

Практична робота 1.

ПЕРІОДИЗАЦІЯ ТА ЗАКОНОМІРНОСТІ ФОРМУВАННЯ НАСІННЯ СІЛЬСЬКОГОСПОДАРСЬКИХ КУЛЬТУР

У розвитку сільськогосподарських культур, як у всіх вищих рослин, розрізняють вегетативну й репродуктивну або генеративну фазу розвитку. У вегетативній фазі утворюються листи й бічні пагони, відбувається інтенсивний ріст всіх органів; при переході до генеративної фази утворюються квітки, які слугують статевому розмноженню. Перехід з однієї фази в іншу регулюється внутрішніми й зовнішніми факторами. Велике значення має щоденна довжина світлового й темного періоду - фотоперіодизм. За реакцією на світло розрізняють рослини короткого і довгого дня й рослини, які відносно нейтральні до тривалості дня. У той час як настання фази цвітіння в останніх не підлягає фотоперіодичному регулюванню, рослини довгого дня починають цвісти лише за умови, коли встановлюється певна, так звана, критична довжина дня, а рослини короткого дня зацвітають, коли довжина дня не перевищує критичну величину. Критична довжина дня в різних видів рослин різна. Як правило, вона становить 10 — 14 годин.

Рослини довгого дня й рослини короткого дня без критичної для них довжини дня не переходять у генеративну фазу. з погляду норми реакції, нейтральні форми щодо довжини дня, імовірно, є рослинами довгого або короткого дня з дуже низькою або високою критичною тривалістю фотоперіоду, які майже за будь-якої довжини дня можуть переходити в генеративну фазу. Ця властивість є важливою передумовою для виробництва насіння рослин короткого дня в більш північних регіонах.

У таблиці 1 наводяться приклади видів рослин з різною фотоперіодичною реакцією. Оскільки впродовж року тривалість дня (за винятком найбільш довгого й найбільш короткого періоду) змінюється, рослини здатні розрізняти збільшення й зменшення тривалості довжини дня. Для цього вони мають певний контрольний механізм регулювання. Фотоперіодична реакція рослин не залежить від інтенсивності світлового випромінювання, оскільки остання перевищує дуже низький поріг. Але цей поріг вище інтенсивності світла повного місяця і він не впливає на фотоперіодичну реакцію рослин.

Таблиця 1.

Групи культурних рослин за вимогливістю до довжини дня

Рослини довгого дня	Рослини короткого дня	Рослини нейтральні до довжини дня
Пшениця, Жито, Ячмінь, Тритикале, Горох, Кормові боби, Сочевична, Види люпину, Кормові злаки, Цукрові буряки, Кормові буряки, Льон, Ріпак, Гірчиця	Кукурудза, Сорго, Просо, Квасоля, Соя, Рис, Види тютюну, Коноплі.	Генотипи квасолі, Генотипи сої, Генотипи кукурудзи, Генотипи тютюну, Генотипи соняшнику

Після встановлення необхідної довжини дня з молодих листків рослин, у яких абсорбується випромінювання, до апікальної меристеми пагони передається імпульс цвітіння, який його і викликає. Припускають, що це дія «світлового гормону» або флоригену. Нові молекулярно-біологічні дослідження показали, то, наприклад, у гороху утворення квіток регулюється двома компонентами: активатором цвітіння (флориген), що утворюється незалежно від довжини дня, і інгібітором цвітіння (антифлориген), утворення якого пригнічується світлом після досягнення критичної довжини дня. Після цього імпульс цвітіння (in RNA) транспортується до апікальної меристеми пагона викликає утворення квітів.

За специфікою проходження вегетативної й генеративної фаз розвитку культур рослини діляться на наступні групи:

1. Халакساتні рослини, які утворюють один раз у житті плоди й насіння. Після цього вони закінчують свій індивідуальний розвиток і відмирають.
2. Однорічні або моноциклічно халакساتні рослини. Життєвий цикл їх завершується за один рік. За формою розвитку однорічні рослини поділяють на:

Ярі. Вони проходять, свій індивідуальний розвиток з весни до осені. Сюди відносяться: ярі зернові, кукурудза, просо, сорго, льон, ярий ріпак, яра суріпиця, соняшник, мак, гірчиця, види люпину, горох, кормові боби, соя та інші.

