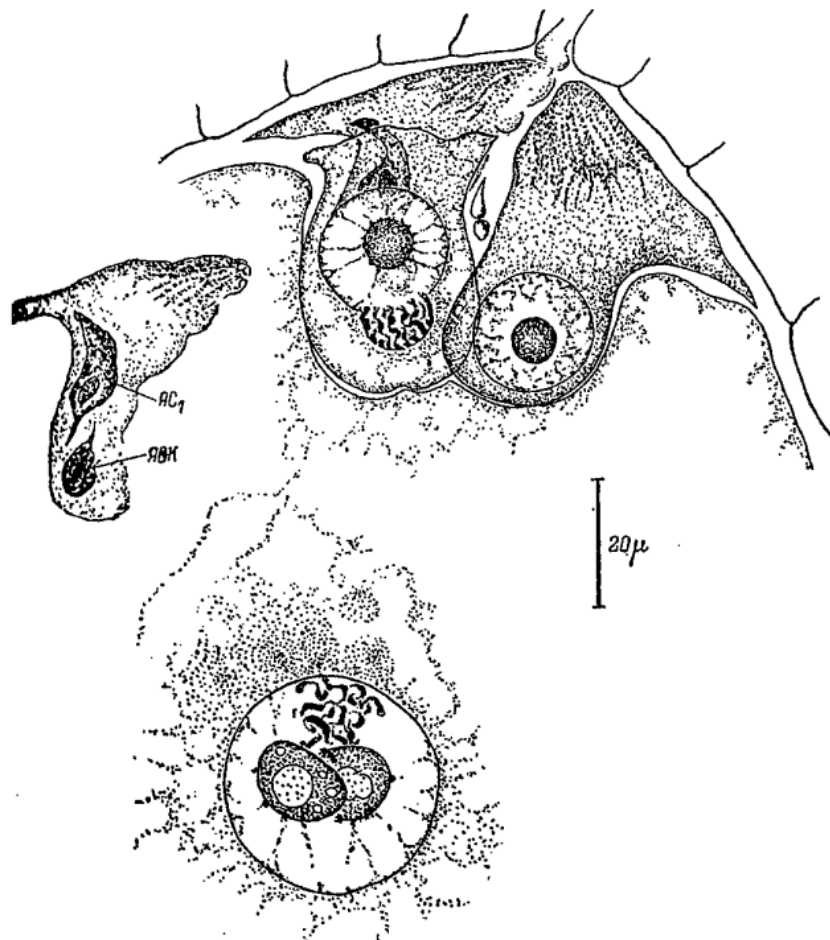


Рис. 10. Верхняя часть зародышевого мешка через 22 ч после опыления; погружение мужских ядер в женские. Справа от яйцеклетки сохранившаяся синергида; над яйцеклеткой (просвечивает и изображена отдельно слева, ниже) разрушенная синергида со своим ядром (яс₁) и ядром вегетативной клетки (явк).

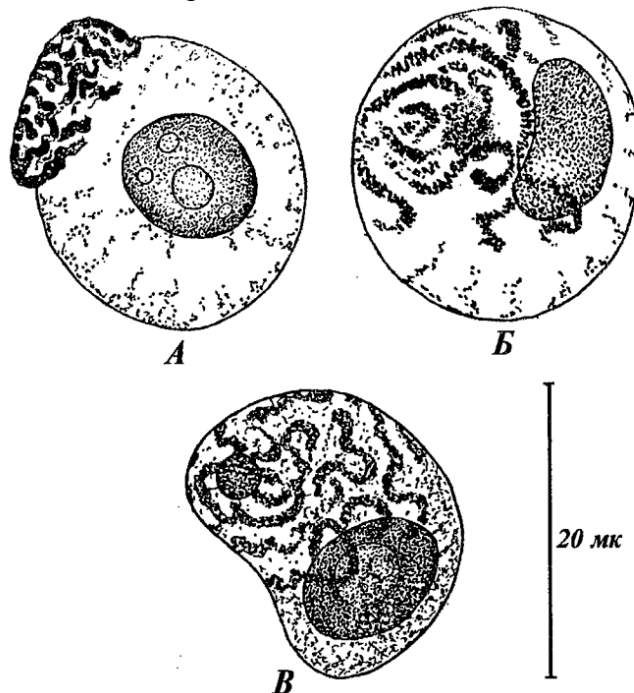


Рис. 11. Погружение ядра спермия в ядро яйцеклетки и впадение его в митотический покой (деспирализация, выделение ядрышка). А, Б, В - последовательные фазы.

Если к моменту контакта с ядром спермия полярные ядра еще не слиты, то ядро спермия погружается в одно из них, обычно в то, которое лежит ближе к нему; если ядро

спермия попадает между двумя ядрами, то оно контактирует с обоими, в результате чего происходит тронное слияние. Наблюдая много картин только что описанных фаз процесса оплодотворения, легко убедиться в большом постоянстве тех явления, которые имеют место в зародышевом мешке вскоре после вхождения в него пыльцевой трубки. В яйцевом аппарате всегда обнаруживается однотипная картина: оплодотворяемая яйцеклетка с деспирализующимся в ней ядром спермия, одна, оставшаяся неповрежденной синергида с ее нормальным, хорошо развитым ядром (рис. 12, справа) и другая синергида, через которую прошло содержимое пыльцевой трубки. Ядро поврежденной синергиды «лопается», меняет свои очертания, однако его всегда можно отличить от внесенного пыльцевой трубкой ядра вегетативной клетки, которое часто задерживается в синергиде (рис. 10), входя вслед за спермиями. В редких случаях, как это уже упоминалось, излившееся содержимое пыльцевой трубки выносит ядро вегетативной клетки вместе со спермиями в промежуток между оплодотворяемыми женскими клетками (рис. 8, 9); ядро вегетативной клетки в это время имеет характерный вид: очень компактное, пикнотическое и быстро лизирующее, что часто заметно по тем тонким «стрункам», которые от него отходят. Измененное ядро синергиды постепенно превращается тоже в характерное пикнотическое образование (рис. 12, внизу).

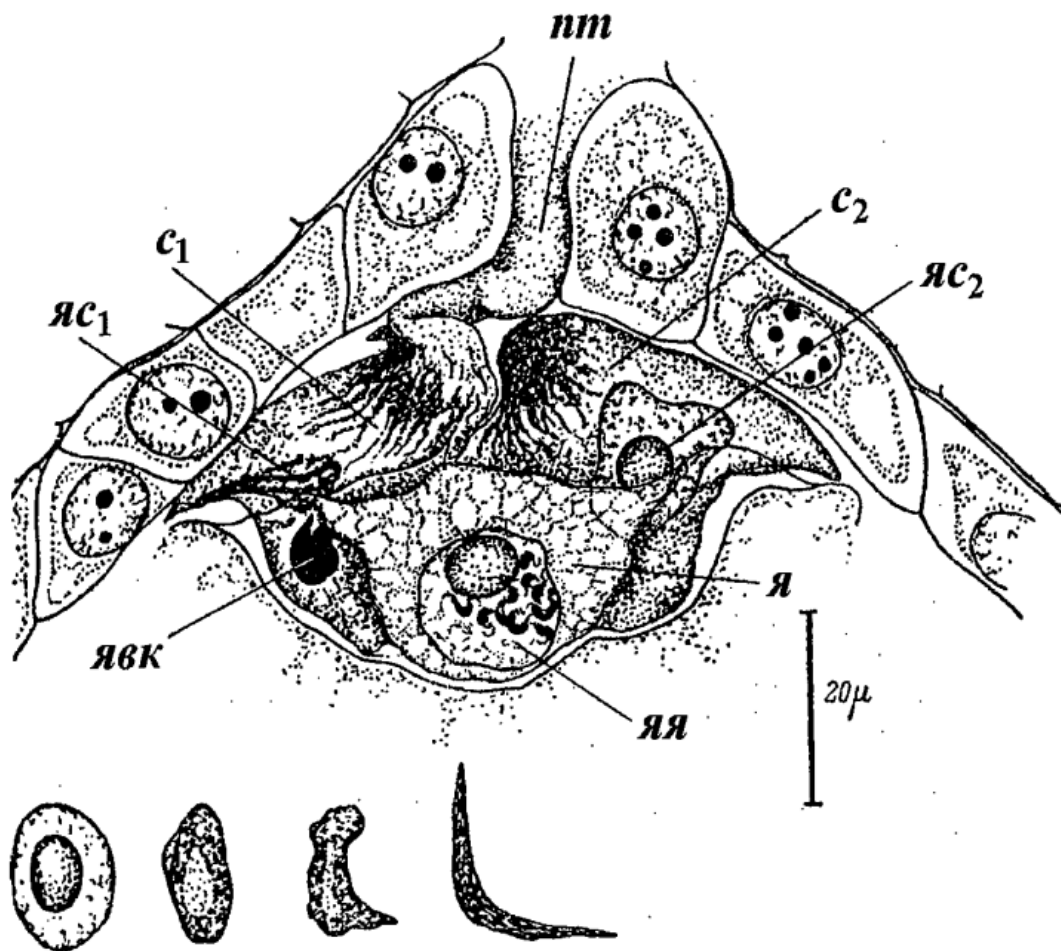
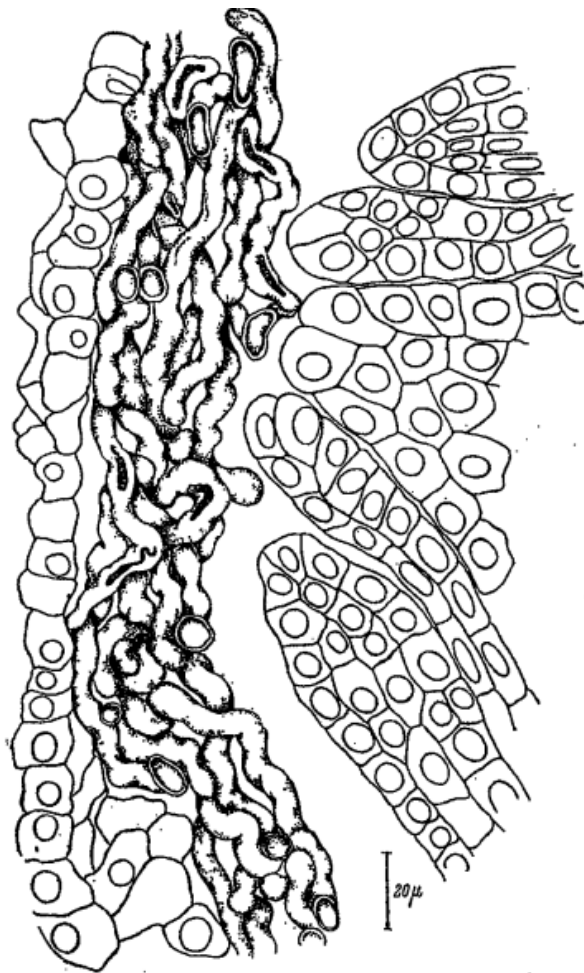


Рис. 12. Верхняя часть зародышевого мешка. Типичная картина яйцевого аппарата после вхождения одной пыльцевой трубки. Внизу последовательные фазы разрушения ядра синергиды. я - яйцеклетка; яя - ядро оплодотворяющейся яйцеклетки; с₁, с₂ - синергиды; яс₁, яс₂ - ядра синергид; явк - ядро вегетативной клетки; пт - пыльцевая трубка



В то время, как в яйцеклетке заканчивается объединение половых ядер, а в центральной клетке оплодотворенное ядро готовится к делению или уже делится, в завязь вновь начинает поступать большое число пыльцевых трубок («пульсирующее», вхождение пыльцевых трубок). Если раньше их можно было наблюдать лишь единицами, то сейчас вдоль центральной части завязи они идут целыми пучками (рис. 13). Все эти пыльцевые трубки выглядят вполне нормально, содержат по два спермия и ядро вегетативной клетки.

Эти многочисленные пыльцевые трубки почти всегда вводят в уже оплодотворенные зародышевые мешки и изливают туда свое содержимое. Это обстоятельство несколько усложняет только что описанную картину. Однако в яйцевом аппарате отмечается замечательное постоянство. здесь всегда налицо разрушенная синергида, через которую прошла первая пыльцевая трубка, а в ней

Рис. 13. Пыльцевые трубки в полости завязи через 24 ч после опыления

лопнувшее собственное ядро и лизирующее эпиклотическое ядро вегетативной клетки (рис. 14, слева). Спермии этой первой пыльцевой трубки уже объединились с женскими клетками, причем в яйцеклетке часто видна конечная фаза слияния ядер. Через другую синергиду прошла вторая пыльцевая трубка с двумя спермиями и ядром вегетативной клетки (рис. 14, справа).

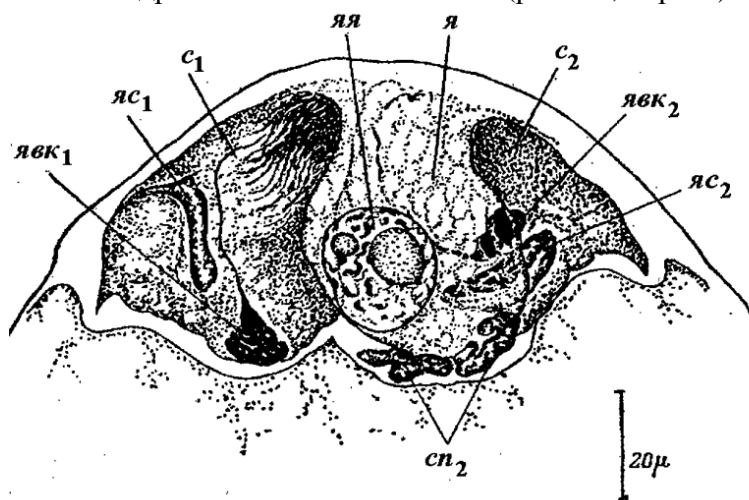


Рис. 14. Верхняя часть зародышевого мешка через 25 ч после опыления. Типичная картина яйцевого аппарата после вхождения в зародышевый мешок двух пыльцевых трубок. я - яйцеклетка; яя - ядро оплодотворяющейся яйцеклетки; с₁, с₂ - синергиды; яс₁, яс₂ - ядра синергид; явк₁, явк₂ - лизирующиеся ядра вегетативных клеток; сп₂ - спермии

Все эти элементы в яйцевом аппарате можно легко отличить друг от друга: ядра спермиев часто сохраняют свою структуру телофатических ядер, ядро вегетативной клетки бесструктурно и начинает быстро лизировать, и, наконец, разрушенное собственное ядро этой второй синергиды всегда может быть узнано по его характерным превращениям, с которыми мы уже познакомились выше. Кроме того, ядро второй разрушенной синергиды всегда лежит вполне симметрично по отношению к ядру первой синергиды.

Ядро яйцеклетки достигает покоящегося состояния, когда ядро первичной клетки эндосперма, опустившись в ее нижнюю часть, делится первый раз или уже приступает ко второму делению. Первые деления в эндосперме происходят во взаимно перпендикулярных направлениях.

В это время количество пыльцевых трубок в завязи еще увеличивается: целые тяжи их идут вдоль центральной части завязи, куда обращены микропиле семязачатков, в которые, как мы уже показали, эти дополнительные трубки и устремляются. Иногда они входят сразу по две, заполняют все микропиле и свободное пространство под ним. При обильном опылении все зародышевые мешки в завязи получают дополнительные пыльцевые трубки. В яйцевом аппарате неизменно видны их элементы: в одной из синергид - ядро вегетативной клетки и собственное погибающее ядро (рис. 15, справа), в другой (рис. 15, слева) - два погибающих спермия, со ставшими уже гомогенными и пикнотическими ядрами, а также ядро вегетативной клетки. Кроме того, видно собственное погибающее ядро этой синергиды. В зародышевом мешке в это время уже идет энергичное развитие эндосперма.

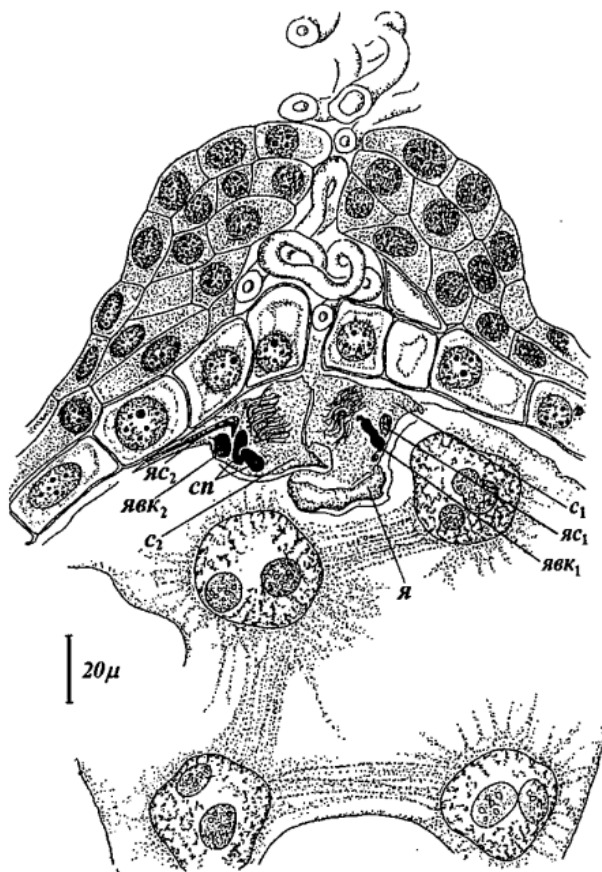


Рис. 15. Фрагмент семязачатка с верхней частью зародышевого мешка, в который вошли две пыльцевые трубки; в микропиле видны многочисленные пыльцевые трубки. я — яйцеклетка; с₁, с₂ — синергиды; яс₁, яс₂ — ядра синергид; явк₁, явк₂ — ядра вегетативных клеток; сп — спермии

Изучение обширного материала позволило наблюдать лишь одну картину, которую можно было с достаточной вероятностью толковать как диспермию, т. е. как оплодотворение яйцеклетки двумя спермиями. Однако судя по тому, что в данный зародышевый мешок

несомненно вошла лишь одна пыльцевая трубка, она должна была содержать удвоенное число спермиев в результате добавочного деления. Возможно, что диспермия и произошла здесь благодаря одновременному вхождению удвоенного числа спермиев.

Пыльцевые трубки, в большом количестве растущие в завязи, проникают во все встречающиеся им полости. Вероятно, для их роста совершенно не нужны нормально развитые зародышевые мешки. Они могут входить и в полости семязачатков, где не произошло развития зародышевых мешков, а имеются лишь неорганизованные протопласты. В полостях таких аномальных зародышевых мешков пыльцевые трубки могут расти довольно хорошо, по-видимому находя там для себя подходящие физиологические условия (рис. 16).

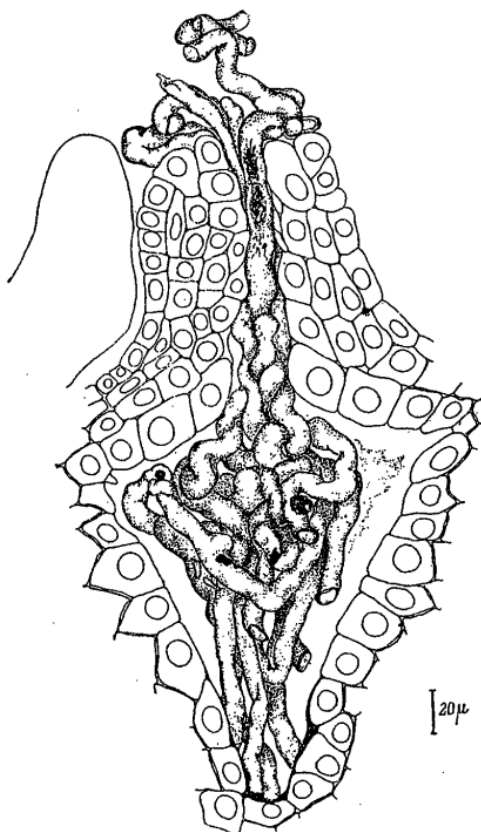


Рис. 16. Пыльцевые трубки с погибающим содержимым в аномальном (не дифференцированном на клетки) зародышевом мешке через 48 ч после опыления.

В нормальный зародышевый мешок может входить и больше пыльцевых трубок. На рис. 17, А видна картина вхождения трех пыльцевых трубок; однако, несмотря на большое число внесенных ими элементов, последние и в этом сложном картине распознаются без всякого труда: в одной синергиде (рис. 17, А, справа) видны два элемента, в которых мы сразу узнаем ее собственное погибающее ядро и пикнотическое ядро вегетативной клетки; в другой синергиде видны два спермия, теряющие свою структуру, пикнотическое ядро вегетативной клетки и ее собственное погибающее ядро; наконец, видна еще одна (третья), не лопнувшая пыльцевая трубка (с левого края зародышевого мешка) с ее форменными элементами - двумя спермиями, еще сохранившими свою структуру, и ядром вегетативной клетки (лежит позади спермиев и уже лизирует). Эта третья пыльцевая трубка вошла в зародышевый мешок между его стенкой и одной из синергид. Яйцеклетка оплодотворена, в ее ядре видны два ядрышка, в эндосперме идет второе деление ядер (рис. 17, Б).

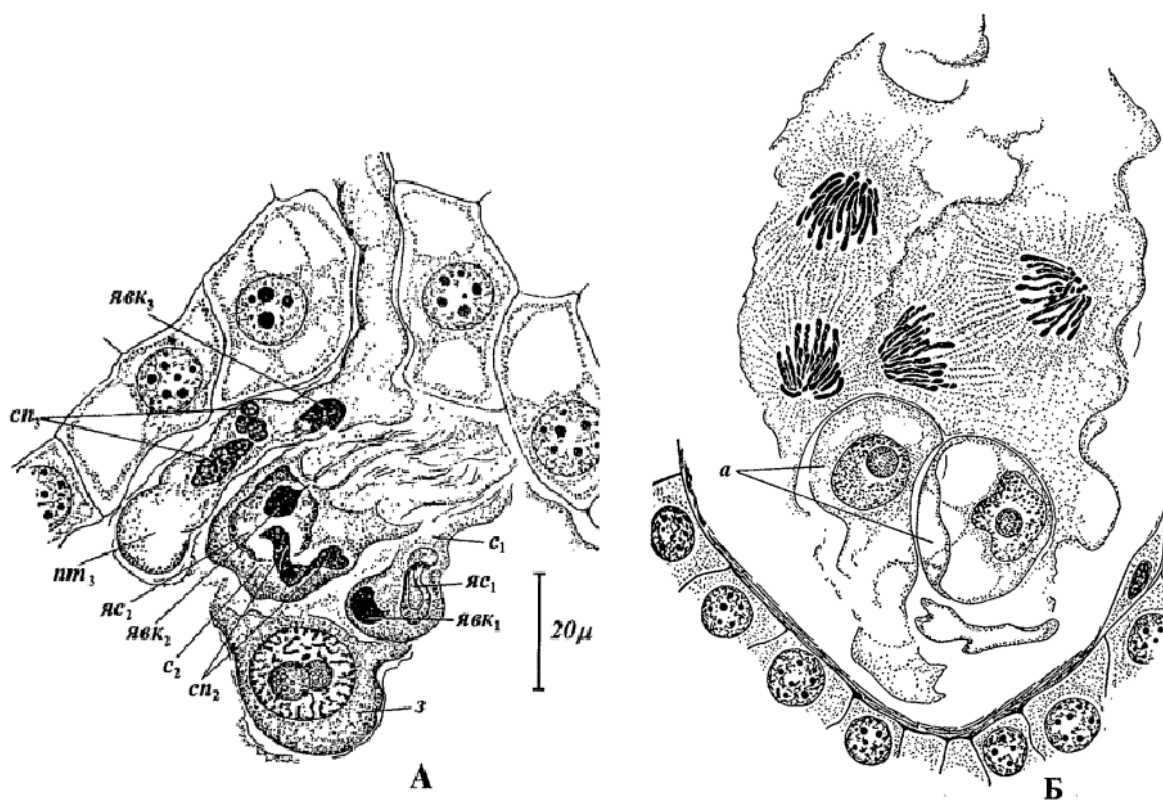


Рис. 17. Нижняя (А) и верхняя (Б) части зародышевого мешка к моменту второго деления в эндосперме. В зародышевый мешок вошли три пыльцевые трубки. з — зигота; с₁, с₂ — синергиды; яс₁, яс₂ — ядра синергид; явк₁, явк₂, явк₃ — ядра трех вегетативных клеток; сп₂, сп₃ — спермии двух пыльцевых трубок; пт₃ — третья пыльцевая трубка; а — антиподы.

Необходимо отметить, что ядра спермиев очень скоро гибнут, если остаются неиспользованными в пыльцевой трубке или в ее содержимом, излившемся в зародышевый мешок. К этой же среде добавляется и содержимое разрушенной синергиды с ее погибающим ядром и гибнущим ядром вегетативной клетки. Однако если ядра дополнительных спермиев вносятся в цитоплазму центральной клетки или яйцеклетки, что изредка имеет место, то они, хотя и не принимают участия в оплодотворении, но остаются некоторое время вполне жизнеспособными. Это иллюстрирует рис. 18, где в зародышевый мешок вошли, по-видимому, три пыльцевые трубки, причем та из них, которая прошла мимо синергид (слева от яйцевого аппарата), внесла ядра спермиев глубоко в цитоплазму центральной клетки. Оба ядра спермиев продолжают сохранять более или менее жизнеспособный вид, в то время как все элементы, внесенные второй пыльцевой трубкой и оставшиеся лежать в районе яйцевого аппарата, превращаются в сильно пикнотические, лизирующие тела. В эндоспермальном ценоците этого зародышевого мешка уже прошло три деления. На основании ряда подобных картин может быть сделан вывод, что содержимое пыльцевой трубки вскоре после своего излияния в зародышевый мешок становится такой средой, которая начинает оказывать на задержавшиеся в ней ядра разрушающее действие.

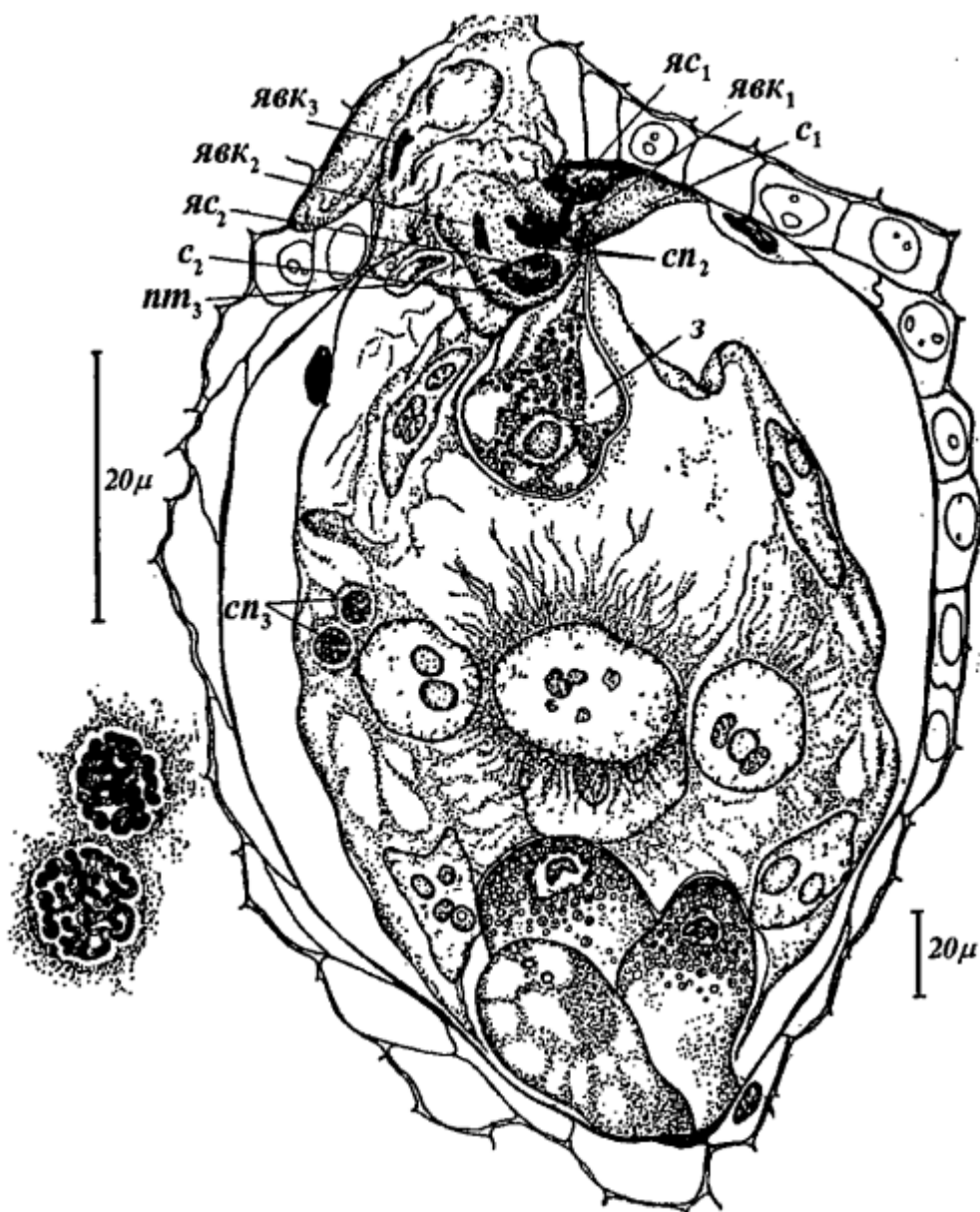


Рис. 18. Зародышевый мешок (через 48 ч после опыления), в который вошли пыльцевые трубки (обе синергиды разрушены); спермии из третьей пыльцевой трубки (слева от яйцевого аппарата) проникли глубже в зародышевый мешок (показаны спермии при большом увеличении), восьмиядерный эндосперм. з - зигота; с₁, с₂ - синергиды; яс₁, яс₂ - разрушенные ядра синергид; явк₁, явк₂, явк₃ - ядра вегетативных клеток трех пыльцевых трубок; сп₂, сп₃ - спермии второй и третьей пыльцевых трубок; пт₃ - третья пыльцевая трубка.

Подобные факты проливают дополнительный свет и на важное морфофункциональное значение того участка (щель), который находится между оплодотворяемыми женскими клетками. Эта щель, отграничивая яйцевой аппарат от центральной клетки, входит как неотъемлемый элемент, в структуру любого зародышевого мешка. Специального внимания заслуживает еще один пример, так как он подчеркивает функциональное значение синергид в акте оплодотворения. Мы имеем в виду случай, когда в обе синергиды вошло по пыльцевой трубки, причем синергиды, как и их ядра, остались неразрушенными (рис. 19). Спермии, оставшись внутри неразрушенных синергид, продолжали сохранять жизнеспособную структуру, и лишь ядра вегетативных клеток обнаруживали признаки лизиса, начало которого, однако можно наблюдать уже в пыльцевых

трубках до их вхождения в зародышевый мешок. На рис. 19 видно, что содержимое пыльцевых трубок здесь не вышло из синергид в промежуток между двумя оплодотворяемыми женскими клетками и последние остались неоплодотворенными, несмотря на то, что после опыления прошло уже 96 ч, а в зародышевый мешок вошли две пыльцевые трубки с четырьмя спермиями. В уцелевших синергидах хорошо виден нитчатый аппарат и потоки густого содержимого пыльцевых трубок, которое в виде каплеобразного вещества особенно заметно по их периферии. На основании этой редкой картины можно предположить, что обе пыльцевые трубки вошли здесь в синергиды строго одновременно и что обычное разрушение одной из синергид при вхождении одной пыльцевой трубки связано с нарушением гидростатического равновесия в системе зародышевого мешка, главным образом в его симметричном яйцевом аппарате.

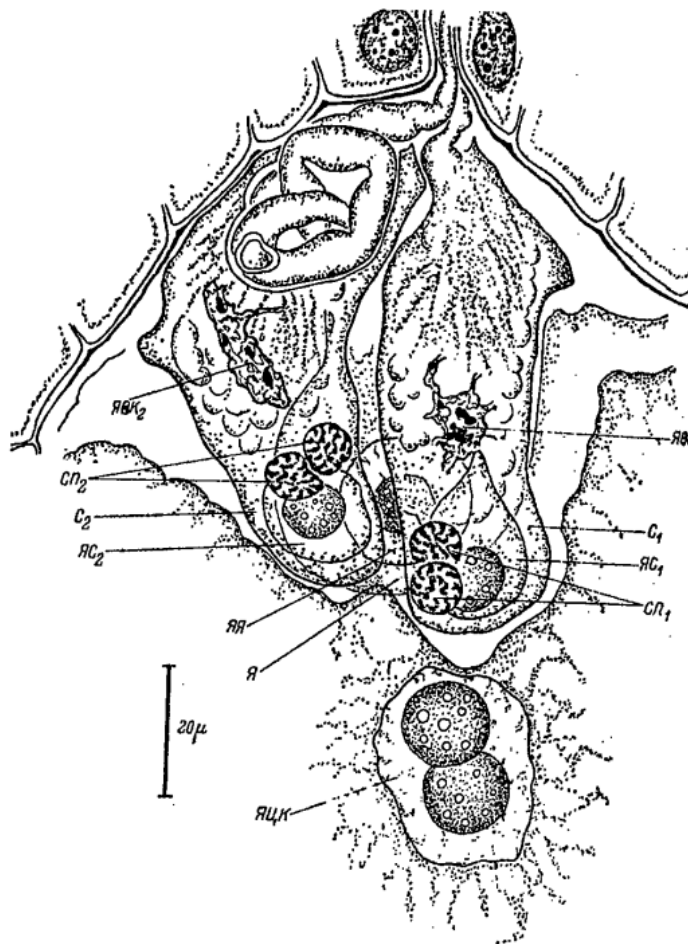


Рис. 19. Верхняя часть зародышевого мешка через 96 ч после опыления. В зародышевом мешке вошли две пыльцевые трубки. Женские клетки остались неоплодотворенными.

я - яйцеклетка; яя - ядро яйцеклетки; яцк - ядро центральной клетки; с₁, с₂ - синергиды; яс₁, яс₂ - ядра синергид; явк₁, явк₂ - ядра вегетативных клеток; сп₁, сп₂ - спермии из двух пыльцевых трубок.

Впрочем, возможно и другое предположение, а именно, что одновременное вхождение двух пыльцевых трубок в зародышевый мешок ослабляет напор содержимого каждой из них и делает невозможным их разрушение и выход из них оплодотворяющих элементов. Во всяком случае мужские элементы, задержанные синергидой, лишены возможности функционировать.

Пыльцевые трубки входят в зародышевый мешок лишь до определенного времени; к моменту слияния половых ядер начинается быстрое разрастание семязачатков, и клетки нуцеллуса при этом очень плотно смыкаются, так что пыльцевые трубки уже не могут пройти в микропиле, оставаясь у его входа, лизируют там вместе со всем своим

содержимым. В зародышевом мешке осталась целой одна из синергид; в неё, казалось бы, могла войти еще одна пыльцевая трубка, элементы которой лежат между клетками внутреннего интегумента в микропиле; однако этого не произошло, так как очевидно, что клетки нуцеллуса к моменту подхода этой трубки уже сомкнулись (рис. 20).

Пыльцевые трубки, в таком изобилии проходящие около тканей завязи и семязачатков, никогда не проникают в их клетки, а спермии, содержащиеся в них, постепенно подвергаются распаду.

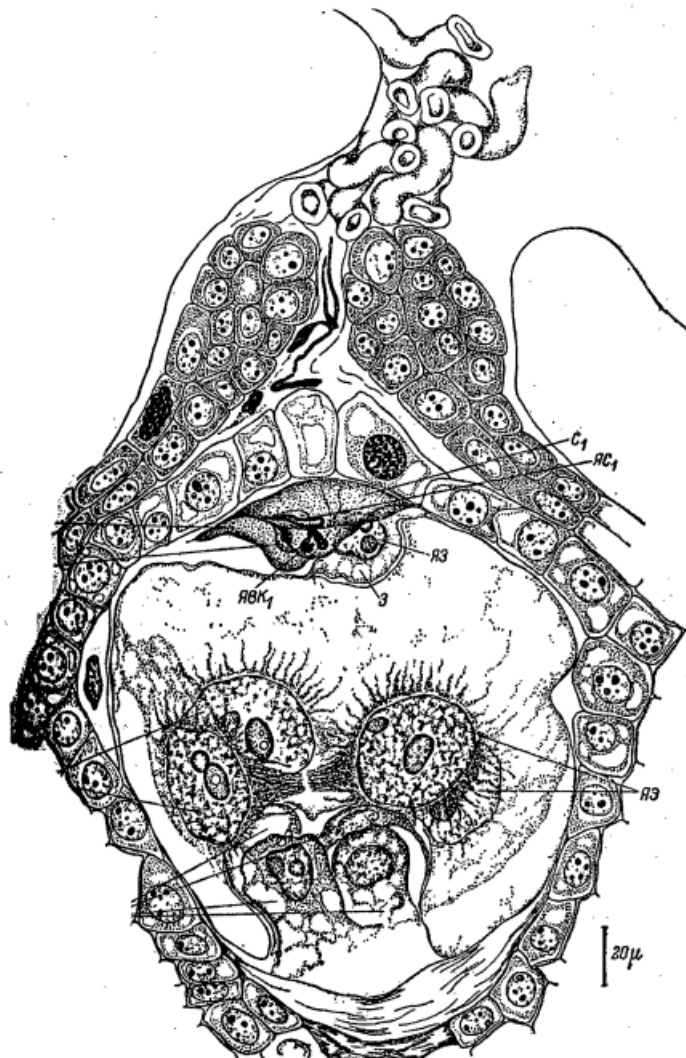


Рис. 20. Фрагмент семязачатка с оплодотворенным зародышевым мешком к моменту подготовки третьего деления в эндосперме. В микропиле пыльцевые трубки с лизирующимися спермиями. Подробнее см. в тексте. з - зигота; яз - ядро зиготы; с₁, с₂ - синергиды; яс₁, яс₂ - ядра синергид; явк₁ - ядро вегетативной клетки; яэ - ядра эндосперма; а - антиподы.

Можно полагать, что излившееся содержимое пыльцевых трубок вначале отдает какие-то вещества, которые побуждают к развитию женские клетки, в первую очередь центральную клетку, начинающую развиваться в эндосперм. Однако развитие оплодотворенной специализированной яйцеклетки и подготовка ее к делению несколько задерживается, так как она должна еще пройти сложный процесс дедифференциации.

