

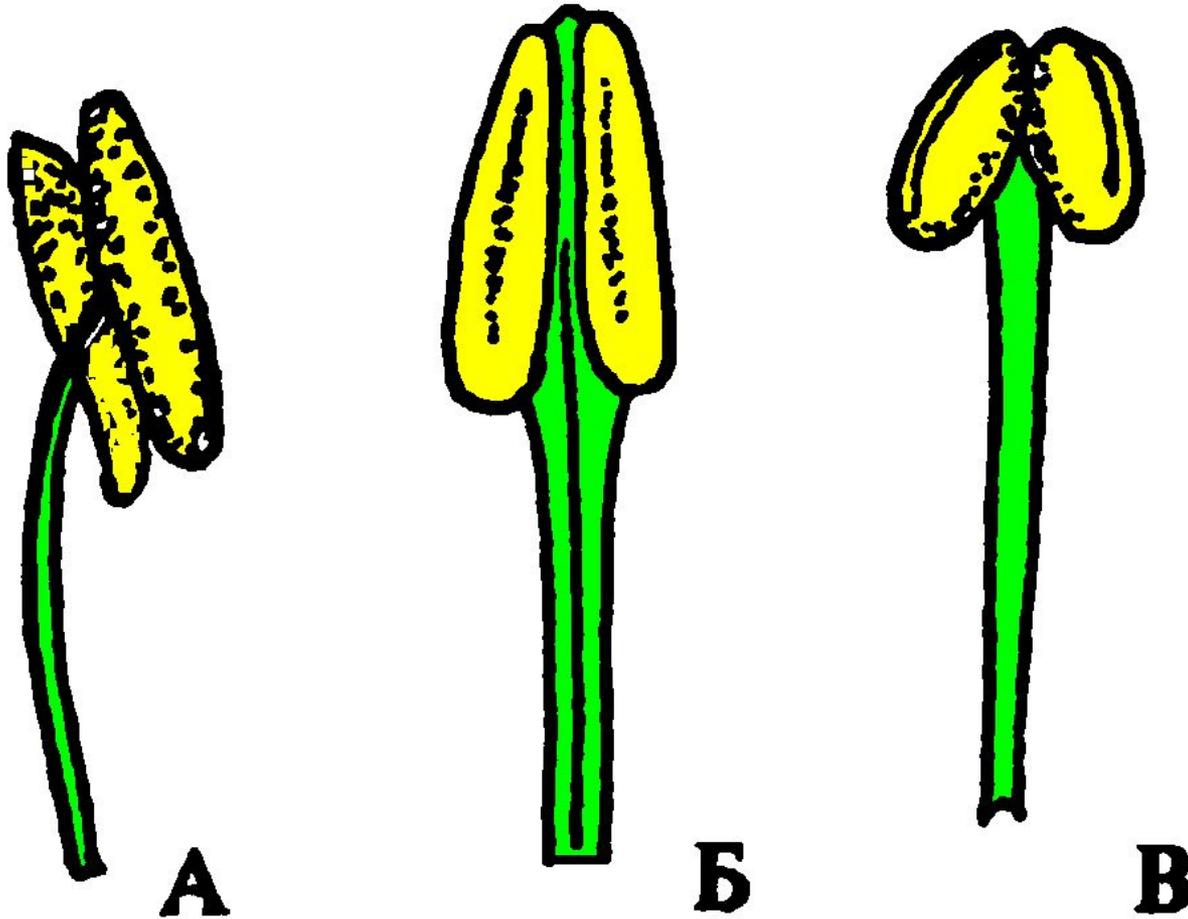
# Андроцей. Микроспорогенез и мужской гаметофит.

Андроцеем называют совокупность тычинок в цветке. Количество тычинок в цветке различно: от одной (у орхидных) до нескольких сотен (у некоторых магнолиевых, лютиковых). Однако у большинства растений тычинок сравнительно немного.

В типичном случае тычинка состоит из **тычиночной нити** и **пыльника**. Пыльник имеет 2 половинки (**теки**), отделенные друг от друга **связником**. Связник представляет собой продолжение тычиночной нити. Иногда связник продолжается выше тек в **надсвязник**. Каждая **тека** имеет **2 пыльцевых гнезда**, в которых образуются **микроспоры**. Обычно каждая тека вскрывается продольной щелью.

Пыльник может быть **неподвижным** (картофель) или **качающимся** (лилии, злаки).