Озимі. Їх життєвий цикл проходить, починаючи із літа або осінні до літа наступного року, як, наприклад, в: озимої пшениці, озимого жита, озимого ячменю, озимого тритикале, озимого вівса, озимого ріпаку, озимої суріпиці, озимої вики.

Дворучки. Біологічна група сортів та видів сільськогосподарських рослин, що розвиваються при осінньому посіві як озимі, а при весняному - як ярі. Дворучки широко поширені як серед дикорослих, так і серед культурних рослин (жито, пшениця, ячмінь та ін.). Господарська цінність дворучок - можливість у випадку несприятливої осені переносити посів на весну, а навесні підсівати до розріджених осінніх посівів насіння того ж сорту. Дворучки відрізняються гарною зимостійкістю і стійкістю до грибкових хвороб.

3. Дворічні або біциклічно **халакساتні** рослини. В перший рік життя вони залишаються у вегетативній фазі розвитку, на другому році переходять у генеративну фазу. До них відносяться: цукрові і кормові буряки, бруква, турнепс, морква та інші.

4. Багаторічні, **полілакساتні** рослини. Вони утворюють протягом свого багаторічного життя плоди й насіння Сюди відносяться багаторічні злакові й бобові кормові трави.

Генеративна фаза розвитку рослин закінчується власне формуванням насіння, або набуття ним властивих даному виду форм, розмірів, біохімічного складу, фізіологічного стану, здатності проростати і давати потомство. Супроводжується виникненням нових органів, нагромадженням та

перетворенням речовин. В онтогенезі формування насіння являє собою ембріональний період розвитку рослин.

Поняття онтогенез, або індивідуальний розвиток - це комплекс послідовних незворотних змін життєдіяльності та структури рослин від її виникнення із заплідненої яйцеклітиною чи вегетативної бруньки до природної смерті. В рослинництві і насіннєзнавстві онтогенез рослини розглядають «від насіння до насіння», однак при цьому упускається початок життя насіння на материнській рослині, коли організм найбільш пластичний. В такому випадку онтогенез фактично прирівнюється до **вегетаційного** періоду рослин. Однак в насіннєзнавстві розрізняють онтогенез - від утворення зиготи до природної смерті рослини (400 днів у озимій пшениці) і вегетаційний період - від початку проростання насіння до визрівання нового насіння (315 днів у озимій пшениці).

Онтогенез рослин поділяють на 4 періоди:

- 1 — ембріональний від утворення зиготи до завершення дозрівання насіння, тобто це процес формування насіння, який передбачає набуття насінням даної рослини властивих йому форм, розмірів, біохімічного складу, фізіологічного стану, здатності проростати і давати потомство. В цей період проходить реутилізація речовин та виникнення нових органів. Триває від кількох місяців до кількох років (період післязбирального досягання).
- 2 — ювенільний - від початку проростання насіння (накльовування зародків) до початку спорогенезу. Триває від 5 до 9 місяців. В цей період у рослин відмічають два типи живлення - гетеротрофне (за рахунок перетворення в рухомі форми запасних речовин в зародку, ендоспермі, периспермі чи сім'ядолях) та автотрофне, самостійне - за рахунок енергетичного матеріалу фотосинтезу рослини. В перші години проростання зародок живиться самостійно - 12 год. у м'якої та 14 год. у твердої пшениці (він більший і має міцніші оболонки з інгібіторами), пізніше у щитку активізуються ферменти і поживні речовини ендосперму надходять у зародок, тому живлення насіння на перших етапах поділяють на фази гетеротрофно-ембріональної та гетеротрофно-ендоспермальної.
- 3 - генеративний - від початку спорогенезу до дозрівання насіння нового покоління, проходить у дві фази - статевої зрілості - включає спорогенез і гаметогенез і триває до процесу запліднення та розмноження від запліднення до формування нового насіння.
- 4 - синильний - завершення наливу та дозрівання насіння нового покоління, відмирання материнської рослини.

Важливою ланкою онтогенезу рослини є органогенез - процес утворення і розвитку нових органів. Згідно Ф.М. Куперман у злаків виділяють 12 етапів органогенезу і починається він з моменту диференціації конуса наростання у молодому пагоні, тобто від моменту проростання насіння. Ряд інших вчених у злаків виділяють 10 етапів, не рахуючи етапи, під час яких нові органи не утворюються - колосіння, молочна, воскова стиглість та фізіологічне дозрівання. Онтогенез рослини, як

і органогенез починається з утворення зиготи і включає 8 етапів органогенезу, де чітко розмежовані анатомо-морфологічні зміни в рослині.