Оплодотворение у *Scilla* протекает по премитотическому типу, сходно с изученными в этом отношении сложноцветными и злаковыми, с той только разницей, что процесс в первом случае идет значительно медленнее. Из факта наличия обоих типов оплодотворения (пре- и постмитотического) в пределах одной систематической группы можно заключить, что причину различного протекания процесса надо искать в состоянии половых элементов при их встрече в зародышевом мешке. Главное своеобразие процесса оплодотворения в данном

аспекте состоит в том, что мужские и женские половые клетки проходят путь своего развития независимо и раздельно, в резко различных условиях, поэтому, когда они встречаются в общей системе, то их взаимодействие у различных организмов протекает по-разному, и, следовательно, нет ничего неожиданного в существовании различных типов оплодотворения в пределах родственных групп.

Подобного рода различия в слиянии ядер половых клеток вполне естественны, поскольку разные организмы обладают своими особенностями митотического цикла, в свою очередь способного видоизменяться под влиянием среды.

Не исключена возможность, что резкие различия в ходе слияния половых ядер у *Scilla* (премитотический тип оплодотворения) и *Lilium* (постмитотический тип оплодотворения) связаны с тем, что: *Scilla* — ранневесенний эфемероид, а *Lilium* — цветущее летом растение, обладающее длинным вегетационным периодом.

Данные по процессу оплодотворения у *Scillasibirica* еще раз проиллюстрировали, что лилейные являются классическим объектом, так как позволяют получить полную картину не только двойного оплодотворения, но и всех сопутствующих ему процессов. Лилейные можно рекомендовать для исследований процесса оплодотворения и на ультраструктурном уровне.

ПРОГАМНАЯ ФАЗА ОПЛОДОТВОРЕНИЯ

ПРОВОДНИКОВЫЙ ТРАКТ ПЕСТИКА — совокупность структурных элементов гинецея, обеспечивающих его взаимодействие с мужским гаметофитом в прогамной фазе оплодотворения, включает все ткани пестика (рыльца, столбика и завязи), с которыми контактируют пыльцевые зерна и растущие пыльцевые трубки. Синоним: проводниковая ткань.

Термин широко используется в зарубежной эмбриологической литературе, в отечественной — реже. Специализация отдельных частей проводникового тракта может быть выражена в разной степени. Как правило, большая его часть представлена проводниковой тканью. В рыльце и в завязи проводниковая ткань зачастую отсутствует.

Структурная организация воспринимающей поверхности рылец. Рыльце — часть пестика, воспринимающая пыльцу. Функционально воспринимающая поверхность рыльца должна обладать несколькими особенностями: улавливать пыльцу, обеспечивать ее гидратацию и прилипание, способствовать направленному росту в столбик пыльцевых трубок. Рыльце выполняет функцию узнавания, обеспечивая межвидовую и межродовую несовместимость, а также самонесовместимость. Структурные особенности, в частности, толщина кутикулы рыльца могут быть детерминантой автофертильности в родах, где отсутствует самонесовместимость.

Структурная организация проводникового тракта в столбике. Столбик — часть пестика, приподнимающаяся над завязью. По существу, это продолжение верхней части плодолистика. Анатомическое разнообразие столбиков сводится к трем группам: **открытые** (полые), **закрытые** (сплошные) и **полузакрытые**. Это деление является отражением эволюции плодолистика.

Открытые (полые) столбики представляют собой результат неполного срастания кондупликатногостилодия, в результате чего в центре столбика имеется канал, выстланный специализированными клетками, по происхождению являющимися адаксиальным эпидермисом плодолистика. Эти клетки называются каналцевыми, или стигматоидными и, как правило, имеют ярко выраженную секреторную природу.

Следует отметить, что канал столбика заполнен секреторной жидкостью, химический состав которой пока слабо изучен. Закрытые столбики лишены канала и имеют один или несколько тяжей проводниковой ткани, погруженных в основную ткань столбика или связанных с проводящими пучками. Проводниковая ткань закрытых столбиков у разных таксонов имеет отличительные особенности. Она может быть представлена тесно упакованными толстостенными клетками, слоистые оболочки которых богаты пектиновыми веществами, при этом растущая пыльцевая трубка проходит по одному из этих слоев.

Полузакрытые столбики сочетают наличие проводниковой ткани и канала, что, по-видимому, отражает степень срастания плодолистика. Например, у ряда представителей сем. *Fabaceae* в верхней части столбик закрытый и пыльцевые трубки растут в межклеточном матриксе, в то время как в нижней части столбика они растут в хорошо выраженном щелевидном канале. У *Malus domestica* (*Rosaceae*), напротив, канал находится в верхней части столбика, сужаясь книзу и переходя в тяж проводниковой ткани/

САМОНЕСОВМЕСТИМОСТЬ – неспособность обоеполого цветка с функциональными мужскими и женскими гаметам образовывать семя после самоопыления. Различают две группы самонесовместимых видов: гомоморфные (все цветки самонесовместимой популяции идентичны) и гетероморфные (цветки в самонесовместимой популяции различаются по морфологии).

ПЫЛЬЦЕВАЯ ТРУБКА – специализированная структура мужского гаметофита, обеспечивающая доставку спермиев в зародышевый мешок для дальнейшего осуществления двойного оплодотворения. Ее образование впервые наблюдал Амиси (1823) при исследовании прорастания пыльцевого зерна *Portulacacaderacea*.

По своему происхождению пыльцевая трубка представляет собой трубкообразный вырост вегетативной клетки пыльцевого зерна. Характерной особенностью пыльцевой трубки является ритмичный рост ее кончика в сторону завязи и зародышевого мешка. У большинства растений за зоной роста формируются каллозные пробки.

Взаимодействие пыльцевых зерен с тканями пестика и формирование пыльцевых трубок происходит в ходе прогамной фазы оплодотворения, включающей в себя попадание пыльцы на поверхность рыльца, ее адгезию, гидратацию и прорастание, а также рост пыльцевой трубки в тканях столбика и завязи и ее проникновение в зародышевый мешок. Функционирование пыльцевых трубок обеспечивается специфическими механизмами, выработанными в процессе коэволюции мужского гаметофита со спорофитом.

Пыльцевая трубка растет либо по поверхности канала столбика, во многих случаях выстланного специализированной проводниковой тканью, либо (в столбиках закрытого типа) по межклетникам проводниковой (а иногда – неспециализированной) ткани. В клейстогамных цветках пыльцевые зерна прорастают внутри пыльцевого гнезда, откуда пыльцевые трубки переходят в тесно прилегающее к пыльнику рыльце и далее растут по столбику нормальным путем.

Характернейшей особенностью пыльцевой трубки является наличие внутри ее протопласта клеток-спермиев. Они выходят в пыльцевую трубку из трехклеточного пыльцевого зерна вместе с цитоплазмой вегетативной клетки. У растений с двуклеточными пыльцевыми зернами в пыльцевую трубку выходит генеративная клетка и уже там делится с образованием двух спермиев. Спермии или генеративная клетка, выйдя из пыльцевого зерна, проходят по всей длине пыльцевой трубки почти до ее кончика, и это положение сохраняется в дальнейшем.

Большинству растений свойственна порогамия, когда пыльцевая трубка подходит к нуцеллусу через микропиле. Реже встречается апорогамия, когда внедрение пыльцевой трубки в нуцеллус семязачатка происходит в районе халазы или сбоку, между халазой и микропиле (мезогамия). Во всех случаях в зародышевый мешок пыльцевая трубка входит в районе яйцевого аппарата.

ПОРОГАМИЯ (греч. poros – отверстие и gamos – брак) – проникновение пыльцевой трубки, участвующей в оплодотворении, в семязачаток через микропиле. Синоним: акрогамия.

ХАЛАЗОГАМИЯ (греч. chalaza – узелок и gamos – брак) – проникновение пыльцевой трубки в семязачаток через интегумент (интегументы) в области халазы, минуя микропиле. При этом пыльцевая трубка подходит к нуцеллусу снизу, далее растет вдоль него вверх, она может ветвиться, изменять направление роста, но входит в нуцеллус в области микропиле. Синонимы: базигамия, апорогамия, халацогамия.

СЕМЯ И СЕМЕННОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

Своеобразные черты репродуктивной биологии растений во многом обусловлены неподвижностью их взрослых особей. Одним из следствий этого явилось формирование специальных образований (диаспор), которые обеспечивали размножение и расселение видов (см. Diaspora). В течение многих миллионов лет эволюции растительного мира универсальной диаспорой была спора (водоросли и высшие споровые). Позднее эта функция перешла к семенам, что во многом способствовало семенным растениям занять господствующее положение на суше.

Первые семена обнаружены в отложениях верхнего девона, т.е. около 370 млн. лет назад. Они были найдены в Америке (штат Пенсильвания), а позднее в северо-западной части Ирландии.

Семя – одна из структурных единиц воспроизведения, размножения и рассеивания (диссеминации), которая содержит зачаток (или зачатки – зародыши разных генотипов) нового растения и обычно специализированную запасную ткань (эндосперм, перисперм и др.), заключенные в защитные покровы (семенную кожуру).

Семена различаются по величине, форме, окраске, опушенности и т.д. (гетероспермия). В семенах некоторых видов цветковых растений, наряду с половым зародышем или его производными (в случае эмбриональной – монозиготической кливажной эмбриоидогении), формируются зародыши из клеток гаметофита (гаметофитный апомиксис) и/или материнского спорофита (нуцеллярная или интегументальная эмбриоидогения).

Бесполой способ репродукции посредством соматического эмбриогенеза или гаметофитного апомиксиса, осуществляемых в семени, существенно расширяет генетическое размножение семян, которое приводит формированию нового поколения с разной наследственной основой (бипарентальное или унипарентальное наследование). Это позволяет говорить о том, что при определении гетерогенности популяции необходимо учитывать эмбриогенетические признаки, наряду с другими признаками строения семени (например, скульптура поверхности), имеющими важное таксономическое значение.

Семя осуществляет функции воспроизведения, размножения и расселения, что стало возможным у семенных растений благодаря объединению в нем гаметофита и спорофита. Как генеративная диаспора семя – надежная система, поскольку в нем имеются специальные защитные оболочки, запас питательных веществ (главным образом, в эндосперме) и оно при прорастании сразу дает проросток. Следует помнить, что среди нормально развитых семян в популяции образуются aberrantные (отклоняющиеся от нормы).

Наличие большого количества семян и/или нескольких зародышей (возможно разного происхождения) в одном семени является одной из необходимых предпосылок семенного размножения растений. Семенное размножение растений приводит к увеличению численности популяции вида. Поддержание оптимальной плотности популяции за счет семенного размножения особей получило название «семенное возобновление» (Левина, 1981). Оно определяется банком семян в почве, численностью выживающих всходов, ювенильных и генеративных особей нового поколения. По мнению автора, семенное возобновление является завершающим этапом репродуктивной биологии вида и свидетельствует, в конечном счете, о биологической результативности всех предшествующих ему репродуктивных процессов.

Среди различных факторов, регулирующих размножение и возобновление, особое место занимают биоценотические. Им принадлежит ведущая роль на заключительных и решающих этапах возобновления: появление и выживание семенного подростка.

Семенное возобновление – многоэтапный, многофакторный и саморегулирующийся биоценотический процесс. Одним из механизмов саморегуляции служит так называемое «сопротивление среды приросту популяции».

Труден и полон опасности путь от семязачатка до семени, но не менее опасен – от прорастания семени до формирования новой особи.

Репродуктивное усилие

Представление о необходимости затрат материально – энергетических ресурсов на процесс размножения растений сложилось еще в классических ботанических работах, но только к концу XX века оно оформилось как целостная биологическая концепция. Ядро этой концепции составляет понятие о репродуктивной фитомассе, под которой понимают совокупность всех структурных частей, обеспечивающих репродукцию. Репродуктивная фитомасса подразделяется на: а) фитомассу собственно диаспор – семян, спор или почек и б) фитомассу обеспечивающих структур, куда входят такие части, как околоплодник, околоцветник, цветоносы и др.

При количественной оценке репродуктивной фитомассы возможны два подхода. Во-первых, оценке подлежит количество репродуктивной фитомассы, которое существенно варьирует в зависимости от вида растений и условий их произрастания. Во-вторых, можно оценивать долю репродуктивной фитомассы в общей фитомассе всего растения, которая оказывается важным показателем ориентированности жизнедеятельности растения на процесс размножения и называется репродуктивным усилием. Это понятие предложено Harper (см Harper, Ogden, 1970). Как количество репродуктивной фитомассы, так и репродуктивное усилие одинаково характеризуют метаболическую цену репродукции, но с разных ее сторон.

Общее принципиальное понятие о репродуктивном усилии сформулировали довольно просто: репродуктивное усилие – это доля материально-энергетических ресурсов, направляемых на процесс репродукции. Гораздо сложнее конкретизировать форму вычисления репродуктивного усилия и унифицировать методику его определения. Да такая унификация и не целесообразна, так как разные способы вычисления репродуктивного усилия раскрывают разные оттенки этого процесса.

Поскольку репродукцию, как правило, определяют как процесс формирования структур, обеспечивающих размножение, то логично для нахождения репродуктивного усилия использовать данные о полном комплексе таких структур, не выделяя отдельно семена или споры. В таком подходе есть и биологическая логика – производство диаспор невозможно без образования структур, поддерживающих их формирование. Тем не менее, в ботанической литературе используют две основные формы вычисления репродуктивного усилия (RE):

по фитомассе всей совокупности репродуктивных структур (W_R) –

$$RE_1 = (W_R/W) * 100$$

или по фитомассе семян (W_{SM})- $RE_2 = (W_{SM}/W) * 100$,

где W – общая фитомасса растения.

Репродуктивное усилие оценивают также по фитомассе цветков (W_{Fl}):

$$RE_3 = (W_{Fl} / W) * 100.$$

В этом случае оно отражает потенциальную готовность растений к репродукции, когда она действительно лимитируется ресурсами организма, тогда как расчет репродуктивного усилия в фазу семеношения и плодоношения включает еще и успех в опылении цветков, сохраняемости плодов и семян в процессе их созревания, т.е. внешние по отношению к особям растений обстоятельства.

Во всех случаях репродуктивное усилие находят как долю от общей фитомассы растения. Для сопоставимости получаемых данных следует учитывать динамику вегетативной фитомассы растений в процессе онтогенеза. Она существенно отличается у разных видов растений. Здесь возможны три основных варианта: 1) максимум вегетативной фитомассы приходится на начало бутонизации, тогда как позже она резко уменьшается за счет оттока органических веществ в органы размножения; 2) пик биомассы наблюдается также к началу бутонизации, но в дальнейшем существенного спада биомассы вегетативных органов не происходит; 3) нарастание фитомассы вегетативных органов осуществляется параллельно с репродуктивным процессом и достигает максимума к концу вегетативного

сезона. С учетом этого для вычисления репродуктивного усилия целесообразно использовать максимальное значение фитомассы вегетативных органов, а не случайно взятую в тот или иной момент времени величину. В современной ботанической литературе (Harper, Ogden, 1970; Howarth, Williams, 1972; Goldman, Willson, 1986; Кричфалушій, Мезев- Кричфалушій, 1994) тонкости вычисления величины репродуктивного усилия нередко упускаются и поэтому приводимые разными исследователями данные могут быть несопоставимыми.

В отдельных работах оценку репродуктивного усилия проводят, основываясь на энергетических эквивалентах фитомассы. Расчетные формулы при этом остаются прежними, но вместо граммов веса используются калории или джоули. Есть даже попытки выразить размер репродуктивного усилия через минеральных веществ, углерода или высокомолекулярных органических веществ, перемещающихся в семена (Calow, 1979; Reekie, Bazzaz, 1987). Но, как правило, такое усложнение подходов и методов не дает дополнительной биологической или экологической информации.

Поскольку физиологически наиболее активной частью растений являются листья, прибегают к оценке репродуктивного усилия как отношения репродуктивных показателей к общей листовой площади растения (A):

$$RE_4 = (W_{SM}/A) * 100.$$

Такой подход оправдан тем, что общая фитомасса особи у растений ряда жизненных форм «перегружена» отмершими клетками и тканями, которые выполняют несущую или защитную функцию и вносят в оценку репродукции ненужный информационный шум.

Число производимых растением семян характеризует «репродуктивное давление» данной популяции на местообитание. Поэтому в отдельных случаях репродуктивное усилие вычисляют как отношение числа образуемых семян (N_{SM}) или плодов к общей фитомассе: $RE_5 = (N_{SM}/W) * 100.$

У монокарпиков репродукция однократна, поликарпики вступают в репродуктивный цикл неоднократно. Поэтому репродуктивное усилие у многолетних растений предлагается вычислять как отношение фитомассы органов репродукции к годичному приросту общей фитомассы растения (Willson, 1983) или как сумму репродуктивных усилий за ряд лет репродукции (Марков, Плещинская, 1987).

Величина репродуктивного усилия (при ее оценке как RE_1) варьирует в широких пределах: в среднем от долей процента до 51% (Bierzuchudek, 1982). У многолетних растений она лежит на уровне 5-25%, у однолетников – в среднем 20-40%, а у сельскохозяйственных растений как результат селекции достигает 45-60%. В отдельных случаях репродуктивное усилие может составлять 61-70%. Репродуктивное усилие в отношении органов вегетативного размножения колеблется в диапазоне 23-80% (Willson, 1983). Размер репродуктивного усилия имеет решающее значение для культурных растений, поскольку у подавляющего большинства видов и сортов повышение урожайности обеспечивается прежде всего возрастанием оттока органических веществ в органы репродукции (плоды и семена) и поэтому является главной целью селекции.

Концепция альтернативного распределения ресурсов при конкуренции со стороны отдельных органов растения не нашла универсального подтверждения. Отрицательной корреляции репродуктивного усилия с формированием органов вегетативного размножения не отмечалось, хотя известно, что высокорослые растения всегда вынуждены увеличивать аллокацию в нерепродуктивные структуры (Givnish, 1993). Но в этом направлении необходим дальнейший сбор фактического материала.

Связь репродуктивного усилия со стратегией жизни и жизненной формой растений не очень жесткая. Обычно репродуктивное усилие выше и стабильнее по годам у однолетников и монокарпиков, т.е. у r-стратегов. Но известно немало случаев, когда поликарпики и многолетники имели высокие значения репродуктивного усилия (26-60%), а однолетники – низкое (3-11%). У самоопыляющихся растений затраты на формирование пестичных цветков больше, чем на формирование тычиночных, тогда как у облигатных перекрестников это отношение бывает обратным (Doust J., Doust L., 1983). На величине репродуктивного усилия

сказывается генетический полиморфизм видов и поэтому разные популяции могут существенно отличаться друг от друга по этому показателю.

Сфера интересов многих ученых лежала в установлении общих закономерностей изменения репродуктивного усилия в зависимости от вида растений и условий произрастания, но полученный фактический материал неоднозначен. В целом, репродуктивное усилие является видовым признаком, генетически наиболее устойчивым по сравнению с другими показателями репродукции. Тем не менее его закономерные изменения по эколого-ценотическим градиентам существуют. Так, у *Amphycarpa bracteata* при смене местообитаний репродуктивное усилие менялось от 15 до 41% (Willson, 1983), у *Thlaspi arvense* – от 20,5 до 54,1% (Злобин, 1989). Установлена тенденция к уменьшению репродуктивного усилия при переходе растения из открытых местообитаний в сомкнутые сообщества, при низком обеспечении минеральными веществами и при снижении абсолютной высоты над уровнем моря. Имеют место и другие эффекты (см. Таблицу).

Во многих случаях изменения величины репродуктивного усилия отражают разную модель строения тела растения (Марков, 1990), а также разный тип дифференциации особей по жизненному состоянию и размеру. Обычно оно больше у крупных особей (Barbour et al., 1980; Samson, Werk, 1986; Борисова, Малышева, 1993; Prati, 1997), но бывает и наоборот. Наблюдалась и независимость репродуктивного усилия от размера особи. У многолетников величину репродуктивного усилия чаще всего определяет размер особи к моменту первой репродукции. С этим связана обратная корреляция величины репродуктивного усилия с плотностью популяции. Размер репродуктивного усилия отдельных рамет может снижаться с возрастом (например, у *Orthilia secunda* – Панченко, 1999). Но общие закономерности возрастных изменений репродуктивного усилия пока остаются мало изученными (Дашко, 1997; Кишко, 1998).

Таблица: Тенденция величины репродуктивного усилия у растений в зависимости от эколого-ценотических условий.

Виды растений	Характер изменения величины репродуктивного усилия	Ссылки
Многолетники <i>Ambrosia trifida</i>	При стрессах репродуктивная аллокация направляется только в пестичные цветки	Bazzaz, 1984
<i>Anemone nemorosa</i>	Максимальна в оптимальных ценотических условиях	Canullo, 1988
<i>Chamaesyce hirta</i>	Снижается при экологических стрессах	Fenner, 1985
<i>Calinsoga spp.</i>	Снижается при водных дефицитах	Rai, Tripathi, 1983
<i>Polygonum cascadenae</i>	Возрастает в нарушенных местообитаниях	Hickman, 1975
<i>Rumex acetosella</i>	Снижается с увеличением сукцессионного возраста местообитания	Escarr, Thompson, 1991
<i>Scrophularia nodosa</i>	Уменьшается при снижении освещенности	Baalen et al., 1990
<i>Spergula arvensis</i>	Снижается при водных дефицитах	Trivedi, Tripathi, 1982
<i>Taraxacum officinale</i>	Возрастает в нарушенных местообитаниях	Southwood, 1976
<i>Tussilago farfara</i>	Увеличивается при возрастании плотности популяции	Fenner, 1985
Однолетники	Стабилизируется или даже возрастает с ухудшением условий	Злобин, 1982; Марков, Плещинская, 1987

В мире растений реализуется множество разных типов распределения ресурсов в органы размножения (Charlesworth, Morgan, 1991), для описания которых разработано немало моделей. В целом, репродуктивное усилие пластично, непосредственно отражает жизненное состояние особей и является важным, хотя и не единственным, компонентом репродуктивного успеха у растений. Оно, в первую очередь, служит индикатором готовности особей к осуществлению репродукции и их возможностей по вкладу материально-энергетических ресурсов в репродуктивные органы. В последние годы в концепцию репродуктивного усилия включают также некоторые аспекты взаимодействия полов и разнокачественности единиц размножения.

Репродуктивный успех

В современной биологической литературе неоднократно обсуждался вопрос о приоритетной стратегии в жизни растений. По мнению одних исследований (Гробстайн, 1968) приоритет принадлежит стратегии выживания организма, других (Вернадский, 1978; Левинаб 1981) – стратегии репродукции. В сущности это ложная альтернатива. Фактически у всех растений онтогенетический цикл подразделяется на две главные фазы: вегетативного роста и размножения. На протяжении первой фазы, когда растение не обладает способностью к размножению, все его материальные и энергетические ресурсы направлены на формирование структурных компонентов тела и выживание организма. С момента перехода растения в репродуктивную фазу положение в корне меняется, и центральной стратегией оказывается обеспечение репродукции. Так что, в целом, стратегия выживания и стратегия репродукции последовательно сменяют друг друга. Эти соображения позволяют подойти к понятию репродуктивного успеха растения как одного из важнейших параметров, характеризующих их жизненное состояние на втором этапе онтогенеза, и как показателя конечных достижений в борьбе за существование. Общее понятие о репродуктивном успехе растений обсуждалось ещё Darwin (1859). Но как самостоятельный термин он стал использоваться только с развитием популяционной биологии растений (Harper, 1977).

Понятие репродуктивного успеха имеет разное содержание в зависимости от уровня организации биосистем. Репродуктивный успех на уровне жизни особей связан с плодовитостью растения, т.е. с количеством и качеством производимых растением диаспор (см. Диаспора). Мерой репродуктивного успеха в этом случае является общее число производимых семян, соотношения числа плодов и цветков или числа семян и семязачатков.

Но ещё Fisher (1930) при разработке концепции репродуктивной ценности видов подчеркивал, что нельзя связывать репродуктивный успех с одним только количеством производимых диаспор. Это важная, но не единственная составляющая репродуктивного успеха. В процессе микроэволюции могут иметь значение незаметные на первый взгляд изменения репродуктивных структур и процессов. Так, например, у *Raphanus raphanistrum* цветки желтые, а у его гибридов с *R. sativus* – белые или розовые. А так как опылители явно предпочитают желтые цветки, то идет элиминация семенного потомства таких гибридов (Lee, Snow, 1998). Итогом репродукции является появление нового поколения растений, и в этом смысле численность всходов и их закрепление – это главный и конечный индикатор репродуктивного успеха растений на популяционно-ценотическом уровне.

Другой аспект рассматриваемой проблемы связан с ее расчленением на репродуктивный успех как таковой и предпосылки, делающие репродуктивный успех возможным. Исходя из этого, составляющие репродуктивного успеха оказываются многообразными и включают в себя: вклад ресурсов в репродуктивные органы; сохранение баланса между развитием вегетативных и репродуктивных структур как необходимого условия для поддержания жизнеспособности растений вплоть до фазы дисперсии семян; цветение в период времени, благоприятный для опыления; созревание семян в сроки, удобные для их дисперсии; а также формирование диаспор такого размера и в таком количестве, которые оптимальны для появления будущего потомства. Репродуктивный успех

популяций дополнительно сопряжен с возрастным и жизненным состоянием особей популяции, а у однополых растений связан с соотношением тычиночных и пестичных растений в популяции.

Для каждого этапа репродукции существуют свои основные параметры, которые могут использоваться как компоненты общей оценки репродуктивного успеха (Злобин, 1989).

1. Фаза бутонизации – количество бутонов.
2. Фаза цветения – количество репродуктивной фитомассы; число цветков; репродуктивное усилие; общее число семязачатков.
3. Опыление и оплодотворение – фертильность пыльцы; количество пыльцы, поступающей из рыльца; число оплодотворенных семязачатков.
4. Фаза семеношения – количество репродуктивной фитомассы, сосредоточенной в диаспорах; число плодов и семян; всхожесть и жизнеспособность семян; гетероспермия.
5. Фаза дисперсии семян – количество семян, вступающих в дисперсию; агенты разноса и дальность разноса семян.
6. Покой семян – глубина покоя семян; возможность формирования почвенного банка семян и его размер.
7. Фаза прорастания семян – количество семян, сохранившихся к началу прорастания; количество семян, давших всходы.
8. Формирование всходов и проростков – количество всходов и проростков и их пространственное размещение.

После вступления поликарпических растений в репродуктивное состояние интенсивность репродукции в разные годы бывает неодинаковой. Поэтому о репродуктивном успехе нельзя судить по однократным учетам и наблюдениям.

Новые идеи в понимании репродуктивного успеха (Urbanska, 1989) связаны с количественной оценкой трех компонентов репродукции: а) репродуктивного предложения, которое понимают как количество семязачатков и количество пыльцевых зерен; б) эффективности репродукции, выраженной как отношение жизнеспособных пыльцевых зерен к общему их числу или как отношение числа вызревших семян к числу семязачатков; в) всхожести семян.

Все эти показатели могут рассматриваться как характеристика репродуктивного успеха особей растений, и тогда они определяются в расчете на одну особь. Но они же дают информацию о состоянии популяции и ее ценотических и экосистемных связях. В таком случае каждый из вышеприведенных параметров вычисляется на единицу площади популяционного поля или биоценоза.

Существует непростая связь уровня репродуктивного процесса с развитием вегетативных органов растения, с общим размером его фитомассы. С одной стороны, для репродукции необходим определенный размер растения, меньше которого репродукция невозможна, а с другой стороны, по крайней мере, у многолетних растений, в годы активной репродукции явно снижен прирост вегетативных органов (например, у деревьев закладываются более узкие годичные кольца древесины). Формулируя принцип критических порогов для образования растениями органов репродукции, Yokoі (1989) выделил два основных условия перехода растений к размножению: а) достижения определенного возраста и б) достижение определенного размера особи. Детальное исследование этой проблемы показало, что у однолетников переход к репродукции контролируется, прежде всего, возрастом особи, у двулетних – размером особи, а у многолетних трав дополнительным фактором перехода к репродукции выступает характер местообитания. В богатых местообитаниях, имеющих высокоплодородные почвы, критическую роль для начала репродукции играет исходный размер особи, а в бедных – размер особи к началу цветения. Есть виды растений, которые цветут при любом размере особей, а есть виды, у которых критическим для начала цветения является один размер особи, а для плодоношения – другой.

У многолетников значения репродуктивных показателей меняются с возрастом, и обычно между размером особи и величиной семенной продукции имеется положительная корреляция (Aarssen, Taylor, 1992), тогда как для однолетников характерна обратная связь роста и репродукции. Следует учитывать, что органогенез цветка и семеношение обусловлены не просто формальными параметрами размера особей, но их жизненным состоянием (Злобин, 1981).

В фазы бутонизации и цветения репродуктивный успех определяется количеством закладываемых цветков и их функционированием. Закладываемость цветков отражает состояние особей, их готовность к репродукции и зависит от доступности ресурсов в среде и размера репродуктивной аллокации, т.е. перемещения метаболитов из вегетативных органов растений в репродуктивные. Цветки насекомоопыляемых растений несут важную сигнальную функцию и обладают выраженной адресностью по отношению к определенному опылителю или группы опылителей (Peisl, 1997). Должно иметь место соответствие требований растений к фотопериоду и термопериоду. Цветков всегда больше по сравнению с количеством образующихся плодов. Главные причины гибели цветков следующие: а) недостаточное опыление у анемофильных и энтомофильных растений, б) нехватка ресурсов, в) генетические дефекты, г) экологические стрессы и д) деятельность вредителей.

Число пыльцевых зерен, приходящихся на один семязачаток, в природных условиях сильно варьирует: от 1-3 до нескольких миллионов. Крупные особи продуцируют больше пыльцевых зерен в расчете на один цветок. Многочисленные опыты с доопылением цветков показывают, что недостаток пыльцы является очень важным фактором, который обычно недооценивается. По средним подсчетам у трав из-за недостатка пыльцы завязывается только 55% семян, а у деревьев – 11 (Howe, Westly, 1986). Немалое значение в репродуктивном успехе энтомофилов имеет и количество производимого в цветках нектара. Это мало изученный вопрос, но известно, что максимальное количество насекомых-опылителей привлекают цветки с большим количеством нектара (Willson, 1984). Имеют преимущества и виды с выраженным гелиотропизмом цветков, повышающим их прогреваемость, что особенно важно для лесной и тундровой зоны. Потери пыльцы у энтомофильных растений оказываются не меньше, чем у анемофильных. В целом, у анемофилов и энтомофилов переопыление охватывает лишь небольшие группы совместно произрастающих растений, на рыльцах чаще всего преобладает чужая пыльца, ингибирующая прорастание собственной пыльцы, и часто встречается самоопыление (Голубев, Волокитин, 1986; Жилиев, 1989).

Стратегия репродукции проявляет себя в изменениях числа производимых диаспор и их размера. Как два крайних решения выступают производство небольшого количества семян, но с крупным зародышем и большим запасом питательных веществ или образование значительно числа, но мелких семян. Обычно эти тактики связывают соответственно с *K*-и *r*-стратегиями, которые реализуют растения при прохождении своих жизненных циклов (Pianka, 1970). По данным Govindaraju (1984), изучившего 34 вида хвойных растений Северной Америки, для видов-колонизаторов были характерны крупные семена, а для климаксовых видов – мелкие. Но это далеко не общее правило, а скорее общепринятое заблуждение. Так, безусловный климаксовый вид *Sequoiadendron giganteum* производит в расчете на одну особь 10^9 семян в год (Fenner, 1985). Двулетнее растение с четкой *r*-стратегией *Capsella bursa-pastoris* дает до 200 тысяч семян, тогда как *Plantago major*, являющийся по Trivedi, Tripathi (1982) типичным *K*-стратегом, производит из 224-тысячи. По данным Radosevich, Holt (1984), в группе однолетних сорных растений семенная продуктивность в расчете на одну особь варьирует от 40 семян (*Xanthium strumarium*) до 900 тысяч (*Anagalis arvensis*). В пределах группы цветковых растений общий вес производимых семян обычно положительно коррелирует с размером растения.

Вес семян меняется в очень широких пределах – от 10^{-6} г (*Orchidaceae*) до 27 кг (*Lodoicea maldivica*). Определяет его в большей степени не столько стратегия, сколько размер материнского растения. По большим выборкам подсчитано, что для деревьев в

среднем характерны семена массой 328 мг, для кустарников – 69 мг, а для трав – 7 мг. Существует зависимость размера семян от условий произрастания растений. Но в целом вес семян по сравнению с другими репродуктивными параметрами наиболее устойчив и варьирует мало даже при произрастании растений в стрессовых условиях. С другой стороны, между весом и числом продуцируемых семян существует обратная зависимость: чем тяжелее отдельное семя, тем меньше их образуется на растении (Kawano, 1985).

Как крупные, так и мелкие семена имеют свои экологические недостатки и преимущества с точки зрения конечного репродуктивного успеха. У крупных семян больше запас питательных веществ, хорошо развитый зародыш позволяет быстрее наращивать фотосинтезирующую поверхность и в итоге проросток оказывается более конкурентоспособным. Однако, крупные семена требуют для прорастания больше воды и чаще оказываются поврежденными фитофагами. К тому же крупные семена при дисперсии имеют тенденцию концентрироваться возле материнской особи, что в дальнейшем повышает конкуренцию между всходами. В тщательно проведенных исследованиях над *Lupinus texensis* показано, что растения, выросшие из более крупных семян, выделялись более высокими репродуктивными показателями (Schaal, 1984). В целом крупные семена для растения оказываются более выгодными (хотя и не во всех ситуациях).

Интегральную оценку репродуктивного успеха дает количество жизнеспособных семян, производимое растением. Оно сопряжено с репродуктивным усилием растений и размером производимых семян. Имеющиеся количественные данные по реальным амплитудам значений этих параметров и по степени корреляций между ними позволяют построить теоретическую модель, дающую возможность судить о величине репродуктивного давления на местообитания растений, занимающих разное место в континууме *r*- *K*-стратегии. Видно, что выходы числа семян максимизируются при двух ситуациях: а) при мелких семенах (основной максимум) и б) при крупных семенах. Амплитуда возможных значений репродуктивного усилия в обеих ситуациях оказывается сходной. Минимальное количество семян производится, независимо от размера репродуктивного усилия, у растений с промежуточной величиной семян.

Естественно, что у растений, реализующих разную репродуктивную стратегию, могут наблюдаться более или менее значительные отклонения от теоретической модели. Так, у группы из 18 видов сорных и рудеральных растений, для которых имеются необходимые материалы (данные Stevens, 1957; Salisbury, 1976 и собственные наблюдения), максимум выхода семян достигается при мелких семенах в сочетании с высокими значениями репродуктивного усилия и при крупных семенах (но этот максимум был невысоким) в сочетании с низкими значениями репродуктивного усилия.

В пределах одной популяции, как можно видеть на примере *Thlaspi arvense*, также наблюдается достаточно широкая амплитуда сочетаний трех анализируемых показателей репродуктивного успеха. В данной популяции преобладали особи с репродуктивным усилием в 22-60% и мелкими семенами. Каждая такая особь давала 500-1000 семян.

Дисперсия семян как компонент репродуктивного успеха подчинена немногим основным принципам: она должна обеспечивать действительность быстрого заселения свободных участков территории и не допустимость обострения конкуренции с материнскими особями. Обычно семена распространяются на расстояние от материнского растения по радиусу в 100 м и менее, хотя в определенных случаях это расстояние может достигать 500 км. У зоохоров дисперсия семян улучшается при плотном расположении материнских растений (Manasse, Howe, 1983).

Репродуктивный успех обусловлен также структурной (Обручева, Антипова, 1997) и гормональной готовностью семян к прорастанию (Процко, 1994). Он оказывается сопряженным и с уровнем генетической, матриальной и экологической разнокачественности семян. Семена многих видов растений нуждаются в периоде органического покоя, который проходят в период пребывания в почве. По завершении дисперсии семена могут оставаться на поверхности почвы и тогда перемещаться под

действием поверхностных вод или ветра. Часто семена постепенно заглубляются в почву. В агроэкосистемах массовое заглубление семян в почву происходит при вспашках, дискованиях или культивациях.

По отношению к семенному банку у растений существует выраженный континуум стратегий с подразделением на следующие основные варианты:

- а) немедленное прорастание семян осенью без формирования почвенного банка (например, *Dactylis glomerata*);
- б) создание почвенного баланса только на одну зиму с весенним прорастанием семян (*Mercurialis perennis*);
- в) формирование многолетнего почвенного банка из небольшой части семян (*Epilobium hirsutum*); поступление в почвенный банк большей части семян (*Calluna vulgaris*).

Разнятся почвенные банки и по типам растительных сообществ – в девственных лесах они небольшие, в злаковниках, например, значительные. Чем выше сукцессионный возраст местообитания, тем меньше размер почвенного банка семян (Петров, 1989). Возможно, это связано с тем, что семена всех однолетников и двулетников сохраняются в почве гораздо лучше, чем семена многолетников. По годам семенной банк сильно варьирует, и его размер во многом определяют фитофаги.

После достижения семенем структурной и метаболической готовности к прорастанию пусковых механизмов последнего является вода (Обручева, Антипова, 1997). При оптимальной температуре и хорошей обеспеченности кислородом прорастание идет быстрее, но сами эти факторы в отличие от воды триггером прорастания не являются. В фазу прорастания семена отличаются повышенной уязвимостью по отношению к стрессовым факторам.

По мнению Angevine, Chabot (1979), имеются две основные тактики прорастания:

- а) избегания трудных для прорастания условий, что обеспечивается адаптацией механизмов длительности периода покоя семян и пусковых механизмов прорастания;
- б) повышение устойчивости всходов к неблагоприятным факторам.

Гибель всходов и проростков оказывается максимальной по сравнению со всеми другими фазами репродуктивного процесса. Здесь важны даже тонкие детали положения семени на поверхности грунта (Peart, 1984). В отличие от чисто дарвиновского представления, по мнению отдельных исследований (Cook, 1979) критическим фактором репродуктивного усилия является не плодовитость растений, а способность семян давать устойчиво жизнеспособные всходы и проростки. Очень метким является в этой связи замечание о том, что заключения об экологических связях взрослых особей могут быть ложными, так как растения растут там, где смогли сохраниться и прорасти семена, закрепиться всходы, а не там, где экологические условия оптимальны для взрослых растений (Sagar, Harper, 1961).

В целом репродуктивный успех является сочетанием большого числа факторов, в которые входят состояние растения, реализуемая им репродуктивная стратегия и многочисленные популяционные и экосистемные связи организма. Заключительные фазы репродукции полностью оказываются под контролем популяционных и ценологических факторов.