# Тычинки с качающимся (А) и неподвижным (Б, В) пыльниками

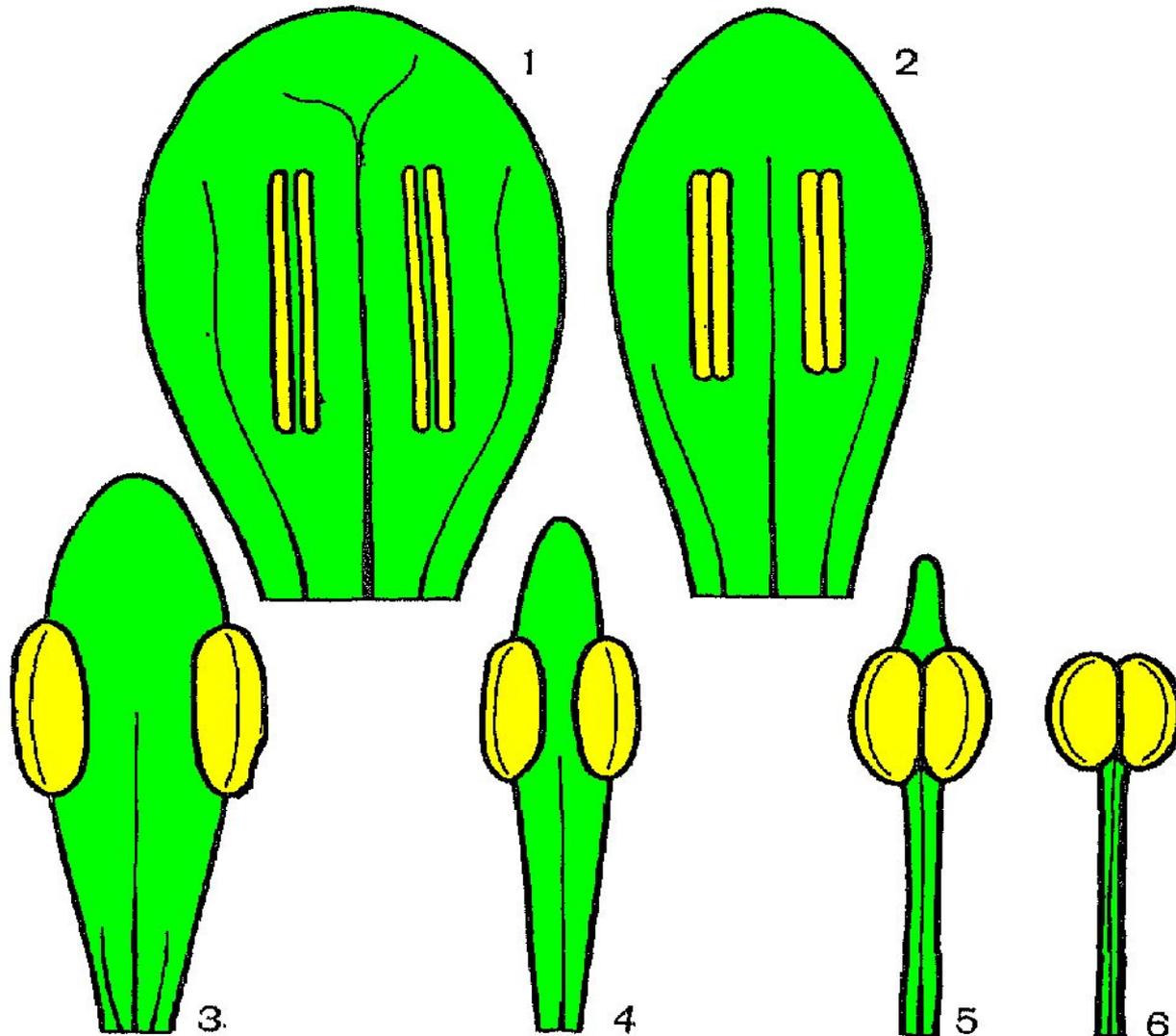


Тычинки имеют тычиночные нити либо одинаковой, либо разной длины. Дифференциация тычиночных нитей на длинные и короткие обычно свойственна тычинкам разных кругов андроцея, редко одному кругу. Например, у крестоцветных 2 тычинки наружного круга короче 4 тычинок внутреннего круга. Такие тычинки называют *четырёхсильными*. У губоцветных тычинки *двусильные*: они расположены в одном круге, но 2 из них длинные, а 2 - короткие.

Как и другие части цветка, тычинки могут срастаться между собой. Андроцей, состоящий из свободных тычинок, называют **многобрастным**. Если все тычинки срослись между собой нитями – андроцей **однобрастный** (кислица, люпин, герань). Если сросшиеся тычинки образуют 2 группы, то независимо от числа тычинок в каждой группе андроцей называют **двубратственным** (горох, клевер, чина). Иногда тычинки в процессе роста расщепляются (мальва, клещевина).

Происхождение и эволюция тычинок. Тычинки произошли из довольно широких листовидных микроспорофиллов каких-то голосеменных предков. Поэтому наиболее примитивные тычинки имеют листовидную форму. Примером могут служить тычинки *Degeneria* (семейство *Magnoliaceae*). Первоначально широкие листовидные микроспорофиллы на верхней стороне имели 3 жилки. Между средней и 2 боковыми жилками располагались по 2 линейных микроспорангия. Впоследствии микроспорангии попарно срастались в синангии и частично погружались в ткань микроспорофилла. В дальнейшем происходила постепенная редукция стерильных частей микроспорофиллов, синангии перемещались на их края, сближались и срастались между собой. В результате возник четырехгнездный пыльник. Нижняя часть микроспорофилла превратилась в тычиночную нить, его средняя часть – в связник, а самая верхняя, выступающая над пыльником – в надсвязник. Надсвязник впоследствии редуцировался.

Схема эволюции тычинок (микроспорofilлов) от примитивного микроспорofilла *Degeneria* (1) до высокоспециализированного типа



**Дифференциация тканей пыльника начинается, когда бугорок в очертании станет четырехлопастным. Первоначально он состоит из однородных паренхимных клеток, окруженных эпидермисом. В каждой лопасти под эпидермой обособляются крупные инициальные клетки. В результате их делений образуются 2 слоя: наружный – *париетальный*, и внутренний, дающий начало *археспорию*. Наружный слой впоследствии образует часть стенки пыльника, а археспорий – пыльцу. Клетки париетального слоя далее делятся тангентальными перегородками и в итоге образуют от периферии внутрь 3 слоя клеток.**

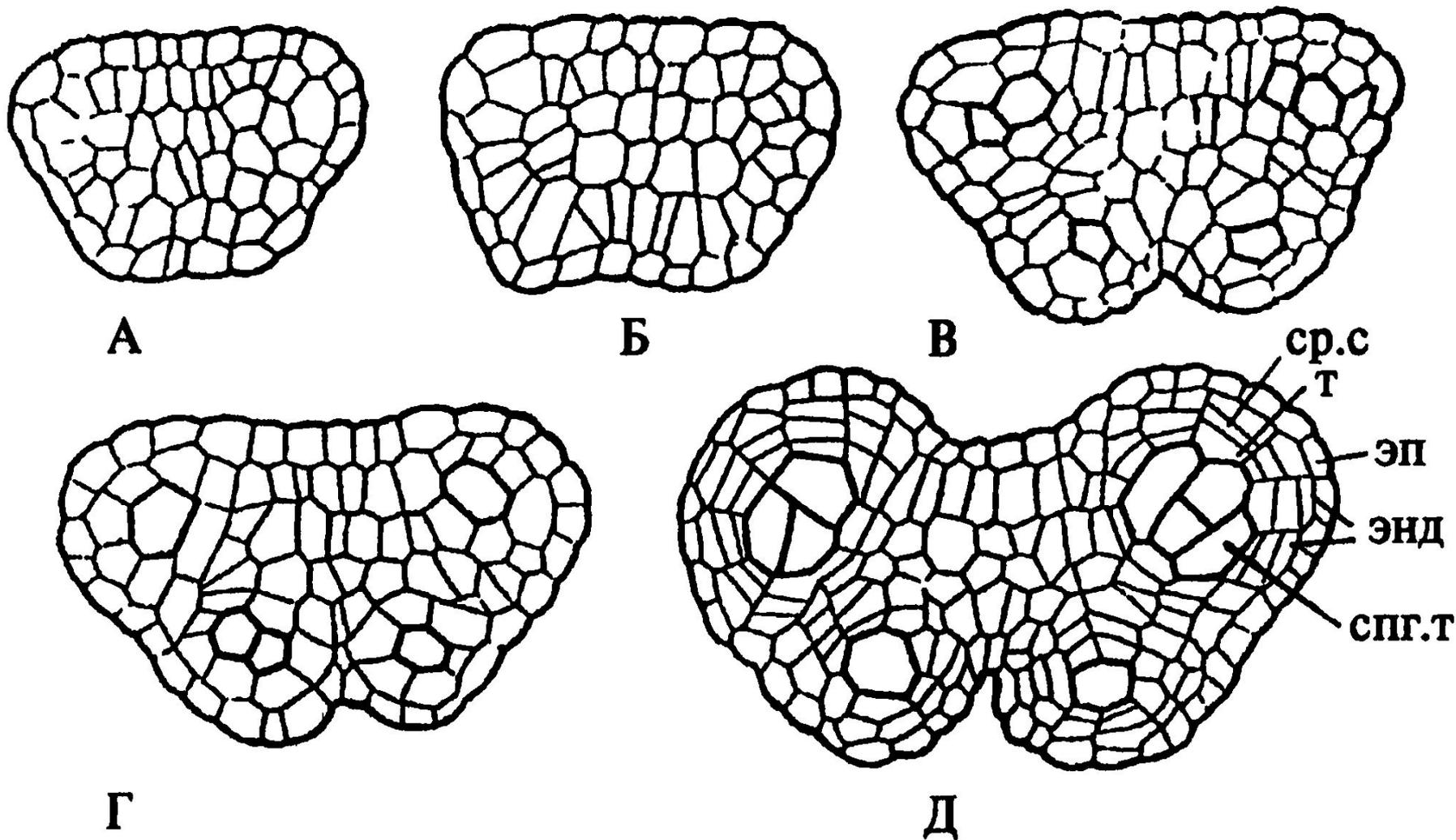
Наружный из них, расположенный под эпидермисом, в дальнейшем образует **эндотеций (фиброзный слой)**. Оболочки его клеток с внутренней стороны имеют утолщения, способствующие вскрыванию пыльника.