Квітка

У рослин розрізняють дві категорії органів, взаємозв'язаних між собою в цілісну систему — вегетативні і генеративні. До вегетативних органів належать корінь, стебло і листок, до генеративних — квітка, суцвіття, плід і насінина. В сучасній ботанічній літературі іноді до вегетативних органів відносять лише корінь і пагін, оскільки стебло і листок мають єдине спільне походження.

Квітка — це видозмінений, обмежений в рості пагін, в якому відбувається спорогенез, гаметогенез, запилення й запліднення та утворюються плоди і насіння. Основними елементами будови квітки є: квітконіжка, квітколоже, оцвітина та власне квітка



Як зазначає професор В.Г. Хржановський квітка є вищим досягненням еволюції процесу розмноження в рослинному світі. Більшість ботаніків вважає, що характерні ознаки квітки — це наявність маточки, тичинок і оцвітини. Виходячи з цього визначення, квітку мають лише покритонасінні рослини.

Інші виходять з принципово іншої точки зору, а саме: характерні ознаки квітки — утворення спор і гамет, перехресне запилення і одержання (розвиток) насінини і плода. В останньому випадку квітку розглядають широко. Не має значення, як розташовуються насінні зачатки — відкрито, як це спостерігається у голонасінних, або закрито, як це має місце у Покритонасінних.



Квітконіжка — безлиста частина квітки, за допомогою якої вона прикріплюється до стебла. Квітку, в якій квітконіжка вкорочена або взагалі відсутня, називають сидячою. Квітконіжка переходить у більш або менш вкорочену вісь квітки, яку називають **квітколожем**. На вузлах квітколожа розміщені всі частини квітки — це стерильні листки оцвітини та фертильні компоненти власне квітки. Квітколоже може бути за формою видовженим, плоским, увігнутим, випуклим.

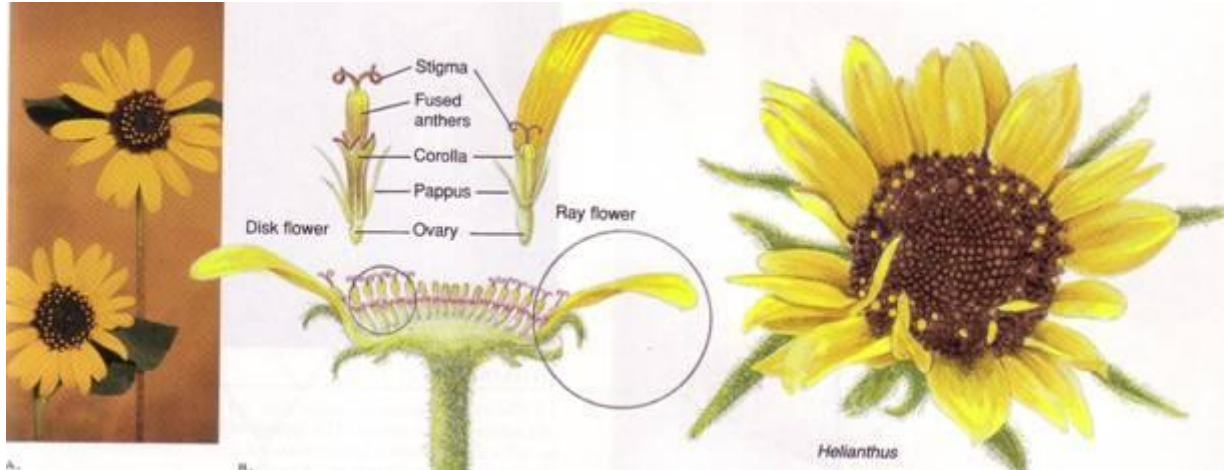
Оцвітина складається із зелених листочків чашечки та яскраво забарвлених листочків віночка.

