

УДК 633.63:581.3

ОСОБЕННОСТИ ОПЫЛЕНИЯ И ДВОЙНОГО ОПЛОДОТВОРЕНИЯ У САХАРНОЙ СВЕКЛЫ

Т.П. Жужжалова

В статье представлены результаты исследований по установлению суточного ритма распускания цветков и динамике зацветания растений в период фенофазы цветения свеклы. Показано, что прогамная фаза оплодотворения у свеклы наблюдается в течение 2 часов и включает: прорастание пыльцевых зерен, рост пыльцевых трубок и их проникновение в зародышевый мешок. Двойное оплодотворение происходит в зародышевом мешке по промежуточному типу согласно классификации Е.Н. Герасимовой-Навашиной (1980), т.е. объединение гамет наступает после значительных изменений спермия, но до начала митоза. Слияние спермия с центральной клеткой происходит по постмитотическому типу, т.е. митоз наступает прежде, чем происходит полное слияние гамет.

Изучению биологии цветения сахарной свеклы посвящен целый ряд публикаций, где довольно подробно рассмотрены типы опыления и процесс распускания цветка, раскрытия рыльца, растрескивания пыльников, оплодотворения и другие особенности цветущих растений (Архимович, 1923; Artshwager, Starrett, 1933; Оксіюк, 1934; Харечко-Савицкая, 1940; Зайковская, 1968 и др.). Однако, несмотря на интенсивное изучение системы размножения, вопросы, касающиеся взаимодействия пыльцевых зерен и пестика и преобразований эмбриональных структур в процессе двойного оплодотворения, остаются главными в репродуктивном процессе, но, к сожалению, до конца не выясненными.

Согласно литературным данным и нашим наблюдениям сахарная свекла является типичным перекрестноопыляемым растением, и ему присущи следующие типы опыления: аутогамия - самоопыление в пределах цветка, геитеногамия - опыление в пределах растения и ксеногамия - опыление пыльцой других растений этого вида. При распускании цветка, которое длится примерно 5-10 минут, сначала раздвигаются листочки околоцветника вместе с пыльниками. Тычиночные нити затем вытягиваются и приподнимаются. Растрескивание пыльника происходит сбоку двумя продольными щелями, и пыльца высыпается внутрь цветка. Спустя некоторое время она подсыхает и разносится ветром и насекомыми. В момент раскрытия цветка рыльце мало развито, небольшое, прямостоячее. На поверхности и в полом канале рыльца имеются многочисленные лопасти (сосочки). На следующий день лопасти рыльца отгибаются в сторону и увеличиваются в размерах. В период цветения клетки железистого кольца также увеличиваются в размерах и на них появляются капельки пахучей жидкости (нектар), которые сохраняются в цветке 3-5 часов, а затем высыхают.

В условиях средней полосы России (Воронеж) цветение начинается примерно в семь утра. Этому способствуют теплые ясные дни при отсутствии в ночные и предутренние часы дождя или обильной росы. Наиболее интенсивно цветки распускаются с 8 до 10 часов при температуре 24-27 °С (рис. 1).

...распускания цветков в этот период достигает 170-200 шт. на одном семенном растении. После чего наблюдается резкий спад количества распустившихся цветков, а затем небольшой подъем цветения, обычно к 14 часам. Иногда наблюдается третий подъем цветения в 16 часов. Распускание цветков полностью прекращается к 18 часам, несмотря на высокие температуры (33-34 °С).

Фенофаза цветения растений свеклы протекает в течение 20-40 дней, обычно начинаясь в первых числах июня и продолжаясь до середины июля в зависимости от погодных условий (рис. 2). Рыльце наиболее восприимчиво к пыльце в течение первых двух дней от распускания цветка.

Исследования, посвященные изучению процесса оплодотворения у свеклы, проведены давно. И в них, к сожалению, отражены лишь отдельные моменты процесса оплодотворения, где слияние половых гамет детально не изучено. В силу этого результаты исследований часто носят противоречивый и фрагментарный характер.

Оплодотворение у растений в настоящее время рассматривается как довольно сложный процесс, включающий две фазы - прогамную и двойное оплодотворение (Батыгина, 1987; Эмбриология цветковых растений, Т. 2, 1997).