Под эндотецием располагается **промежуточный (средний) слой** из 1-3 рядов клеток. Они некрупные, в дальнейшем раздавливаются и разрушаются.

Клетки самого внутреннего слоя, граничащего с археспорием, формируют **тапетум (выстилающий слой)**. Ко времени начала формирования пыльцы оболочки клеток тапетума разрушаются. Их содержимое образует цитоплазматическую массу с ядрами (т.н. **периплазмодий**). Он идет на питание развивающейся пыльцы.

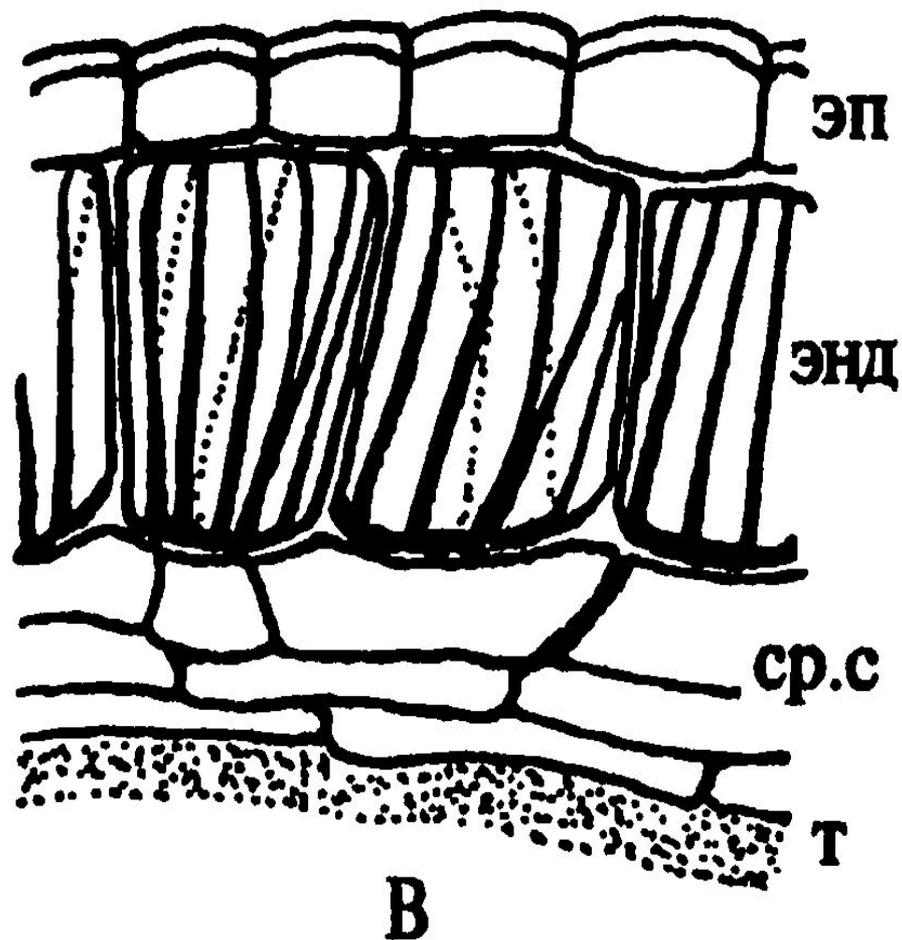
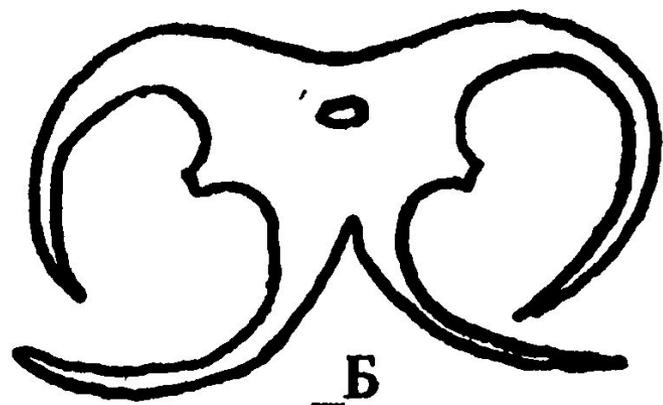
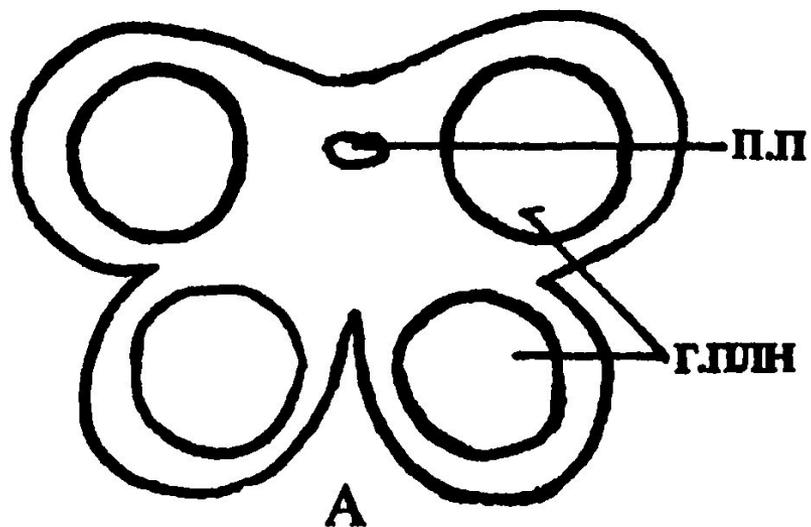
# Начальные стадии развития пыльника.

Спг.т. – спорогенная ткань, энд.- эндотеций, эп – эпидермис, т – тапетум, ср.с. – средний слой