Чашечка складається з чашолистків — листочків, здебільшого забарвлених у зелений колір. Зелені чашолистки — це орган фотосинтезу. Кількість чашолистків різна, вони можуть зростатися між собою або бути вільними. Чашечка, в якій чашолистки зрослися між собою, називається зрослолистою (в гороху), в іншому випадку вона називається вільнолистою (в малини). За симетричністю чашечка буває правильна (якщо всі чашолистки рівні й мають однакову форму), і неправильна (якщо чашолистки мають різну форму і розміри).

Чашолистки захищають квітку, особливо до її розкриття. Якщо чашолистки зберігаються і після утворення плода, то вони захищають плід і сприяють його розповсюдженню. Чашолистки мають, безумовно, листову природу. Походять вони з верхівкових вегетативних листків квітконосного пагона. Чашолистки можуть набувати яскравого кольору і ставати пелюстковидними (калюжниця, анемона, ломиніс). У деяких рослин, крім чашечки, є ще й підчаша — другий зовнішній шар чашолистків (наприклад, у суніць, мальви).

Віночок — це здебільшого забарвлена і добре помітна частина квітки. Віночок складається з пелюсток, різноманітних за формою, розмірами і забарвленням. Це пов'язано з біологією запилення, бо основна функція віночка — приваблення запилювачів і сприяння запиленню. Розрізняють віночок вільнопелюстковий (якщо пелюстки не зростаються) і зрослопелюстковий (якщо вони зрослися). Пелюстки вільнопелюсткового віночка мають розширену верхівку, яку називають відгином, і звужену

нижню частину — нігтик. Зрослопелюстковий віночок має звужену частину (трубочку), відгин і зів — місце переходу трубочки у відгин. Зрослопелюстковий віночок виник з вільнопелюсткового.



Віночок за симетричністю буває правильний, неправильний та асиметричний. Правильним або актиноморфним називається віночок (або квітка), що має радіальну симетрію, однакову форму і розміри пелюсток (квітка вишні). Неправильним, або зигоморфним називається віночок, котрий має лише одну вісь симетрії та пелюстки різного розміру і форми (квітка гороху, шавлії). Асиметричним називають такий віночок (або квітку), через який не можна провести жодної площини симетрії (квітка зозулинців, валер'яни).

Форма віночка буває колесоподібна (в помідора), дзвоникоподібна (в дзвоників), трубчаста (в соняшника — центральні квітки кошика), двогуба (в шавлії), лійкоподібна (у волошки), язичкова (в кульбаби), метеликоподібна (у квасолі) та ін.

Забарвлення пелюсток віночка зумовлене здебільшого пігментами, розчиненими в клітинному соку (антоціан, антохлор, антофеїн), а також жиророзчинними каротиноїдами. Біле забарвлення пояснюється наявністю в міжклітинниках пелюсток повітряних порожнин.



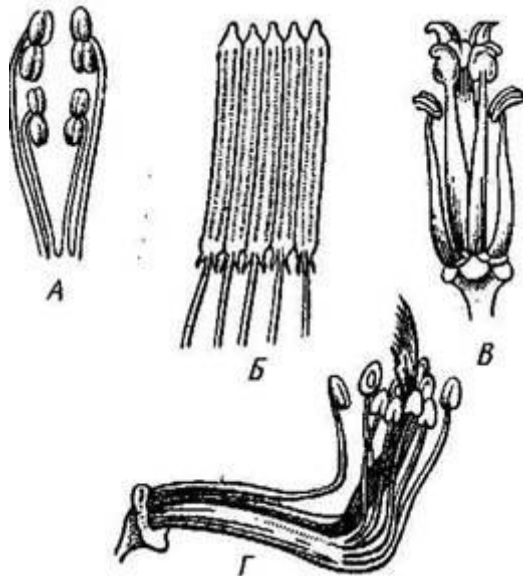
Забарвлення віночка сприяє запиленню, а сам віночок має також захисне значення.

Чашечка і віночок складають оцвітину, яка буває простою (однопокривною) або подвійною (двопокривною). Проста складається з однаково забарвлених листочків і може бути віночкоподібною (тюльпан) або чашечкоподібною (вороняче око). У більшості квіткових рослин оцвітину подвійна, тобто чашечка і віночок різняться за кольором. У деяких квіток оцвітину немає. Такі квітки називаються голими, безпокривними (тополя, ясен, осоки). Це явище пов'язане з пристосуванням до вітрозапилення.