РЕАЛИЗАЦИЯ СТРАТЕГИЙ ВЫЖИВАНИЯ БИОИНДИКАТОРОВ В ТЕХНОГЕННОЙ СРЕДЕ

Концепции стратегической реализации форм и способов выживания видов растений основываются на системном факториальном подходе и во многом зависят от целевого назначения эксперимента, а также уровня рассматривания биосистемы. В классическом представлении совокупность понятий, объединенная общей темой "Стратегии выживания видов растений", фундаментально рассмотрена в работах научной ботанико-экологической школы, основанной и возглавляемой Б.М. Миркиным [1]. В научно-практическом обобщении [1] представлен анализ работ многих отечественных и зарубежных ученых (Т.А. Работнов, Л.Г. Раменский, Р.Х. Мак-Артур, Е.О. Уилсон, Э. Пианка, Р. Уиттекер, Дж. Грайм и др.).

Система репродукции растений – один из ведущих факторов популяционной стратегии вида. Жизненная стратегия вида (в контексте поведения его в ценозе) в значительной степени определяется соотношением вегетативного и семенного размножения. По этому показателю выделяют генеративно-лабильные (пластичные) виды, вегетативно-мобильные и стабильные виды (при полночленно равном сочетании обоих типов размножения) растений [2]. Разработки украинской научной школы Я.П. Дидуха [3] позволяют проводить фитоиндикационные исследования основных экологических факторов и режимов, в которых формируются виды, сообщества разного уровня целостности и масштабности.

На основании классических представлений о стратегиях выживания видов растений [1, 2], обобщенных данных о структуре флор техногенных территорий [4], собственных результатов о возможности проведения фитоиндикационного эксперимента в промышленном регионе [5, 6], целью данной работы является фракционный анализ генеративной активности некоторых видов растений, проявляющих индикационные возможности в условиях произрастания в геохимически контрастной среде Донецкого экономического района.

Сбор полевого материала осуществлялся в 1998-2007 гг., а непосредственно целенаправленный подсчет для этого блока эксперимента – в 2005-2007 гг. Пробные площади – мониторинговые точки были заложены на территории Донецкого металлургического завода (ДМЗ), Никитовского ртутного комбината (НРК), терриконника шахты им. Калинина (ШК) (г. Донецк) и на сопредельной территории биостанции Донецкого национального университета в пос. Дроновка Артемовского района Донецкой обл. (БД) – условный контроль.

Генеративную активность (R) рассчитывали по стандартной методике [2] для следующих видов растений: *Cichorium intybus* L., *Tragopogon major* Jacq., *Tripleurospermum inodorum* (L.) Sch. Bip., *Tanacetum vulgare* L., *Reseda lutea* L., *Plantago major* L., *Berteroa incana* (L.) DC., *Echium vulgare* L., *Dactylis glomerata* L. и *Daucus carota* L.

Для оценки результата репродукции были использованы следующие коэффициенты:

Cs – коэффициент семяобразования (отношение условно реальной семенной продуктивности к потенциальной), который показывает какая часть семязачатков развивается в семена;

Cr – коэффициент созревания (отношение реальной семенной продуктивности к условно реальной), отражает, какая часть из образовавшихся семян созревает;

Cv – коэффициент жизнеспособности, который показывает жизнеспособную часть среди созревших семян,

N – продолжительность наблюдений (три вегетационных периода), N₀ – количество периодов плодоношения (в нашем случае, тоже равно трем),

d – количество генеративных побегов на м²;

R – генеративная активность видов, рассчитывается в данном случае как произведение всех указанных показателей.

Поскольку количество периодов плодоношения и продолжительность наблюдения по годам совпадают, то генеративная активность как интегральный показатель рассчитывается как произведение четырех значений: d, Cs, Cr, Cv.

Результаты реализации жизненных стратегий видов в генеративном аспекте продемонстрированы в табл. 1-4 для различных экотопов на территории Донецкой области.

Таблица 1

Генеративная активность некоторых видов растений на территории пос. Дроновка
Артемовского района Донецкой обл. (БД) – условный контроль

Виды	Cs	Cr	Cv	d	R
<i>Berteroa incana</i> (L.) DC.	0.8	0.9	1.0	5.2	3,74
<i>Cichorium intybus</i> L.	0.6	0.9	0.9	2.3	1,12
<i>Dactylis glomerata</i> L.	0.5	0.9	0.8	16.0	5,76
<i>Daucus carota</i> L.	0.5	0.7	0.3	9.8	1,03
<i>Echium vulgare</i> L.	0.4	0.6	0.9	5.3	1,14
<i>Plantago major</i> L.	0.5	0.8	1.0	6.1	2,44
<i>Reseda lutea</i> L.	0.6	1.0	1.0	4.2	2,52
<i>Tanacetum vulgare</i> L.	0.5	0.9	1.0	3.2	1,44
<i>Tragopogon major</i> Jacq.	0.6	0.9	0.9	0.6	0,29
<i>Tripleurospermum inodorum</i> (L.) Sch. Bip.	0.6	0.9	0.9	1.9	0,92

Таблица 2

Генеративная активность некоторых видов растений на территории Донецкого
металлургического завода (ДМЗ)

Виды	Cs	Cr	Cv	d	R
<i>Berteroa incana</i> (L.) DC.	0.9	0.9	0.8	32.2	20,87
<i>Cichorium intybus</i> L.	0.7	0.7	0.8	5.9	2,31
<i>Dactylis glomerata</i> L.	0.7	0.8	0.6	24.7	8,30
<i>Daucus carota</i> L.	0.6	0.7	0.2	10.7	0,90
<i>Echium vulgare</i> L.	0.4	0.4	0.8	6.3	0,81
<i>Plantago major</i> L.	0.6	0.7	1.0	12.0	5,04
<i>Reseda lutea</i> L.	0.8	0.9	0.7	7.3	3,68
<i>Tanacetum vulgare</i> L.	0.6	0.8	0.9	3.2	1,38
<i>Tragopogon major</i> Jacq.	0.8	0.7	0.7	3.7	1,45
<i>Tripleurospermum inodorum</i> (L.) Sch. Bip.	0.8	0.9	0.8	8.3	4,78

Таблица 3

Генеративная активность некоторых видов растений на территории Никитовского
ртутного комбината (НРК)

Виды	Cs	Cr	Cv	d	R
<i>Berteroa incana</i> (L.) DC.	0.9	0.7	0.6	14.6	5,52
<i>Cichorium intybus</i> L.	0.8	0.6	0.5	3.6	0,86
<i>Dactylis glomerata</i> L.	0.7	0.5	0.4	14.4	2,02
<i>Daucus carota</i> L.	0.5	0.6	0.2	2.1	0,13
<i>Echium vulgare</i> L.	0.5	0.4	0.6	7.0	0,84
<i>Plantago major</i> L.	0.6	0.7	0.7	3.7	1,09
<i>Reseda lutea</i> L.	0.7	0.8	0.6	3.1	1,04
<i>Tanacetum vulgare</i> L.	0.7	0.7	0.6	2.9	0,85
<i>Tragopogon major</i> Jacq.	0.7	0.6	0.4	3.1	0,52
<i>Tripleurospermum inodorum</i> (L.) Sch. Bip.	0.7	0.6	0.6	2.0	0,50

Генеративная активность некоторых видов растений на терриконике шахты им. Калинина (ШК) (г. Донецк)

Виды	Cs	Cr	Cv	d	R
<i>Berteroa incana</i> (L.) DC.	0.9	0.8	0.8	2.9	1,67
<i>Cichorium intybus</i> L.	0.8	0.7	0.8	5.8	2,60
<i>Dactylis glomerata</i> L.	0.7	0.8	0.7	8.0	3,14
<i>Daucus carota</i> L.	0.5	0.7	0.2	10.2	0,71
<i>Echium vulgare</i> L.	0.4	0.5	0.8	6.9	1,10
<i>Plantago major</i> L.	0.6	0.6	1.0	12.1	4,36
<i>Reseda lutea</i> L.	0.7	0.9	0.8	12.2	6,15
<i>Tanacetum vulgare</i> L.	0.5	0.8	0.8	2.7	0,86
<i>Tragopogon major</i> Jacq.	0.8	0.6	0.9	3.8	1,64
<i>Tripleurospermum inodorum</i> (L.) Sch. Bip.	0.8	0.9	0.8	9.2	5,30

На примере проанализированных четырех модельных мониторинговых точек прослеживаются следующие закономерности: коэффициент семяобразования и общее количество генеративных побегов на промплощадках выше, по сравнению с контрольными данными, что свидетельствует об интенсификации репродуктивного усилия тест-видов обусловлено особенностями формирования ценоза, когда преимущественно сорно-рудеральные виды в техногенных экотопах встречаются чаще, поскольку не испытывают конкуренцию с видами природной флоры, доминирующими в естественных условиях, как, например, в БД. Два функционально важных показателя – коэффициенты созревания и жизнеспособности семян – в опытных участках достоверно ниже по сравнению с контролем, что обуславливает больший репродуктивный успех в местах с меньшей антропогенной трансформацией.

Показатель R, характеризующий процесс семенной репродукции в целом [2], отражает определенную тенденцию вида в отношении семенного размножения, показывает генетические возможности его репродукции и их реализацию в определенных эколого-ценотических условиях. Этот показатель используется для сравнения семенной репродукции разных видов в пределах одной растительно-климатической зоны, этот показатель служит критерием и вещественным доказательством (обоснованием) для отнесения данного вида к определенному типу жизненных стратегий (r- или K-стратегам). По общим показателям реализации репродуктивной программы, все анализируемые виды относятся к r-стратегам. Однако, по результатам проведенного эксперимента в различных экотопах наблюдается существенная трансформация репродуктивных показателей.

Возможно, для приближения к понятию механизмов устойчивости растений в условиях действия факторов неспецифического стресса в промышленном регионе такого рода данные включают большую концептуальную информативность в аспекте биоиндикации среды, чем показатели структурной разнокачественности растений. В таком случае, имеет смысл более детальное изучение механизмов репродукции, расширение мониторинговой программы в промышленном регионе на основе стратегического способа реализации программы выживания растений.

Список литературных ссылок

1. Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. Современная наука о растительности. – М.: Логос, 2002. – 540 с.
2. Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Под ред. Т.Б. Батыгиной. – Системы репродукции. – СПб: Мир и семья, 2000. – Т. 3. – 640 с.
3. Дідух Я.П., Плюта П.Г. Фітоіндикація екологічних факторів. – К.: Наук. думка, 1994. – 280 с.
4. Тохтарь В.К., Хархота А.И. Сравнение локальных флор техногенных территорий Европы // Промышленная ботаника. – Донецк: Донецкий ботанический сад НАН Украины, 2003. – № 3. – С. 7-14.
5. Глухов О.З., Сафонов А.І., Хижняк Н.А. Фітоіндикація металопресингу в антропогенно трансформованому середовищі. – Донецьк: Вид-во Норд-Прес, 2006. – 360 с.
6. Екологічна експертиза. Екологія міського середовища. Підручник. Науково-методична серія "Бібліотека студента-еколога" / укл. А.І. Сафонов. – Донецьк: Вид-во Норд-Прес, 2008. – 816 с.

ТЕСТОВЫЙ КОНТРОЛЬ ОПОРНЫХ ТЕМ

РАЗМНОЖЕНИЕ И ЦИКЛЫ ВОСПРОИЗВЕДЕНИЯ СПОРОВЫХ И ГОЛОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ

Вариант 1

1. *Какие подцарства согласно принятой классификации (Тахтаджян, 1974), относятся к низшим споровым растениям? Выберите несколько правильных ответов.*

Phycobionta Embryobionta Rhodobionta Археогониальные растения.

2. *Чем определяется развитие гамет или спор у гаметоспорофита? Выберите несколько правильных ответов.*

- A. температурными условиями
- B. интенсивностью света
- C. продолжительностью дня химическим составом воды

3. *Как называется слияние подвижных мужской и женской гамет, одинаковых по размеру? А гетерогамия В оогамия С изогамия D автогамия*

4. *Какие процессы происходят во время размножения Вольвокса (Volvox)?*

- A. деление клетки и конъюгация
- B. фрагментация таллома и изогамия
- C. образование колоний и огамия

5. *Каким образом происходит вегетативное размножение Улотрикса (Ulothrix)?*

A. укоренением боковых «веток» и с помощью клубеньков, образующихся на ризоидах и в нижних узлах таллома

B. фрагментацией нитей.

C. выводковыми почками

D. содержимое клетки распадается на 4 или 8 частей

6. *К высшим споровым растениям, согласно принятой классификации (Тахтаджян, 1974), относятся два подцарства – Настоящие водоросли (Phycobionta) и Багрянки (Rhodobionta)? А да В нет*

7. *Существует около 800 000 видов растений?)*

8. *Цикл воспроизведения складывается из последовательных этапов, отмечающих важнейшие состояния организма – зарождение, развитие, размножение?*

9. *Переход от гаплоидного состояния к диплоидному совершается в результате мейоза, а от диплоидного к гаплоидному – при оплодотворении?*

10. *У Ульвы (Ulva) вегетативное размножение происходит фрагментацией таллома, прорастанием клеток подошвы с образованием дополнительных особей?*

11. *Вставьте пропущенные слова в предложении.* Гаметофит и спорофит могут внешне не отличаться друг от друга, или иметь хорошо выраженные морфологические отличия. В первом случае наблюдается _____ во втором – _____ смена поколений.

12. *Вставьте пропущенные слова в предложении.*

_____ – без стадии зародыша, с телом, не дифференцированным на вегетативные органы и ткани. Органы бесполого (спорангии) и полового (гаметангии) размножения одноклеточные. Размножение и расселение осуществляется спорами.

13. *Вставьте пропущенные слова в предложении.* Половое размножение у низших споровых растений начинается так: у просто устроенных водорослей гаметы образуются в _____, у высокоорганизованных – в особых клетках – _____

14. *Вставьте пропущенные слова в предложении.* Все многообразие типов полового процесса водорослей можно свести к двум основным способам: _____

15. *Дайте ответ на вопрос.* О каком цикле воспроизведения идёт речь? Смены ядерных фаз и поколений нет. Формируются только споры. Такой тип жизненного цикла свойственен хлорелла (*Chlorophyta – Chlorella*)?

Вариант 2

1. Выберите правильный ответ: Ризоиды – это:

- А. Название водоросли Б. Форма таллома В. Особый тип клеток
Г. Выросты тела водоросли, служащие для прикрепления к субстрату

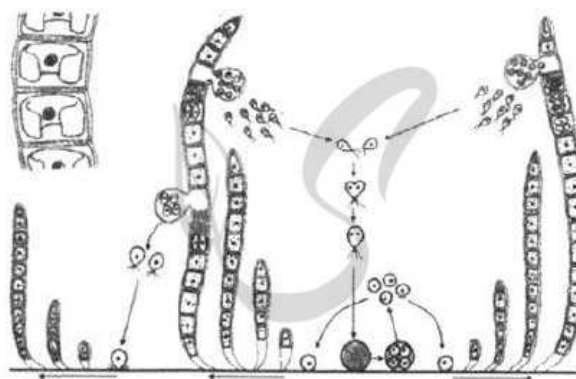
2. Все приведённые ниже признаки, кроме двух, характерны для одноклеточной зеленой водоросли хлореллы. Определите два признака, выпадающие из общего списка, и запишите в ответ цифры, под которыми они указаны.

Одноклеточная зеленая водоросль хлорелла как представитель царства растений имеет:

1. клеточную стенку из клетчатки
2. жгутики, используемые для движения
3. ДНК, замкнутую в виде кольца
4. хроматофор, содержащий хлорофилл
5. запасное вещество крахмал

3. Выберите три верных ответа из шести и запишите цифры, под которыми они указаны. Какие признаки характерны отделу, к которому относят растение, изображенное на рисунке?

1. взрослые растения представлены гаметофитом
2. наличие тканей
3. преобладание в цикле развития спорофита
4. образование гамет путем мейоза
5. наличие бесполого и полового размножения
6. образование зооспор в благоприятных условиях



4. Сопоставьте род водорослей и его описание

А. Род Дюналиелла – <i>Dunaliella</i>	1. Микроскопическая колониальная водоросль из клеток монадного типа структуры, представляет собой шар, достигающий в диаметре 2–3 мм.
Б. Род Вольвокс – <i>Volvox</i>	2. Макроскопическая ценобиальная водоросль из клеток коккоидного типа структуры. Таллом в виде замкнутого сетчатого мешка до 30 см в длину, состоит из цилиндрических заостренных клеток, соединяющихся концами, большей частью по три.
В. Род Улотрикс – <i>Ulothrix</i>	3. Микроскопическая водоросль трихального типа структуры. Таллом не ветвистый, из одного ряда клеток, базальной клеткой, которая вытягивается в короткий ризоид, прикрепляется к субстрату
Г. Род Гидродикцион – <i>Hydrodictyon</i>	4. Микроскопическая одноклеточная водоросль монадного типа структуры. Клетка покрыта перипластом, что позволяет ей изменять форму, которая обычно удлиненно-яйцевидная. Протопласт содержит 1 ядро, красный глазок, чашевидный хроматофор, в нижней части которого находится пиреноид. В передней части клетки имеется два равных жгутика.

Дайте ответ да или нет на следующие вопросы: «**ДА ИЛИ НЕТ**»

1. При половом процессе в результате слияния гамет происходит удвоение числа хромосом в ядре (диплофаза).
2. Мейоз происходит в разные моменты жизни организма, соответственно этому различают следующие типы редукции: – соматическая; – зиготическая; – спорическая; – гаметическая.
3. Подвижными называют автоспоры и гипноспоры споры.
4. Оогамия – слияние различающихся по размеру и подвижности гамет.
5. Гетерогамия - слияние сестринских ядер.

Сопоставьте род водорослей и его описание.

А. Род Эктокарпус – <i>Ectocarpus</i>	1. Макроскопическая водоросль паренхиматозного типа структуры. Таллом спорофита бурый, достигает нескольких (2–6 (20)) метров в длину, расчленен на однолетнюю пластинку, многолетние ствол и ризоиды, прикрепляется к субстрату диском, ризоидами или ризомом (стелющимся «побегом» с ризоидами). Обитает в северных, реже южных морях на литорали, на глубине до 30(80) м.
Б. Род Ламинария – <i>Laminaria</i>	2. Макроскопическая водоросль пластинчатого типа структуры. Таллом гаметофита пурпурный, достигает 50 см (редко до 2 м) в длину, пластинчатый, одно-, двухслойный, прикрепляется к субстрату ризоидами, образующими подошву.
В. Род Порфира – <i>Porphyra</i>	3. Макроскопическая водоросль гетеротрихального типа структуры. Таллом спорофита и гаметофита в виде желтовато-бурых кустиков из однорядных нитей достигает 30(60) см в длину, состоит из стелющихся по субстрату нитей, от которых отходят обильно ветвящиеся вертикальные нити из одного ряда клеток, прикрепляется к субстрату ризоидами (гаметофит и спорофит могут отличаться).

ВОПРОСЫ ОТКРЫТОГО ТИПА

Допишите определение.

1. Цикл воспроизведения, или жизненный цикл – это....
2. К низшим споровым растениям, согласно принятой классификации (Тахтаджян, 1974), относятся два подцарства, какие? Дайте краткий ответ.
3. Могут ли растения воспроизводит себя в одной и той же жизненной фазе цикла? Дайте краткий ответ
4. Расскажите про особенности вегетативного размножения растений.
5. Расскажите про особенности полового **размножения растений**

Вариант 3

Блок 1. Многократно выборочные вопросы (варианты ответов с 1 или несколькими правильными)

1. Хламидомонада относится к

- a. одноклеточным жёлто-зеленым водорослям
- b. многоклеточным красным водорослям
- c. одноклеточным зеленым водорослям
- d. многоклеточным харовым водорослям

2. Микроскопическая, нитчатая, зеленая водоросль улотрикс может размножаться

- a. половым путем
- b. вегетативно
- c. бесполом путем
- d. любым из перечисленных способов

3. Навикула относится к

- a. одноклеточным бурым водорослям
- b. многоклеточным красным водорослям
- c. одноклеточным зеленым водорослям
- d. одноклеточным диатомовым водорослям

4. Бурые водоросли обитают

- a. в основном в планктоне и перифитоне пресных, реже солоноватых вод, в морях, почве, наземных местообитаниях;
- b. в бентосе преимущественно морей умеренных и приполярных широт, от литоральной зоны, где они во время отлива часами находятся вне воды, до глубины 40–100 (200) м; оптимальная глубина – 6–15 м.
- c. в планктоне, бентосе, перифитоне и других обрастаниях в водоемах всех типов, на влажных скалах, в почве (до глубины 1 м) и даже пахотных землях.
- d. в бентосе морей преимущественно низких широт обычно на каменистом субстрате – скалах, рифах, валунах, на живых и отмерших организмах, как животного, так и растительного происхождения на глубине до 100–200 м.

5. Фукус – бурая, макроскопическая водоросль паренхиматозного типа структуры может размножаться

половым путем, вегетативно, бесполом путем, любым из перечисленных способов

Блок 2. Вопросы, требующие ответ («да» или «нет»)

1. Цикл воспроизведения складывается из последовательных этапов, отмечающих важнейшие состояния организма – зарождение, развитие, размножение. Согласны ли вы с этим утверждением?
2. Размножения возможно, если число дочерних особей равно числу родительских или меньше его, как, например, при образовании единственного спорофита на заростке папоротника или при слиянии одноклеточных водорослей. Согласны ли вы с этим утверждением?
3. В ряде случаев вегетативное размножение заменяет половое, когда образование и прорастание семян затруднены или подавлены. Согласны ли вы с этим утверждением?
4. Если происходит строгое последовательное чередование спорофита и гаметофита, то говорят о смене поколений, что происходит у некоторых низших и всех высших споровых и голосеменных растений. Согласны ли вы с этим утверждением?
5. У гомоталлических особей зигота образуется при слиянии гамет, происходящих от разных особей (*Chlorophyta* – *Chlamydomonas*), тогда как, у гетероталлических – при слиянии гамет, происходящих от одной особи (*Chlorophyta* – *Chlamydomonas*). Согласны ли вы с этим утверждением?

Блок 3. Вопросы открытого типа, требующие вставить слово, дописать предложение, ответить (коротко) на конкретный вопрос.

1. Как называется цикл воспроизведения с половым процессом, где гаметы и споры формируются на одной и той же особи, либо формируются только гаметы?
2. Цикл воспроизведения проходит в гаплоидной фазе. Все особи вида – гаметоспорифиты – производят гаметы или зооспоры в зависимости от условий. Такой тип жизненного цикла наблюдается у
3. – тип полового процесса с образованием гамет (специализированных клеток)
4. микроскопическая одноклеточная водоросль коккоидного типа структуры. Клетка шаровидная. Протопласт содержит 1 ядро, колоколообразный хроматофор, 1 пиреноид. Обитает в пресных водах, на сырой земле, коре деревьев и т. д. Для данной водоросли характерно исключительно бесполое размножение.
5. Совокупность всех этапов (фаз, стадий) развития индивида, в результате прохождения которых из определенных особей или их зачатков возникают новые, сходные с ними особи и зачатки называют

Вариант 4

1. Выберите один правильный ответ

1.1 Как называют тип репродукции, при котором мейоз наблюдается в вегетативных клетках диплоидного гаметофита или спорофита?

А) соматическая Б) зиготическая В) спорическая Г) гаметическая

1.2 Выберите подвижный тип спор.

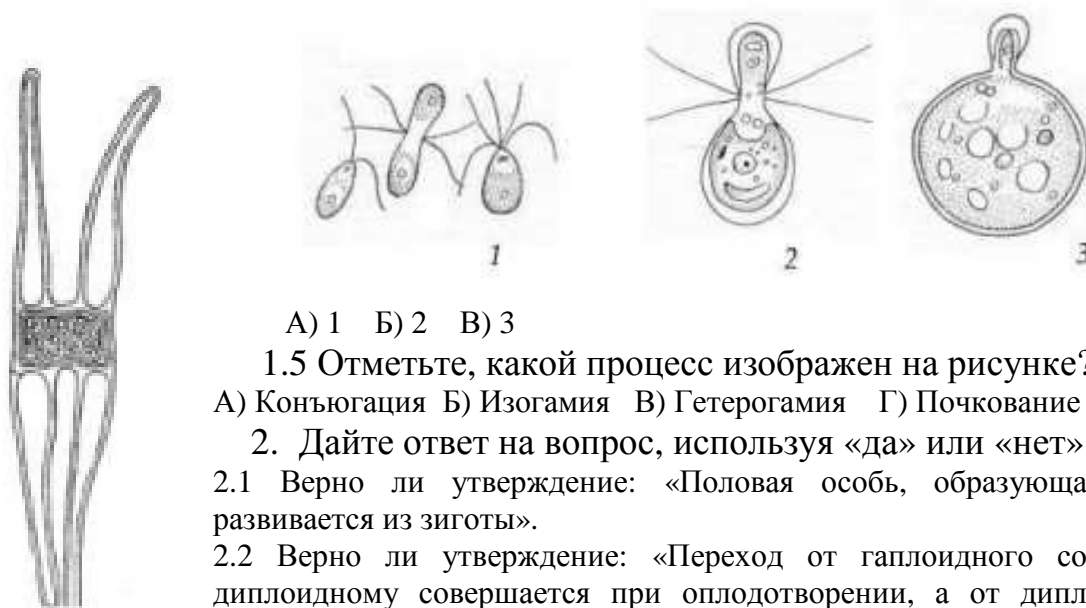
А) автоспоры Б) зооспоры В) гипноспоры

Г) моноспоры

1.3 Что формирует женскую неподвижную гамету?

А) антеридий Б) сперматангий В) карпогоний Г) оогоний

1.4 На рисунке изображен половой процесс *Chlamydomonas*, отметьте оогамия.



А) 1 Б) 2 В) 3

1.5 Отметьте, какой процесс изображен на рисунке?

А) Конъюгация Б) Изогамия В) Гетерогамия Г) Почкование

2. Дайте ответ на вопрос, используя «да» или «нет»

2.1 Верно ли утверждение: «Половая особь, образующая гаметы, развивается из зиготы».

2.2 Верно ли утверждение: «Переход от гаплоидного состояния к диплоидному совершается при оплодотворении, а от диплоидного к гаплоидному – в результате мейоза».

2.3 Оогамия – слияние различающихся по размеру и подвижности гамет?

2.4 Гетерогамия – слияние подвижных мужской и женской гамет, одинаковых по размеру?

2.5 Вольвокс – микроскопическая многоклеточная водоросль из клеток монадного типа структуры?

3. Вставьте пропущенное слово или дайте ответ на вопрос, одним словом.

3.1 Как называется микроскопическая ценобиальная водоросль из клеток коккоидного типа структуры, эллипсоидальных или веретеновидных, соединенных в простые или двойные ряды (4–8 (16) клеток)?

3.2 Как называется микроскопическая водоросль трихального типа структуры. Таллом не ветвистый, из одного ряда клеток, базальной клеткой, которая вытягивается в короткий ризоид, прикрепляется к субстрату.

3.3 Спорогенез. Споры образуются в ...органах бесполого размножения – ... – на ... спорофитах.

3.4 Половой процесс –... (двудомная форма). ...образуются на мужских растениях из поверхностных... клеток.

3.5 Низшие споровые растения – без стадии..., с телом, не дифференцированным на... органы и ткани. Органы бесполого (...) и полового (...) размножения одноклеточные. Размножение и расселение осуществляется....

Вариант 5

1. Бесполое размножение – это:

А. размножение посредством соматических клеток, при котором не происходит каких-либо изменений в их протопласте, или жизнеспособными частями вегетативного тела растения;

Б. гаметогенез, перемещение гамет или заменяющих их клеток и оплодотворение, в результате чего образуется зигота, вырастающая в новую особь или дающая споры;

В. размножение при помощи специализированных клеток – спор, в формировании которых принимает участие протопласт клетки.

2. Гаметогамический способ размножения водорослей подразделяется на:

А. изогамии и гетерогамии; Б. оогамии и автогамии; В. оба варианта верны.

3. Сопряженное развитие гаметофит и спорофит характерен для:

А. филофора; Б. батрахоспермум; В. грателупия.

4. Способы размножения отдел ЗЕЛЁНЫЕ ВОДОРΟΣЛИ:

А. вегетативное, бесполое; Б. вегетативное, бесполое, половое; В. вегетативное, половое.

5. Вегетативное размножение отдела ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ:

А. делением клетки, формированием колоний;

Б. фрагментацией таллома, формированием колоний, почкованием;

В. делением клетки (одноклеточные), образованием дополнительных талломов.

Ответьте «да» или «нет».

1. Споры обычно образуются в особых клетках – вегетативных, которые отличаются от спорангиевых размерами и формой, а также происхождением. Они возникают как выросты обычных клеток и выполняют только функцию образования спор.

2. У низших споровых растений к спорам бесполого размножения нельзя причислить производные полового процесса – ооспору, ауксоспору, зигоспору, а также споры, возникающие из зиготы, например карпоспоры.

4. У низших споровых растений представлено тремя поколениями (формами развития) – карпоспорофит, спорофитом, гаметоспорофитом. У багрянок в дополнение к указанным существует еще одно поколение – гаметофитом.

5. При диплофазном цикле одноклеточная микроскопическая особь – диплоидный гаметофит – в результате мейоза формирует гаметы (редукции гаметическая). Половой процесс – гетерогамия.

5. Вегетативное размножение харовых водорослей происходит укоренением боковых «веток» и с помощью клубеньков, образующихся на ризоидах и в нижних узлах таллома.

Дайте письменный ответ

1. Дайте определение цикла воспроизведения.

2. Перечислите типы редукции. Какая из них обладает преимуществом?

3. Опишите цикл воспроизведения без полового процесса.

4. Назовите способы вегетативного размножения отдела ЗОЛОТИСТЫЕ ВОДОРΟΣЛИ.

5. Опишите бесполое и половое размножение отдела ЖЕЛТО-ЗЕЛЁНЫЕ ВОДОРΟΣЛИ.

Вариант 6

Установите правильную последовательность отделов растений, изучаемых в теме

1. Плауновидные – *Lycopodiophyta*
2. Моховидные – *Bryophyta*
3. Папоротниковидные – *Polypodiophyta*
4. Хвощевидные – *Equisetophyta*
5. Голосеменные – *Pinophyta*

Установите соответствие между предложенным систематическим положением и картинками с подходящим растением

			
<p>1. Класс ПЕЧЕНОЧНЫЕ МХИ – <i>HEPATICOPSIDA</i> Порядок Маршанциевые – <i>Marchantiales</i> Род Маршанция – <i>Marchantia</i></p>	<p>2. Класс ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫЕ МХИ – <i>BRYOPSIDA</i> Порядок Сфагновые – <i>Sphagnales</i> Род Сфагнум – <i>Sphagnum</i></p>	<p>3. Класс ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫЕ МХИ – <i>BRYOPSIDA</i> Порядок Политриховые – <i>Polytrichales</i> Род Политрихум, или Кукушкин лён – <i>Polytrichum</i></p>	<p>4. Класс ПЛАУНОВЫЕ – <i>LYCOPODIOPSIDA</i> Порядок Плауновые – <i>Lycopodiales</i> Род Плаун – <i>Lycopodium</i></p>

Установите последовательность процессов, происходящих при размножении у голосеменных растений. Запишите соответствующую последовательность цифр.

- 1) образование семян
- 2) склеивание женских шишек с помощью смолы
- 3) опыление с помощью ветра
- 4) образование мужских и женских шишек
- 5) оплодотворение

Установите соответствие между описанием и названием растения

<p>А. Род Хвощ – <i>Equisetum</i></p>	<p>1. Многолетнее травянистое, корневищное растение. Листья разделены на нижнюю вегетативную часть, представленную цельной овальной пластинкой, и верхнюю спороносную стеблевидную, заканчивающуюся колоском, на оси которого в два ряда расположены спорангии. Распространен в тропических (где его виды нередко являются эпифитами) и умеренных областях</p>
<p>Б. Род Ужовник – <i>Ophioglossum</i></p>	<p>2. Многолетнее травянистое корневищное растение. Побеги двух видов: весенние – не ветвистые, розовато-бурые, спороносные, которые отмирают после спороношения, и летние – ветвистые, зеленые, вегетативные, отмирают к осени. У других видов хвощей стебли совмещают ассимилирующую функцию со спороношением. Листья расположены мутовчато.</p>
<p>В. Род Щитовник – <i>Dryopteris</i></p>	<p>3. Спорангии собраны у основания подводных листьев на коротких боковых разветвлениях в группы – шаровидные сорусы, называемые спорокарпиями. Снаружи спорокарпии одеты двойным индузием. Внешний и внутренний индузии соединены вверху и внизу, на остальном протяжении свободны, и между ними образуется воздухоносная полость. Разноспоровое растение.</p>
<p>Г. Род Сальвиния – <i>Salvinia</i></p>	<p>4. Многолетнее травянистое корневищное растение. Листья крупные, с дважды перисторассеченной пластинкой, расположены спирально на корневище. Распространен в Евразии и Северной Америке. Встречается главным образом в сыроватых лиственных лесах. Вегетативное размножение. Фрагментацией корневища. Почками. Половое размножение. Спорангии собраны в сорусы, расположены на нижней стороне листа на массивных выростах (плацентах) в 2 ряда вдоль средней жилки сегментов первого порядка.</p>

5. Выберите три верных ответа из шести и запишите цифры, под которыми они указаны. Если у растения сформировался побег, изображённый на рисунке, то для этого растения характерны:

1. семенное размножение
2. развитые трахеиды в древесине
3. оплодотворение при помощи воды
4. наличие сухого многосемянного плода
5. запасы питательных веществ в корневище
6. преобладание в жизненном цикле спорофита



«ДА ИЛИ НЕТ»

Дайте ответ да или нет на следующие вопросы:

1. У Селягинеллы, или плаунока – *Selaginella* чаще всего микроспорангии находятся в верхней, а мегаспорангии – в нижней части колоска и расположены в различных рядах (на продольных срезах колоска – справа и слева).

2. Соответствует ли предложенное описание отделу Хвощевидные?

Равноспоровые или разноспоровые растения. Уровень морфологической организации спорофита синтеломный. Спорофит с листьями, стеблями и корнями. Листья – макрофиллы, редуцированы. Стебли членистые. Артростела. Проводящие пучки листьев образуют лакуны

3. раздельнополое, двудомное растение. Микростробилы ярко-желтого цвета, по 2–4 располагаются в узлах на тонких ветвях. Каждое такое собрание микростробилов состоит из короткой оси, несущей 2–8 супротивных пар чешуевидных кроющих листьев, из которых 1–2 нижние стерильны, а в пазухах остальных сидят по одному микростробилу

4. Сосна раздельнополое, однодомное растение. Микростробил – простой укороченный, метаморфизированный побег. Мужские стробилы расположены по спирали тесными группами на коротких боковых побегах в пазухах молодых весенних побегов.

5. Гинкго (1 вид) – листопадное дерево до 40 м высотой и 4,5 м в диаметре, образует густую пирамидальную крону. Побеги двух типов – удлиненные и укороченные. На удлиненных побегах листья расположены рассеянно, на укороченных собраны пучками по 3–5. Листья кожистые, черешковые, с пластинкой веерообразной формы.

ВОПРОСЫ ОТКРЫТОГО ТИПА

1. Вставьте пропущенные слова.

Споры образуются в 1. _____ бесполого размножения – спорадиях – на диплоидных спорофитах. Снаружи 2. _____ покрыт стенкой из одного или нескольких слоев клеток. Внутри спорангия находится спорогенная ткань – 3. _____. При делении археспориальных клеток образуются 4. _____, каждая из которых в результате редукционного деления образует 5. _____. У разноспоровых растений спорангии двух видов: 6. _____ и _____, в них формируются гетероспоры: в микроспорангиях – 7. _____, в мегаспорангиях – 8. _____.

2. Что такое экзина и интина?

3. Как осуществляется вегетативное и половое размножение у высших споровых растений?

4. Что такое антеридий и архегоний?

Дайте краткую характеристику отдела отдел МОХОВИДНЫЕ – BRYOPHYTA

Вариант 7

1. Покровы споры выполняют функции:

А. поступления веществ из полости спорангия в спору;

Б. защиты содержимого споры от высыхания и повреждений; **В.** оба варианта верны;

2. Женский гаметофит:

А. состоит из 1–2 проталлиальных клеток и 1–2 антеридиев;

Б. многоклеточный, зеленый более крупный; **В.** оба варианта неверны.

3. Споры прорастают в раздельнополюе гаметофиты - из микроспоры формируется:
А. мужской с антеридиальной клеткой; Б. женский с архегониями; В. мужской с архегониями.
4. Уровень морфологической организации спорофита в отделе ХВОЩЕВИДНЫЕ.
А. побеговый; Б. предпобеговый; В. синтеломный.
5. Развитие зародыша в отделе ГОЛОСЕМЕННЫЕ:
А. связано со спорофитом; Б. связано с гаметофитом; В. не связано со спорофитом.

Ответьте «да» или «нет»

1. Спора обычно одета двумя оболочками – экзиной (экзоспорий) и интиной (эндоспорий). Интина, как правило, толстая, имеет более или менее сложный рисунок (сетчатый, ямчатый и т. д.), строго постоянный для каждого рода (вида) растений, экзина – тонкая и гладкая
2. Циклы воспроизведения высших споровых и голосеменных растений всегда проходят без смены ядерных фаз, часто без смены поколений.
3. Равноспоровые растения. Спорангии обычно собраны в спороносные колоски, сорусы, синангии. В спорангии образуются многочисленные, одинаковые споры. Споры прорастают в обоеполюе заростки с мужскими и женскими половыми органами. Обоеполюй заросток представлен талломом (пластинчатым или нитевидным).
4. Отдел хвощевидные – равноспоровые или разноспоровые растения. Уровень морфологической организации спорофита предпобеговый. Спорофит с листьями и корнями. Листья – макрофиллы (вайи), обычно крупные.
5. Прорастание микроспор в отделе голосеменных происходит внутри микроспорангия, окончательного развития мужской гаметофит достигает, попав на семязачаток. Прорастание мегаспор и развитие женского гаметофита происходит внутри мегаспорангия, являющегося внутренней частью семязачатка.

Дайте письменный ответ

Чем осуществляется вегетативное размножение? Кратко опишите половой процесс – оогамия. Женский орган – _____ – небольшое бутылковидное или колбовидное тельце, одетое снаружи стенкой архегония. Каким образом на пол гаметофитов ХВОЩЕВИДНЫХ оказывают влияние условия, в которые попадают споры?