# Строение пыльника:

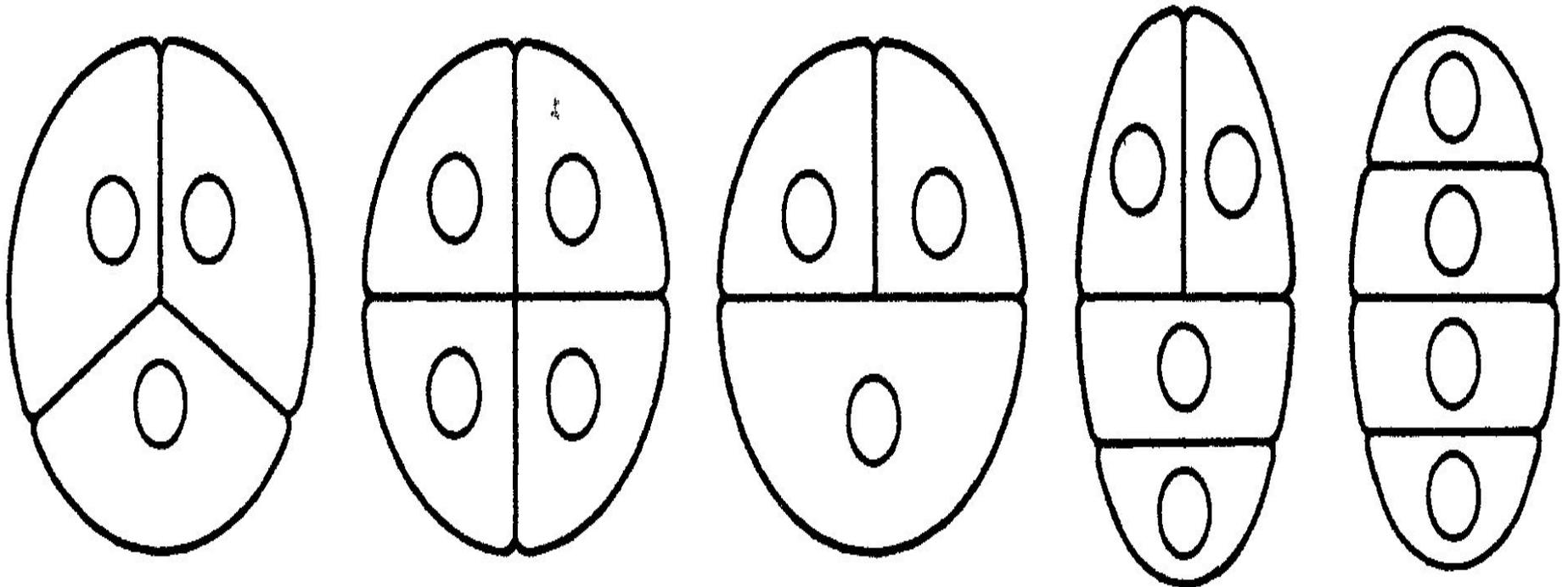
А – невскрывшийся пыльник, В – вскрывшийся пыльник, В – стенка пыльника



Клетки археспория делятся митотически и образуют диплоидные **материнские клетки микроспор (микроспороциты)**. Последние делятся редукционно и каждая из них образует **тетраду микроспор**.

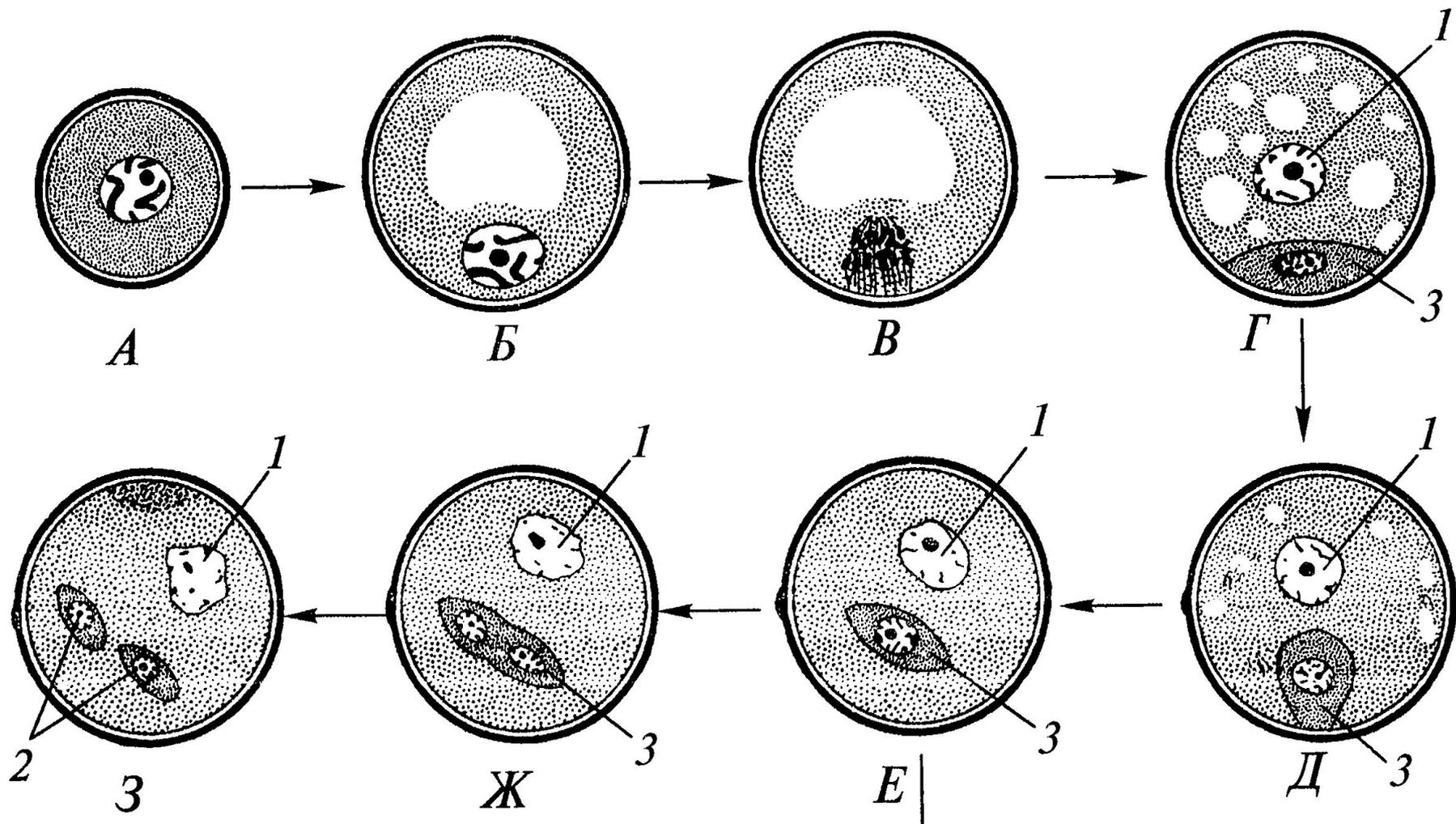
Стенки, отделяющие одну микроспору от другой, могут развиваться по-разному. При **сукцессивном** (=последовательном) типе первое деление мейоза заканчивается цитокинезом и образуется диада, а после второго деления – тетрада клеток. При **симультанном** (=одновременном) типе цитокинез происходит после второго деления мейоза и сразу образуется тетрада микроспор. Сукцессивный тип характерен большинству однодольных, симультаный – двудольным.

# Схема различных типов расположения микроспор в тетрадах



Развитие мужского гаметофита у растений с двуклеточной пыльцой (А-Е) и у растений с трехклеточной пыльцой (А-З).

1-ядро вегетативной клетки, 2 - спермии, 3 – спермиогенная клетка.



Пыльцевое зерно, как и микроспора, имеет 2 слоя оболочки: *экзину* и *интину*. Интина – тонкая и нежная пленка. Состоит в основном из пектинов. Экзина состоит из очень стойкого биополимера – *спорополленина*. Она толстая, со скульптурированной поверхностью (гребни, шипики, складки, бугорки). В то же время она имеет утонченные места – *апертуры* (поры). При прорастании пыльцы через апертуры обычно выходит пыльцевая трубка. Апертуры позволяют пыльцевому зерну изменять объем при изменении влажности. Апертуры могут быть округлыми или бороздчатыми, число их варьирует. Строение экзины очень разнообразно и в то же время постоянно в пределах таксономических групп. Это имеет систематическое значение. Например, среди цветковых растений однодольные имеют одну апертуру (однобороздчатая пыльца), большинство двудольных – три (трехбороздчатая пыльца).