Прогамная фаза охватывает период роста пыльцевых трубок. Исследования с помощью флуоресцентной микроскопии показали, что пыльцевые зерна *V. vulgaris* прорастают в течение 15-20 минут после попадания ее на рыльце (рис.3). Сначала происходит выпячивание интины через пору пыльцевого зерна в виде шарообразных вздутий, которые затем, вытягиваясь, образуют короткие пыльцевые трубки с заостренным кончиком, в которых наблюдается более плотная зернистая цитоплазма (Жужжалова, 1999). Часто трубки проникают непосредственно в сосочки рыльца.

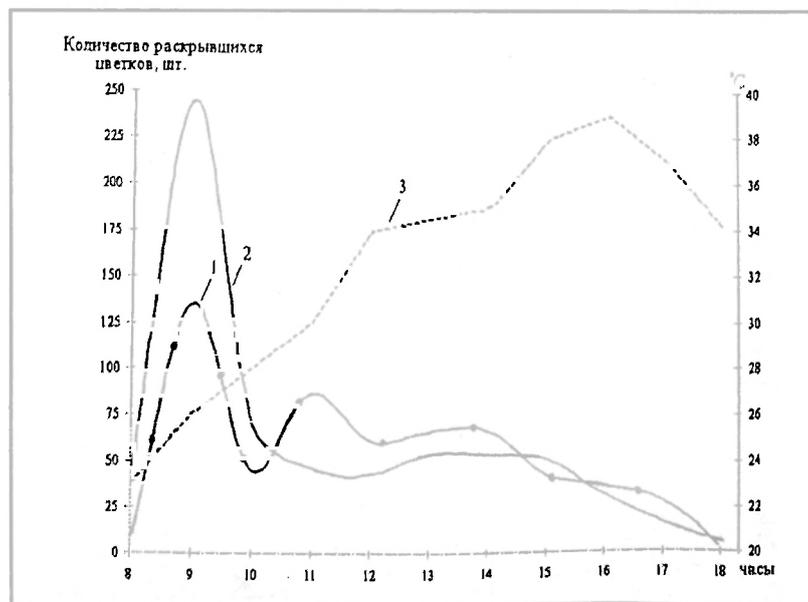


Рисунок 1— Суточный ритм распускания цветков

Примечание. 1 – РФ437; 2 – СОАН25; 3 – температура воздуха

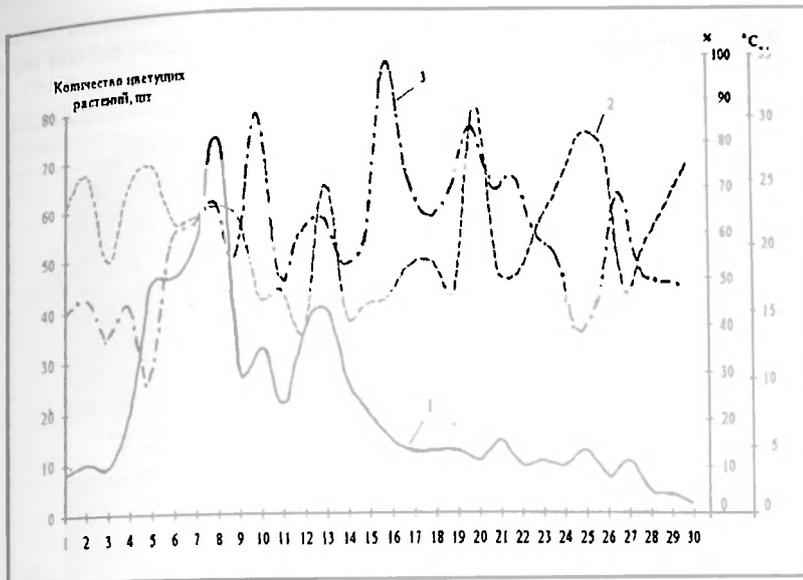


Рисунок 2 — Динамика зацветания растений в период фенофазы цветения

Примечание. 1 — популяция свеклы; 2 — температура воздуха; 3 — относительная влажность воздуха