Вариант 8

1.2 Выберите стадии полового размножения.

А) Спорогенез Б) Гаметогенез В) Гетерогенез Г) Оплодотворение

1.3 Воспроизведение чего обеспечивает спорогенез и последующее развитие заростка?

А) Спорофита Б) Споры В) Гаметофита Г) Гаметы

1.4 Образованию чего предшествует половой процесс у голосеменных растений?

А) Мужской гаметы Б) Женской гаметы В) Зиготы Г) Спор

1.5 Как называется процесс, при котором оплодотворение приводит к образованию зиготы, а затем зародыша, развивающегося постепенно в зрелый спорофит, формирующий спорангии? А) Оогамия Б) Изогамия В) Гетерогамия Г) Конъюгация

1. Дайте ответ на вопрос, используя лишь «да» или «нет»

2.1 Верно ли утверждение: «Гаметофит раздельнополюй. Такой тип жизненного цикла характерен для Lycopodiophyta – Isoëtopsida, Equisetophyta, Polypodiophyta – Salviniidae»?

2.2 У разноспоровых растений спорангии собраны в спорокарпии, а сорусы в спороносные колоски?

2.3 Верно ли утверждение: «Гаметофиты (заростки) – микроскопически мелкие, не дифференцированы на органы и ткани, недолговечны»?

2.4 Спора обычно одета двумя оболочками – экзиной (экзоспорий) и интиной (эндоспорий)?

2.5 Споры у высших споровых и голосеменных растений всегда образуются в результате мейоза – мейоспоры, они гаплоидны, дают начало гаплоидным гаметофитам (заросткам), у равноспоровых растений – обоеполюм, у разноспоровых – раздельнополюм (мужскому и женскому)?

2. Вставьте пропущенное слово

- 3.1 Органы бесполого (...) и полового (...) размножения многоклеточные или редуцированы.
- 3.2 Размножение и расселение осуществляется ... или ..., развивающимися после оплодотворения из ..., которые лежат на мегаспорофиллах или семенных чешуях открыто.
- 3.3 Спорогенез и последующее развитие заростка обеспечивает воспроизведение ..., половой процесс –
- 3.4 Внутри спорангия находится спорогенная ткань – Его окружает выстилающий слой – ..., который обычно полностью разрушается, содержимое его клеток используется при развитии спор.
- 3.5 У разноспоровых растений спорангии двух видов: ... и ..., в них формируются гетероспоры.

Вариант 9

Блок 1. Многократно выборочные вопросы (варианты ответов с 1 или несколькими правильными)

Хвощ – это многолетнее травянистое корневищное растение, которое

- 1) обитает в местах с достаточным и избыточным увлажнением – преимущественно на болотах, лугах, в лесах, по берегам водоемов;
- 2) обитает в тропических лесах, горных степях, на скалах, альпийских лугах, в сырых хвойных лесах;
- 3) обитает в озерах, заводях рек на поверхности воды;
- 4) обитает на верховых болотах, в тундрах, заболоченных лесах.

Гнетум (около 30 видов) – лианы, два вида – небольшие деревья может размножаться

- 1) половым путем
- 2) вегетативно
- 3) бесполом путем
- 4) любым из перечисленных способов

Сколько классов включает в себя отдел голосеменных растений? 2 3 4 5

Какие из перечисленных растений относят к папоротниковидным?

- хвощ полевой; сальвиния плавающая;
щитовник мужской; вельвичия удивительная; уховник обыкновенный.

Какие из перечисленных растений относят к моховидным?

- уховник обыкновенный;
- плаунок кровяно-красный;
- политрихум обыкновенный;
- маршанция обыкновенная;
- сфагнум болотный.

Блок 2. Вопросы, требующие ответ («да» или «нет»)

Половое размножение является основным способом размножения у высших споровых и голосеменных растений.

Для высших споровых и голосеменных растений характерно строгое чередование поколений.

Маршанция – это талломное, двудомное растение, которое обитает на болотах, в лесах, на местах пожарищ.

Гинкго – однодомное, раздельнополое, хвойное древесное растение, то есть мужские и женские шишки располагаются на одном дереве.

Сосна – однодомное, раздельнополое, хвойное древесное растение, то есть мужские и женские шишки располагаются на одном дереве.

Блок 3. Вопросы открытого типа, требующие вставить слово, дописать предложение, ответить (коротко) на конкретный вопрос.

Спорогенез и последующее развитие заростка обеспечивает воспроизведение гаметофита, половой процесс –

У разноспоровых растений спорангии двух видов: микроспорангии и мегаспорангии, в них формируются гетероспоры: в микроспорангиях –, в мегаспорангиях –

Половой процесс – Оплодотворение приводит к образованию зиготы, а затем зародыша, развивающегося постепенно в зрелый спорофит, формирующий спорангии.

Разноспоровые, семенные растения. Гаметофит раздельнополый и развивается независимо от условий внешней среды. Такой тип жизненного цикла характерен

Вариант 10

У кого вегетативное размножение осуществляется фрагментацией протонемы?

- *Bryophyta Lycopodiophyta Polypodiophyta Pinophyta*

Чем определяется развитие гамет или спор у гаметофита? Выберите несколько правильных ответов. Археогоний – женский орган полового размножения, состоит из...? Выберите несколько правильных ответов.

- нижней, расширенной части – брюшка
- небольшого овального или шаровидного тельца
- верхней, суженной – шейки

Как называется половой процесс у споровых и голосеменных растений?

гетерогамия оогамия изогамия автогамия

Каким образом происходит вегетативное размножение у Маршанции (*Marchantia*). Выберите несколько правильных ответов.

Фрагментацией протонемы Выводковыми почками.

содержимое клетки распадается на 4 или 8 частей Отделением дочерних талломов

О каком растении идёт речь? «Спороносный колосок состоит из многочисленных спорофиллов – спорангиофоров, собранных мутовками на его оси. Спорофиллы состоят из ножки и расположенного на ее верхушке щитовидного диска, обычно имеющего шестигранную форму. На нижней стороне диска, вокруг ножки, располагается 5–13 мешковидных спорангиев, в зрелом состоянии одетых однослойной стенкой.»

Dryopteris Angiopteris Selaginella Equisetum

Половое размножение является основным способом размножения у высших споровых и голосеменных растений? *да нет*

Интина (эндоспорий), как правило, толстая, имеет более или менее сложный рисунок (сетчатый, ямчатый и т. д.), строго постоянный для каждого рода (вида) растений?

Мужской орган полового размножения – археогоний – небольшое овальное или шаровидное тельце, одетое снаружи стенкой – бесплодными клетками, расположенными в один или несколько рядов?

Циклы воспроизведения высших споровых и голосеменных растений всегда проходят со строгой сменой поколений?

Вставьте пропущенное слово в предложении

Спорогенез и последующее развитие заростка обеспечивает воспроизведение гаметофита, половой процесс – _____

Спора обычно одета двумя оболочками – _____

Для многих спор папоротников, хвощей характерна третья, самая наружная оболочка – _____.

Гаметофит всегда гаплоиден, берет начало от _____ . Спорофит всегда диплоиден, возникает из _____.

Дайте ответ на вопрос. Половой процесс какого растения описан ниже? Половые органы образуются в верхней части каулидиев. Антеридиальные веточки несколько удлинненные и имеют буроватую окраску. Антеридии чередуются с филлидиями, расположены на длинных ножках. Вскрываются они в верхней части путем разрыва стенки на ряд лопастей, которые заворачиваются при этом наружу. В антеридиях образуется большое количество двужгутиковых сперматозоидов. Археогонии образуются на верхушке коротких верхушечных и некоторых торчащих веточек в числе 3–5.

ЦВЕТОК. МИКРОСПОРОГЕНЕЗ. ЭВОЛЮЦИЯ МУЖСКОГО ГАМЕТОФИТА

Вариант 1

1. **Стаминодии** –это ...

- А) часть корневой системы растения
- Б) перемещение части цитоплазмы с ядром или с частью ядра из одной клетки в соседнюю (или в несколько соседних); происходит как в соматических, так и в спорогенных тканях
- В) видоизменённая, недоразвитая, лишённая пыльника тычинка в цветке, утратившая способность производить пыльцу

2. **Различают три типа ценокарпного гинецея, выберите три верных ответа.**

- А) Синкарпный В) Вирокарпный Г) Паракарпный Д) Лизикарпный

3. **Различают несколько типа тапетума, выберите два верных ответа.**

- А) Многослойный Б) Железистый В) Амебоидный Г) Однослойный Д) Все варианты верны

4. **Цитомиксис**– это

- А) перемещение части цитоплазмы с ядром или с частью ядра из одной клетки в соседнюю (или в несколько соседних); происходит как в соматических, так и в спорогенных тканях.
- Б) большая клетка пыльцевого зерна, дающая при его прорастании пыльцевую трубку.
- В) Правильного ответа нет

5. **Сопоставьте название частей цветка и их описание.**

А. Цветоложе	1. У разных растений различны по размерам и играют большую роль при формировании разнообразных соцветий (зонтиков, щитков, кистей и др.). Иногда они укорочена, едва выражена или даже отсутствует; в последнем случае цветки называют сидячими.
Б. Цветоножка	2. Обычно служат для защиты внутренних частей цветка, особенно до его распускания (в бутоне), а если они зеленые, то и дополнительными органами фотосинтеза.
В. Чашелистики	3. Обычно шире цветоножки и характеризуется слабо выраженными междуузлиями. На узлах располагаются все части цветка, как стерильные, так и спороносные.
Г. Лепестки	4. На ранних стадиях развития цветка они также имеют функцию защиты внутренних частей цветка, а в дальнейшем, в раскрытом цветке, их основная функция — привлечение опылителей и содействие успешному перекрестному опылению.

6. **Различают несколько типов цветков в зависимости от наличия околоцветника и его строения. Соотнесите правильно описание и тип цветка.**

А. диплохламидный	1.цветок без околоцветника, голый (предполагается его первичнаябеспокровность); в некоторых случаях функции околоцветника могут выполнятьверхушечныевегетативные листья;
Б. ахламидный	2.цветок, с первично недифференцированным простым околоцветником, листочки которого расположены по спирали или циклами — мутовками;листочкиоколоцветника могут быть брактеоидными(чашечковидными)или петалоидными(лепестковидными);
В. апохламидный	3.цветок, в котором внутренние стерильные филломы отличаются от наружных (т. е. имеется чашечка и венчик);
Г. гапlohламидный	4.голый цветок, но не первично беспокровный, а такой, вкотором,несомненно, произошла редукцияоколоцветника, приведшая к его исчезновению;если вследствие редукции цветок утратил чашелистики, егоможно назвать апосепальным, аесли в процессе эволюции исчезли лепестки — апопетальным.

7. Для каждой особенности деления животной клетки установите, характерна она для митоза (1) или мейоза (2):

ОСОБЕННОСТИ

ТИП ДЕЛЕНИЯ

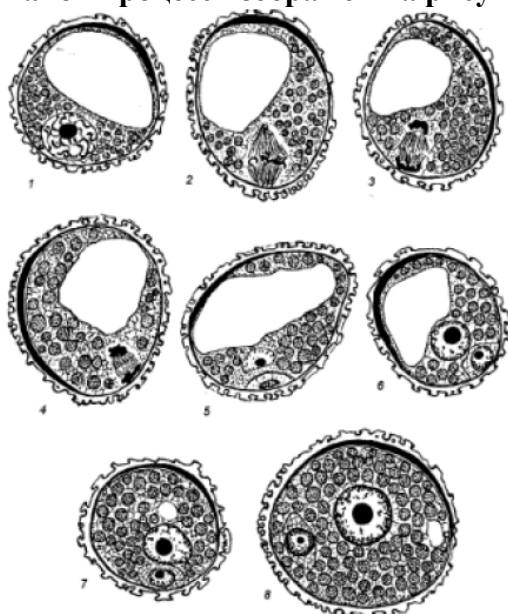
- А) в результате образуются 2 клетки
- Б) в результате образуются 4 клетки
- В) дочерние клетки гаплоидны
- Г) дочерние клетки диплоидны
- Д) происходят конъюгация и перекрест хромосом
- Е) не происходит кроссинговер

- 1) митоз
- 2) мейоз

8. Найдите правильную очередность фаз митотического деления.

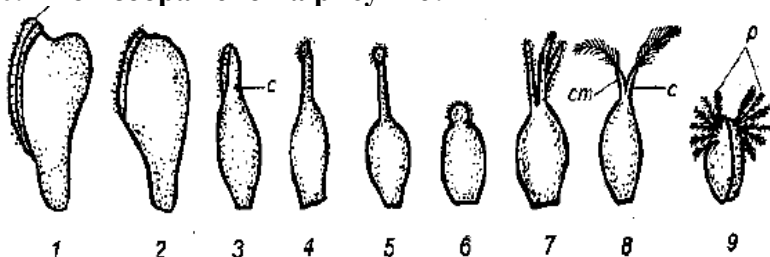
- А) Профаза-интерфаза-метафаза — телофаза
- Б) Анафаза – профаза – телофаза — метафаза
- В) Профаза – метафаза – анафаза — телофаза

9. Какой процесс изображен на рисунке?



- А) Микроспороциста на разных стадиях развития
- Б) Формирование пыльцевого зерна
- В) Дифференциация археспория в пыльниках

10. Что изображено на рисунке?



- А) Типы рылец
- Б) Особенности строения тычинок
- В) Стадии эволюции тычинок

«ДА или НЕТ»

1. Возникновение цветка и его производство – плода позволило покрытосеменным использовать множество биотических и абиотических компонентов биосферы для обеспечения процесса опыления и расселения, что дало им значительные преимущества по сравнению с другими группами растений и явилось важной причиной их победы в борьбе за существование.

2. Внутри от околоцветника расположены тычинки, а в центре — плодолистики. Совокупность тычинок в цветках называется гинецеем, а совокупность плодолистиков – андроцеем.

3. Наиболее архаичные покрытосеменные характеризуются цветками, в которых плодолистики (пестики) свободные, они обычно присутствуют в большом числе и располагаются спирально (например, гинецей магнолии, лютика). Такой гинецей называется апокарпным

4. Цитомиксис — перемещение части цитоплазмы с ядром или с частью ядра из одной клетки в соседнюю (или в несколько соседних); происходит как в соматических, так и в спорогенных тканях.

5. Цветок действительно, удобнее всего уподобить простому, укороченному побегу, имеющему осевую часть (цветоложе, тор) или стоподобные филломы — стерильные (околоцветник) и фертильные (тычинки и пестики).

1. Различают два основных типа тапетума, какие?

2. Известны два основных способа цитокинеза в микроспороцитах: симультанный (у большинства двудольных) и сукцессивный (у большинства однодольных), кратко опишите эти два способа.

3. Плодолистик – это....?

4. Основными принципами морфофункционального статуса гаметогенеза являются следующие принципы: ...

5. Какие вещества накапливаются в клетках эндотеция на ранних стадиях?

Вариант 2

Блок 1. Многократно выборочные вопросы (варианты ответов с 1 или несколькими правильными)

Цветки, в которых плодолистики (пестики) свободные, они обычно присутствуют в большом числе и располагаются спирально (например, гинецей магнолии, лютика). Такой гинецей называется

синкарпным; паракарпным; апокарпным; лизикарпным.

Тип цветка, с первично недифференцированным простым околоцветником, листочки которого расположены по спирали или циклами – мутовками, называется

акхламидный; гаплохламидный; диплохламидный; апохламидный.

Назовите структуру цветка, частями которой являются рыльце, столбик (стилодий) и завязь: цветоножка; околоцветник; тычинка; пестик.

Цветки, в которых наружные филломы (весь околоцветник или только чашечка) располагаются кругами, а внутренние (тычинки и пестики) – по спирали, называются циклическими; ациклическими; гемициклическими; гетероциклическими.

Если через поперечное сечение цветка можно провести несколько плоскостей симметрии, т.е. если он имеет радиальную симметрию, то такой цветок называют актиноморфным; зигоморфным; ассиметричным.

Первично или вторично несложные плодолистики в полностью или частично развернутом состоянии срастаются своими краями друг с другом, в результате чего образуется одногнездный, так называемый

паракарпный гинецей; ценокарпный гинецей; лизикарпный гинецей.

Плацента – место заложения и прикрепления семязачатка к плодолистку. В апокарпном гинецее плацентация чаще всего

субмаргинальная; центрально-угловая; колончатая; сутуральная; париетальная;

а. все варианты ответов верны.

Полифункциональная ткань, непосредственно прилегающая к спорогенной ткани пыльника и обеспечивающая прохождение мейоза, нормальное развитие микроспор и созревание пыльцевых зерен, называется

эпидермис; эндотеций; тапетум;

Какой способ цитокинеза в микроспороцитах характерен для однодольных растений? симультанный, сукцессивный, промежуточный; все варианты верны.

Меньшая клетка гаметофита становится спермиогенной и, делясь еще раз, дает два спермия, а большая - переходит на путь синтеза веществ, необходимых для роста и развития в дальнейшем пыльцевой трубке, т. е. становится

- a. сифоногенной клеткой;
- b. проталлиальной клеткой;
- c. антеридиальной клеткой.

Блок 2. Вопросы, требующие ответ («да» или «нет»)

6. Совокупность тычинок в цветках называется гинецеум, а совокупность плодолистиков – андроцеум. Согласны ли вы с этим утверждением?
7. Внутреннюю часть цветка занимают плодолистики, морфологически и функционально плодолистики соответствуют мегаспорофиллам. Согласны ли вы с этим утверждением?
8. Если плодолистики свободны, и каждый из них образует отдельный пестик, то верхняя удлинённая часть пестика, несущая рыльце, называется стилодием. Согласны ли вы с этим утверждением?
9. Пыльник или его половину называют синангием, а сросшиеся в единую структуру тычинки или пыльники — синандрием. Согласны ли вы с этим утверждением?
10. Мейоз – это особый тип деления клетки, при котором весь набор хромосом увеличивается ровно вдвое. Согласны ли вы с этим утверждением?

Блок 3. Вопросы открытого типа, требующие вставить слово, дописать предложение, ответить (коротко) на конкретный вопрос.

1. – важнейшая репродуктивная структура покрытосеменных, в которой происходит микро- и мегаспорогенез, микро- и мегagamетогенез, опыление и оплодотворение, развитие зародыша и в конечном счете – образование семян и плодов.
2. Если через поперечное сечение цветка можно провести несколько плоскостей симметрии, т.е. если он имеет радиальную симметрию, то такой цветок называют
3. – процесс формирования микроспор путем мейотического деления микроспороцитов, развивающихся внутри гнезд пыльника.
4. Спорогенная часть пыльника, где происходит развитие микроспор и пыльцевых зерен, называется
5. – перемещение части цитоплазмы с ядром или с частью ядра из одной клетки в соседнюю (или в несколько соседних); происходит как в соматических, так и в спорогенных тканях. Если кратко, то это явление переноса хроматина ядра из клетки-донора в цитоплазму клетки-реципиента

Вариант 3

О каком типе (в зависимости от наличия околоцветника и его строения) цветка идёт речь? «Цветок без околоцветника, голый (предполагается его первичная беспокровность); в некоторых случаях функции околоцветника могут выполнять верхушечные вегетативные листья»

ахламидный гаплохламидный диплохламидный апохламидный

Во многих линиях эволюции покрытосеменных произошло срастание ценокарпного гинецея с окружающими его частями цветка, и в результате возникла так называемая нижняя завязь. Конструктивно нижняя завязь более экономична. В чём это проявляется? Выберите несколько правильных ответов.

- при относительно меньшей затрате «строительного материала» обеспечивается более эффективная защита семязачатков и семян
- увеличивается полиморфизм типов плодов
- расширяются возможности распространения плодов и семян.

Выберите верное высказывание, описывающее диплохламидный (в зависимости от наличия околоцветника и его строения) тип цветка.

А. цветок, с первично недифференцированным простым околоцветником, листочки которого расположены по спирали или циклами — мутовками; листочки околоцветника могут быть брактеоидными (чашечковидными) или петалоидными (лепестковидными)

В. голый цветок, но не первично беспокровный, а такой, в котором, несомненно, произошла редукция околоцветника, приведшая к его исчезновению

С. цветок, в котором внутренние стерильные филломы отличаются от наружных (т. е. имеется чашечка и венчик)

Один из очень важных признаков цветка — тип его симметрии. Как она определяется?

Д. определяется в первую очередь расположением андроеца и гинецея

Е. определяется в первую очередь расположением листочков околоцветника.

Ф. Не определяется

В цветках тычинки располагаются строго закономерно. Выберите вариант их расположения у сравнительно более архаичных семейств?

Е. мутовчато

Ф. циклически

Г. в спиральном порядке

Пыльник или его половину называют синангием, а сросшиеся в единую структуру тычинки или пыльники — синандрием?

Если через поперечное сечение цветка можно провести несколько плоскостей симметрии, т. е. если он имеет радиальную симметрию, то такой цветок называют зигоморфным?

Наиболее архаичные покрытосеменные характеризуются цветками, в которых плодолистики (пестики) свободные, они обычно присутствуют в большом числе и располагаются спирально (например, гинецей магнолии, лютика). Такой гинецей называется апокарпным.

Совокупность тычинок в цветках называется гинецеем, а совокупность плодолистиков — андроцеем.

Синергиды являются полифункциональными клетками, основная роль которых заключается в привлечении пыльцевых трубок через микропиле в зародышевый мешок, в обеспечении высвобождения их содержимого и попадания спермия к женским гаметам.

6. **Вставьте пропущенное слово в предложении.** Различают три типа ценокарпного гинецея: _____

7. Тапетум — полифункциональная ткань, непосредственно прилегающая к спорогенной ткани пыльника и обеспечивающая прохождение мейоза, нормальное развитие микроспор и созревание пыльцевых зерен. Различают два основных типа тапетума: _____

8. **Ответьте на вопрос. О каком типе цветка идёт речь?** «Голый цветок, но не первично беспокровный, а такой, в котором, несомненно, произошла редукция околоцветника, приведшая к его исчезновению; если вследствие редукции цветок утратил чашелистики, его можно назвать апосепальным, а если в процессе эволюции исчезли лепестки — апопетальным.» _____

9. Продолжите предложение. Совокупность пыльцевых зерен, объединенных общей оболочкой, либо особым клейким веществом называется _____

Дайте определение термину Цветок — это _____

СЕМЯЗАЧАТОК

Вариант 1

1. Семязачаток – это

А) инициальная клетка, производящая споры. Б) слой клеток нуцеллуса

В) орган семенного растения, формирующийся на плаценте, в котором происходит мегаспорогенез, формирование женского гаметофита и процесс оплодотворения и из которого в результате сложных преобразований образуется семя.

2. В зависимости от изгиба семяножки вдоль дорсальной или вентральной стороны плодолистика (это определяет их положение в полости завязи), выделяет следующие семязачатки

А) стоячие и кроющие Б) восходящие, поднимающиеся и нисходящие В) нет правильного варианта

3. Основной функцией нуцеллуса является

А) формирование мегаспор и обеспечение определенного периода развития женского гаметофита постамент. Б) защита мегаспорангия В) нет правильного ответа

4. В нуцеллусе неоплодотворенного семязачатка могут накапливаться запасные вещества, какие?

А) небольшое количество липидных капель Б) белковые тела В) Крахмал Г) Все варианты верны

5. Warming установил 3 пути возникновения примордиев семязачатков. Выберите три верных варианта.

А) за счет делений клеток субэпидермиса Б) за счет нижележащего слоя

В) путем одновременных делений клеток субэпидермального и третьего слоев

Г) за счет деления клеток камбиального слоя

6. К типовым характеристикам предлагаются дополнительные признаки, относящиеся к различным аспектам развития нуцеллуса, какие?

А) Степень развития зон нуцеллуса Б) Степень тканевой дифференциации

В) Продолжительность существования нуцеллуса Г) Все характеристики верны

7. Первую попытку классифицировать типы семязачатка, встречающиеся у покрытосеменных. Кто сделал эту попытку?

А) Mirbel (1829) Б) Тахтаджян (1964) Г) Vocquet (1959)

8. Выделяют несколько типов семязачатков, какие?

А) крассинуцеллятный с одним или двумя интегументами

Б) tenuинуцеллятный с одним или двумя интегументами

В) «голый» (без интегумента) и с редуцированным нуцеллусом Г) Все варианты верны

9. Ортотропный, или атропный — это семязачаток, который характеризуется...?

А) Односторонним разрастанием нуцеллуса и интегументов

Б) Микропиле, находящимся на одной оси с рубчиком и фуникулюсом

В) Нуцеллусом с интегументом, повернутым только на 90° по отношению к плаценте и фуникулусу

«ДА ИЛИ НЕТ»

1. Из фактов срастания интегументов можно сделать заключение, что простой интегументу некоторых цветковых возник из двойного вторично, конгенитально, в результате срастания. При этом в разных семействах тенденция к слиянию интегументов проявлялась независимо и гетерохронно.

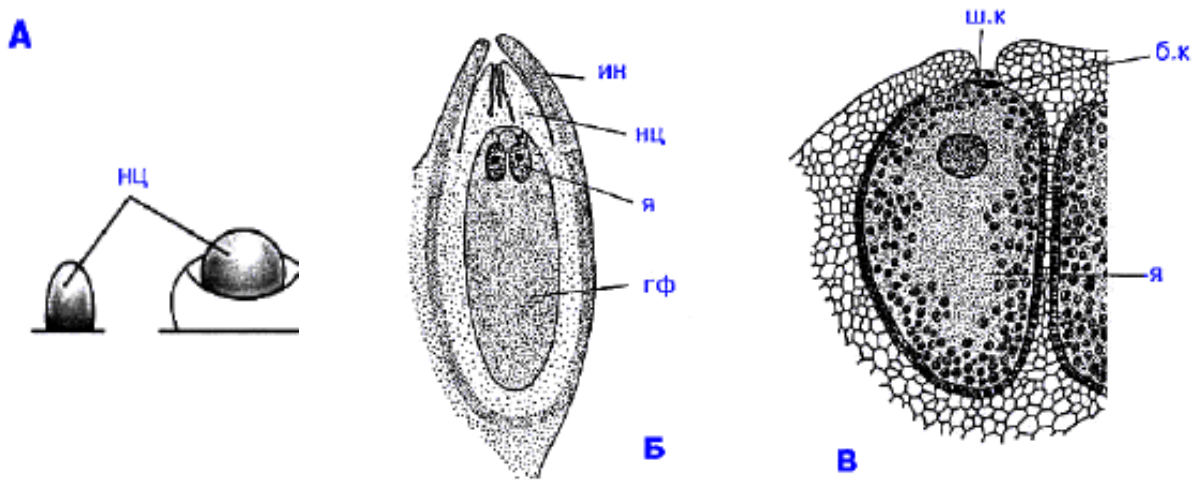
2. Тип семязачатка имеет филогенетическое значение. Исходным типом семязачатка одниморфологи считают ортотропный, или атропный, другие — анатропный семязачаток

3. Общепринятым является представление о том, что эволюционные преобразования нуцеллуса, в том числе его париетальной ткани, происходили в направлении мгновенной редукции.

4. В отличие от споровых растений, у семенных не происходит высыпания спор из мегаспорангия, и развитие не только женского гаметофита, но и начальные фазы образования нового спорофита, протекают внутримегаспорангия.

5. Нуцелусэто основная структура семязачатка, в которой закладываются и развиваются спорогенные клетки и женский гаметофит.

10. На каком рисунке изображена строение зрелого семязачатка?



А) на рисунке А Б) На рисунке Б В) на рисунке В
 Г) изображение строение зрелого семязачатка отсутствует

ВОПРОСЫ ОТКРЫТОГО ТИПА

1. Семязачаток состоит из каких частей?
2. Расскажите про первые попытки классифицировать типы семязачатков?
3. В сформированном примордии семязачатка можно выделить несколько зон, какие? Опишите их?
4. Что происходит с архиспориальной после отделения кроющей клетки?
5. Кратко опишите тетраспорическое развитие

Вариант 2

Блок 1. Многократно выборочные вопросы (варианты ответов с 1 или несколькими правильными)

Семязачатки цветковых растений расположены в

чашелистике; лепестке венчика; завязи пестика; пыльнике тычинки.

Центральная часть семязачатка, являющаяся мегаспорангием, носит название:

нуцеллуса; интегумента; микропиле; рубчика

Функции интегумента:

- защитная, энергетическая, репродуктивная;
- секреторная, обменная, защитная;
- защитная, трофическая, обменная;
- защитная, трофическая, секреторная.

Семязачатки цветковых растений, различаемые по числу интегументов, почти у всех однодольных и многих двудольных

- унитегмальные (однопокровные);
- битегмальные(двупокровные);
- атегмальные(беспокровные).

У некоторых паразитных растений (например, Misodendraceae и некоторые Olacaceae), семязачатки цветковых растений, различаемые по числу интегументов

- унитегмальные (однопокровные); битегмальные (двупокровные);
- атегмальные (беспокровные).

В классификациях Тахтаджяна (1964), Eames(1961) выделяются типы семязачатков по характеру их расположения в завязи:

- эпитропный, апотропный, плевротропный;
- ортотропный, анатропный, гемитропный;
- амфитропный, эпитропный, кампилотропный;
- плевротропный, ортотропный, эпитропный.

В зависимости от изгиба семяножки вдоль дорсальной или вентральной стороныплодолистика (это определяет их положение в полости завязи), Sterlingвыделяетсемязачатки

- эпитропные, апотропные, плевротропные;
- восходящие, поднимающиеся, нисходящие;
- ортотропные, анатропные, гемитропные;
- амфитропные, эпитропные, кампилотропные.

Основные признаки семязачатков, имеющие большое биологическое и морфологическое значение, и необходимые, как минимум, для выделения групп типов:

- ориентировка микропиле по отношению к основанию стилодийного канала;
- положение семязачатка по отношению к месту его прикрепления к плаценте;
- взаиморасположение семязачатка и семяножки;
- величина угла прикрепления семяножек (у семяножковых) или (у бессемяножковых) к плаценте;
- форма (характер продольной оси) семязачатка;
- наличие или отсутствие семяножки;
- наличие определенных разрастаний тканей интегумента, нуцеллуса или семяножки;
- все варианты ответов верны.

Функции нуцеллуса:

- защитная и секреторная;
- обменная и трофическая;
- трофическая и транспортная;
- транспортная и защитная.

Часть эпидермальной ткани интегумента со стороны зародышевого мешка называется

- эпидермис интегумента;
- микропиле;
- интегументальный тапетум;
- оперкулум.

Блок 2. Вопросы, требующие ответ («да» или «нет»)

11. Один из наиболее важных признаков семязачатка является ориентация микропиле. Согласны ли вы с этим утверждением?
12. У большинства семенных растений интегумент срстается с нуцеллусом, а свободным он остается, в лучшем случае, на микропилярном конце и лишь у семенных папоротников, и у большинства относительно примитивных цветковых, оба интегумента явно свободны и не срстаются ни друг с другом, ни с нуцеллусом. Согласны ли вы с этим утверждением?
13. Семязачаток в конечной фазе своего развития является зрелым органом, способным к выполнению свойственной ему функции. Согласны ли вы с этим утверждением?
14. Основной функцией нуцеллуса является формирование микроспор и обеспечение определенного периода развития мужского гаметофита. Согласны ли вы с этим утверждением?
15. Мегаспороцит образуется из археспориальной клетки, дифференцирующейся в субэпидермальном слое нуцеллуса семязачатка. Согласны ли вы с этим утверждением?

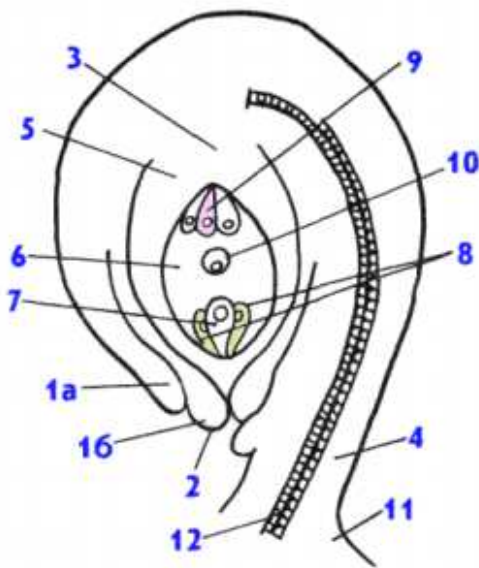
Блок 3. Вопросы открытого типа, требующие вставить слово, дописать предложение, ответить (коротко) на конкретный вопрос

1. – орган семенного растения, формирующийся на плаценте, в котором происходит мегаспорогенез, формирование женского гаметофита и процесс оплодотворения, и из которого в результате сложных преобразований образуется семя.
2. Структура семязачатка, окружающая мегаспорангий (=нуцеллус), называется
3. – основная структура семязачатка, в которой закладываются и развиваются спорогенные клетки и женский гаметофит.
4. Клетка или несколько клеток субэпидермального слоя апикальной области зачатка мегаспорангия (нуцеллуса), производящая спорогенную и париетальную (кроющую) клетки или дифференцирующаяся непосредственно в спорогенную клетку (мегаспороцит), дающую начало спорам, носит название
5. – структура в виде крышечки, образуемая из клеток апикальной части внутреннего интегумента. Начинает формироваться во время развития зародышевого мешка и его образованию предшествует, как правило, увеличение числа слоев клеток в апикальной части внутреннего интегумента.

Вариант 3

Как называют часть семязачатка, прилегающая к фуникулу, где происходит слияние фуникулуса с нуцеллусом и интегументами?

– халаза фуникулус зародышевый мешок яйцеклетка



На рисунке показано Строение семязачатка и зародышевого мешка (женского гаметофита) покрытосеменных растений. Что находится под цифрой 2?

покровы семязачатка
микропиле
халаза
фуникулус

Что находится под цифрой 7?

халаза
фуникулус
нуцеллус
яйцеклетка

Выберите несколько правильных ответов. Выберите варианты ответов, которые описывают семязачаток семенных растений, в том числе и многих покрытосеменных.

- массивный
- красинуцеллятный
- его нуцеллус развивается по эуспорангиатному типу

В какую структуру преобразуется археспориальная клетка непосредственно (без деления) или после отделения кроющей (париетальной) клетки?

- в материнскую клетку мегаспор
- мегаспороцит
- в женский гаметофит
- зародышевый мешок

Семязачаток состоит из центрального тела — нуцеллуса (устаревшее название — ядро семязачатка), окруженного одним или двумя защитными покровами— интегументами и прикрепленного к плаценте семяножкой – фуникулюсом?

Напротивоположном полюсе семязачатка (микропилярном) свободные концы интегумента или интегументов вытягиваются в более или менее длинную трубку — нуцеллярный канал. Он соединяет нуцеллус с внешней средой.

У «голосеменных» растений, кроме араукариевых, через микропиле к яйцевому аппарату проникает пыльцевая трубка, а у цветковых — пыльца?

У семенных растений происходит высывания спор из мегаспорангия, и развитие не только женского гаметофита, но и начальные фазы образования нового спорофита, протекают внутри мегаспорангия?

В результате прорастания мегаспоры формируется мужской гаметофит?

Вставьте пропущенное слово в предложении. Не дифференцированный на структуры семязачаток на ранних стадиях развития называется _____

Основная структура семязачатка, в которой закладываются и развиваются спорогенные клетки и женский гаметофит называется – _____

ЭПИДЕРМИС НУЦЕЛЛУСА - это _____

Как называется клетка или несколько клеток субэпидермального слоя апикальной области зачатка мегаспорангия (нуцеллуса), производящая спорогенную и париетальную (кроющую) клетки или дифференцирующаяся непосредственно в спорогенную клетку (мегаспороцит), дающую начало спорам? _____

СЕМЯЗАЧАТОК – это _____

Двойное оплодотворение

Вариант 1

1. В чем заключается основная роль синергид

- А) одного спермия с яйцеклеткой
- Б) заключается в привлечении пыльцевых трубок через микропиле в зародышевый мешок, в обеспечении высвобождения их содержимого и попадания спермия к женским гаметам
- В) нет правильного ответа

2. Кто открыл двойное оплодотворение

- А) С.Г. Новашин
- Б) Treub
- В) Fisher

3. Различают две группы самонесовместимых видов, какие?

- А) Кариогамные и плазмогамные
- Б) Фазовые и наружные
- В) гомоморфные и гетероморфные

4. Совокупность структурных элементов гинецея, обеспечивающих его взаимодействие с мужским гаметофитом в прогамной фазе оплодотворения

- А) Проводниковый тракт пестика
- Б) Двойное оплодотворение
- В) Пыльцевая трубка

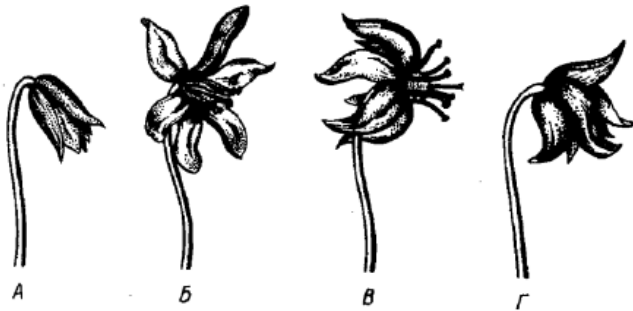
5. Сопоставьте типы кареогамии у семенных растений и их описание

- 1) G1 А) кареогамия - ядра гамет проходят S-период клеточного цикла и увеличивают содержание ДНК от 1С до 2С до оплодотворения.
- 2) S Б) фазная кареогамия — ядра гамет содержат 1С ДНК в начале оплодотворения, репликация ДНК происходит перед концом слияния ядер гамет;
- 3) G2 В) кареогамия - ядра гамет содержат 1С ДНК во время оплодотворения, а зигота вступает позже в фазу синтеза ДНК (перед митозом);

6. Сопоставьте название терминов и их синонимов

- | | |
|--------------------|----------------|
| 1. Тройное слияние | А. Копуляция |
| 2. Гемигамия | Б. Кариомиксис |
| 3. Сингамия | В. Семигамия |

7. К моменту, когда наступает первое деление эндосперма, в цветке намечаются первые признаки увядания: лепестки снова изгибаются в прежнем направлении... Какой из рисунков показывает эту стадию.