Оболочка пыльцы хорошо сохраняется в ископаемом состоянии. Поэтому анализ извлеченной из торфов и других отложений пыльцы позволяет установить состав флоры предыдущих исторических периодов. Существует относительно молодая отрасль ботаники, изучающая пыльцу и споры растений – *палинология*.

Освобождение пыльцы происходит при вскрывании пыльника. В зависимости от особенностей вскрывания различают 2 типа пыльников. У *интрорзных* пыльников при вскрывании щель появляется с внутренней стороны пыльника и пыльца высыпается внутрь цветка. У *экстрорзных* пыльников из-за неравномерного роста связника теки изгибаются и пыльца высыпается наружу.

**Гинецей – совокупность плодолистиков в цветке, образующих один или несколько пестиков.**

В пестике различают нижнюю вздутую часть – **завязь, столбик** (в апокарпном пестике – **стилодий**) и самую верхнюю часть - **рыльце**. В завязи находятся **семяпочки**, или **семязачатки**. Столбик приподнимает рыльце высоко вверх, облегчая опыление. Однако при этом значительно удлиняется путь пыльцевой трубки. Рыльце, находящееся на завязи, называют **сидячим**. Отсутствие столбика характерно в основном для примитивных семейств (*Magnoliaceae*, *Ranunculaceae*, *Paraveraceae*). Столбики часто не развиты и многих ветроопыляемых растений (злаки).

**Происхождение гинецея. Плодолистки произошли от мегаспорофиллов древних голосеменных. Анатомически они сходны с вегетативными листьями, за что и получили свое название. Они имеют эпидерму с устьицами, мезофилл, проводящие пучки. Листовую природу плодолистиков подтверждают встречающиеся изредка аномалии в развитии цветков, когда вместо плодолистиков формируются зеленые листовые пластинки. Так, у розы, гравилата иногда вместо гинецея развивается олиственный побег. Такое явление называется *пролиферация*.**



Рис. Пролификация

цветка:

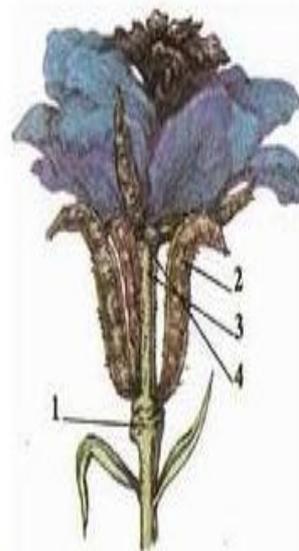
1 - цветоложе;

2 - плоды-листочки;

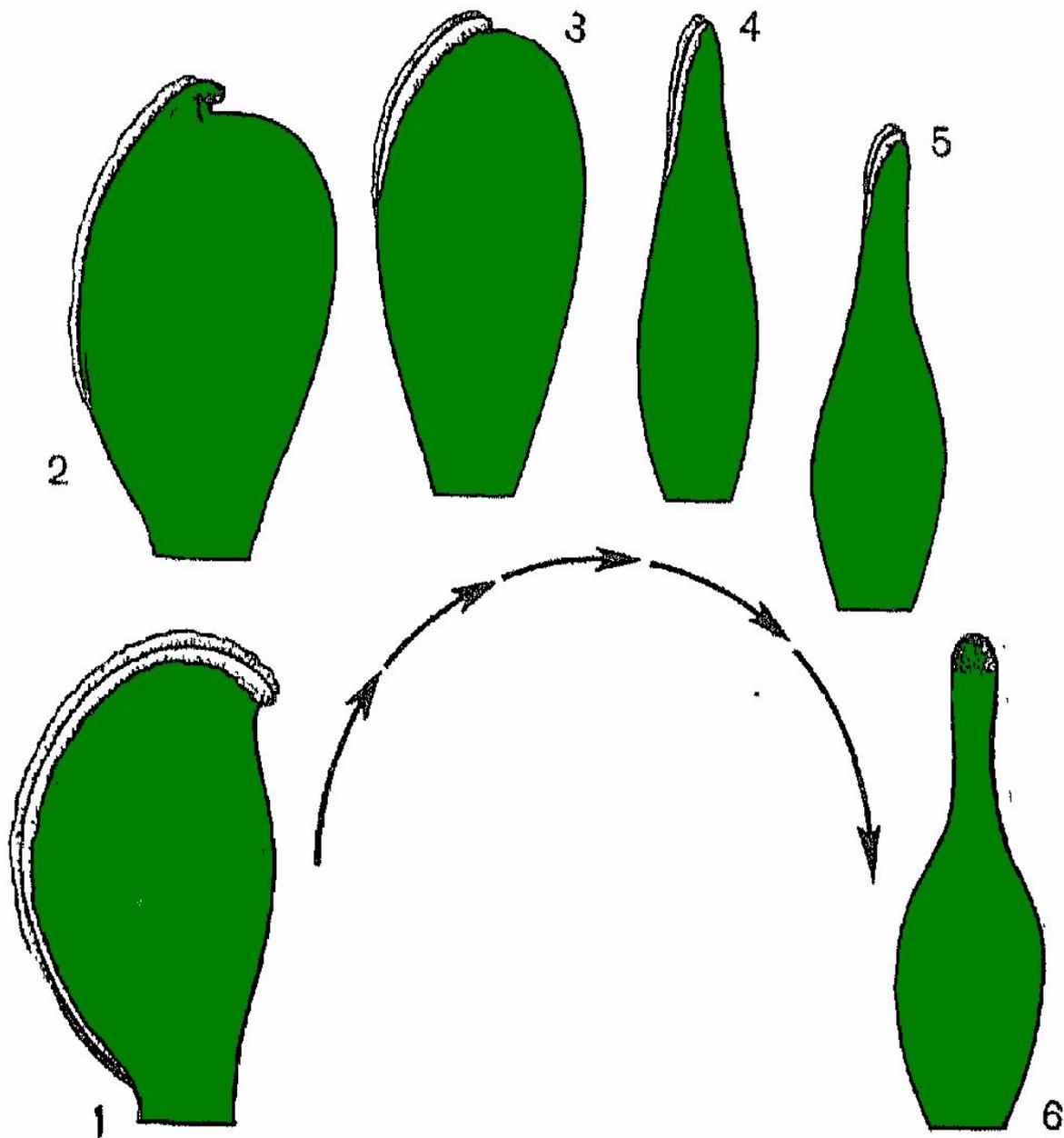
3 - вторичная

цветоножка;