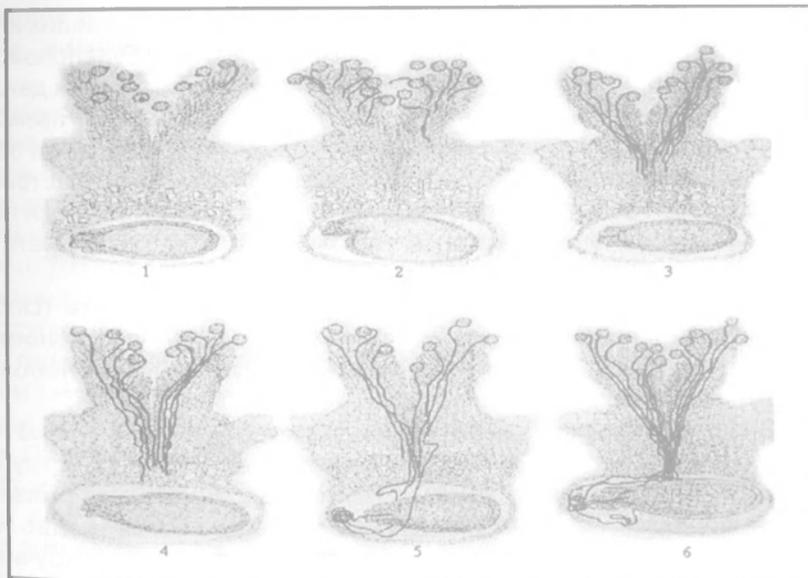


Рисунок 3 — Схема роста пыльцевых трубок

Примечание. 1 — начало прорастания пыльцевых зерен через 15-20 минут после опыления; 2 — пыльцевые трубки через 30-40 минут после опыления; 3 — 1 час после опыления; 4 — 1 час 40 минут после опыления; 5 — проникновение первой пыльцевой трубки в семязачаток (2 часа после опыления); 6 — увеличение количества пыльцевых трубок, доросших до семязачатка.

В процессе роста пыльцевых трубок наблюдается движение спермиев. Они выходят из пыльцевого зерна и продвигаются по пыльцевой трубке к семязачатку (рис. 4).

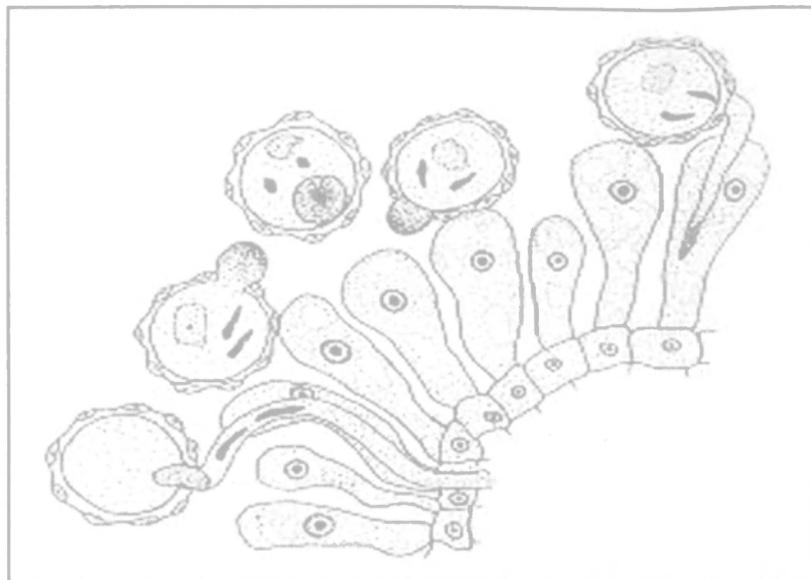


Рисунок 4 — Начало движения спермиев в пыльцевой трубке

Движение спермиев у *V. vulgaris* подобно движению простейших и обеспечивается присутствием в спермо клетках микротрубочек, расположенных параллельно их длинной оси (Hoefert, 1969). Вслед за спермиями движется вегетативное ядро. Через 30-40 минут количество проросших пыльцевых зерен увеличивается. Иногда среди них можно заметить пыльцевые зерна с двумя или даже тремя пыльцевыми трубками, из которых впоследствии, по-видимому, развивается только одна. Через 1 час пыльцевые трубки проникают в клетки завязи и достигают слоя клеток с кристаллами оксалата кальция, а через 1 час 40 мин проникают в него.