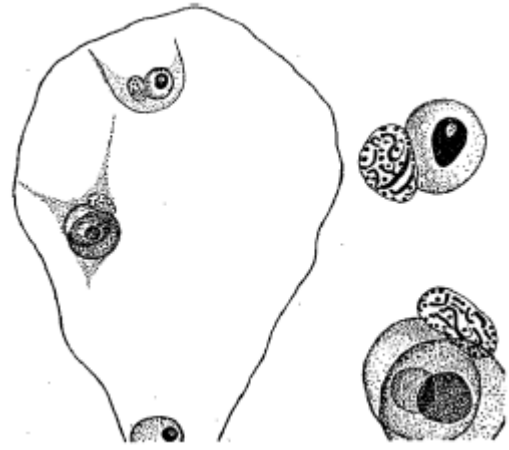
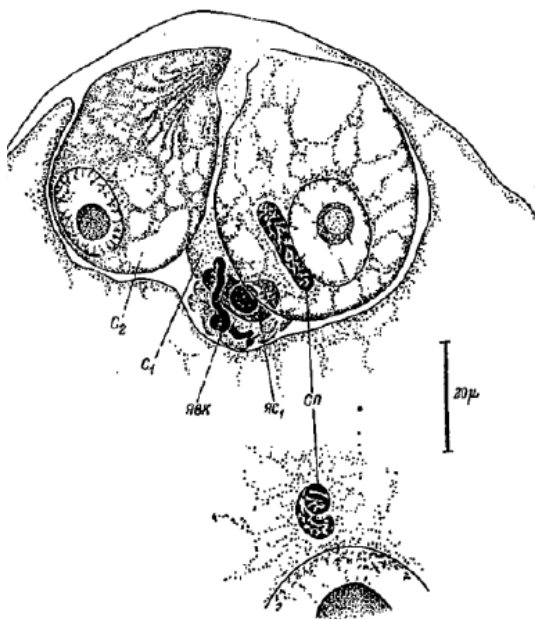


- А) только А
- Б) только Б
- В) только В
- Г) только Г

8. На каком рисунке изображена верхняя часть зародышевого мешка в момент оплодотворения

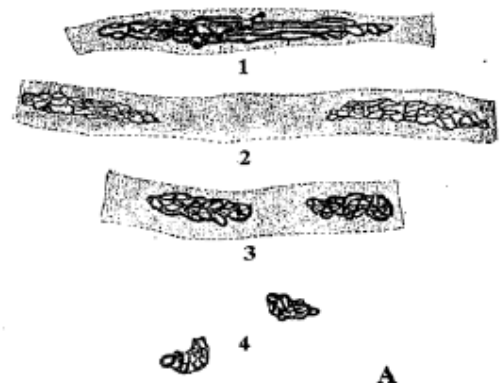
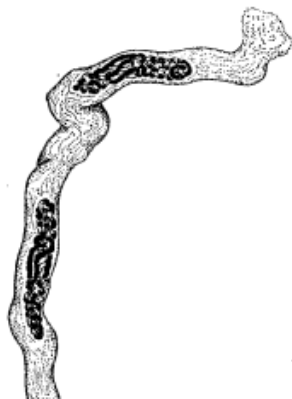
1

2



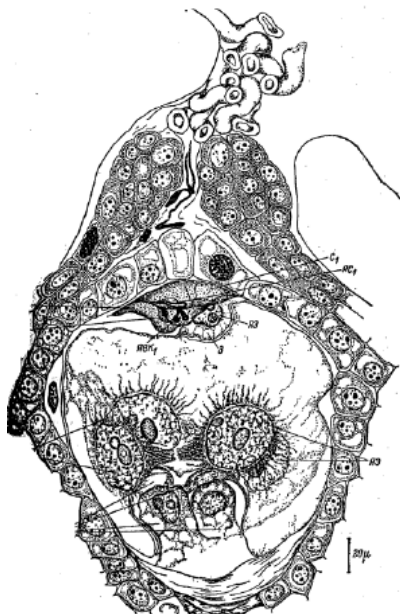
3

4



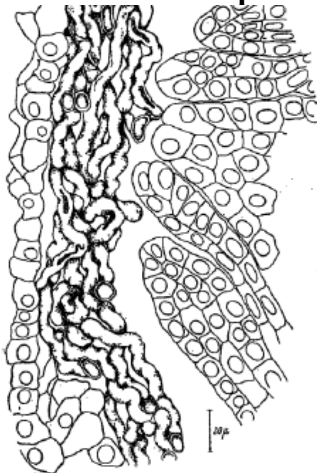
- А) рисунок 1 Б) рисунок 2 В) рисунок 3 Г) рисунок 4

9. Что изображено на рисунке?



- А) Фрагмент семязачатка с оплодотворенным зародышевым мешком к моменту подготовки третьего деления в эндосперме
- Б) Верхняя часть зародышевого мешка через 96 ч после опыления
- В) Зародышевый мешок

10. Что изображено на рисунке?



- А) Пыльцевые трубки в полости завязи через 24 ч после опыления
- Б) Верхняя часть зародышевого мешка через 25 ч после опыления.
- В) Нет правильного ответа

«ДА или НЕТ»

1. Полярные ядра в центральной клетке к моменту оплодотворения чаще сближены или слиты в одно вторичное ядро; в одной и той же завязи могут формироваться зародышевые мешки со слившимися и не слившимися полярными ядрами.

2. Пыльцевые трубки, в большом количестве растущие в завязи, проникают во все встречающиеся им полости. Вероятно, для их роста совершенно не нужны нормально развитые зародышевые мешки

3. Слияние ядер гамет может происходить в разные периоды клеточного цикла, что и определяет тип кариогамии.

4. В яйцевом аппарате можно легко отличить друг от друга: ядра спермиев часто сохраняют свою структуру телофатических ядер, ядро вегетативной клетки бесструктурно и начинает быстро лизировать, и, наконец, разрушенное собственное ядро этой второй синергиды всегда может быть узнано по его характерным превращениям

5. Рыльце - специализированная структура мужского гаметофита, обеспечивающая доставку спермиев в зародышевый мешок для дальнейшего осуществления двойного оплодотворения.

- 1. Что называют гемигамией и на какие три группы ее делят?
- 2. Назовите три главные стадии слияния ядер?
- 3. Анатомическое разнообразие столбиков сводится к трем группам, каким? Назовите их?
- 4. Почему оплодотворение названо двойным?
- 5. В науке предлагают уйти от «позиционных терминов» и заменить их на функциональные. Приведите примеры таких терминов.

Вариант 2

Блок 1. Многократно выборочные вопросы (варианты ответов с 1 или несколькими правильными)

Двойное оплодотворение - это

- вид деления клеток, при котором число хромосом дочерних клеток становится гаплоидным;
- процесс слияния мужской и женской половых клеток, в результате которого образуется одна клетка, являющаяся началом нового организма;
- форма полового размножения организмов, при которой женские половые клетки (яйцеклетки) развиваются во взрослый организм без участия мужских гамет;
- процесс объединения одного спермия с яйцеклеткой, а второго спермия (той же пары) – с центральной клеткой зародышевого мешка, в результате чего возникает диплоидный зародыш (из оплодотворенной яйцеклетки) и обычно триплоидный эндосперм (из оплодотворенной центральной клетки зародышевого мешка).

Назовите ученого, который открыл двойное оплодотворение у покрытосеменных растений

- И.В. Мичурин
- Н.И. Вавилов
- С.Г. Навашин;
- А.Н. Бекетов.

Выделяют два основных типа (двойного оплодотворения) оплодотворения:

- наружный и внутренний;
- премитотический и постмитотический;
- искусственный и партеногенез.

Сингамия включает

- кариогамия – слияние ядер;
- плазмोगамия – слияние цитоплазмы гамет;
- все варианты ответов верны.

Общая продолжительность сингамии у покрытосеменных варьирует

- от нескольких секунд до нескольких минут;
- от нескольких минут до нескольких суток;
- от нескольких суток до нескольких недель;
- от нескольких недель до месяца.

Продукт тройного слияния С.Г. Навашин называл белковой зиготой, а образующийся из нее эндосперм приравнивал к видоизмененному зародышу. Основная функция этого «близнецового зародыша», по его мнению–

- защитная;
- секреторная;
- транспортная;
- трофическая;
- обменная.

Ярким примером недифференцированного яйцевого аппарата являются представители

- сем. Liliaceae;
- сем. Lamiaceae;
- сем. Fabaceae;
- сем. Rosaceae.

В зависимости от типа развития женского гаметофита первичное ядро эндосперма может быть

- гаплоидным;
- диплоидным;
- триплоидным;
- полиплоидным;
- все варианты ответов верны.

Проникновение пыльцевой трубки, участвующей в оплодотворении, в семязачаток через микропиле, называется

- гемигамия
- порогамия
- сингамия;
- халазогамия.

Кариогамия – это

- процесс слияния двух гаплоидных гамет (яйцеклетки и спермия), в результате которого образуется зигота;
- незавершенный процесс сингамии, при котором ядро спермия проникает в яйцеклетку, однако не сливается с ее ядром, а лишь стимулирует яйцеклетку к дальнейшему развитию;
- процесс объединения одного спермия с яйцеклеткой, а второго спермия (той же пары) — с центральной клеткой зародышевого мешка;
- процесс слияния полярных ядер центральной клетки с ядром спермия, в результате чего образуется первичное ядро эндосперма.

Блок 2. Вопросы, требующие ответ («да» или «нет»)

Протекание цикла развития спермиев при оплодотворении зависит от условий их образования и от той обстановки, которую они встречают в женских клетках. Согласны ли вы с этим утверждением?

Синергиды являются полифункциональными клетками, основная роль которых заключается в привлечении пыльцевых трубок через микропиле в зародышевый мешок, в обеспечении высвобождения их содержимого и попадания спермия к женским гаметам. Согласны ли вы с этим утверждением?

Ядра мужских и женских гамет у многих видов растений проходят интерфазу с разной скоростью, что обуславливает асинхронность их вступления в периоды клеточного цикла. Согласны ли вы с этим утверждением?

Процесс погружения ядра спермия в полярное ядро (ядра) или вторичное ядро центральной клетки сходен с таковым в яйцеклетке, но происходит значительно медленнее. Согласны ли вы с этим утверждением?

Процесс двойного оплодотворения у злаков идет по постмитотическому типу. Согласны ли вы с этим утверждением?

Блок 3. Вопросы открытого типа, требующие вставить слово, дописать предложение, ответить (коротко) на конкретный вопрос.

..... – процесс слияния двух гаплоидных гамет (яйцеклетки и спермия), в результате которого образуется зигота.

Незавершенный процесс сингамии, при котором ядро спермия проникает в яйцеклетку, однако не сливается с ее ядром, а лишь стимулирует яйцеклетку к дальнейшему развитию, называется

..... – клетки с довольно плотной цитоплазмой, обычно лежат над яйцеклеткой у самого входа в зародышевый мешок, занимая весь его «свод».

Неспособность обоюпого цветка с функциональными мужскими и женскими гаметами образовывать семя после самоопыления называется

..... – проникновение пыльцевой трубки в семязачаток через интегумент (интегументы) в области халазы, минуя микропиле.

Вариант 3

Кем было совершено открытие двойного оплодотворения?

А.Г. Васильев Г.И. Мендель С. Г. Навашин Т.Д. Лысенко

Как называются клетки с довольно плотной цитоплазмой, обычно лежащие над яйцеклеткой у самого входа в зародышевый мешок, занимая весь его «свод»?

Синергиды Надяйцеклеточные клетки Подсводочные клетки

Столбик - часть пестика, приподнимающаяся над завязью. Анатомическое разнообразие столбиков сводится к следующим группам: (перечислите их)

Полые Сплошные Полузакрытые Полуоткрытые

Какие столбики представляют собой результат неполного срастания кондупликатного стилодия, в результате чего в центре столбика имеется канал, выстланный специализированными клетками, по происхождению являющимися адаксиальным эпидермисом плодолистика. Эти клетки называются канальцевыми, или стигматоидными и, как правило, имеют ярко выраженную секреторную природу?

- Полузакрытые
- Закрытые
- Открытые

Представители какого семейства являются ярким примером недифференцированного яйцевого аппарата?

- сем. *Rosaceae*
- сем. *Liliaceae*
- сем. *Ranunculaceae*

Тахтаджян, оценивая роль двойного оплодотворения, считал его характерной особенностью цветковых, резко отличающей их от остальных групп растений?

Во всех клетках зародышевого мешка *S. sibirica* можно наблюдать крахмальные зерна, как правило, их количество всегда постоянно и равно 7-8.

Содержимое пыльцевой трубки вскоре после своего излияния в зародышевый мешок становится такой средой, которая начинает оказывать на задержавшиеся в ней ядра разрушающее действие.

В рыльце и в завязи проводниковая ткань зачастую отсутствует?

Сингамия включает исключительно слияние ядер?

Вставьте пропущенное слово в предложении. Совокупность структурных элементов гинецея, обеспечивающих его взаимодействие с мужским гаметофитом в прогамной фазе оплодотворения, включающая все ткани пестика (рыльца, столбика и завязи), с которыми контактируют пыльцевые зерна и растущие пыльцевые трубки, называется _____

К моменту, когда наступает первое деление эндосперма у *S. sibirica*, в цветке намечаются первые признаки увядания: _____ К началу второго деления в эндосперме все эти признаки увядания _____.

Ответьте на вопрос. Как называется процесс слияния полярных ядер центральной клетки с ядром спермия, в результате чего образуется первичное ядро эндосперма _____

Продолжите предложение. Неспособность обоеполого цветка с функциональными мужскими и женскими гаметами образовывать семя после самоопыления носит название _____

Пыльцевая трубка – это _____

СЛОВАРЬ ОБЩАЯ ЧАСТЬ

АНТЕРИДИЙ (греч. anthēros цветущий) – мужской орган полового размножения: 1) у низших растений – одноклеточный, одно- или многокамерный (многоклеточный – Charophyta), формирует антерозоиды или сперматозоиды (Chlorophyta – Oedogonium, Xanthophyta – Vaucheria); 2) у высших растений – многоклеточный, формирует сперматозоиды (Bryophyta, Lycopodiophyta, Equisetophyta, Polypodiophyta).

ГАМЕТА (греч. gametēs супруг, gametē супруга) – половая клетка, имеет гаплоидный набор хромосом.

ГАМЕТАНГИЙ (греч. gametēs супруг, gametē супруга + angeion сосуд,местилище) – орган полового размножения, формирует гаметы: 1) у низших растений – одноклеточный, одно- или многокамерный (многоклеточный – Charophyta): антеридий, сперматангий, оогоний, карпогон; 2) у высших растений – многоклеточный: антеридий, архегоний.

ГАМЕТИЧЕСКАЯ редукция (греч. gametēs супруг, gametē супруга) – мейоз при образовании гамет (Bacillariophyta, Phaeophyta – Cyclosporophyceae).

ГАМЕТОГЕНЕЗ (греч. gametēs супруг, gametē супруга + genesis происхождение, возникновение) – процесс образования половых клеток (гамет).

ГАМЕТОСПОРОФИТ (греч. gametēs супруг, gametē супруга + spora сев, семя + phyton растение) – поколение жизненного цикла водорослей, формирует гаметы и споры, имеет гаплоидный (Chlorophyta – Ulothrix) или диплоидный (Chlorophyta – Cladophora) набор хромосом.

ГАМЕТОФИТ (греч. gametēs супруг, gametē супруга + phyton растение) – половое поколение жизненного цикла, формирует гаметы: 1) у низших растений начинает развитие с прорастания гаплоидной или диплоидной споры или зиготы, имеет гаплоидный (Chlorophyta – Ulva) или диплоидный (Chlorophyta – Caulerpa) набор хромосом; 2) у высших растений начинает развитие с прорастания гаплоидной споры, имеет гаплоидный набор хромосом.

ГАПЛОБИОНТ (греч. haploos одиночный, простой + biōn живущий) – организм, в жизненном цикле которого имеется только один цитологический тип – гаплоидный (Chlorophyta – Ulothrix).

ГАПЛОИОНТ (греч. haploos одиночный, простой + on существо) – организм, клетки которого имеют гаплоидный набор хромосом (гаметофит Chlorophyta – Ulva).

ГЕНЕРАЦИЯ, поколение (лат. generation рождение) – 1) совокупность особей (особь), рассматриваемых по отношению к предкам и потомкам, живущим в близкое время и генетически с ними связанным; 2) рождение, воспроизведение.

ГЕТЕРОМОРФНАЯ смена поколений (греч. heteros иной, другой + morphē форма) – смена поколений, при которой гаметофит и спорофит морфологически различимы (Phaeophyta – Laminaria, Rhodophyta – Porphyra).

ДИПЛОБИОНТ (греч. diploos двойной + biōn живущий) – организм, в жизненном цикле которого имеется только один цитологический тип – диплоидный (Chlorophyta – Caulerpa).

ДИПЛОИОНТ (греч. diploos двойной + on существо) – организм, клетки которого имеют диплоидный набор хромосом (спорофит Chlorophyta – Ulva).

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ (греч. kyklos круг) – совокупность всех этапов (фаз, стадий) развития индивида, в результате прохождения которых из определенных особей или их зачатков возникают новые, сходные с ними особи и зачатки, то есть совокупность всех этапов развития индивида между одноименными фазами развития.

ЗИГОТА (греч. zygōtē соединенный вместе) – клетка, формируется в результате слияния половых клеток – гамет, имеет диплоидный набор хромосом.

ЗИГОТИЧЕСКАЯ редукция (греч. zygōtos соединенный вместе) – мейоз в зиготе (Charophyta, Chlorophyta).

МЕЙОЗ (греч. *meiōsis* уменьшение) – способ деления клетки, в результате которого происходит уменьшение числа хромосом, формируются клетки с гаплоидным набором хромосом.

МЕЙОСПОРА (греч. *meiōsis* уменьшение + *spora* сев, семя) – спора, образовавшаяся в результате мейоза.

МИТОЗ, непрямо́е деление (греч. *mitos* нить) – способ деления клетки, в результате которого происходит одинаковое распределение хромосом между дочерними клетками, формируются клетки с диплоидным или гаплоидным набором хромосом.

МИТОСПОРА (греч. *mitos* нить + *spora* сев, семя) – спора, образовавшаяся в результате митоза.

ООГАМИЯ (греч. *ōon* яйцо + *gamos* брак) – тип полового процесса, при котором происходит слияние различающихся по размеру и подвижности гамет: мелкой подвижной мужской и крупной неподвижной женской (*Bacillariophyta*, *Charophyta*, *Rhodophyta*, *Xanthophyta* – *Vaucheria*).

ПАРТЕНОГЕНЕЗ (греч. *parthénos* девственница + *genesis* происхождение, возникновение) – одна из форм апомиксиса, при которой яйцеклетка развивается без оплодотворения (*Bacillariophyta*, *Charophyta*, *Chlorophyta* – *Chaetophorales*, *Phaeophyta* – *Laminariales*).

РАЗМНОЖЕНИЕ – процесс, при котором происходит увеличение численности особей данного вида.

РАЗМНОЖЕНИЕ БЕСПОЛОЕ – размножение при помощи специализированных клеток – митоспор, в формировании которых принимает участие протопласт клетки.

РАЗМНОЖЕНИЕ ВЕГЕТАТИВНОЕ – размножение посредством соматических клеток, при котором не происходит каких-либо изменений в их протопласте, или жизнеспособными частями вегетативного тела растения.

РАЗМНОЖЕНИЕ ПОЛОВОЕ – размножение, при котором происходит половой процесс, в результате чего образуется зигота, вырастающая в новую особь или дающая споры.

РЕПРОДУКЦИЯ (лат. *re* приставка, обозначающая возобновление или повторность действия, + *productio* производство, произведение) – воспроизведение, размножение, возобновление.

СИНГАМИЯ (греч. *syn* вместе + *gamos* брак) – половой процесс, при котором происходит слияние гамет и образование зиготы.

СМЕНА ПОКОЛЕНИЙ – последовательная смена спорофита гаметофитом или гаметофита спорофитом.

СМЕНА ФОРМ РАЗВИТИЯ – смена спорофита гаметофитом или гаметофита спорофитом, при которой и тот и другой могут воспроизводить себя в течение нескольких поколений.

СМЕНА ЯДЕРНЫХ ФАЗ – смена гаплоидной фазы на диплоидную (в результате оплодотворения) и диплоидной на гаплоидную (в результате мейоза).

СОМАТИЧЕСКАЯ редукция (греч. *sōma* тело) – мейоз в вегетативных клетках диплоидного гаметофита (*Chlorophyta* – *Prasiola*) или спорофита (*Rhodophyta* – *Lemanea*).

СПЕРМАТОЗОИД (греч. *sperma* семя + *zōon* животное + *eidos* вид) – подвижная мужская гамета с 2–многими жгутиками.

СПОРА (греч. *spora* сев, семя) – специализированная клетка, служит для бесполого размножения и расселения организмов, формирует гаметофит, гаметоспорофит, спорофит.

СПОРАНГИЙ (греч. *spora* сев, семя + *angeion* сосуд,местилище) – орган бесполого размножения, в котором формируются споры: 1) у низших растений – одноклеточный, одноили многокамерный; 2) у высших растений – многоклеточный.

СПОРИЧЕСКАЯ редукция (греч. *spora* сев, семя) – мейоз при образовании спор (*Phaeophyta* – *Laminaria*, *Chlorophyta* – *Ulva*).

СПОРОГЕНЕЗ (греч. spora сев, семя + genesis происхождение, возникновение) – процесс образования спор.

СПОРОНОШЕНИЕ (греч. spora сев, семя) – формирование спор на растении.

СПОРОФИТ (греч. spora семя + phyton растение) – бесполое поколение жизненного цикла, формирует споры: 1) у низших растений начинается развитие от споры или зиготы, имеет гаплоидный или диплоидный набор хромосом; 2) у высших растений начинается развитие с зиготы, имеет диплоидный набор хромосом.

ЦИКЛ ВОСПРОИЗВЕДЕНИЯ – см. **ЦИКЛ ЖИЗНЕННЫЙ**.

ЦИКЛ ЖИЗНЕННЫЙ – см. **ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ**.

ЦИКЛ РАЗВИТИЯ – см. **ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ**.

ЯЙЦЕКЛЕТКА – неподвижная женская гамета, в результате оплодотворения которой или при апомиксисе развивается новый организм.

НИЗШИЕ СПОРОВЫЕ РАСТЕНИЯ

АВТОГАМИЯ (греч. autos сам + gamos брак) – тип полового процесса, при котором происходит слияние сестринских ядер – самооплодотворение (Bacillariophyta, Chrysophyta).

АВТОСПОРА (греч. automatos самодействующий, самопроизвольный + spora сев, семя) – неподвижная спора, имеет характерные для материнской клетки очертания и особенности оболочки, служит для перенесения неблагоприятных условий и бесполого размножения (Chlorophyta – Chlorococcales, Xanthophyta – Tribonematales).

АЗИГОТА (греч. а отрицательная частица + zygōtos соединенный вместе) – женская гамета, развившаяся без оплодотворения (Chlorophyta – Conjugatophyceae, Bacillariophyta).

АКИНЕТА (греч. akinētos неподвижный, малоподвижный) – толстостенная, заполненная запасными веществами и пигментами клетка нитчатых водорослей, служит для перенесения неблагоприятных условий и вегетативного размножения; оболочка материнской клетки участвует в образовании ее оболочки (Chlorophyta – Ulotrichales, Xanthophyta – Vaucheria).

АКРОНЕМА (греч. akron вершина, конец + nēma нить) – терминальный, часто спирально закрученный придаток жгутиков мужской гаметы; с помощью акронемы переднего жгутика осуществляется начальный контакт с женской гаметой (Chlorophyta, Rhaeophyta).

АМЕБОИД (греч. amoibē изменение + eidos вид) – специализированная одноклеточная структура, не имеет твердой клеточной оболочки и постоянной формы тела, передвигается с помощью псевдоподий, служит для бесполого размножения (Chrysophyta, Xanthophyta).

АМЕБОИДНЫЙ (ризоподиальный) тип структуры (греч. amoibē изменение + eidos вид) – характеризуется одноклеточным талломом, лишенным твердой клеточной оболочки и постоянной формы тела, передвигающимся с помощью псевдоподий – одиночные организмы (Chrysophyta, Xanthophyta).

АНИЗОГАМИЯ (греч. anisos неравный + gamos брак) – тип полового процесса, при котором происходит слияние подвижных мужской и женской гамет, различающихся по размеру (Bacillariophyta, Chlorophyta – Chlorococcales, Siphonales, Tetrasporales, Volvocales, Ulothrichales).

АНТЕРОЗОИД (греч. anthēros цветущий + eidos вид) – подвижная мужская гамета с 2–многими жгутиками (Charophyta – Chara, Chlorophyta – Oedogonium, Xanthophyta – Vaucheria).

АПЛАНОГАМЕТА (греч. aplanēs неподвижный + gametēs супруг, gametē супруга) – протопласт клетки, выполняющий функцию гаметы (Chlorophyta – Conjugatophyceae).

АПЛАНОСПОРА (греч. aplanēs неподвижный + spora сев, семя) – неподвижная спора с тонкой оболочкой, служит для бесполого размножения (Chlorophyta – Trentepohlia, Xanthophyta – Vaucheria).

АУКСИЛЯРНАЯ КЛЕТКА (лат. auxiliaries вспомогательный) – клетка, от которой начинается развитие гонимобласт (Rhodophyta – Florideophyceae).

АУКСОСПОРА (греч. auxō выращиваю, увеличиваю + spora сев, семя) – клетка с тонкой оболочкой, формируется из зиготы, без периода покоя увеличивается в размерах и превращается в вегетативную клетку (Bacillariophyta).

АЭРОФИТОН (греч. aēr воздух + phyton растение) – составляют водоросли, обитающие на поверхности различных предметов вне водоемов (Chlorophyta – Chlorella, Rhodophyta – Porphyridium).

БЕНТОС (греч. benthos глубина) – составляют водоросли, обитающие на дне водоемов на предметах, живых и мертвых организмах в прикрепленном и некрепленном состоянии (Bacillariophyta – Navicula, Charophyta – Chara, Chlorophyta – Caulerpa, Phaeophyta – Fucus, Rhodophyta – Porphyra).

БИСПОРА (лат. bi двойной + греч. spora сев, семя) – неподвижная или способная к амебоидному движению спора без оболочки, образуется по две в тетраспорангии, формирует гаметофит или гаметоспорофит (Rhodophyta – Florideophyceae).

ВОДОРОСЛИ – талломные споровые растения.

ГЕМИЗОСПОРА (греч. hēmi половина + zōon животное + spora сев, семя) – зооспора, утратившая жгутики, но сохранившая сократительные вакуоли и стигму, способна к амебоидному движению, служит для бесполого размножения (Chlorophyta – Protococcosphyceae).

ГЕТЕРОГАМИЯ (греч. heteros иной, другой + gamos брак) – см. АНИЗОГАМИЯ.

ГЕТЕРОТАЛЛИЗМ (греч. heteros иной, другой + thallos молодая ветвь, росток) – раздельнополовость у водорослей с изогамным половым процессом, выражается в физиологическом и генетическом разделении полов без морфологических различий мужских и женских особей и гамет; зигота образуется при слиянии гамет, происходящих от разных особей (Chlorophyta – Chlamydomonas).

ГЕТЕРОТРИХАЛЬНЫЙ (разнонитчатый) тип структуры (греч. heteros иной, другой + trichos волос) – характеризуется нитчатым талломом: горизонтальные, стелющиеся по субстрату нити выполняют функцию прикрепления; вертикальные, поднимающиеся над субстратом – ассимиляционную и репродуктивную функции (Chlorophyta – Stigeoclonium, Phaeophyta – Sphacelaria, Rhodophyta – Lemanea, некоторые Chrysophyta, Xanthophyta).

ГИПНОЗИГОТА (греч. hypnos сон + zygotos соединенный вместе) – зигота с многослойной оболочкой, находится в состоянии покоя (до нескольких месяцев), служит для переживания неблагоприятных условий (Chlorophyta – Volvocales).

ГИПНОСПОРА (греч. hypnos сон + spora сев, семя) – неподвижная спора с особо утолщенной оболочкой и богатым запасом питательных веществ, служит для перенесения неблагоприятных условий; оболочка материнской клетки не участвует в образовании ее оболочки (Chlorophyta, Xanthophyta).

ГИПОТЕКА (греч. hupo под, внизу + thēkēместилище, сумка) – внутренняя, меньшая часть панциря (Bacillariophyta).

ГОЛОГАМИЯ (греч. holos полный + gamos брак) – тип полового процесса, при котором сливаются две одноклеточные особи (Chlorophyta – Volvocales, Chrysophyta).

ГОМОТАЛЛИЗМ (греч. homos равный, одинаковый + thallos молодая ветвь, росток) – обоуполовость у водорослей с изогамным половым процессом, выражается в неразделении полов; зигота образуется при слиянии гамет, происходящих от одной особи (Chlorophyta – Chlamydomonas).

ГОНИДИЯ (греч. gonē рождение) – клетка, в которой образуется дочерняя колония (Chlorophyta – Volvox).

ГОНИМОБЛАСТ (греч. gonē рождение + blastos росток) – разветвленная нить, образуется из оплодотворенного карпогона или из ауксилярной клетки, формирует карпоспорангии (Rhodophyta – Florideophyceae).

ЗИГОСПОРА (греч. zygotos соединенный вместе + spora сев, семя) – клетка с плотной оболочкой, формируется из зиготы в результате полового процесса конъюгации (Chlorophyta – Conjugatophyceae).

ЗООИД (греч. *zōon* животное + *eidos* вид) – подвижная, со жгутиками клетка, функционирует двояко: как гамета – сливаясь попарно, формирует спорофит, и как зооспора – прорастает в гаметофит (*Phaeophyta* – *Ectocarpus*).

ЗООСПОРА (греч. *zōon* животное + *spora* сев, семя) – подвижная спора с 1, 2, 4 или многими жгутиками, с оболочкой или без нее, иногда с хроматофорами и стигмой, служит для бесполого размножения (*Chlorophyta*, *Chrysophyta*, *Phaeophyta* *Xanthophyta*).

ЗООСПОРАНГИЙ (греч. *zōon* животное + *angeion* сосуд, вместилище) – одноклеточный орган бесполого размножения, формирует зооспоры (1, 2, 4–8, 16–32) (*Chlorophyta*, *Chrysophyta*, *Phaeophyta* *Xanthophyta*).

ИЗОГАМЕТА (греч. *isos* равный, одинаковый + *gametēs* супруг, *gametē* супруга) – одна из гамет, одинаковых по размеру, форме и подвижности.

ИЗОГАМИЯ (греч. *isos* равный, одинаковый + *gamos* брак) – тип полового процесса, при котором происходит слияние подвижных мужской и женской гамет, одинаковых по размеру (*Bacillariophyta*, *Chlorophyta* – *Tetrasporales*, *Volvocales*, *Chrysophyta*).

ИЗОМОРФНАЯ смена поколений (греч. *isos* равный, одинаковый + *morphē* форма) – смена поколений, при которой гаметофит и спорофит морфологически не различимы (*Phaeophyta* – *Ectocarpus*, *Chlorophyta* – *Ulva*).

КАРПОГОН (греч. *karpos* плод + *gonē* рождение) – одноклеточный женский орган полового размножения, состоит из брюшка и трихогины, формирует яйцеклетку (*Rhodophyta*).

КАРПОГОННАЯ ветвь (греч. *karpos* плод + *gonē* рождение) – короткая нить, из базальной клетки которой образуется карпогон (*Rhodophyta*).

КАРПОСПОРА (греч. *karpos* плод + *spora* сев, семя) – неподвижная или иногда способная к амебоидному движению диплоидная спора без оболочки, образуется после оплодотворения в карпогоне или в нитях гонимобласта, формирует спорофит (*Rhodophyta*).

КАРПОСПОРАНГИЙ (греч. *karpos* плод + *spora* сев, семя + *angeion* сосуд, вместилище) – одноклеточный орган бесполого размножения, развивается из брюшка карпогона или из конечной клетки гонимобласта, формирует одну карпоспору (*Rhodophyta*).

КАРПОСПОРОФИТ (греч. *karpos* плод + *spora* сев, семя + *phyton* растение) – поколение жизненного цикла водорослей, представленное нитями гонимобласта, формирует карпоспоры, имеет диплоидный набор хромосом (*Rhodophyta* – *Florideophyceae*).

КОККОИДНЫЙ тип структуры (греч. *kokkos* зерно + *eidos* вид) – характеризуется одноклеточным талломом с плотной клеточной оболочкой и постоянной формой тела, неподвижным в вегетативном состоянии – одиночные и колониальные организмы (все отделы за исключением *Euglenophyta*).

КОЛОНИЯ (лат. *colonia* поселение) – объединение организмов одного вида, формируется вследствие нерасхождения дочерних особей, образующихся при вегетативном размножении (*Bacillariophyta* – *Diatoma*) или при соединении зооспор (*Chlorophyta* – *Hydrodictyon*), автоспор (*Chlorophyta* – *Scenedesmus*).

КОММЕНСАЛИЗМ (лат. *com* с, вместе + *mensa* стол, трапеза) – форма симбиоза, при которой один из партнеров системы (комменсал) возлагает на другого (хозяина) регуляцию своих отношений с внешней средой, но не вступает с ним в тесные отношения (*Bacillariophyta* – *Nitzschia* в слизи *Symbella*).

КОНЦЕПТАКУЛ (лат. *conceptaculum* вместилище) – углубление на талломе, в котором развиваются гаметангии (*Phaeophyta*) или тетраспорангии (*Rhodophyta*).

КОНЬЮГАЦИЯ (лат. *conjugation* соединение) – тип полового процесса, при котором происходит слияние содержимого протопластов вегетативных клеток через конъюгационный канал: боковая – слияние содержимого соседних клеток одной и той же особи (*Chlorophyta* – *Zygnematales*); лестничная – слияние содержимого клеток разных особей (*Chlorophyta* – *Zygnematales*, *Desmidiaceae*).

КОПУЛЯЦИЯ (лат. *copulation* соединение) – слияние почти или совсем не различающихся гамет (особей).

МИНУС-ГАМЕТА (лат. minus менее + gameta гамета) – гамета одного пола при изогамном половом процессе, не отличается морфологически от гаметы другого пола (Chlorophyta – Volvocophyceae).

МАСТИГОНЕМЫ (?) – нитевидные отростки, прикреплены по длине жгутика, способствуют передвижению зооспоры (Xanthophyta – Botrydium).

МОНАДНЫЙ тип структуры (греч. monas (monados) единица, неделимое) – характеризуется одноклеточным талломом с твердой клеточной оболочкой и постоянной формой тела, передвигающимся с помощью жгутиков – одиночные и колониальные организмы (Chlorophyta, Chrysophyta, Xanthophyta).

МОНОСПОРА (греч. monos один, единый + spora сев, семя) – неподвижная или способная к амёбоидному движению спора без оболочки, образуется одна в моноспорангии, формирует гаметофит или гаметоспорофит (Phaeophyta, Rhodophyta – Bangiophyceae, некоторые Florideophyceae).

МОНОСПОРАНГИЙ (греч. monos один, единый + spora сев, семя + angeion сосуд, вместилище) – одноклеточный орган бесполого размножения, формирует моноспору (Rhodophyta – Bangiophyceae, некоторые Florideophyceae).

НЕЙСТОН (греч. neusteon способный плавать) – составляют водоросли, обитающие в поверхностной пленке водоемов (Chlorophyta – Chlamydomonas, Chrysophyta – Chromulina).

НЕМАТЕЦИЙ (греч. nēma нить + thēkē вместилище, сумка) – подушечка на поверхности таллома, состоит из вертикальных нитей, из которых или среди которых развиваются тетраспорангии (Rhodophyta – Phyllophora).

ООБЛАСТЕМНАЯ НИТЬ (греч. ὄον яйцо + blastos росток) – нить, образуется из брюшка карпогона после оплодотворения, соединяет его с ауксилярной клеткой (Rhodophyta – Florideophyceae).

ООГОНИЙ (греч. ὄον яйцо + gonē рождение) – одноклеточный женский орган полового размножения, формирует яйцеклетку (Charophyta – Chara, Chlorophyta – Oedogonium, Xanthophyta – Vaucheria).

ООСПОРА (греч. ὄον яйцо + spora сев, семя) – клетка с плотной оболочкой, формируется из зиготы в результате оогамного полового процесса (Charophyta – Chara, Chlorophyta – Oedogonium, Xanthophyta – Vaucheria).

ПАЛЬМЕЛЛОИДНЫЙ тип структуры (лат. palmes пальмовая ветвь + греч. eidos вид) – характеризуется макроскопическими, преимущественно прикрепленными к субстрату слизистыми телами определенной формы, содержащими клетки коккоидной структуры (Xanthophyta).

ПАНЦИРЬ (нем. panzer живот) – прочная клеточная оболочка из кремнезема (Bacillariophyta, Chrysophyta – Chrysomonadales).

ПАНЦИРНЫЙ тип структуры (нем. panzer живот) – характеризуется одноклеточным талломом с прочной клеточной оболочкой из кремнезема и постоянной формой тела, неподвижным в вегетативном состоянии – одиночные и колониальные организмы (Bacillariophyta).

ПАРАФИЗЫ (греч. para возле, мимо, вне + physis возникновение, вырастание) – бесплодные нити из одной или нескольких клеток, располагаются между тетраспорангиями или гаметангиями в концептакулах (Phaeophyta).

ПАРЕНХИМАТОЗНЫЙ (тканевой) тип структуры (греч. para возле, при + enchyma влитое, разлитое) – характеризуется многоклеточным макроскопическим пластинчатым талломом с клетками, дифференцированными на ткани (Phaeophyta – Laminaria).

ПЕРИФИТОН (греч. peri вокруг, около, возле + phyton растение) – составляют водоросли, обитающие на поверхности организмов, а также движущихся или обтекаемых водой предметов, не связанных с дном водоема (Bacillariophyta – Cymbella, Chlorophyta – Coleochaete, Xanthophyta – Characiopsis).

ПИРЕНОИД (греч. pyren косточка + eidos вид) – образование белковой природы, ферментативный центр, продуцирующий энзимы, полимеризующие молекулы глюкозы в

крахмал, и рибулезодифосфаткарбоксилазу, участвующую в начальных стадиях темновой фазы фотосинтеза.

ПЛАЗМОДИЙ (plasma вылепленное, оформленное) – вегетативное одноклеточное многоядерное тело, не имеет плотной клеточной оболочки и постоянной формы тела, передвигается с помощью псевдоподий (Xanthophyta – Muxochloris).

ПЛАНКТОН (греч. plankton блуждающий) – составляют водоросли, обитающие в толще воды (Bacillariophyta, Chlorophyta – Volvocophyceae, Chlorococcales).

ПЛАНОЗИГОТА (греч. plankton блуждающий + zygotos соединенный вместе) – зигота с тонкой оболочкой, передвигается с помощью жгутиков (Chlorophyta – Ulothrichales, Volvocophyceae).