4 - вторичное цветоложе



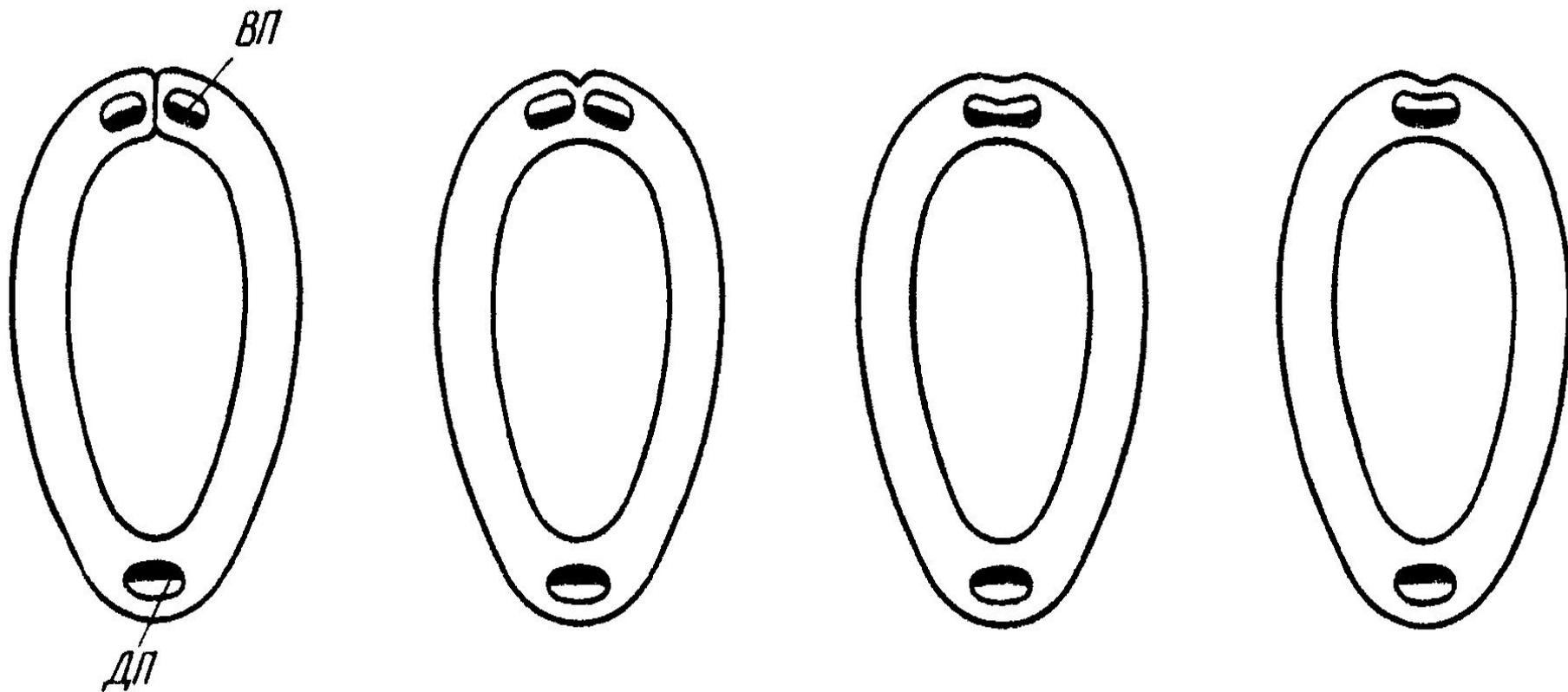
Первоначально семязачатки располагались по краям плодолистика. Постепенно плодолистки складывались вдоль средней жилки, затем края их срастались. В результате семязачатки оказались внутри. Потом на плодолистике дифференцировалась рыльцевая поверхность. Первоначально это был тяж, проходящий вдоль шва. Постепенно поверхность его сокращалась и осталась на вытянутой верхушке плодолистика – *стилодии*. Возник пестик, состоящий из завязи, стилодия и рыльца.