Роль ионов Ca в обменных процессах чрезвычайно велика (Linskens, 1964), и они являются хемотропическим фактором, стимулирующим рост пыльцевых трубок даже в присутствии токсических катионов, метаболитических и осмотических ингибиторов.

Через 2 часа первая пыльцевая трубка дорастает до семязачатка и проникает в микропиле (рис.5). Однако, после этого рост пыльцевых трубок не прекращается. Количество пыльцевых трубок, доросших до семязачатка увеличивается с каждым часом, причем подавляющее большинство из них растет по проходу в завязь. Характерным фактором является закручивание пыльцевых трубок возле микропиле.

В течение дня при свободном опылении до семязачатка дорастает от 3 до 7 пыльцевых трубок, из которых в большинстве просмотренных препаратов только одна пыльцевая трубка проникает в зародышевый мешок. Иногда в первый день наблюдается проникновение двух и даже трех пыльцевых трубок в семязачаток.

Двойное оплодотворение, т.е. объединение мужских и женских гамет

происходит в зародышевом мешке (рис.6). Пыльцевая трубка проникает в зародышевый мешок через микропиле (порогамия). Входя в зародышевый мешок, пыльцевая трубка изливает свое содержимое в синергиды, которые затем разрушаются, распадаясь на отдельные структуры. При излиянии цитоплазмы спермии выглядят как ядра бобовидной формы.

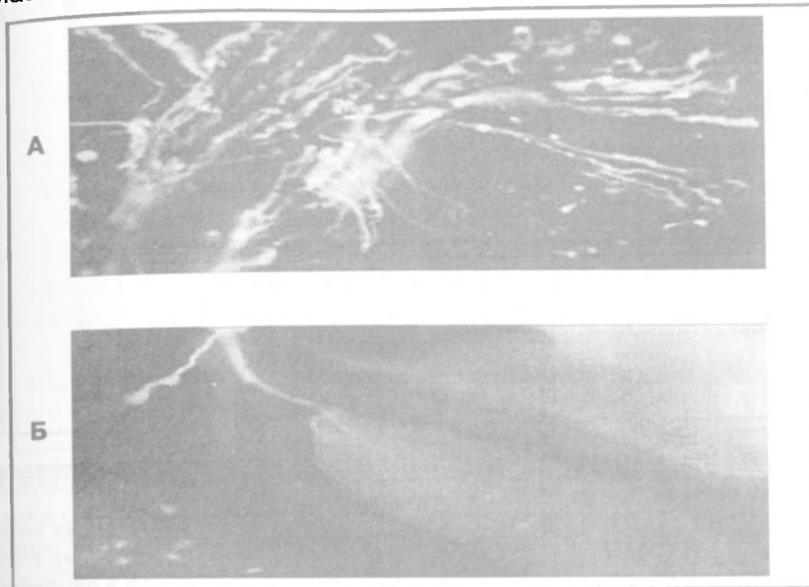


Рисунок 5 — Пыльцевые трубки, растущие в пестике (А) и проникающие в микропиле семязачатка (Б)

Обнаружение спермиев у свеклы затруднительно, т.к. процесс выхода спермиев и дальнейшее их передвижение в зародышевом мешке происходит очень быстро. Сначала спермии можно наблюдать в халазальной части микропиле, а затем между клетками яйцевого аппарата. После чего один спермий проникает в яйцеклетку, другой – в центральную клетку. Дальнейшие преобразования спермиев происходят асинхронно.

Спермий, попавший в яйцеклетку, довольно долго находится на некотором расстоянии от ее ядра. В нем происходит процесс деконденсации хроматина, появление ядрышка (Жужжалова, 1999). Спермий увеличивается в объеме и округляется (рис. 7).