ПЛАСТИНЧАТЫЙ тип структуры – характеризуется многоклеточным макроскопическим пластинчатым талломом, состоящим из 1–2 или нескольких слоев клеток, не дифференцированных на ткани (Chlorophyta – Ulva, Rhodophyta – Porphyra).

ПЛЮС-ГАМЕТА (лат. plus более + gameta гамета) – гамета одного пола при изогамном половом процессе, не отличается морфологически от гаметы другого пола (Chlorophyta – Volvocophyceae).

ПОЛИСПОРА (греч. poly много + spora сев, семя) – неподвижная или способная к амебоидному движению спора без оболочки, образуется в большом количестве в тетраспорангии, формирует гаметофит или гаметоспорофит (Rhodophyta – Bangiophyceae).

ПОЛИЭДР (греч. poly много + hedra поверхность, сторона) – многогранник, покоящаяся стадия в жизненном цикле, служит для распространения водоросли (Chlorophyta – Hydrodictyon).

ПРОКАРПИЙ (греч. pro перед, раньше + karpos плод) – совокупность карпогона и ауксиллярной клетки (клеток) (Rhodophyta – Florideophyceae).

ПРОЛИФЕРАЦИЯ (лат. proles потомство + ferre нести) – разрастание ткани путем новообразования клеток (Rhodophyta – Florideophyceae).

ПРОСПОРА (греч. pro перед, раньше + spora сев, семя) – неподвижная спора с тонкой оболочкой, образуется в концептакуле, формирует гаметофит, живущий на спорофите (Phaeophyta – Fucus).

ПРОТОНЕМА (греч. prōtos первый + nēma (nēmatos) нить) – ювенильная стадия развития гаметофита или спорофита, имеет вид нити (Charophyta) или диска (Phaeophyta), предшествует развитию макроскопических талломов.

ПСЕВДОПАРЕНХИМАТОЗНЫЙ (ложнотканевой) тип структуры (греч. pseudos ложь + para возле, при + enchyma влитое, разлитое) – характеризуется многоклеточным макроскопическим пластинчатым талломом с клетками, не дифференцированными или дифференцированными на «ткани», отличающиеся от настоящих тканей способом образования – срастанием нитей разветвленного нитчатого слоевища (Chlorophyta – Protoderma, Rhodophyta – Lemanea).

ПСЕВДОПОДИИ (греч. pseudos ложь + podos нога) – временные широкие, закругленные цитоплазматические выпячивания клетки, служат для передвижения и захвата пищи (Chrysophyta – Chrysopodophyceae, Xanthophyta – Muxochloris).

РЕЦЕПТАКУЛ (лат. receptaculum ложе) – расширенная верхняя часть таллома, на которой развиваются гаметофиты (Phaeophyta – Fucales).

РИЗОИДЫ (греч. rhiza корень + eidos вид) – выросты клетки с утолщенной оболочкой, служат для прикрепления организма к субстрату (Chlorophyta – Cladophora, Phaeophyta – Laminaria).

РИЗОПОДИИ (греч. rhiza корень + podos нога) – временные тонкие, длинные, разветвленные, иногда анастомозирующие цитоплазматические выпячивания, служат для передвижения, захвата пищи, иногда для прикрепления организма к субстрату (Chrysophyta – Chrysopodophyceae).

СИНЗООСПОРА (греч. *syn* вместе + *zōon* животное + *spora* сев, семя) – многоядерная, снабженная хроматофорами, подвижная благодаря многочисленным жгутикам зооспора (*Chlorophyta – Vaucheria*).

СИФОНАЛЬНЫЙ (неклеточный) тип структуры (греч. *siphōn* трубка) – характеризуется талломом сравнительно крупных размеров и определенной дифференциации, лишенным внутриклеточных оболочек (*Chlorophyta – Siphonophyceae*).

СИФОНОКЛАДАЛЬНЫЙ тип структуры (греч. *siphōn* трубка + *klados* ветвь) – характеризуется талломом разной величины и степени дифференциации, состоит из многоядерных сегментов, образующихся в результате сегрегативного деления, при котором формирование оболочки происходит независимо от деления ядра (*Chlorophyta – Siphonocladales*).

СКАФИДИЙ (лат. *scaphidium* несущий) – см. **КОНЦЕПТАКУЛ**.

СОРУС (греч. *sōros* куча) – группа спорангиев или гаметангиев (*Rhodophyta*).

СПЕРМАТАНГИЙ (греч. *sperma* семя + *angeion* сосуд) – одноклеточный мужской орган полового размножения, формирует один спермаций (*Rhodophyta*).

СПЕРМАЦИЙ (греч. *sperma* семя) – неподвижная, иногда способная к амeboидному движению мужская гамета (*Rhodophyta*).

СПОРОГЕННАЯ НИТЬ (греч. *spora* сев, семя + *genesis* происхождение, возникновение) – см. **ОБЛАСТЕННАЯ НИТЬ**.

СТИГМА (греч. *stigma* клеймо, пятно) – светочувствительный глазок, служит для регуляции направленного движения клеток путем улавливания световых импульсов, их трансформации и передачи жгутиковому аппарату (*Chlorophyta – Volvocophyceae*).

ТАЛЛОМ (греч. *thallos* молодая ветвь, росток) – вегетативное тело растения, не расчлененное на органы.

ТЕТРАСПОРА (греч. *tetra* четыре + *spora* сев, семя) – неподвижная или способная к амeboидному движению спора без оболочки, образуется по четыре в тетраспорангии, формирует гаметофит или гаметоспорофит (*Phaeophyta – Dictyotales, Rhodophyta – Florideophyceae*).

ТЕТРАСПОРАНГИЙ (греч. *tetra* четыре + *spora* сев, семя + *angeion* сосуд, вместилище) – одноклеточный орган бесполого размножения, формирует тетраспоры (*Phaeophyta – Dictyotales*); биспоры, полиспоры, тетраспоры (*Rhodophyta – Florideophyceae*).

ТЕТРАСПОРОФИТ (греч. *tetra* четыре + *spora* сев, семя + *phyton* растение) – бесполое поколение жизненного цикла водорослей, формирует тетраспоры, имеет диплоидный набор хромосом (*Rhodophyta*).

ТРИХАЛЬНЫЙ (нитчатый) тип структуры (*trichos* волос) – характеризуется нитчатым талломом, не дифференцированным по функциям (*Chlorophyta, Chrysophyta, Rhodophyta, Xanthophyta*).

ТРИХОГИНА (греч. *trichos* волос + *gynē* женщина) – верхняя суженная часть женского органа полового размножения – карпогона, служит для улавливания сперматозоидов (*Rhodophyta*).

ХАРОФИТНЫЙ тип структуры – характеризуется многоклеточным макроскопическим талломом членистого строения, состоящим из главного «побега» с мутовками боковых «побегов» и отходящими книзу ризоидами (*Charophyta*).

ХЛАМИДОСПОРА (греч. *chlamys* плащ + *spora* сев, семя) – неподвижная спора с толстой оболочкой, служит для перенесения неблагоприятных условий (*Chlorophyta – Desmidiaceae*).

ХОЛОГАМИЯ – см. **ГОЛОГАМИЯ**.

ХРОМАТОФОР (греч. *chrōma* (*chrōmatos*) цвет + *phoros* несущий) – пластида, содержит пигменты, обеспечивающие фотосинтез, имеет разную форму, субмикроскопическую структуру и набор пигментов.

ЦЕНОБИЙ (греч. *koinobios* совместная жизнь) – колония, в которой число клеток определяется на ранних стадиях развития и не меняется до следующей репродуктивной фазы (Chlorophyta – Protococophyceae, Volvocophyceae).

ЦИКЛОМОРФОЗ (греч. *kuklos* круг + *morphē* форма) – сезонная смена морфологических форм развития; этот термин применяется вместо термина «цикл жизненный» по отношению к водорослям, характеризующимся отсутствием полового процесса (Chlorophyta – агамные и апогамные виды).

ЦИСТА (*kystis* пузырь) – временная форма существования одноклеточных водорослей в неблагоприятных условиях, характеризуется наличием защитной оболочки (Chlorophyta, Chrysophyta, Xanthophyta).

ЦИСТОКАРПИЙ (греч. *kystis* пузырь + *karpos* плод) – зрелый гонимобласт, заключенный в обертку из окружающих его вегетативных клеток и клеток, расположенных рядом с карпогонными ветвями (Rhodophyta).

ЭДАФОН (греч. *edaphos* почва) – составляют водоросли, обитающие на поверхности почвы и в почве (Chlorophyta – Prasiola, Xanthophyta – Vaucheria).

ЭМБРИОСПОРА (греч. *embryon* зародыш + *spora* сев, семя) – неподвижная спора с тонкой оболочкой, образуется из зооспоры, прорастает в гаметофит без периода покоя (Phaeophyta – Laminaria).

ЭНДОБИОНТ (греч. *endon* внутри + *biōn* живущий) – организм, обитающий внутри других организмов (некоторые Chlorophyta).

ЭНДОСИМБИОНТ (греч. *endon* внутри + *symbiōsis* совместная жизнь) – организм, обитающий внутри других организмов во взаимовыгодном сожительстве (Chlorophyta – Chlorella, Chlorococum).

ЭНДОЗОИД (греч. *endon* внутри + *zōon* животное + *eidōs* вид) – организм, обитающий внутри тела животных.

ЭНДОФИТ (греч. *endon* внутри + *phyton* растение) – организм, обитающий в тканях или клетках растительных организмов, но не использующий их как пищевой ресурс (Chlorophyta – Chlorochytrium, Chrysophyta – Chromulina, Rhodophyta, Xanthophyta – Muxochloris).

ЭПИБИОНТ (греч. *epi* на, над, сверх + *biōn* живущий) – организм, обитающий на других организмах (некоторые Chlorophyta).

ЭПИЗОИД (греч. *epi* на, над, сверх + *zōon* животное + *eidōs* вид) – организм, обитающий на поверхности тела животных, но не использующий их как пищевой ресурс (Bacillariophyta – Sinedra на циклопах, Chlorophyta – Chlorococcales, Tetrasporales, Xanthophyta – Characiopsis на ракообразных, коловратках).

ЭПИТЕКА (греч. *epi* на, над, сверх + *thēkē*местилище, сумка) – внешняя, большая часть панциря (Bacillariophyta).

ЭПИФИТ (греч. *epi* на, над, сверх + *phyton* растение) – организм, обитающий на поверхности других растений, но не использующий их как пищевой ресурс (Bacillariophyta, Chlorophyta – Oedogoniales, Rhodophyta – Florideophyceae, Xanthophyta – Peroniella).

ВЫСШИЕ СПОРОВЫЕ И ГОЛОСЕМЕННЫЕ РАСТЕНИЯ

АМФИГАСТРИИ (греч. *amphi* вокруг, около, двоякий + *gastēr* желудок) – однослойные многоклеточные выросты на брюшной стороне таллома, прижимают к таллому язычковые ризоиды (Bryophyta – Hepaticopsida).

АКТИНОСТЕЛА (греч. *aktis* (aktinos) луч + *stēlē* столб, колонна) – тип стелы, в которой тяж ксилемы (древесины), окруженный флоэмой (лубом), имеет радиальные выступы в виде звезды (Lycopodiophyta, Polypodiophyta).

АНТЕРИДИАЛЬНАЯ клетка (греч. *anthēros* цветущий) – одна из клеток мужского гаметофита, образуется при делении ядра микроспоры, формирует генеративную клетку и клетку-гаусторию (Pinophyta – Сусадopsida) трубки или ядро трубки (Pinophyta, кроме Gnetopsida).

АНТЕРИДИАЛЬНАЯ подставка (греч. anthēros цветущий) – вырост на мужском талломе, заканчивается многолопастным диском, в верхней части которого расположены антеридии (Bryophyta – Marchantiales).

АНТЕРИДИОФОР (греч. anthēros цветущий + phoros несущий) – см. **АНТЕРИДИАЛЬНАЯ ПОДСТАВКА**.

АНТЕРОФОР (греч. anthēros цветущий + phoros несущий) – видоизмененные сросшиеся микроспорофиллы, на вершине которых располагаются синангии (Pinophyta – Ephedrales).

АПОГАМИЯ (греч. apo без + gamos брак) – одна из форм апомиксиса, при которой спорофит образуется из вегетативных клеток гаметофита (Lycopodiophyta – Selaginellales, Polypodiophyta).

АПОСПОРИЯ (греч. apo без + spora сев, семя) – одна из форм апомиксиса, при которой гаметофит образуется из вегетативных клеток спорофита (Lycopodiophyta – Isoëtales, Polypodiophyta).

АПОФИЗА (греч. apophysis отросток) – нижняя часть коробочки (Bryophyta – Bryales).

АРТРОСТЕЛА (греч. arthron сустав + stēlē столб, колонна) – тип стелы, в которой закрытые коллатеральные проводящие пучки расположены концентрически, характеризуется членистым строением, наличием центральной, пучковых (каринальных) и ложбиночных (валекулярных) полостей (Equisetophyta).

АРХЕГОНИАЛЬНАЯ камера (греч. archē начало + gonē рождение) – небольшая полость в семязачатке, которая образуется в результате отслаивания женского гаметофита от нуцеллуса (Pinophyta – Cycadopsida, Ginkgoopsida).

АРХЕГОНИАЛЬНАЯ подставка (греч. archē начало + gonē рождение) – вырост на женском талломе, заканчивается многолучевой звездой, под лучами которой расположены архегонии (Bryophyta – Marchantiales).

АРХЕГОНИАЛЬНЫЕ растения (греч. archē начало + gonē рождение) – растения, имеющие женский орган полового размножения – архегоний (Bryophyta, Lycopodiophyta, Equisetophyta, Polypodiophyta, Pinophyta).

АРХЕГОНИАТЫ – см. **АРХЕГОНИАЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ**.

АРХЕГОНИЙ (греч. archē начало + gonē рождение) – многоклеточный женский орган полового размножения (Bryophyta, Lycopodiophyta, Equisetophyta, Polypodiophyta, Pinophyta).

АРХЕГОНИОФОР (греч. archē начало + gonē рождение + phoros несущий) – см. **АРХЕГОНИАЛЬНАЯ ПОДСТАВКА**.

АРХЕСПОРИЙ (греч. archē начало + spora сев, семя) – ткань внутри спорангия, из которой образуются материнские клетки спор (Bryophyta, Lycopodiophyta, Equisetophyta, Polypodiophyta, Pinophyta).

АУКСИБЛАСТ (греч. auxanō увеличиваю, расту + blastos росток) – удлиненный побег с неограниченным ростом, несет листья (зеленые и чешуевидные) и укороченные побеги (Pinophyta – Pinopsida).

БРАХИБЛАСТ (греч. brachys короткий + blastos росток) – укороченный побег с ограниченным ростом, несет несколько (от 2 до 40) игловидных листьев – хвою (Pinophyta – Pinopsida).

БРЮШКО АРХЕГОНИЯ – нижняя расширенная часть архегония, в которой находится яйцеклетка (Bryophyta, Lycopodiophyta, Equisetophyta, Polypodiophyta, Pinophyta).

БРЮШНАЯ КАНАЛЬЦЕВАЯ клетка – клетка, расположенная в брюшке архегония над яйцеклеткой (Bryophyta, Lycopodiophyta, Equisetophyta, Polypodiophyta, большинство Pinophyta).

ВАЙЯ (греч. báion пальмовая ветвь) – лист, образовавшийся в филогенезе путем срастания и уплощения теломов, нарастает верхушкой (Polypodiophyta).

ВЕГЕТАТИВНАЯ клетка – см. **КЛЕТКА ТРУБКИ**.

ВОЗДУШНЫЕ МЕШКИ – полости (полость), образующиеся при расхождении интины и экзины у пыльцевого зерна, служат для распространения его по воздуху (часть Pinophyta).

ВЫВОДКОВАЯ КОРЗИНОЧКА – формируется на талломе, содержит выводковые почки (Bryophyta – Marchantiopsida).

ВЫВОДКОВАЯ ПОЧКА – формируется в выводковой корзиночке или колбочке, служит для вегетативного размножения (Bryophyta – Marchantiopsida).

ГАМЕТОФИТНАЯ линия эволюции (греч. gametēs супруг, gametē супруга + phyton растение) – включает высшие растения, развивающиеся с преобладанием гаметофита в жизненном цикле (Bryophyta).

ГАПЛОСТЕЛА (греч. haploos одиночный, простой + stēlē столб, колонна) – тип стелы, в которой тяж ксилемы (древесины), окруженный флоэмой (лубом), имеет вид окружности (Bryophyta, Lycopodiophyta).

ГАУСТОРИЯ (лат. haustor черпающий, пьющий, глотающий) – 1) основание, которым спорофит (спорогон) прикрепляется к гаметофиту и воспринимает из его клеток питательные вещества (Bryophyta); 2) одна из клеток мужского гаметофита, формируется при делении ядра антеридиальной клетки, служит для всасывания питательных веществ из нуцеллуса (Pinophyta – Cycadopsida, Ginkgoopsida).

ГЕНЕРАТИВНАЯ клетка (лат. generare порождать, производить) – одна из двух клеток, образуется из антеридиальной клетки мужского гаметофита, формирует сперматогенную клетку (Pinophyta, кроме Gnetopsida).

ГЕТЕРОСПОРА (греч. heteros другой + spora сев, семя) – спора разноспоровых высших растений (Lycopodiophyta – Isoëtopsida, Polypodiophyta – Salviniidae, Pinophyta)

ГИАЛИНОВАЯ клетка (греч. hyalos стекло) – крупная мертвая клетка с утолщенной вторичной оболочкой, состоящей из гиалина, выполняет водозапасающую функцию (Bryophyta – Sphagnum).

ГИАЛОДЕРМА (греч. hyalos стекло + derma кожа) – эпидермис и наружный слой коры каулидия, состоящие из гиалиновых клеток (Bryophyta – Sphagnum).

ГОЛОСЕМЕННЫЕ растения – растения, у которых семязачатки располагаются открыто на поверхности мегаспорофиллов или семенных чешуй (Pinophyta).

ДИКТИОСТЕЛА (греч. diktyon сеть + stēlē столб, колонна) – тип стелы, в которой концентрические проводящие пучки расположены в виде трехмерной сетки (Polypodiophyta).

ЗАРОСТОК – половое поколение жизненного цикла высших растений, формирует гаметы, начинает своё развитие с прорастания споры, имеет гаплоидный набор хромосом, характерен для представителей спорофитной линии эволюции (Lycopodiophyta, Equisetophyta, Polypodiophyta, Pinophyta).

ИНДУЗИЙ (лат. indusium верхняя туника) – вырост листа, покрывает спорангий или сорус (Polypodiophyta).

ИНТЕГУМЕНТ (лат. integumentum покрывало, покров) – наружная часть семязачатка, окружает его центральную часть (нуцеллус), формирует после оплодотворения семенную кожуру (Pinophyta).

ИНТИНА (лат. intus внутри) – 1) внутренняя оболочка споры (Bryophyta, Lycopodiophyta, Equisetophyta, Polypodiophyta); 2) внутренняя оболочка пыльцевого зерна (Pinophyta).

КАЛИПТРА (лат. calyptra колпачок) – колпачок, покрывает коробочку, служит для предохранения ее от высыхания, образуется из архегония (Bryophyta).

КАУЛИДИЙ (греч. kaulos стебель) – стеблеподобный орган гаплоидной природы (Bryophyta).

КАУЛОИД (греч. kaulos стебель + eidos вид) – стеблеподобный орган диплоидной природы (Rhyniophyta, Lycopodiophyta).

КЛЕТКА-ГАУСТОРИЯ, см. ГАУСТОРИЯ.

КЛЕТКА-НОЖКА – одна из двух клеток, образуется из генеративной клетки мужского гаметофита, способствует высвобождению мужских гамет из сперматогенной клетки (Pinophyta – Pinopsida).

КЛЕТКА ТРУБКИ – одна из двух клеток, образуется из антеридиальной клетки мужского гаметофита, формирует гаусторию (Pinophyta – Cycadopsida, Ginkgoopsida) или пыльцевую трубку (Pinophyta – Pinopsida, Gnetopsida).

КЛИВАЖ (англ. cleavage расщепление) – расщепление основного зародыша с образованием нескольких дополнительных зародышей (Pinophyta – Pinopsida).

КОЛОНКА – ряд бесплодных клеток внутри коробочки (Bryophyta – Bryopsida).

КОЛЬЦО – 1) несколько рядов мелких клеток, расположены на границе урочки с крышечкой, служат для отделения крышечки (Bryophyta); 2) один ряд клеток, расположен по гребню спорангия, служит аппаратом для его вскрывания и рассеивания спор (Polypodiophyta).

КОРОБОЧКА – часть спорогона, содержит спорангий (Bryophyta).

КРЫШЕЧКА – верхняя часть коробочки, сбрасывается ко времени созревания спор (Bryophyta).

ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫЙ ГАПЛОБИОНТНЫЙ уровень организации – уровень организации, где основной метамер – неветвистый участок каулидия с филлидиями (Bryophyta – Bryopsida).

ЛОЖНАЯ НОЖКА – удлиненная часть каулидия, на которой располагается ножка коробочки (Bryophyta – Sphagnales).

МАКРОСПОРА (греч. macros длинный, большой + spora сев, семя) – спора, формирует женский гаметофит (Lycopodiophyta – Isoëtopsida, Polypodiophyta – Salviniidae, Pinophyta).

МАССУЛА (лат. massula комочек) – легкая твердая пенистая масса, в которую погружены микроспоры, образуется из протопласта тапетума (Polypodiophyta – Salviniidae).

МАКРОФИЛЛ (греч. macros большой + phyllon лист) – лист, возникший в филогенезе в результате срастания и уплощения теломов (Equisetophyta, Polypodiophyta, Pinophyta).

МАКРОФИЛЬНАЯ линия эволюции – включает высшие растения, листья которых имеют теломное происхождение (Equisetophyta, Polypodiophyta, Pinophyta).

МЕГАСОРУС (греч. megas большой + sōros куча) – шарообразный сорус, наружная (защитная) оболочка которого имеет листовое происхождение (Polypodiophyta – Salviniidae).

МЕГАСПОРА (греч. megas большой + spora сев, семя) – см. МАКРОСПОРА.

МЕГАСПОРАНГИЙ (греч. megas большой + spora сев, семя + angeion сосуд, вместилище) – многоклеточный орган бесполого размножения, в котором формируются мегаспоры (Lycopodiophyta – Selaginellales, Polypodiophyta – Salviniidae, Pinophyta).

МЕГАСПОРОКАРПИЙ (греч. megas большой + karpos плод) – см. МЕГАСОРУС.

МЕГАСПОРОФИЛЛ (греч. megas большой + spora сев, семя + phyllon лист) – видоизмененный лист, на котором формируются мегаспорангии (Lycopodiophyta – Selaginellales, часть Pinophyta).

МЕГАСПОРОФИЛЛОИД (греч. megas большой + spora сев, семя + phyllon лист + eidos вид) – видоизмененный филлоид, на котором формируются мегаспорангии (Lycopodiophyta – Isoëtopsida).

МЕГАСТРОБИЛ (греч. megas большой + stróbilos шишка) – укороченный побег с видоизмененными листьями (кроющими чешуями) и побегами (семенными чешуями), несущими семязачатки (Pinophyta).

МИКРОПИЛЕ (греч. micros малый + pylē вход, отверстие) – узкий канал в покровах семязачатка на его вершине, через который проникают пылинки (Pinophyta).

МИКРОПИЛЯРНАЯ трубка (греч. micros малый + pylē вход, отверстие) – интегумент, вытянувшийся в виде трубки (Pinophyta – Gnetopsida).

МИКРОСОРУС (греч. micros малый + sōros куча) – шарообразный сорус, наружная (защитная) оболочка которого имеет листовое происхождение (Polypodiophyta – Salviniidae).

МИКРОСПОРА (греч. micros малый + spora семя) – спора, формирует мужской гаметофит (Lycopodiophyta – Selaginellales, Polypodiophyta – Salviniidae, Pinophyta).

МИКРОСПОРАНГИЙ (греч. micros малый + angeion сосуд, вместилище) – многоклеточный орган бесполого размножения, в котором формируются микроспоры (Lycopodiophyta – Selaginellales, Polypodiophyta – Salviniidae, Pinophyta).

МИКРОСПОРОКАРПИЙ (греч. micros малый + karpos плод) – см. МИКРОСОРУС.

МИКРОСПОРОФИЛЛ (греч. *micros* малый + *spora* сев, семя + *phyllon* лист) – видоизмененный лист, на котором формируются микроспорангии (*Lycopodiophyta* – *Selaginellales*, *Pinophyta*).

МИКРОСПОРОФИЛЛОИД (греч. *micros* малый + *spora* сев, семя + *phyllon* лист + *eidos* вид) – видоизмененный филлоид, на котором развиваются микроспорангии (*Lycopodiophyta* – *Isoëtopsida*).

МИКРОСТРОБИЛ (греч. *micros* малый + *stróbilos* шишка) – укороченный побег с видоизмененными листьями (микроспорофиллами), несущими микроспорангии (*Pinophyta*).

МИКРОФИЛЛ (греч. *micros* малый + *phyllon* лист) – лист, возникший в филогенезе как вырост на теломе (*Lycopodiophyta*).

МИКРОФИЛЬНАЯ линия эволюции – включает высшие растения, листья которых имеют знационное происхождение (*Lycopodiophyta*).

НУЦЕЛЛУС (лат. *nucella* орешек) – центральная часть семязачатка, соответствует мегаспорангию (*Pinophyta*).

ПАРАФИЗЫ (греч. *para* возле, при + *phusa* вздутие) – одно- или многоклеточные бесплодные выросты, расположены среди половых органов, служат для предохранения их от высыхания и повреждений (*Bryophyta* – *Polytrichum*).

ПЕРИАНТИЙ, перианций (греч. *peri* вокруг, около, возле + *anthos* цветок) – частное покрывало, вырост архегониальной подставки, окружает архегоний, а затем спорогон (*Bryophyta* – *Marchantiopsida*).

ПЕРИПЛАЗМОДИЙ (греч. *peri* вокруг, около, возле + *plasma* вылепленное, оформленное + *eidos* вид) – расплывшиеся клетки тапетума, содержимое которых формирует эписпорий (*Equisetophyta*) или периспорий (некоторые *Polypodiophyta*).

ПЕРИСПОРИЙ, перина (греч. *peri* вокруг, около, возле + *spora* семя) – внешняя (третья) оболочка споры, образуется из протопласта тапетума, иногда она расщепляется на лентовидные элатеры (*Polypodiophyta*, *Equisetophyta*).

ПЕРИСТОМ (греч. *peri* вокруг, около, возле + *stoma* рот) – ряд зубцов, расположенных по краю урночки, которые, совершая гигроскопические движения, регулируют высевание спор из коробочки (*Bryophyta* – *Polytrichales*).

ПЕРИХЕЦИЙ (греч. *peri* вокруг, около, возле +?) – общее покрывало, вырост антеридиальной подставки, окружает группу архегониев (*Bryophyta* – *Marchantiopsida*).

ПЛАЦЕНТА (лат. *placenta* лепешка) – вырост на нижней стороне листа, к которому прикрепляются спорангии (*Polypodiophyta*).

ПЛЕКТОСТЕЛА (греч. *plektos* сплетенный + *stēlē* столб, колонна) – тип стелы, в которой ксилема (древесина) расчленена на систему изгибающихся и периодически соединяющихся друг с другом тяжей, окруженных флоэмой (лубом) (*Lycopodiophyta*, *Polypodiophyta*).

ПОБЕГОВЫЙ уровень организации – уровень организации, где основной метамер – побег (*Pinophyta*).

ПОДВЕСОК – 1) формируется из верхней клетки, возникшей от первого деления зиготы (*Lycopodiophyta*); 2) формируется из клеток второго этажа предзародыша, продвигает зародыш в эндосперм, выделяет ферменты (*Pinophyta*).

ПОЛИЭМБРИОНИЯ (греч. *poly* много + *embryon* зародыш) – наличие нескольких зародышей в одном семени (*Pinophyta* – *Pinopsida*).

ПРЕДПОБЕГОВЫЙ уровень организации – уровень организации, где основной метамер – вайя (*Polypodiophyta*).

ПРЕДРОСТОК – см. **ПРОТОНЕМА**.

ПРОТАЛЛИАЛЬНАЯ клетка (греч. *prōtos* перед, раньше + *thallos* ветвь) – вегетативная клетка мужского гаметофита разноспоровых архегониальных растений, образуется при делении ядра микроспоры (*Lycopodiophyta* – *Isoëtopsida*, *Polypodiophyta* – *Salviniidae*, большинство *Pinophyta*).

ПРОТОНЕМА (греч. *prōtos* первый + *nēma* (nēmatos) нить) – ювенильная стадия развития гаметофита, имеет вид нити или пластинки (*Bryophyta*).

ПРОТОСТЕЛА (греч. *prōtos* первый + *stēlē* столб, колонна) – 1) см. **ГАПЛОСТЕЛА**; 2) все типы стелы, лишенные сердцевины – протостела, актиностела, плектостела (*Bryophyta*, *Lycopodiophyta*, некоторые *Polypodiophyta*).

ПРОЭМБРИО (лат. *pro* перед + *embryon* зародыш) – стадия развития зиготы до образования зародыша, представлена четырьмя этажами клеток по четыре клетки в каждом (*Pinophyta*).

ПЫЛИНКА – мужской заросток, гаметофит (*Pinophyta*).

ПЫЛЬЦЕВАЯ камера – небольшая полость в верхней части семязачатка между нуцеллусом и интегументом, в которую ведет микропиле (*Pinophyta*).

ПЫЛЬЦЕВАЯ трубка – образуется из клетки трубки (вегетативной клетки) мужского гаметофита, доставляет мужские гаметы (спермии) к яйцеклетке (*Pinophyta*).

ПЫЛЬЦЕВОЕ ЗЕРНО – см. **ПЫЛИНКА**.

ПЫЛЬЦЕВХОД – см. **МИКРОПИЛЕ**.

РАВНОСПОРОВОСТЬ – наличие у одного вида одинаковых по размеру спор: морфологическая – все споры формируют одинаковые обоеполые заростки (*Lycopodiophyta* – *Lycopodiales*, *Equisetophyta*, *Polypodiophyta* – *Polypodiales*, *Pinophyta*); физиологическая – одни споры формируют мужские, другие – женские заростки (*Equisetophyta*).

РАЗНОСПОРОВОСТЬ – наличие у одного вида спор двух типов – микро- и мегаспор (*Lycopodiophyta* – *Isoëtopsida*, *Polypodiophyta* – *Salviniidae*, *Pinophyta*).

РИЗОИДЫ (греч. *rhiza* корень + *eidos* вид) – выросты в виде волоска или нити из одной или нескольких клеток, расположенных в один ряд: 1) простые способствуют прикреплению организма к субстрату и всасыванию воды; 2) язычковые способствуют передвижению воды вдоль таллома (*Bryophyta*).

РИЗОИДАЛЬНАЯ клетка (греч. *rhiza* корень + *eidos* вид) – см. **ПРОТАЛЛИАЛЬНАЯ КЛЕТКА**.

СЕМЕННАЯ чешуя – чешуя женской шишки (видоизмененный побег или система побегов), на которой формируются семязачатки (*Pinophyta*).

СЕМЕННЫЕ растения – растения, размножающиеся и расселяющиеся семенами (*Pinophyta*).

СЕМЯ – зачаток будущего растения, снабженный покровами и запасными веществами, служит для расселения, переживания неблагоприятных условий (*Pinophyta*).

СЕМЯЗАЧАТОК – нуцеллус с окружающим его интегументом (*Pinophyta*).

СЕМЯПОЧКА – см. **СЕМЯЗАЧАТОК**.

СИНАНГИЙ (греч. *syn* вместе + *angeion* сосуд, вместилище) – сросшиеся спорангии (*Rhyniophyta* – *Rhyniales*, *Polypodiophyta* – *Marattiales*, *Pinophyta* – *Caytoniales*, *Ephedrales*, *Bennettiales*).

СИНТЕЛОМ (греч. *syn* вместе + *telos* конец) – орган фотосинтеза, возникший в филогенезе в результате срастания оснований очередного расположенных теломов (*Lycopodiophyta*).

СИНТЕЛОМНЫЙ уровень организации (греч. *syn* вместе + *telos* конец) – уровень организации, где основной метамер – неветвистый участок синтелома (*Lycopodiophyta*, *Equisetophyta*).

СИФОНСТЕЛА (греч. *siphōn* трубка + *stēlē* столб, колонна) – тип стелы, в которой древесина (ксилема) и луб (флоэма) представляют собой вложенные друг в друга тяжи, образующие цилиндр, центр которого занимает паренхима (сердцевина): амфифлоэная – флоэма располагается снаружи и внутри от ксилемы; эктофлоэная – флоэма располагается снаружи от ксилемы; полициклическая – состоит из двух-трех цилиндров (*Polypodiophyta*).

СОРУС (греч. *sōros* куча) – группа спорангиев (*Polypodiophyta*).

СПЕРМАТИДИЙ (греч. *sperma* семя) – одна из внутренних клеток антеридия, формирует сперматозоид (*Lycopodiophyta* – *Isoëtopsida*).

СПЕРМАТОГЕННАЯ, спермагенная клетка (греч. *sperma* семя + *genesis* происхождение, возникновение) – 1) одна из внутренних клеток антеридия, формирует сперматозоид (*Bryophyta*, *Lycopodiophyta*, *Equisetophyta*, *Polypodiophyta*); 2) одна из двух клеток, которая образуется из генеративной клетки мужского гаметофита, формирует сперматоцит, дающий сперматозоид (*Pinophyta* – *Cycadopsida*, *Ginkgoopsida*) или спермий (*Pinophyta* – *Pinopsida*).

СПЕРМАТОЦИТ (греч. *sperma* семя + *kytos* сосуд, клетка) – одна из двух клеток, образуется из сперматогенной клетки, формирует сперматозоид (*Pinophyta* – *Cycadopsida*, *Ginkgoopsida*).

СПЕРМИЙ (греч. *sperma* семя) – недвижимая мужская гамета (*Pinophyta* – *Gnetopsida*, *Pinopsida*).

СПОРАНГИОФОР (греч. *spora* сев, семя + *angeion* сосуд, вместилище + *phoros* несущий) – видоизмененный лист, на котором формируются спорангии (*Equisetophyta*).

СПОРОВЫЕ растения – растения, размножающиеся и расселяющиеся спорами (Bryophyta, Lycopodiophyta, Equisetophyta, Polypodiophyta).

СПОРОГОН (греч. spora сев, семя + gonē рождение) – бесполое поколение, коробочка на ножке, развивается из зиготы, служит для формирования спор (Bryophyta).

СПОРОКАРПИЙ (греч. spora сев, семя + karpos плод) – шарообразный сорус, наружная (защитная) оболочка которого имеет листовое происхождение (Polypodiophyta – Salviniidae).

СПОРОНОСНЫЙ колосок (греч. spora семя) – укороченный побег с видоизмененными листьями (спорофиллами), формирующими спорангии (Lycopodiophyta, Equisetophyta).

СПОРОФИЛЛ (греч. spora сев, семя + phyllon лист) – видоизмененный лист, на котором формируются спорангии (Lycopodiophyta, Equisetophyta, Polypodiophyta).

СПОРОФИЛЛОИД (греч. spora сев, семя + phyllon лист + eidos вид) – видоизмененный филлоид, на котором формируются спорангии (Lycopodiophyta).

СПОРОФИТНАЯ линия эволюции (греч. spora сев, семя + phyton растение) – включает высшие растения, развивающиеся с преобладанием спорофита в жизненном цикле (Lycopodiophyta, Equisetophyta, Polypodiophyta, Pinophyta).

СПОРОЦИТ (греч. spora сев, семя + kytos сосуд, клетка) – материнская клетка спор, образуется из археспория, в результате мейоза формирует споры (Lycopodiophyta, Equisetophyta, Polypodiophyta, Pinophyta).

СТОМИЙ (греч. stoma рот) – часть стенки спорангия с неутолщенными оболочками (часть Polypodiophyta).

СТРОБИЛ (греч. strobilos шишка) – укороченный побег с видоизмененными листьями (спорофиллами, кроющими чешуями) и побегами (семенными чешуями), формирующими спорангии (Lycopodiophyta, Equisetophyta, Pinophyta).

ТЕЛОМНЫЙ уровень организации (греч. telos конец) – уровень организации, где основной метамер – телом (Rhyniophyta).

УРНОЧКА (греч. urna вместилище) – расширенная часть коробочки, в которой находится спорангий (Bryophyta – Polytrichales).

УСТЬЕ – см. **СТОМИЙ**.

ФИЛЛИДИЙ (греч. phyllon лист) – листовидный орган энционного происхождения гаплоидной природы (Bryophyta – Bryopsida).

ФИЛЛОИД (греч. phyllon лист + eidos вид) – листовидный орган энционного происхождения диплоидной природы (Lycopodiophyta).

ШЕЙКА – 1) верхняя суженная часть архегония, в которой помещаются шейковые канальцевые клетки (Bryophyta, Lycopodiophyta, Equisetophyta, Polypodiophyta, большинство Pinophyta); 2) см. **АПОФИЗА** (Bryophyta).

ШЕЙКОВАЯ КАНАЛЬЦЕВАЯ клетка – одна из клеток, расположенных в шейке архегония (Bryophyta, Lycopodiophyta, Equisetophyta, Polypodiophyta, большинство Pinophyta).

ШИШКА – см. **СТРОБИЛ**.

ЭВСТЕЛА, эустела (греч. eu хорошо, полностью + stēlē столб, колонна) – тип стелы, в которой открытые коллатеральные проводящие пучки расположены концентрически (часть Polypodiophyta, Pinophyta).

ЭКЗИНА (лат. extimus крайний) – 1) наружная оболочка споры (Bryophyta, Lycopodiophyta, Equisetophyta, Polypodiophyta); 2) наружная оболочка пыльцевого зерна (Pinophyta).

ЭКЗОСПОРИЙ (греч. exō вне, снаружи + spora семя) – см. **ЭКЗИНА**.

ЭЛАТЕРА (греч. élater пружинка) – 1) нитевидная клетка со спиральным утолщением клеточных оболочек, находится в спорангии, служит для разбрасывания спор (Bryophyta – Hepaticopsida); 2) спирально закрученная лента на поверхности споры, служит для разбрасывания спор (Equisetophyta).

ЭМБРИОН (греч. embryo зародыш) – более или менее расчлененный зачаточный спорофит, образуется из зиготы. **ЭНДОСПЕРМ** первичный (греч. endon внутри + греч. sperma семя) – женский гаметофит, заросток (Pinophyta).