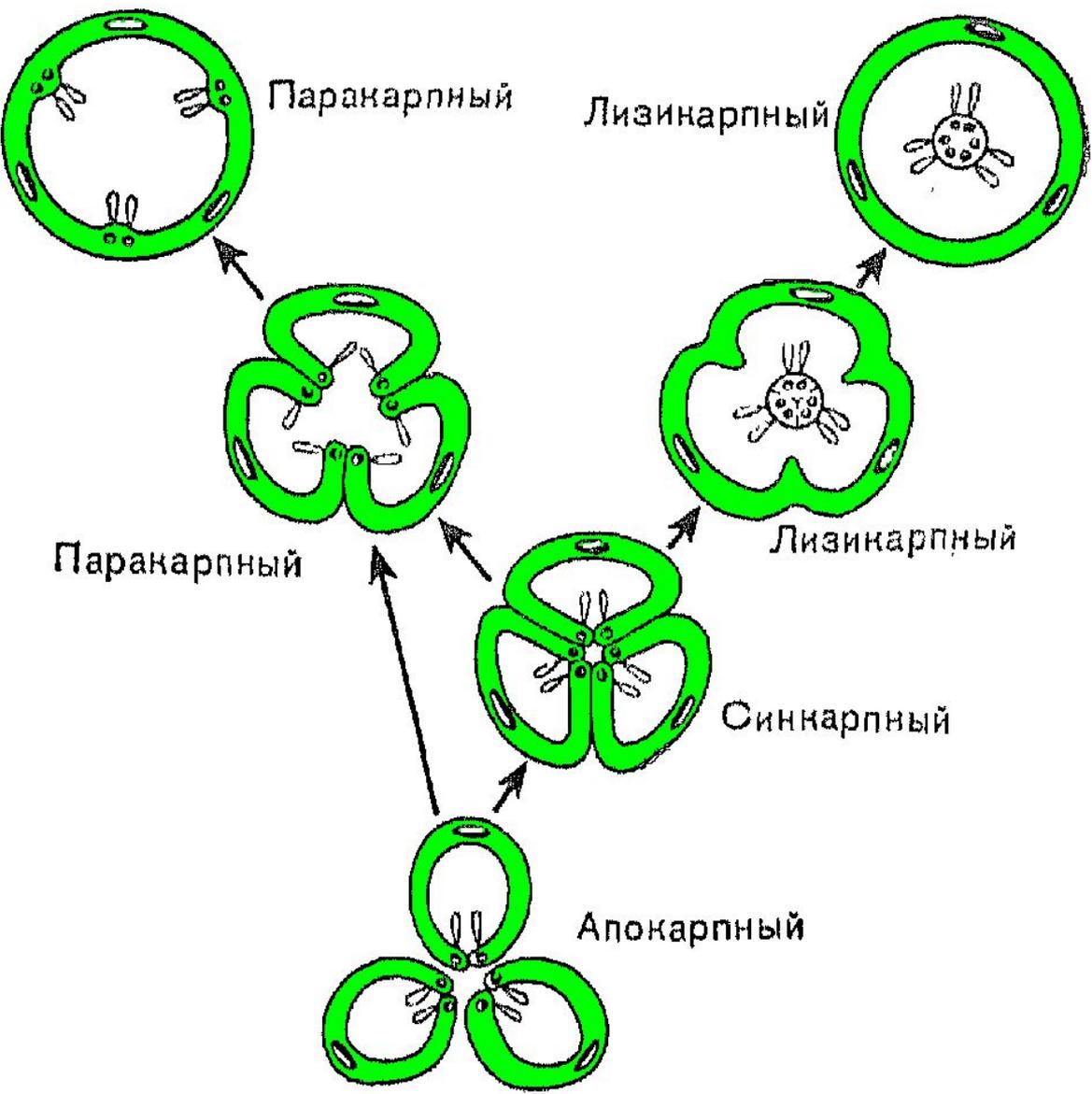


**Стадии  
эволюции  
плодолистика  
(1-6)**

# Стадии срастания краев плодолистиков в филогенезе:

ВП – вентральные пучки, ДП – дорзальный пучок

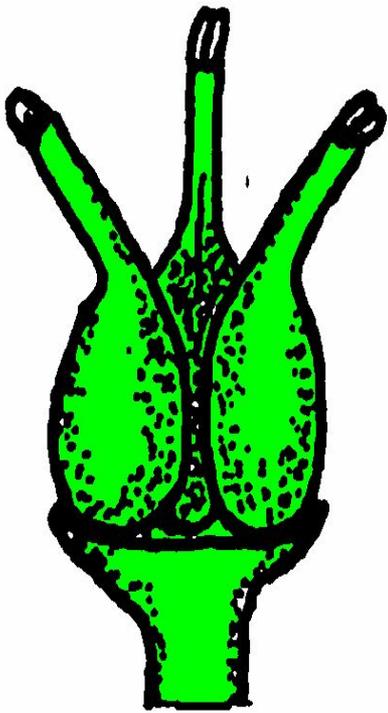




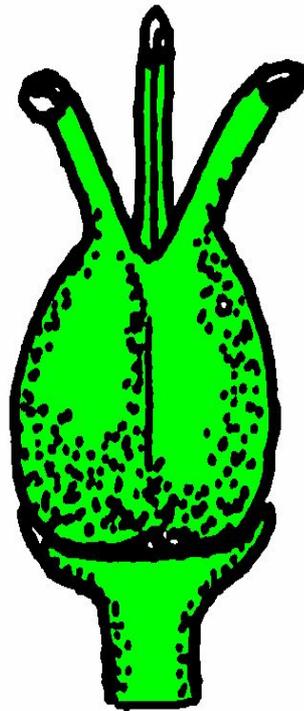
**Схема  
ЭВОЛЮЦИИ  
ОСНОВНЫХ  
ТИПОВ  
ГИНЕЦЕЯ**

## Срастание частей плодолистиков:

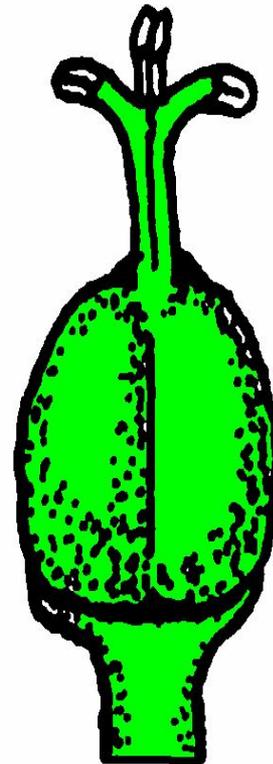
А – свободные плодолистики, Б – сросшиеся завязями, В – сросшиеся столбиками, Г – полностью сросшиеся.