Затем ядро спермия сближается с ядром яйцеклетки и вступает с ним в контакт. Преобразования в яйцеклетке приводят к полному объединению ядрышек и образованию зиготы. Иногда ядрышки не объединяются. Объединение ядер половых гамет занимает 6-8 часов. После окончательного слияния зигота длительное время находится в интерфазе (периоде покоя), которое у свеклы длится до 20-30 часов. В этот период зигота преобразуется в спорофит, в котором полярность остается, а специализация, присущая половым клеткам, как и у других растений, теряется (Батыгина, 1987).

Спермий, контактирующий с центральной клеткой, также претерпевает морфологические изменения: округляется, хроматин в нем деконденсируется и приолижается к ядру центральной клетки и, в отличие от первого спермия, сразу располагается сначала на поверхности ядра, а потом внедряется в него (рис. 8).

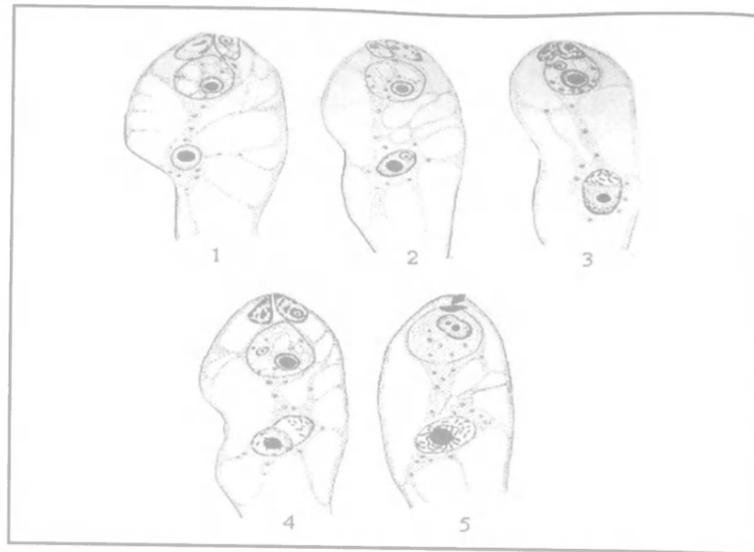


Рисунок 6 — Схематичное изображение двойного оплодотворения *Beta vulgaris* L.

Примечание. 1 – два спермия рядом с яйцеклеткой; 2 – контакт спермия с яйцеклеткой и центральной клеткой зародышевого мешка; 3 – деление спермия в ядре центральной клетки и морфологическое изменение спермия в яйцеклетке; 4 – начало деления центрального ядра; 5 – слияние ядер спермия и яйцеклетки

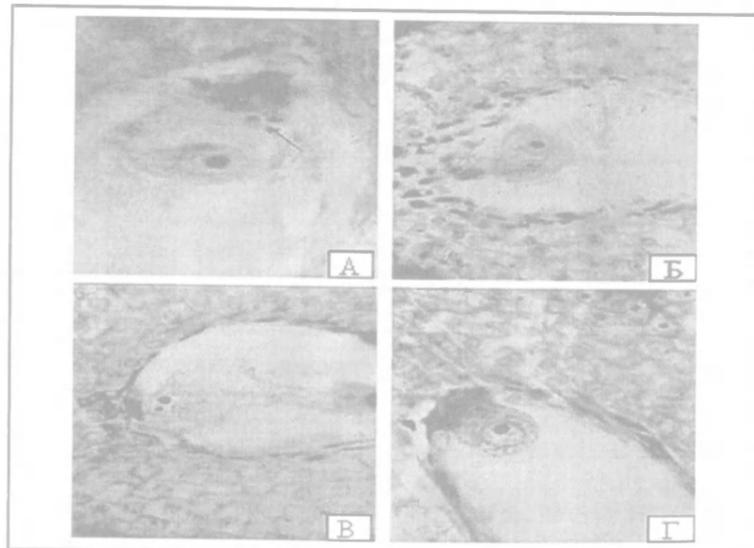


Рисунок 7 — Поведение спермиев, контактирующих с яйцеклеткой в период двойного оплодотворения:

Примечание. А – два спермия возле яйцеклетки (указано стрелкой); Б – один спермий проникает в яйцеклетку, округляется с появлением ядрышка; В – контакт ядер спермия и яйцеклетки (слияние); Г – формирование зиготы

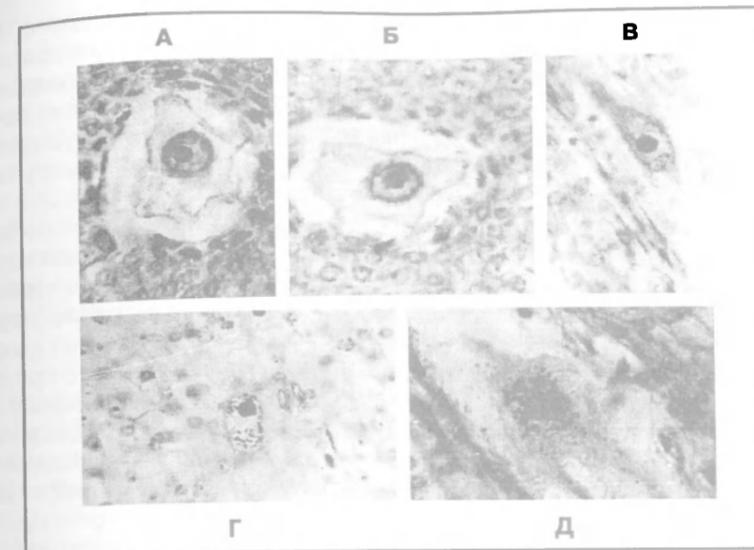


Рисунок 8 — Последовательные этапы поведения спермия при контакте с центральной клеткой

Примечание. А – центральная клетка; Б – спермий в центральной клетке; В – профаза деления спермия опережает деление ядра центральной клетки; Г – начало деления ядра центральной клетки; Д – профаза общего деления спермия и ядра центральной клетки

Слияния спермия с ядром центральной клетки в этот момент не происходит. Сначала около его ядрышка становятся видимыми хромосомы, свидетельствующие о начале профазы митоза, которая несколько опережает начало профазы в центральном ядре (Жужжалова, 1999). Это, по-видимому, связано с генетически обусловленным, более коротким периодом фаз митотического цикла мужских гамет (Хведынич, 1985) или зависит от различной ploidy сливаемых ядер (Батыгина, 1987). Различия в состоянии хроматина обеих гамет исчезают лишь в поздней профазе, начале метафазы, когда растворяются ядерные оболочки и хромосомы образуют общую метафазную пластинку (Банникова, Хведынич, 1982). Процесс объединения центральной клетки со спермием происходит довольно быстро, всего за 2-5 часов. Первые ядра эндосперма наблюдаются через 15-18 часов.

Можно предположить, что слияние спермия с яйцеклеткой у свеклы происходит по промежуточному типу согласно классификации Е.Н. Герасимовой-Навашиной (1952, 1980), т.е. объединение наступает после значительных изменений структуры спермия, но до начала митоза. Слияние спермия с центральной клеткой происходит по постмитотическому типу, т.е. митоз наступает прежде, чем происходит полное слияние гамет. Тем не менее, эти представления предположительны, т.к. для окончательного вывода необходимы дальнейшие наблюдения.

Из литературных данных известно, что промежуточный тип оплодотворения присущ только яйцеклеткам и проявляется при каких-то особых условиях, а стимулом к слиянию мужских и женских гамет может служить раз-

личное исходное состояние хроматина в ядрах этих клеток (Хведынич, 1985). Существует также предположение, что промежуточный тип оплодотворения в эволюционных преобразованиях предшествует более прогрессивному премитотическому типу, при котором процесс оплодотворения осуществляется успешнее и быстрее из-за большей специализации структур спермиев, выражающейся в уменьшении количества цитоплазмы вокруг ядер (Якобсон, 1983).