ЭНДОСПОРИЙ (греч. endon внутри + spora семя) – см. **ИНТИНА**.

ЭПИСПОРИЙ (греч. epi на, над + spora семя) – см. **ПЕРИСПОРИЙ**.

ЭПИФРАГМА (греч. epi на, над + diaphragma перегородка) – тонкая пластинка на границе крышечки и урночки (Bryophyta – Bryopsida).

СХЕМЫ ЦИКЛОВ ВОСПРОИЗВЕДЕНИЯ

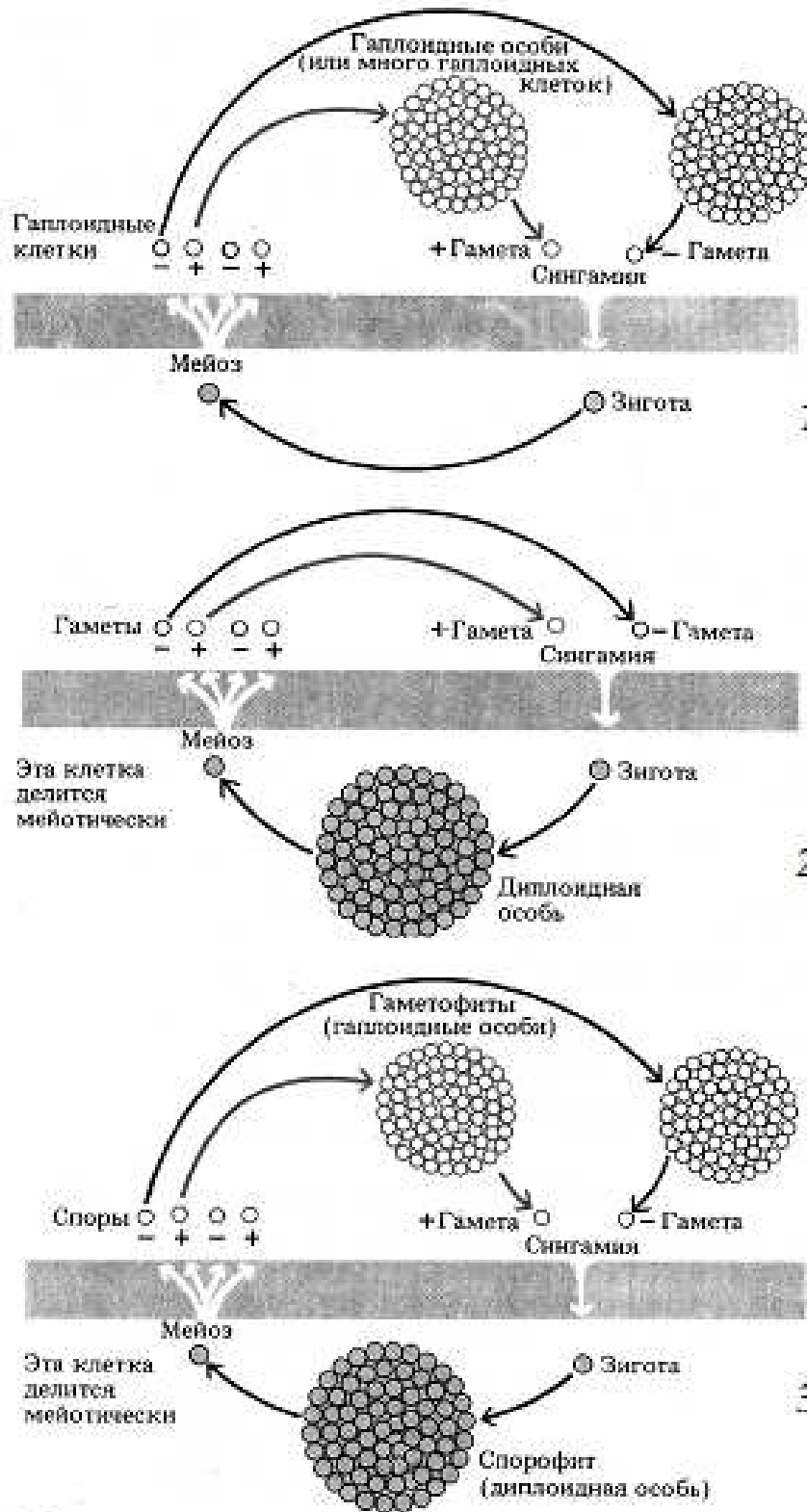


Рис. 1. Схемы основных типов циклов воспроизведения. Редукция: 1 – зиготическая; 2 – гаметическая; 3 – спорическая

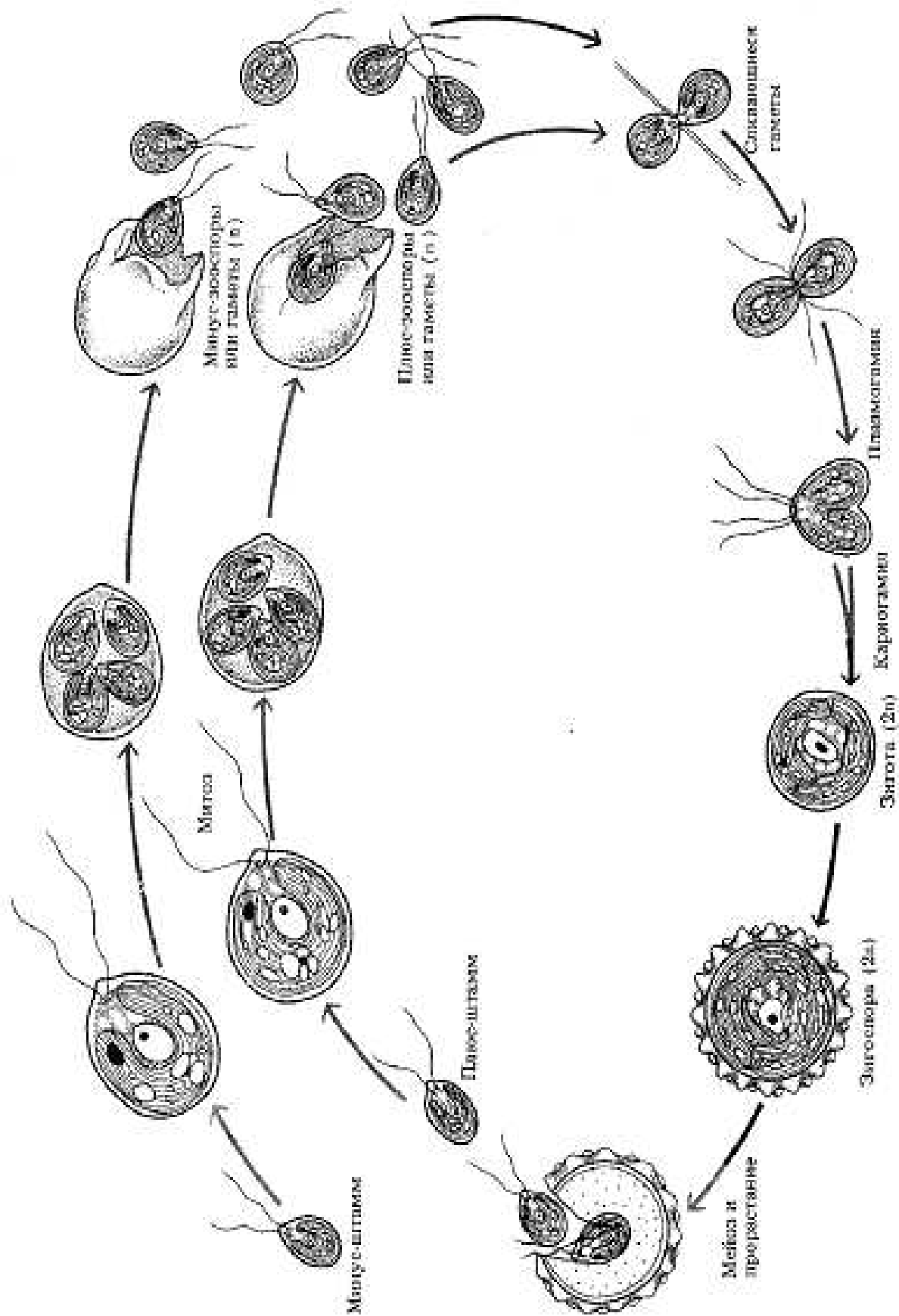


Рис. 2 Схема цикла воспроизведения хаммидомонады

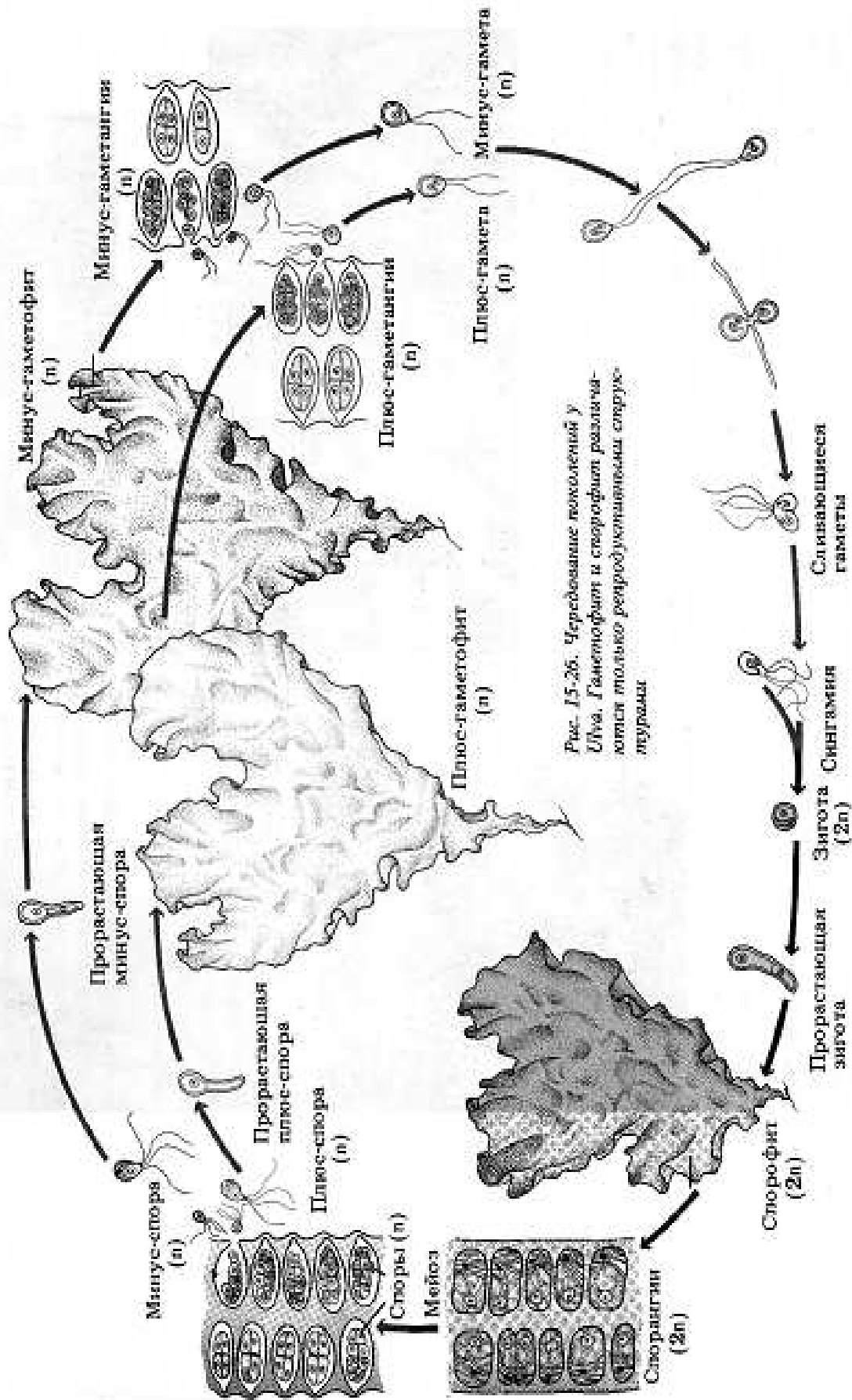


Рис. 15.26. Чередуемые поколения у *Urua*. Гаметофит и спорофит различаются только репродуктивными структурами

Рис. 3. Схема цикла воспроизведения у альвы

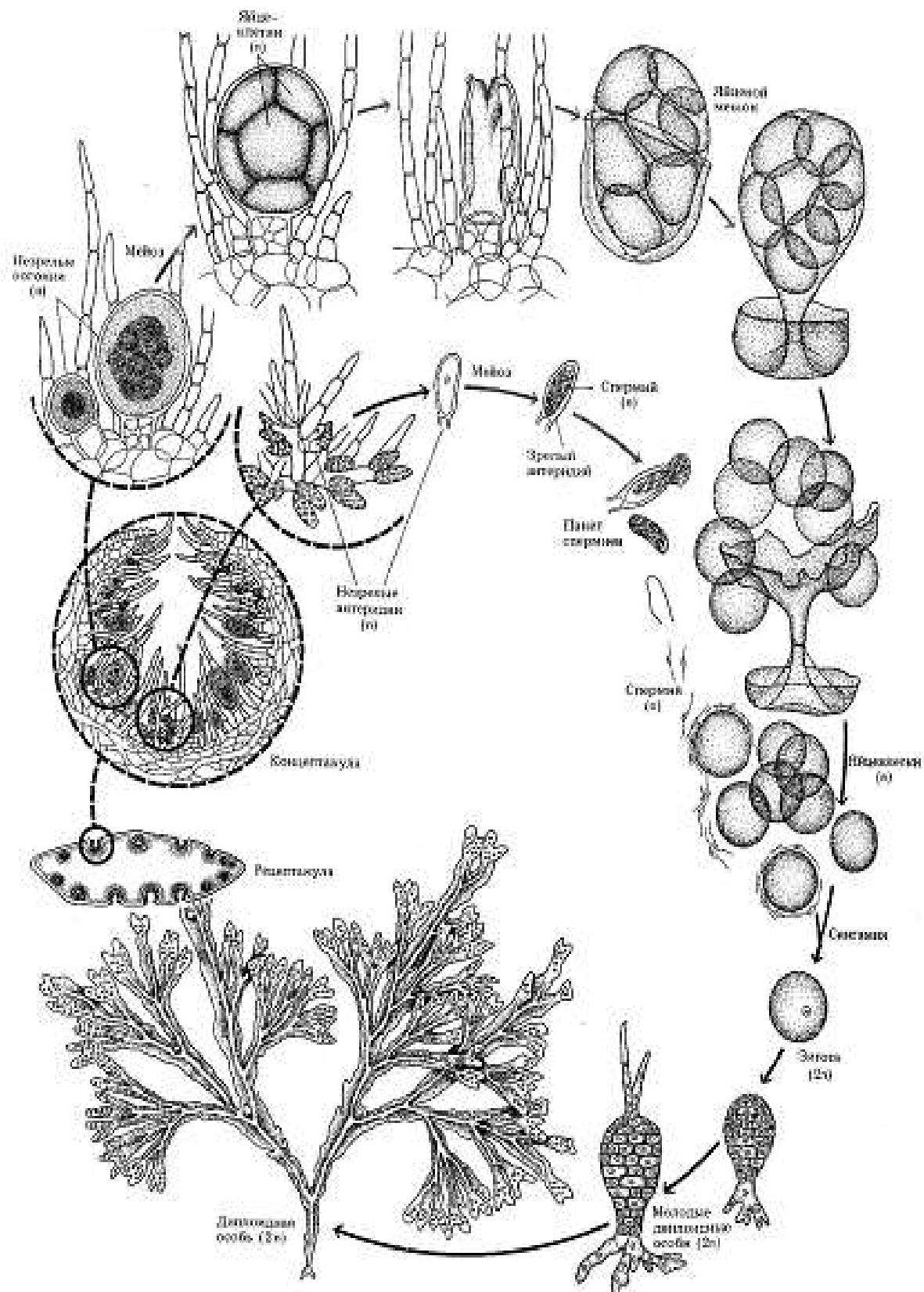


Рис. 4. Схема цикла воспроизведения ламинарии

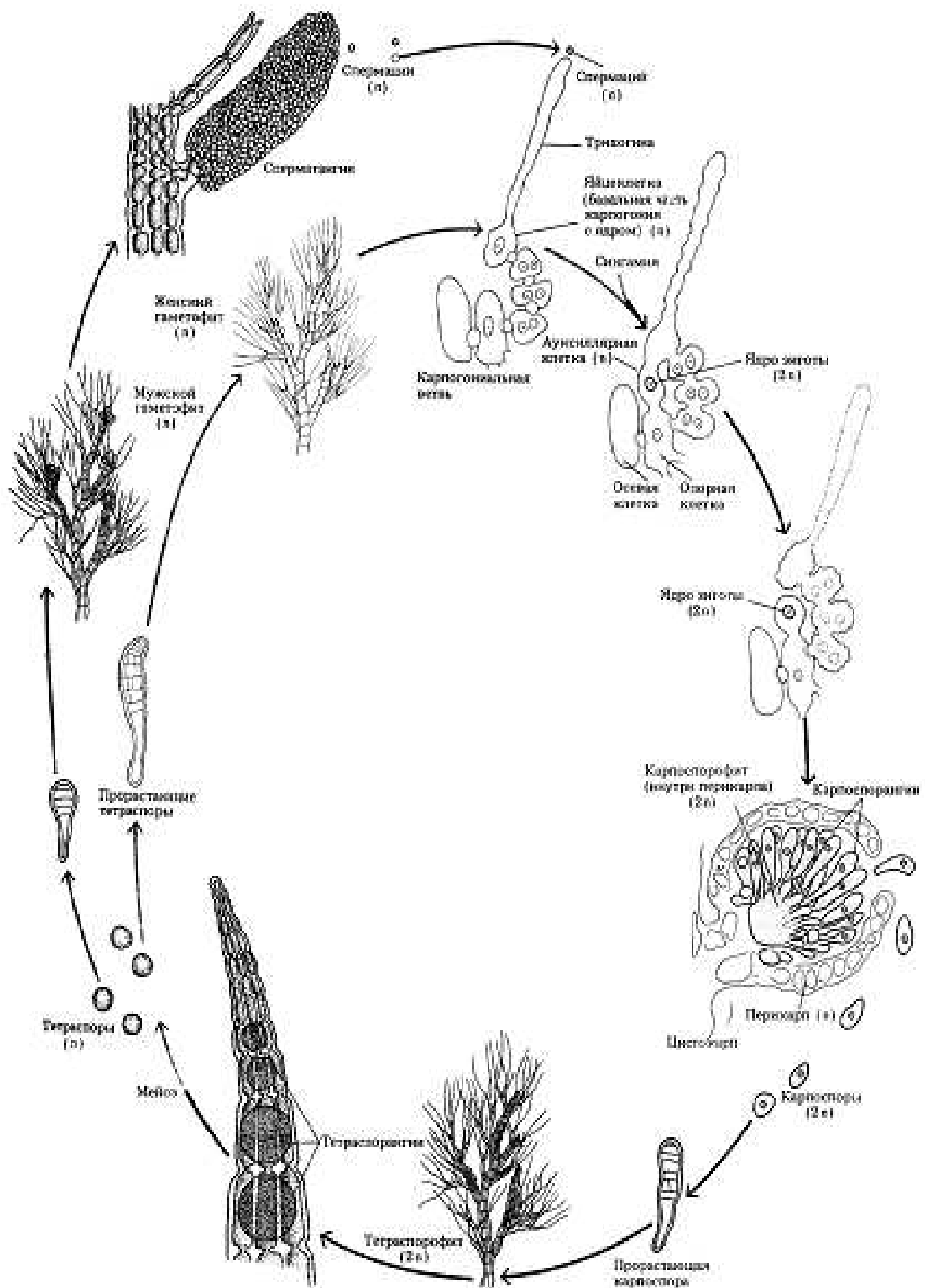


Рис. 5. Схема цикла воспроизведения фукуса

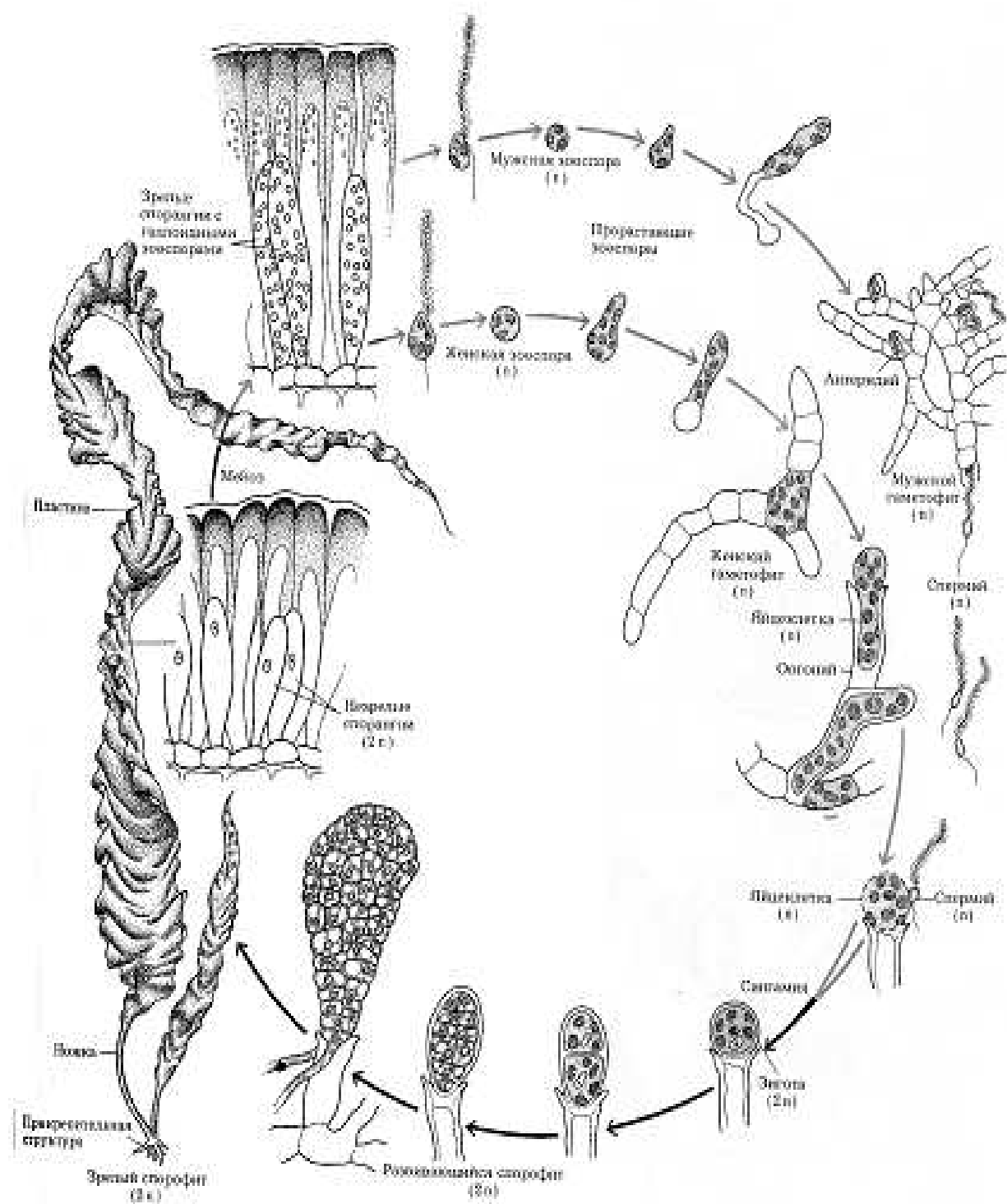


Рис. 6. Схема цикла воспроизведения полисифонии

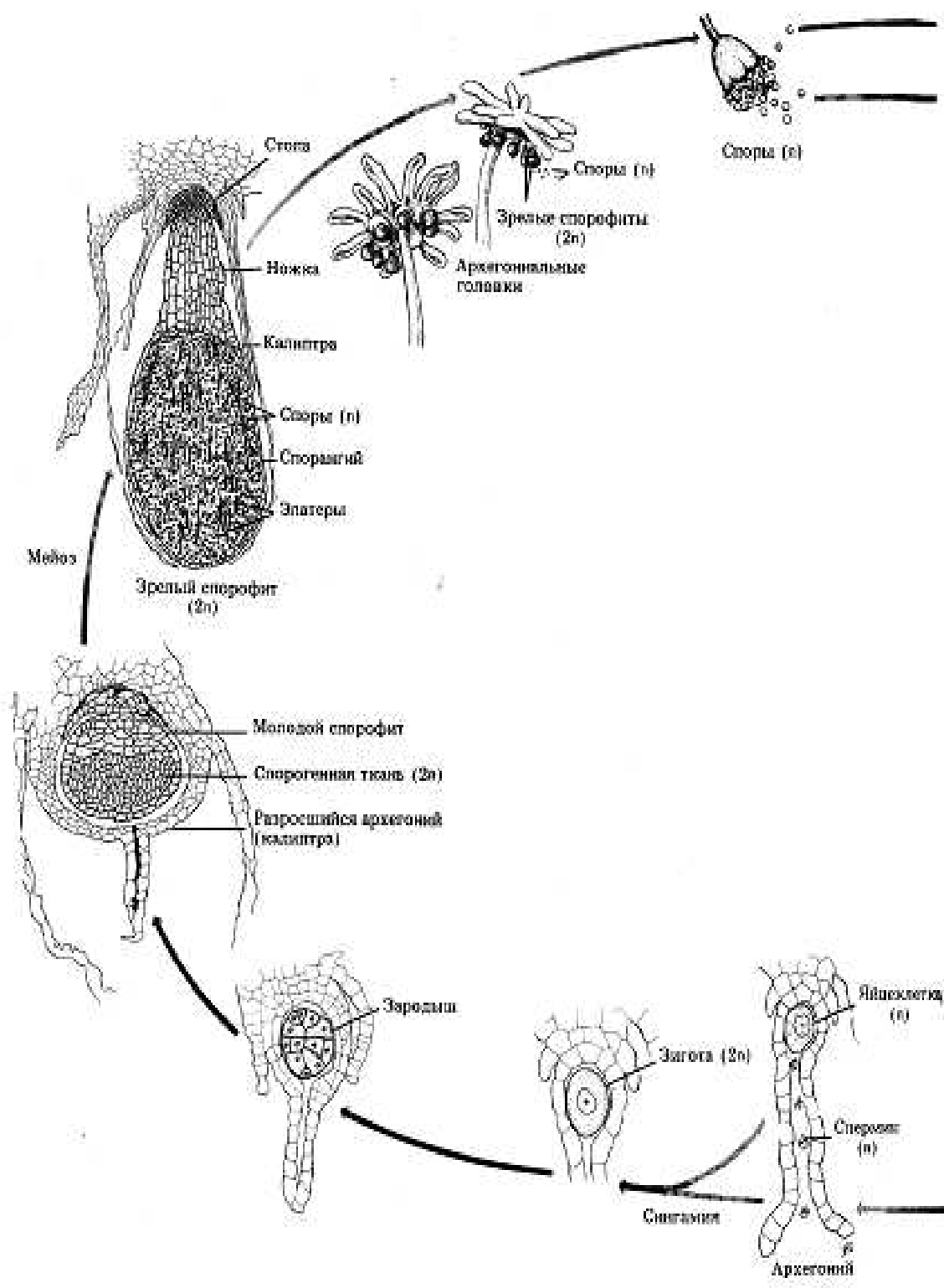
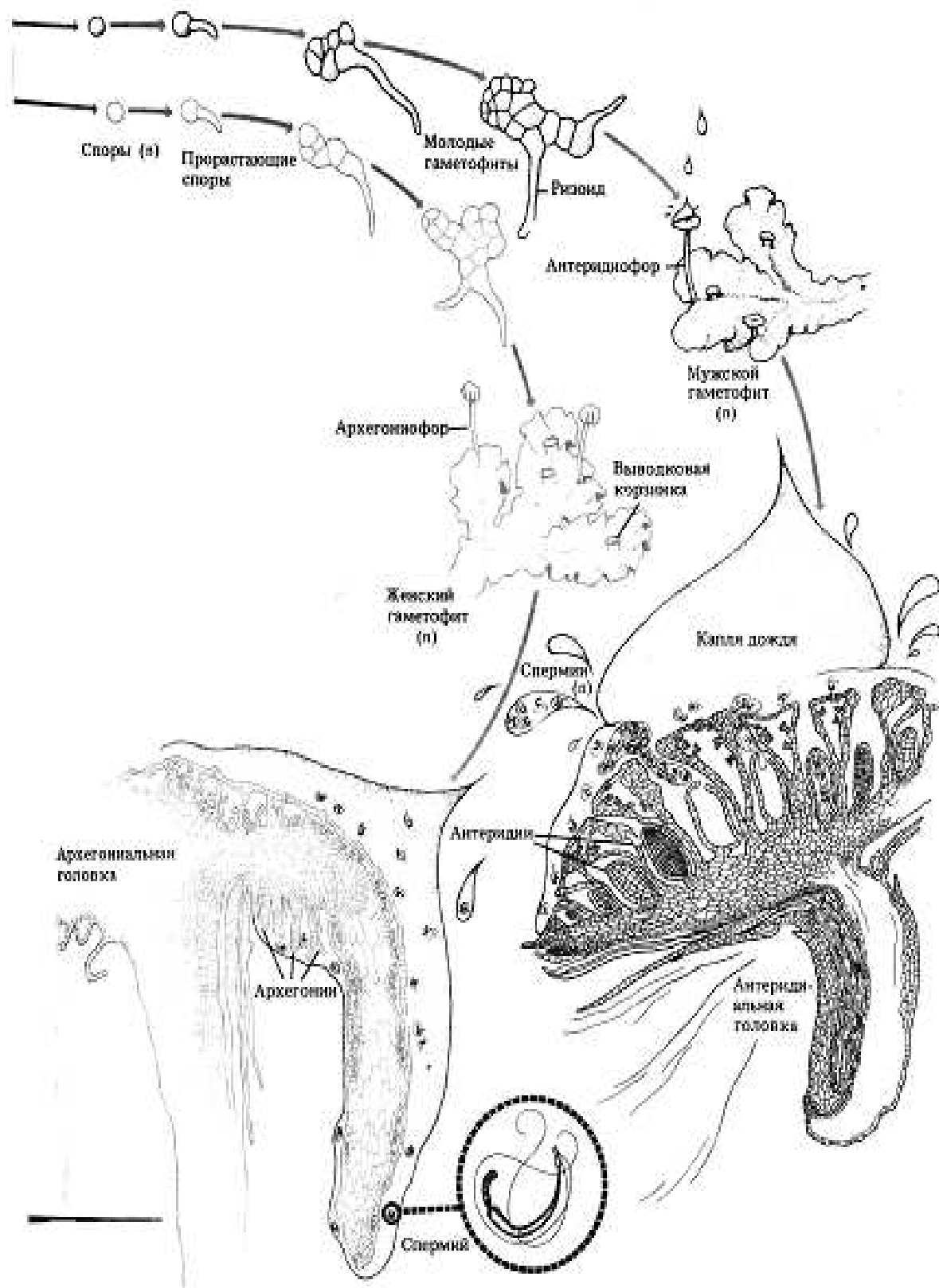


Рис. 7. Схема цикла воспроизведения маршанции



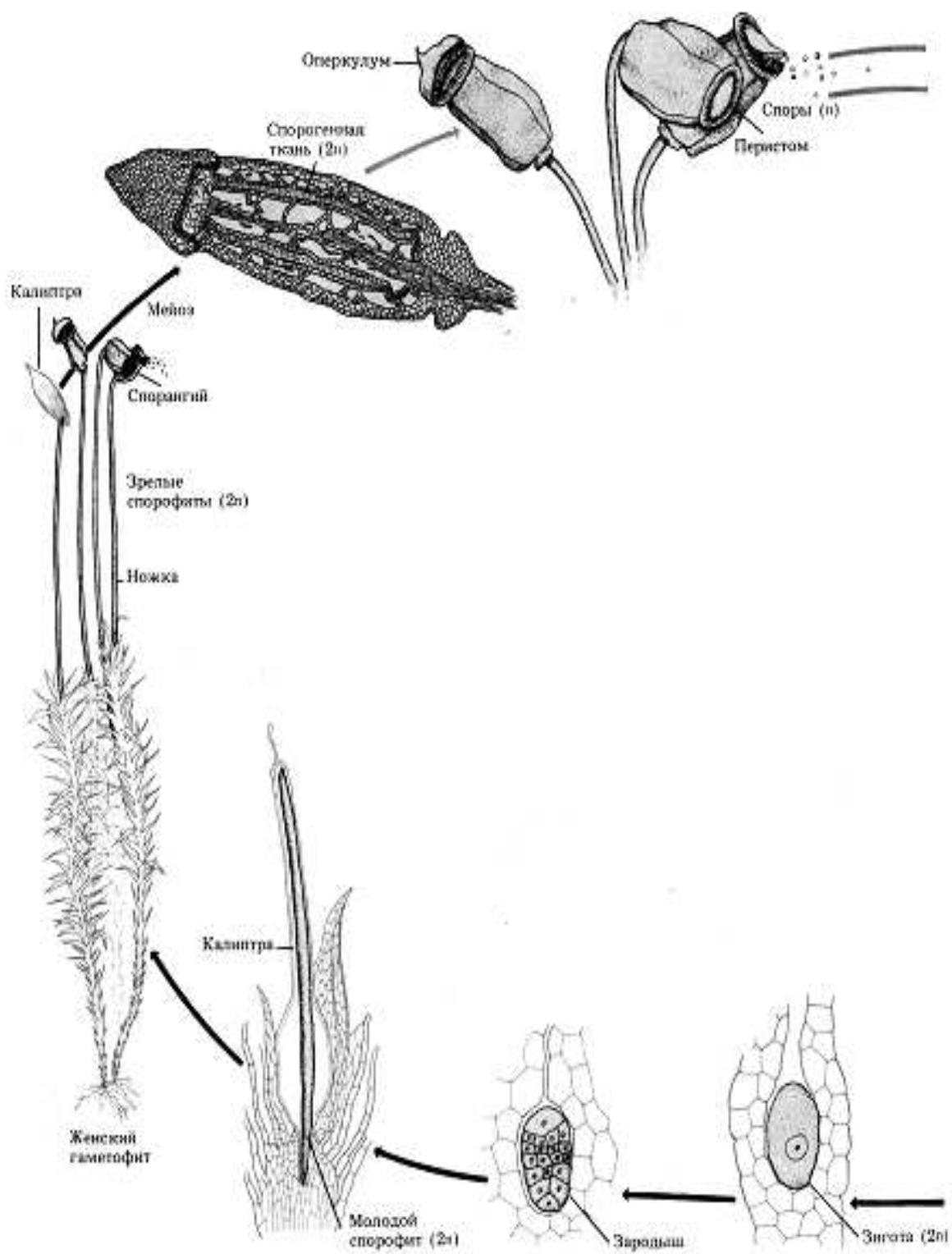
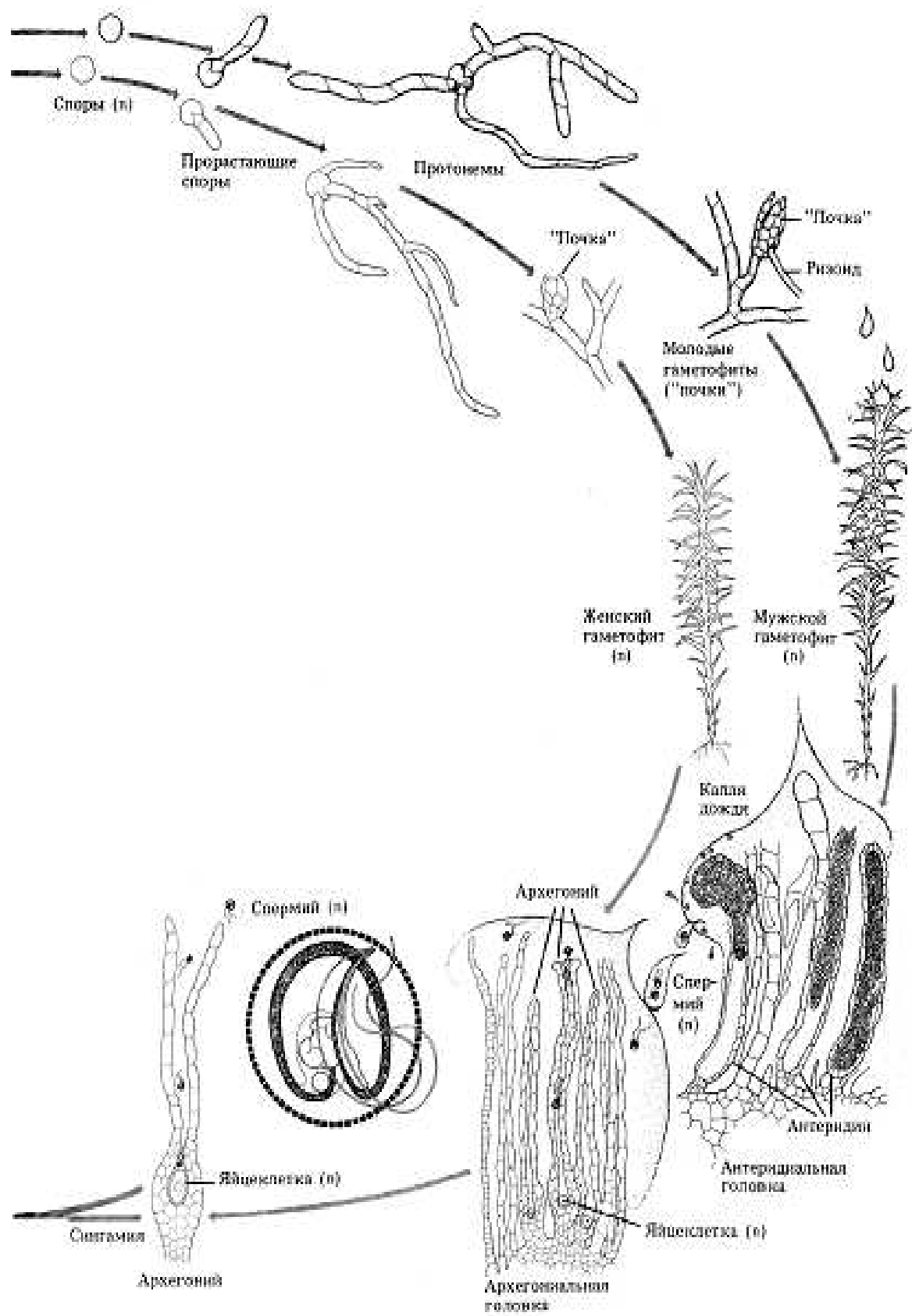