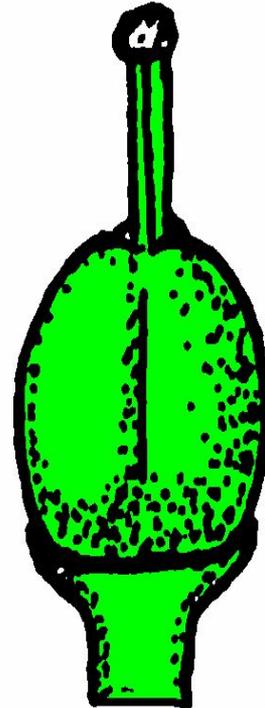
А



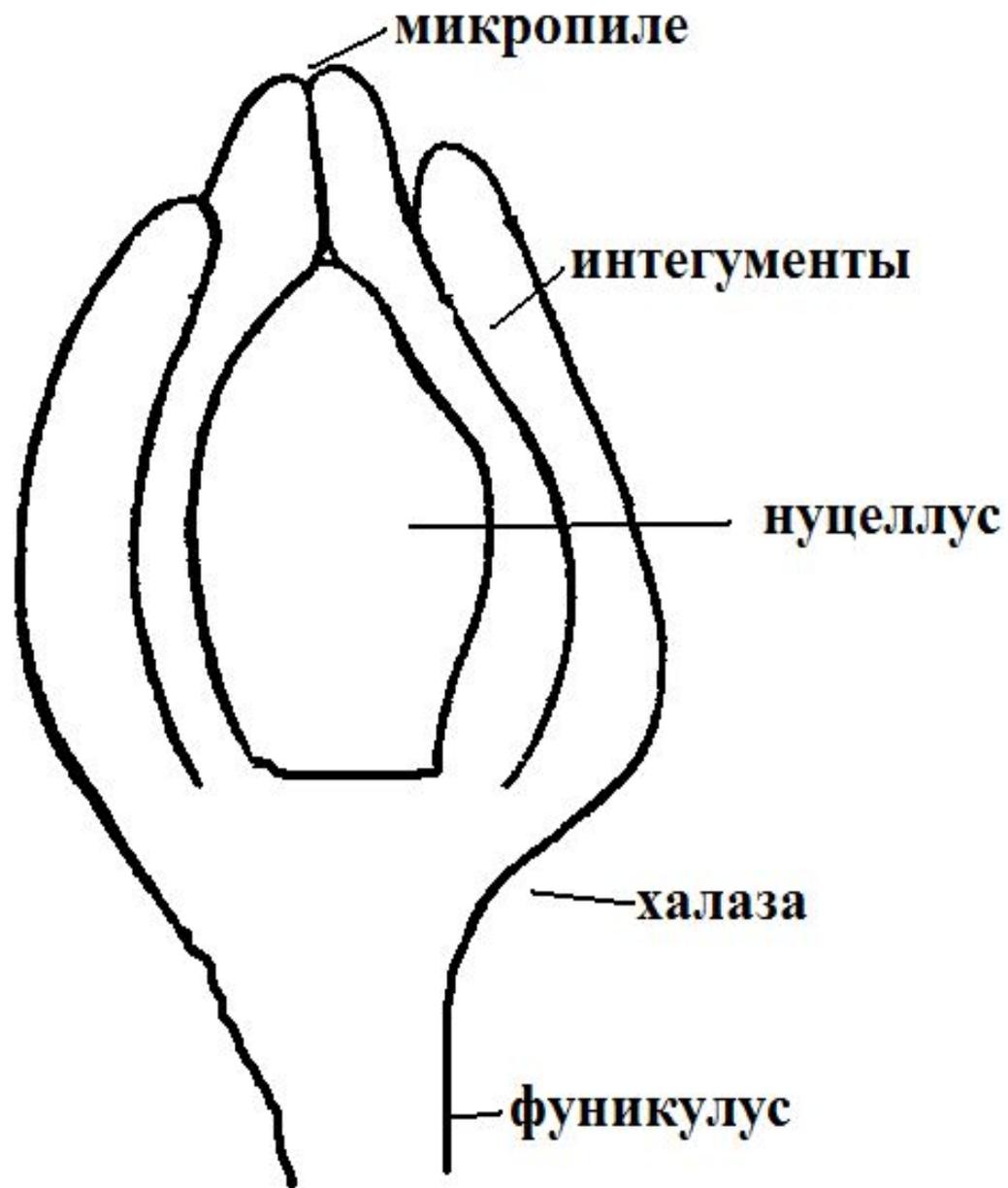
Б



В



Г

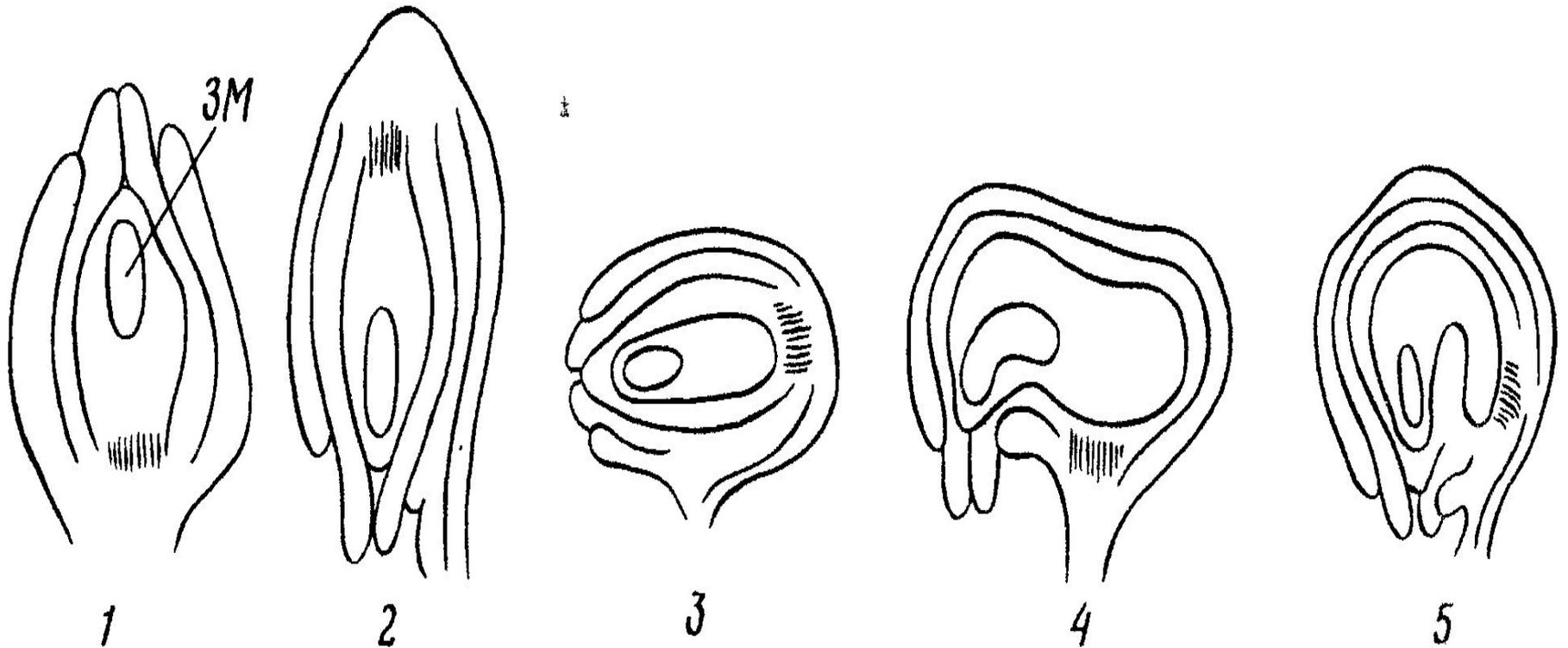


**Схема  
строения  
семезачатка  
(ортотропного)**

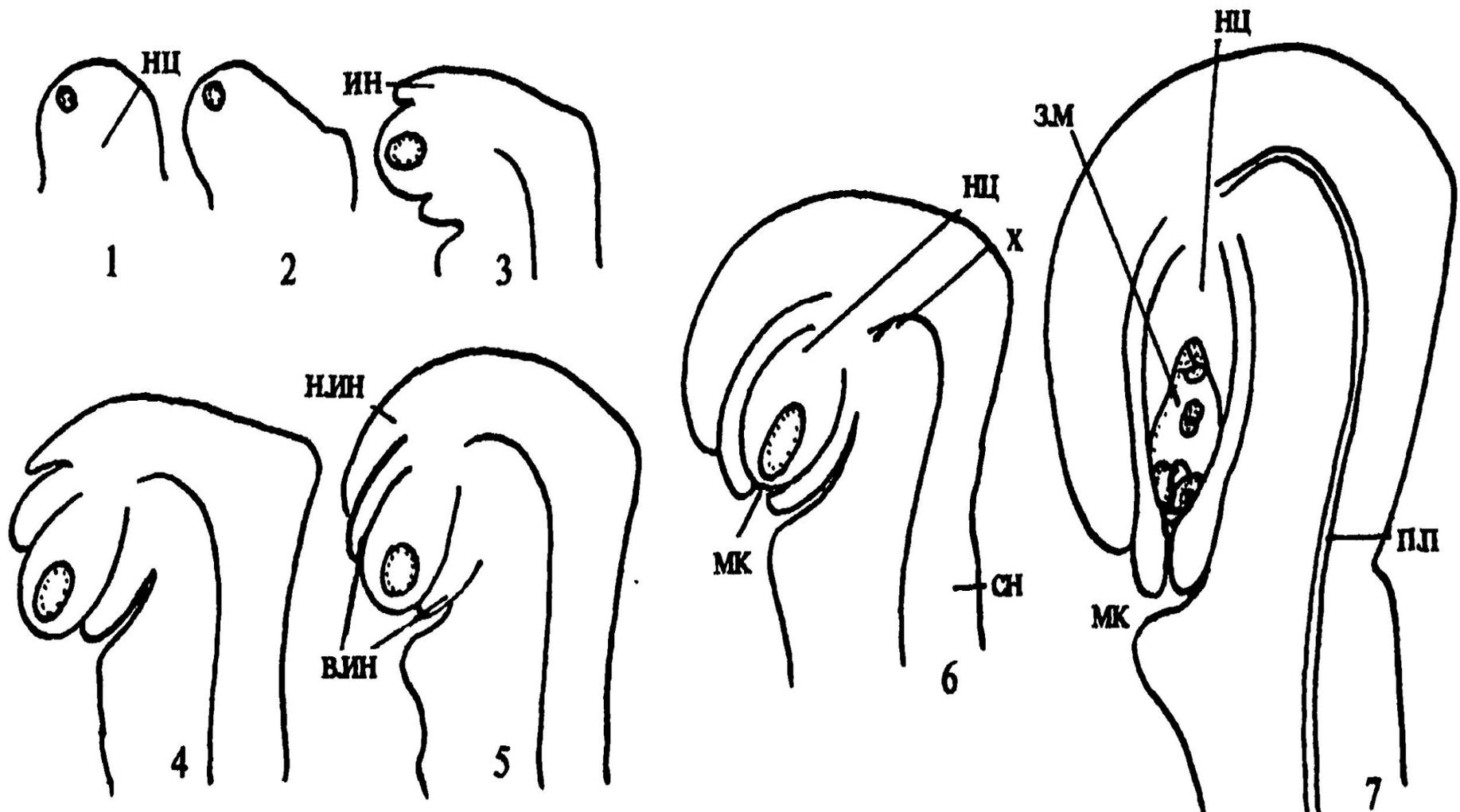
## Основные типы семезачатков:

1 – ортотропный, 2 – анатропный, 3 – гемитропный, 4 – кампилотропный, 5 – амфитропный.

ЗМ – зародышевый мешок



# Стадии развития анатропного семезачатка



# Мегаспорогенез и развитие женского гаметофита (зародышевого мешка) [один из наиболее распространенных типов]

Типы женского гаметофита	Мегаспорогенез			Развитие женского гаметофита			
	1	2	3	4	5	6	7
Моноспорический (Polygonum-типа)		