Таким образом, для свеклы характерно перекрестное опыление и такие типы опыления как аутогамия, гейтеногамия и ксеногамия. При попадании пыльцевых зерен на рыльце пестика прорастание их начинается через 15-20 минут, и первая пыльцевая трубка проникает через микропиле (порогамия) в зародышевый мешок через 2 часа. Для свеклы характерно двойное оплодотворение, которое происходит по промежуточному типу. В процессе двойного оплодотворения при слиянии мужской и женской половых клеток создается возможность для осуществления генетической комбинации из двух различных геномов, что представляет огромную практическую ценность. Однако, этот процесс у свеклы недостаточно разработан и требует дальнейшего всестороннего изучения всех его этапов.

Список литературы

1. Архимович А. Наблюдения над биологией цветения сахарной свекловицы / А. Архимович // Бюлл. ССУ. - 1923. - № 6.
2. Банникова В.П., Хведынич О.А. Основы эмбриологии растений / В.П. Банникова, О.А.Хведынич // К.: Наукова думка. - 1982. - 164с.
3. Батыгина Т.Б. Хлебное зерно / Т.Б. Батыгина // Атлас. - Л.: Наука Л.О.э. - 1987. - 102с.
4. Герасимова-Навашина Е.Н. Двойное оплодотворение и митоз / Е.Н. Герасимова-Навашина // Цитология и генетика. - 1980. - т.6. - № 14. - С.69-81.
5. Жужалова Т.П. Закономерности развития репродуктивных органов сахарной свеклы (*B. vulgaris*) / Т.П. Жужалова // Автореф.диссер....доктора биологических наук. Воронеж. - 1999. - 40с.
6. Зайковская Н.Э. Биология цветения, цитология и эмбриология сахарной свеклы / Зайковская Н.Э. // Биология и селекция сахарной свеклы. - М.: Колос. - 1968. - С. 137-207.
7. Оксіюк П.Ф. Матеріали по біології цветення цукрового буряка / П.Ф. Оксіюк // Журнал інституту Ботаніки. - 1934. - № 9. - С.75-84.
8. Харечко-Савицкая Е.И. Цитология и эмбриология сахарной свеклы / Е.И. Харечко-Савицкая // Свекловодство. - Т.1. -К.: Госсельхозиздат. - 1940. - С.453-550.
9. Хведынич О.А. Функциональная морфология сливающихся половых клеток покрытосеменных / О.А. Хведынич // Половые клетки и оплодотворение у покрытосеменных и водорослей. - К.: Наукова думка. - 1985. - С.98-142.
10. Якобсон Л.Я. Развитие мужских гамет и процесс оплодотворения у покрытосеменных / Л.Я. Якобсон // Проблемы гаметогенеза, оплодотворения и эмбриогенеза. Мат-лы 8 Всесоюзного совещ. по эмбриологии растений. - Ташкент: ФАН. - 1983. - С.160-161.
11. Artshwager E., Starrett R. The time factor in fertilization and embryo development in the sugar beet / E. Artshwager, R. Starrett // Journ. Agr. Res. - 1933 - 47. - P.823-843.

Анотація

У статті представлені результати досліджень з установаження добового ритму розпускання квітів і динаміки зацвітання рослин у період фенофази цвітіння буряків. Показано, що програмна фаза запліднення у буряків спостерігається впродовж двох годин і включає: проростання пилоквіток, ріст пилоквіток і їх проникнення у зародковий мішок. Подвійне запліднення відбувається у зародковому мішку за проміжним типом згідно класифікації Є.М.Герасимової-Навашиної (1980), тобто об'єднання гамет настає після значних змін спермія, але до початку мітозу злиття спермія з центральною клітиною відбувається за пост мітотичним типом, тобто мітоз настає раніше, ніж настає повне злиття гамет.

Annotation

In this paper, the results of studies to determine a 24 hours' rhythm of flowers blooming and dynamics of sugar beet plant bursting in blossom during phenological stage period are presented. It has been shown that progamic stage of beet fertilization is observed during 2 hours and includes germination of pollen grains, growing of pollen tubes and their penetration into the embryo sac. Double fertilization occurs in embryo sac by intermediate type according to classification of E.N. Gerasimova-Navashina (1980), i.e. gametes' fusion takes place after significant change of spermium, but before the mitosis beginning. Fusion of spermium and central cell follows the post-mitotic type, i.e. mitosis begins before the complete gamete fusion takes place.