Рис. 8. Схема цикла воспроизведения кукушкина льна



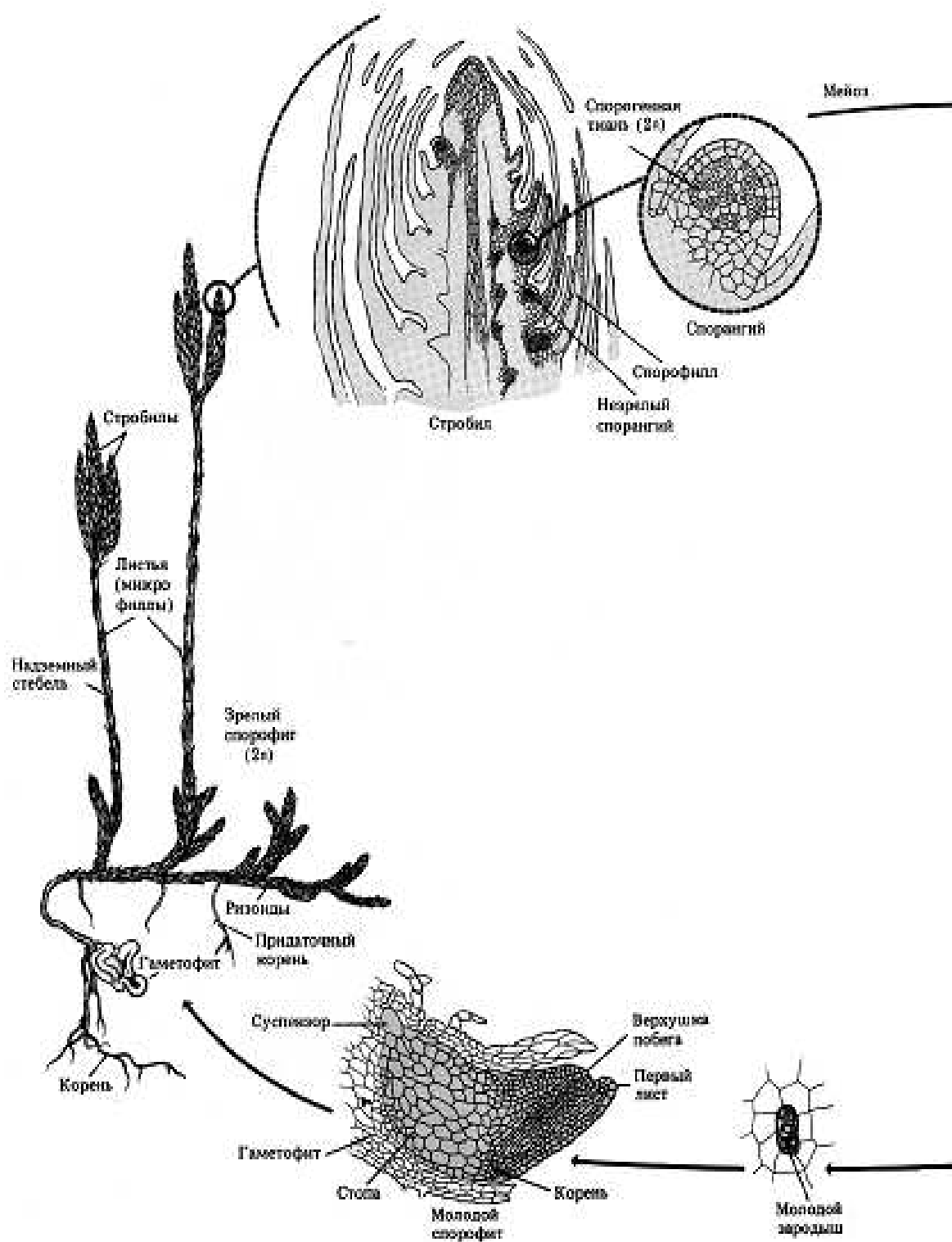
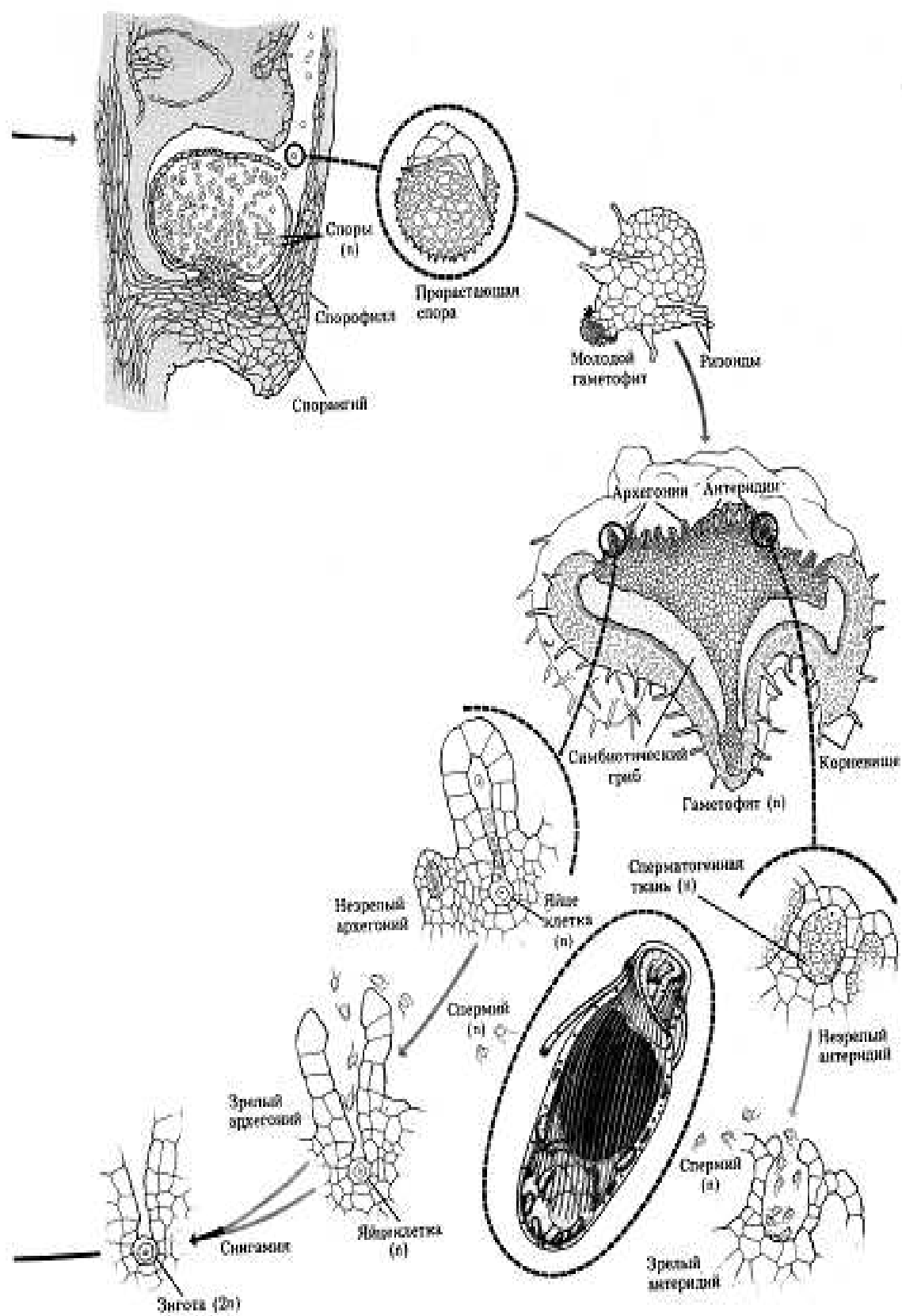


Рис. 9. Схема цикла воспроизведения плауна



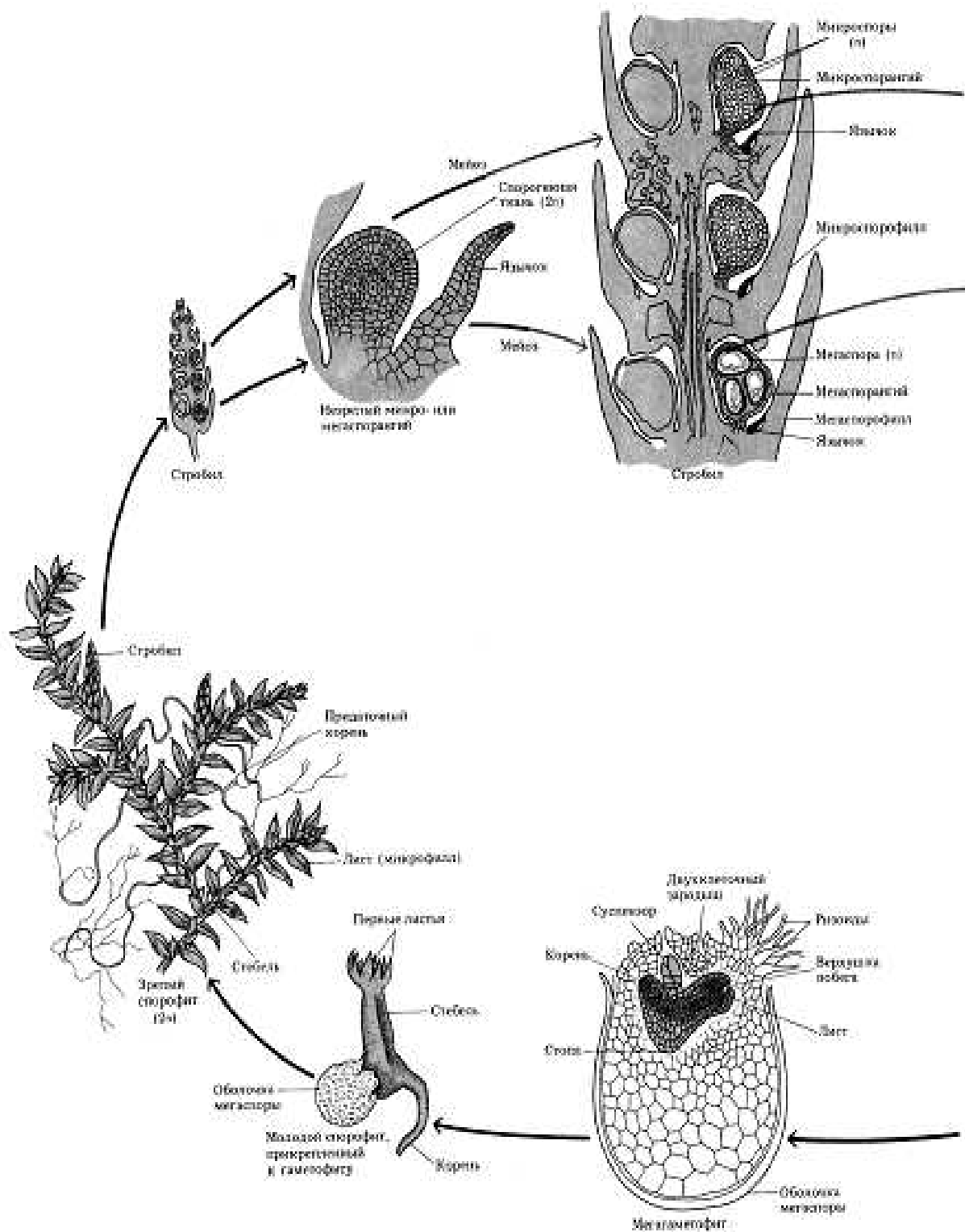
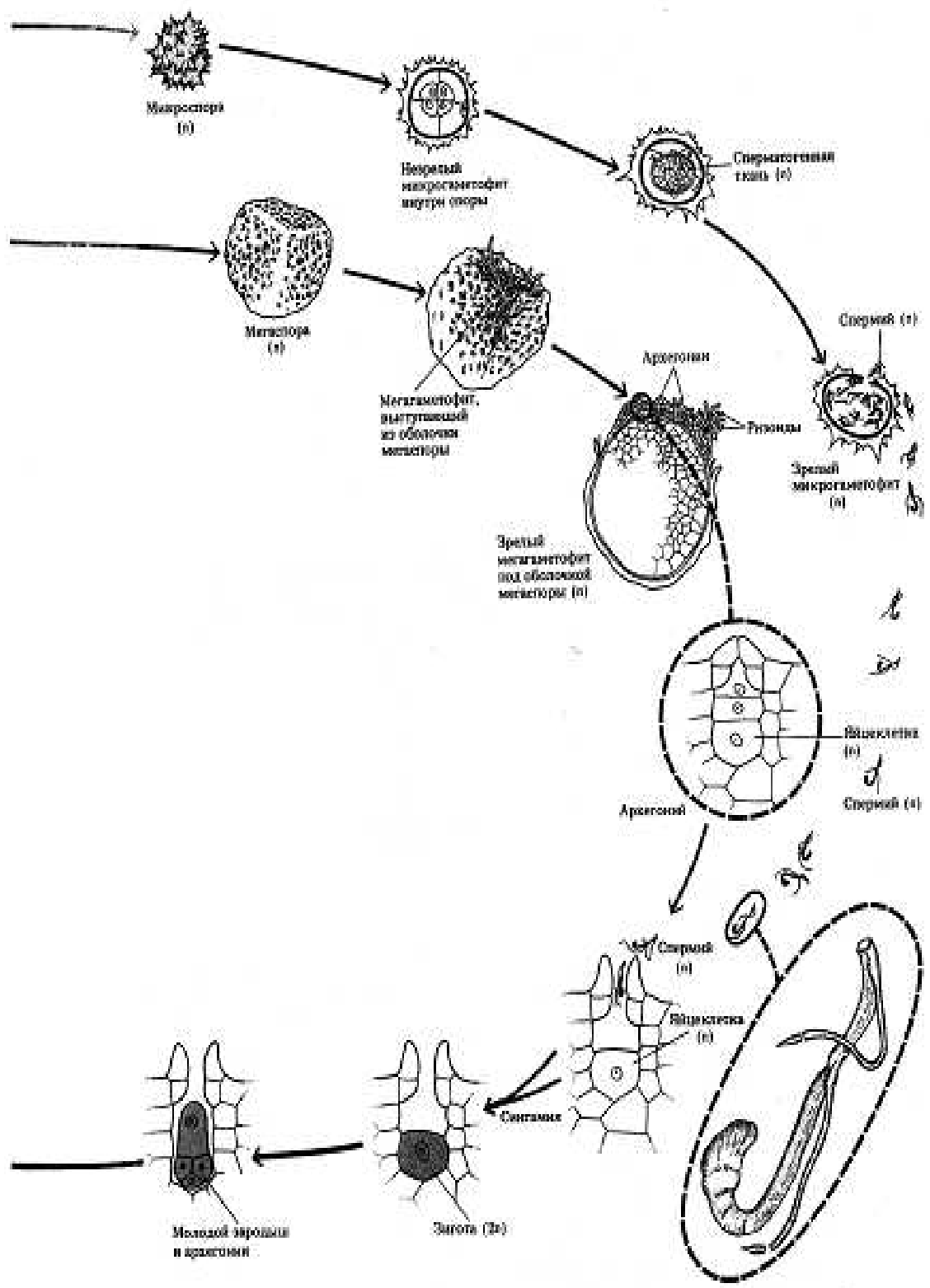


Рис. 10. Схема цикла воспроизведения селлагинеллы



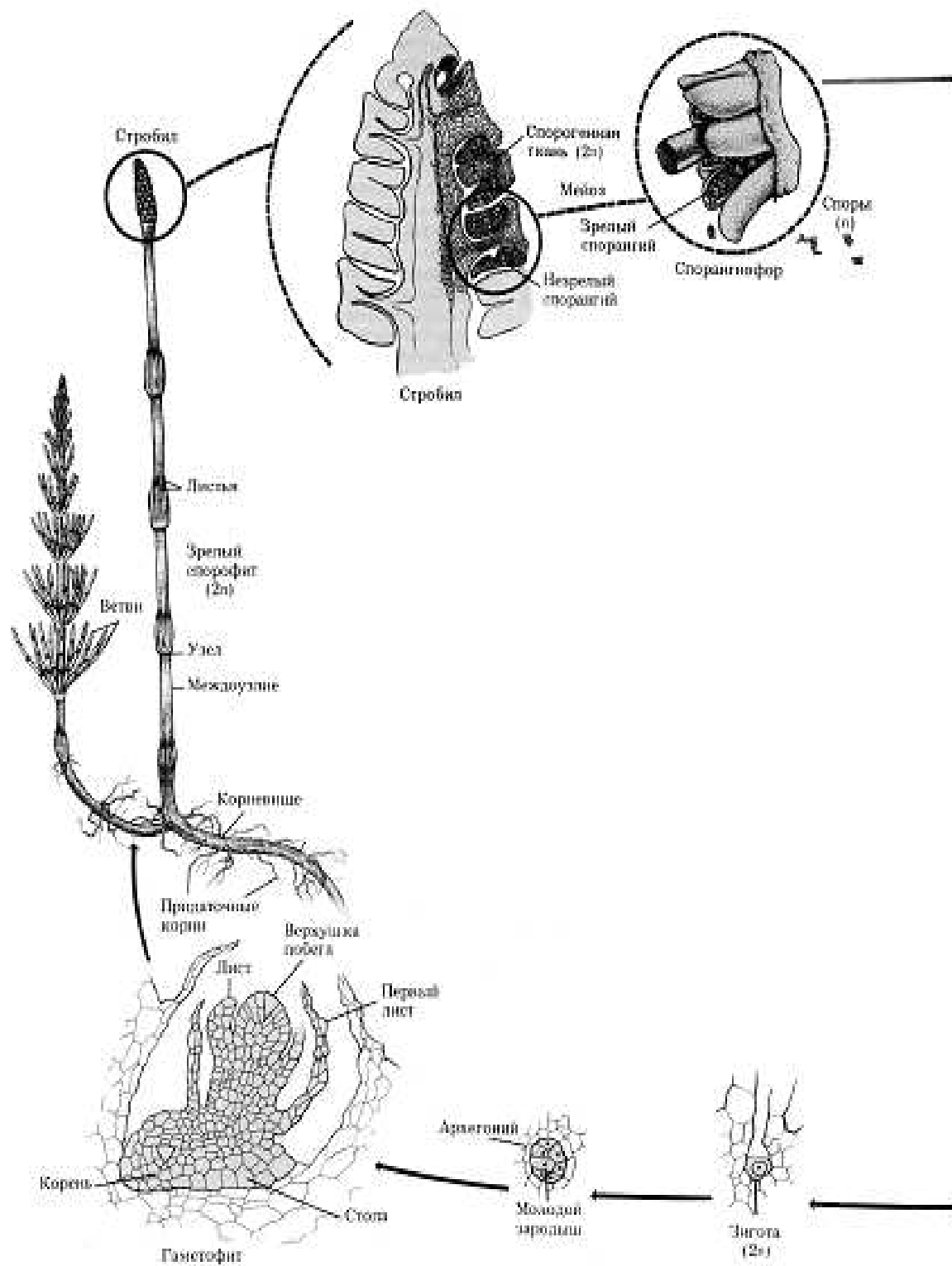
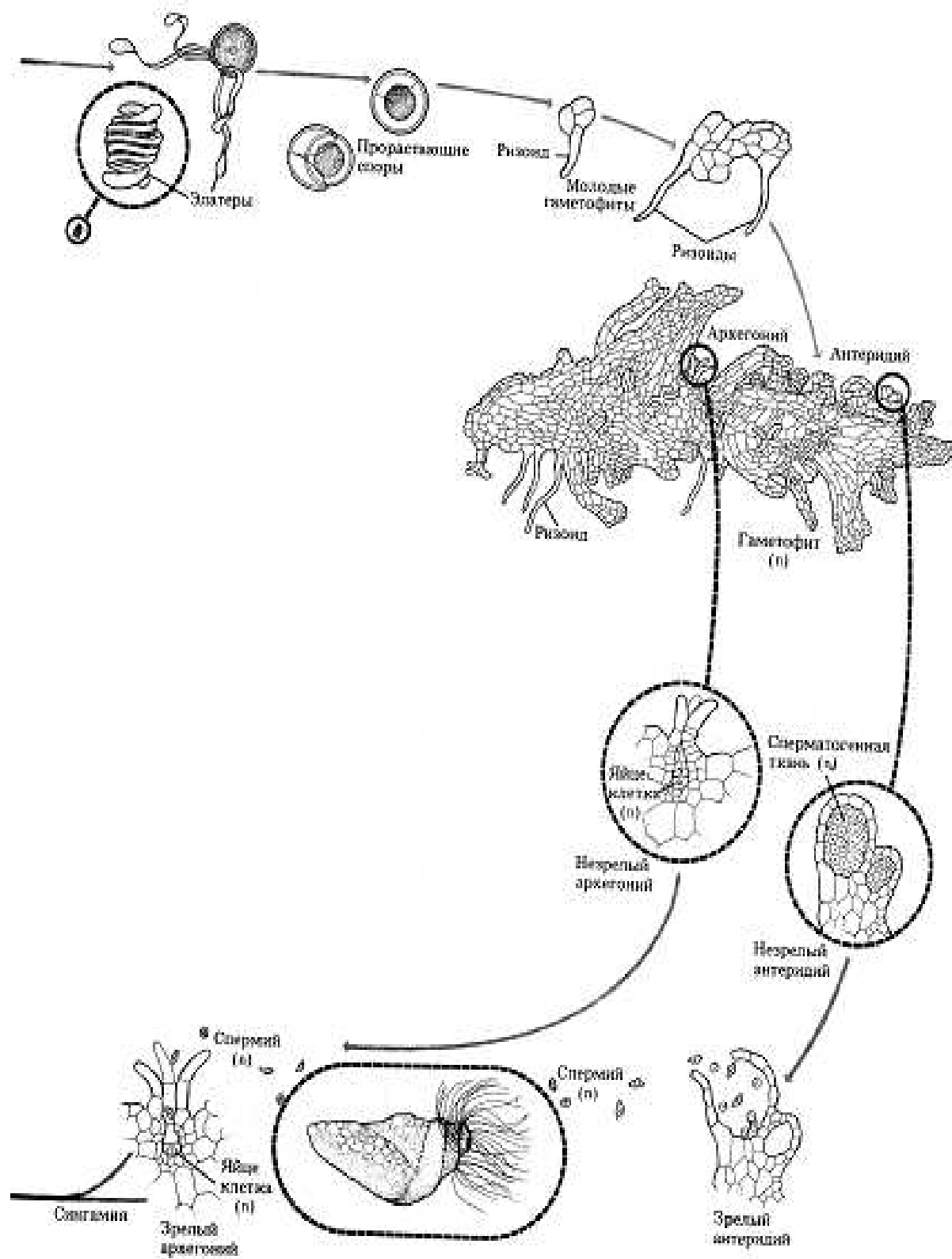


Рис. 11. Схема цикла воспроизведения хвоща



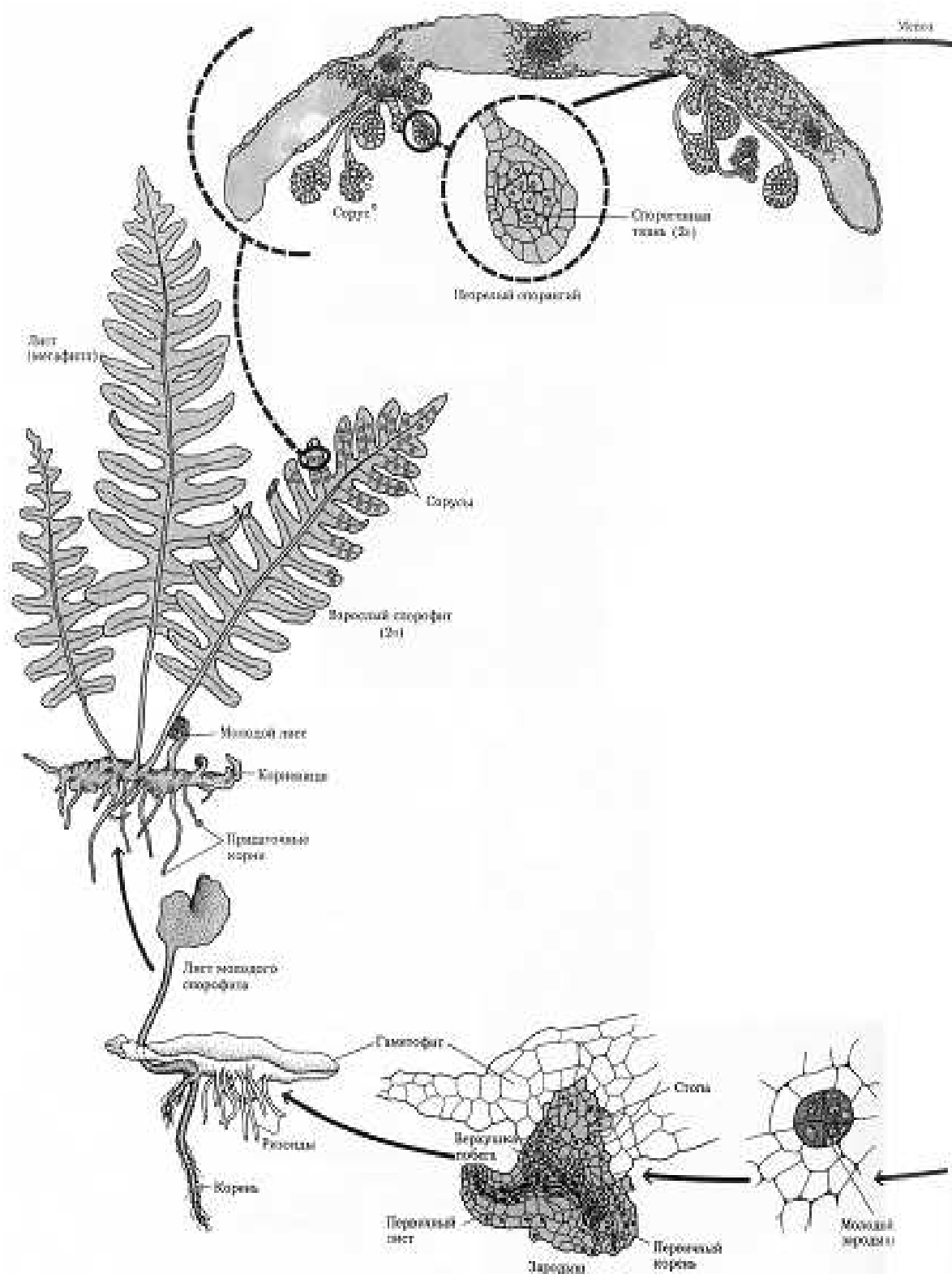
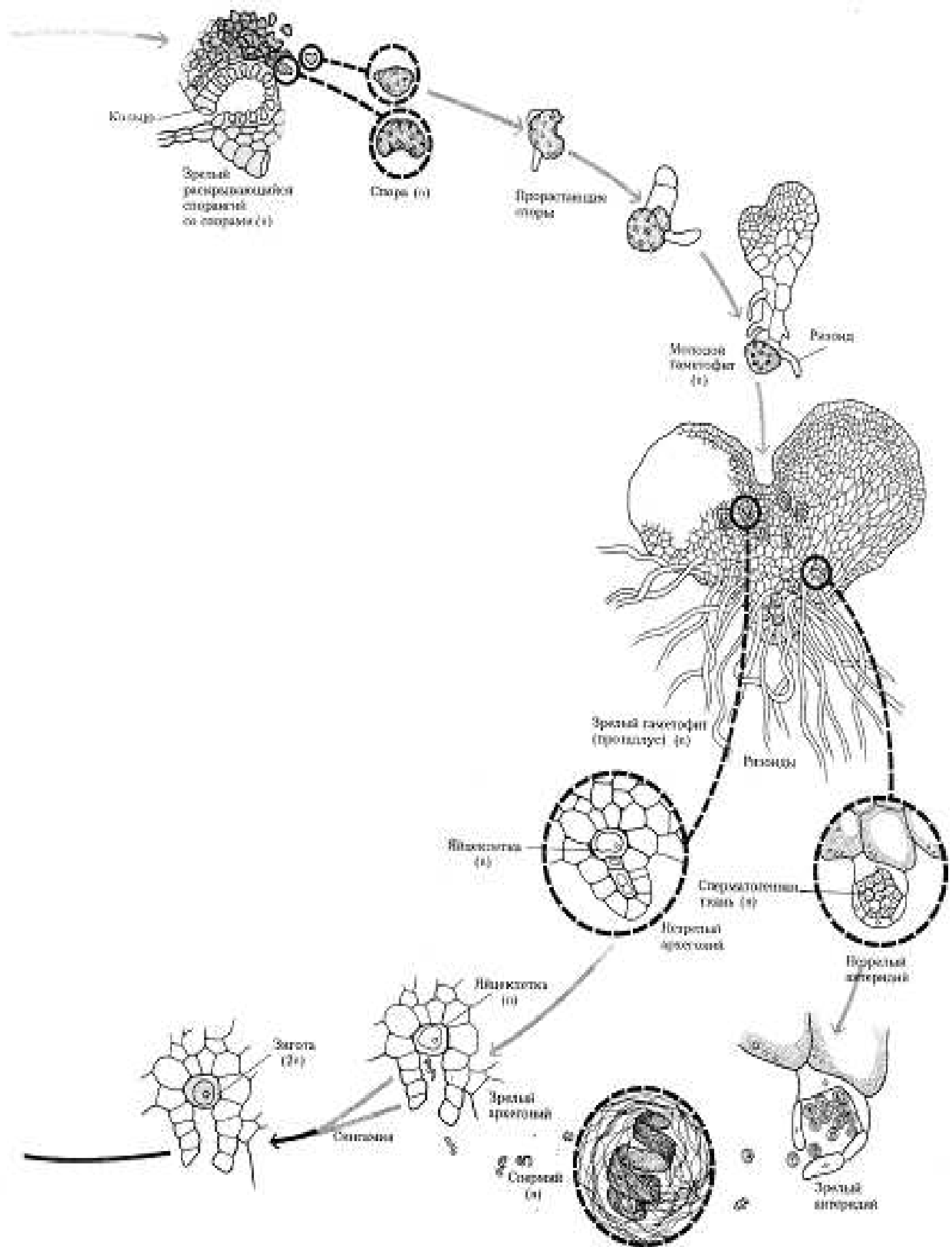


Рис. 12. Схема цикла воспроизведения многоножки



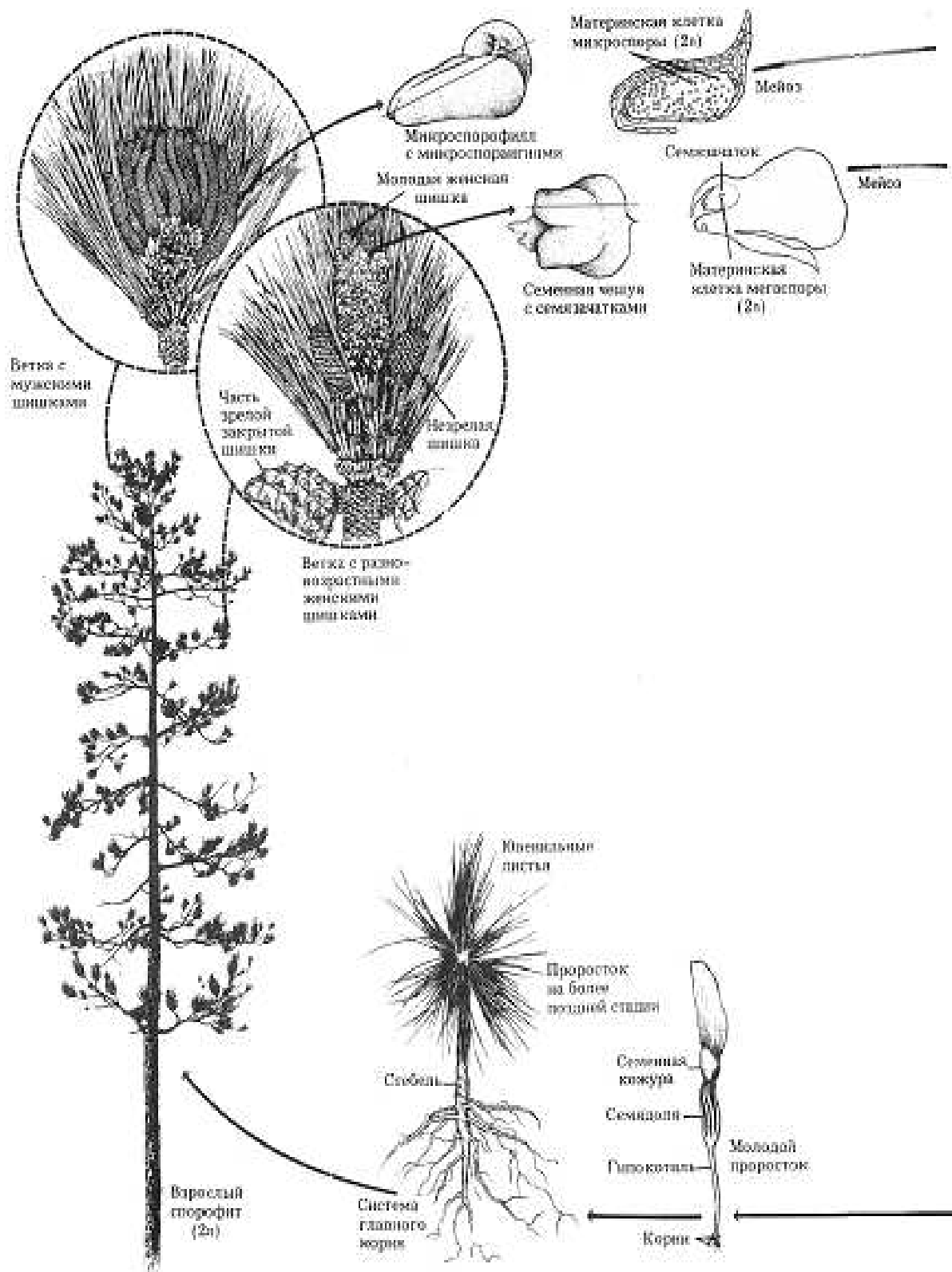
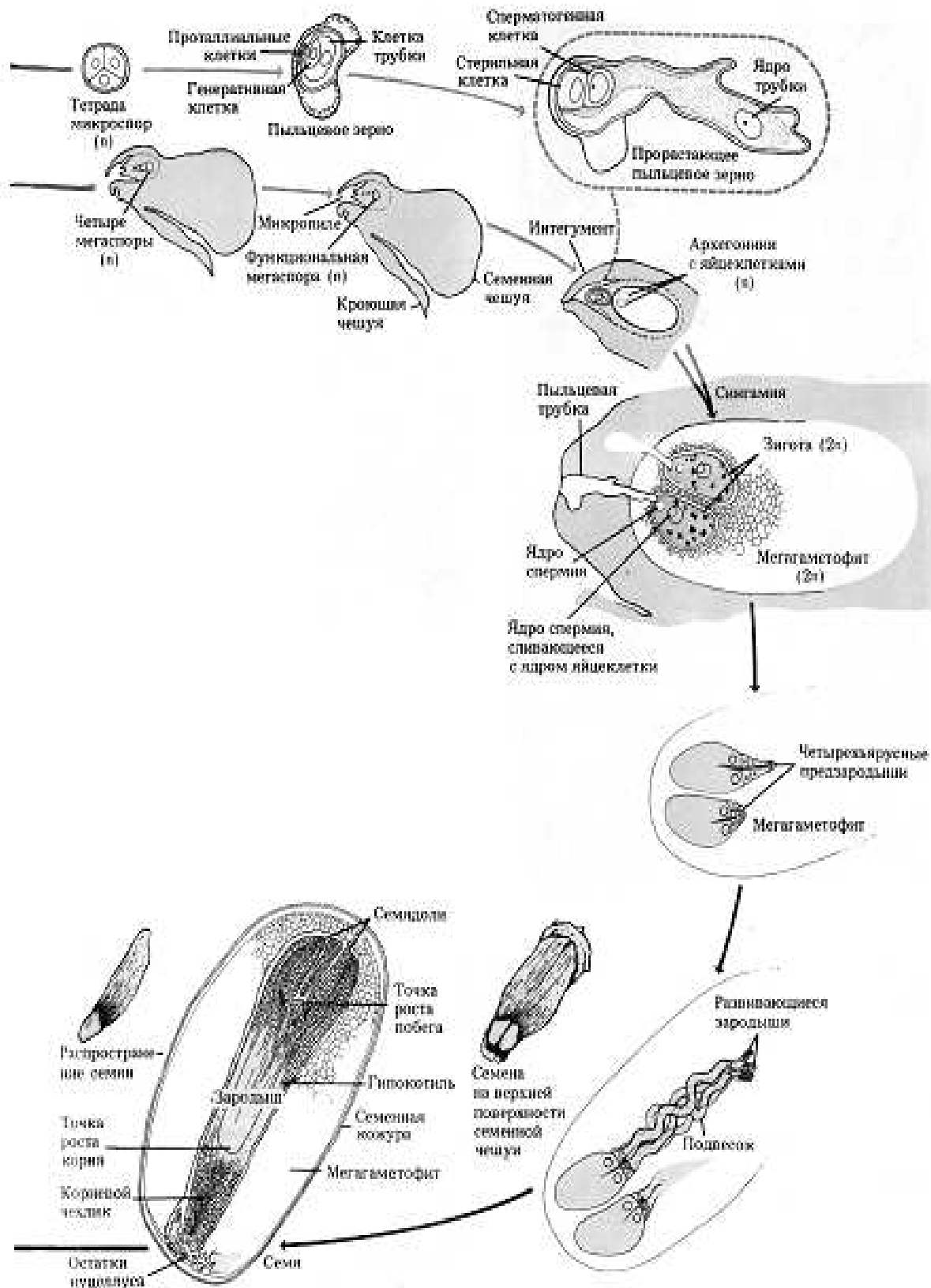


Рис. 13. Схема цикла воспроизведения сосны



СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	3
Репродукция растений: теоретические разработки и инновационные технологии.....	4
Эмбриология растений (цветковые).....	9
Цветок.....	12
Мейоз.....	35
Микроспора.....	43
Семязачаток.....	45
Двойное оплодотворение.....	55
Семя и семенное размножение.....	77
Реализация стратегий выживания биоиндикаторов в техногенной среде.....	86
ТЕСТОВЫЙ КОНТРОЛЬ ОПОРНЫХ ТЕМ.....	89
СЛОВАРЬ.....	115
Приложения (иллюстрации, схемы)	130
Содержание	150