Власне квітка — це фертильна частина квітки, яка складається з андроцею (тичинки) та гінецею (плодолистки) й бере безпосередню участь у запиленні, заплідненні та утворенні плодів з насінням.

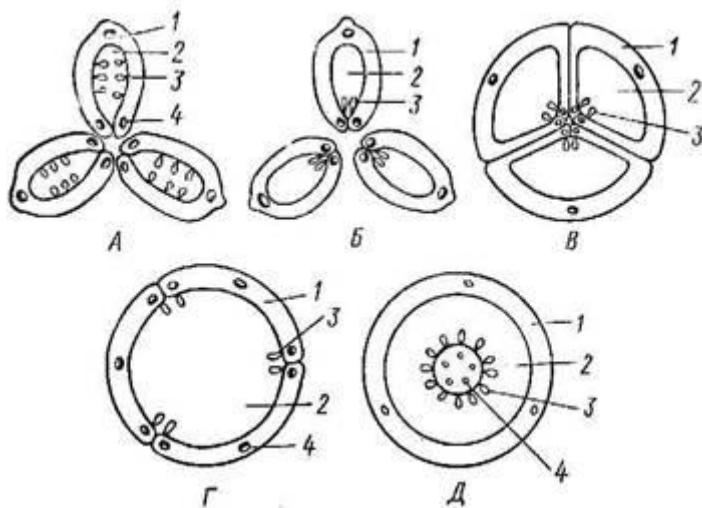
Недосконалі тичинки представлені стрічкоподібними пластинками, які не поділені на фертильну і стерильну частини. В процесі еволюції тичинки поступово диференціювались на тичинкову нитку і пиляк, що складається з двох половинок (тек), сполучених між собою в'язальцем, яке є продовженням тичинкової нитки в межах пиляка. Кожна половинка пиляка складається з двох мікроспорангіїв, які називаються пилковими гніздами або пилковими мішками. Більшість покритонасінних рослин мають тичинки з чотирма мікроспорангіями.

В деяких квітках тичинки втрачають свою основну функцію, стають стерильними і перетворюються на стамінодії. Нерідко стамінодії набувають пелюсткоподібної форми або перетворюються на нектарники.



У примітивних рослин тичинки розміщуються на квітколожі спірально, їх кількість невизначена, але в більшості рослин тичинки в квітках розміщені кільчасте (циклічно), а число їх стає визначеним і часто скорочується до однієї тичинки

Якщо усі тичинки зростаються, то такий андроцей називають однобратнім. У квітці гороху андроцей утворюють 10 тичинок, дев'ять з яких зростаються, а одна залишається вільною. Такий андроцей називається двобратнім.



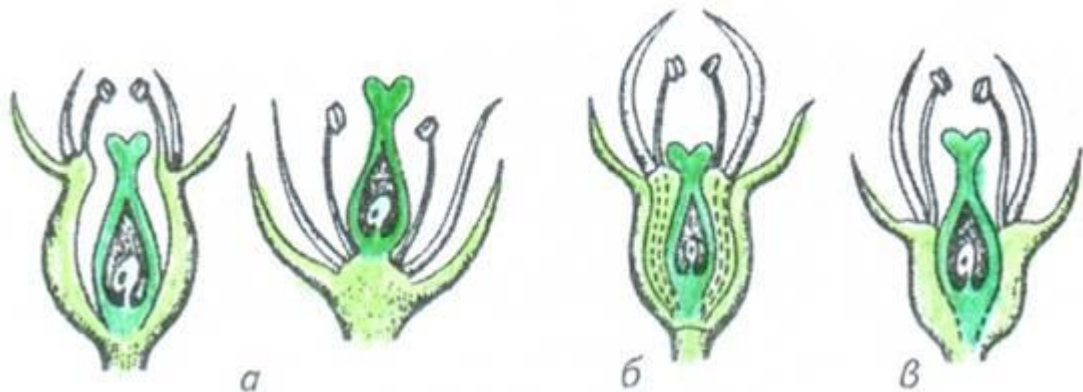
Сукупність плодолистків, або карпел, однієї квітки називається **гінецеєм**. Краї одного або декількох плодолистків зростаються і утворюють маточку. Вона складається з приймочки, стовпчика та зав'язі, в гніздах якої містяться насінні зачатки.

Примітивні типи гінецея мають вільні плодолистки. Такий гінецей називається апокарпним. Кількість плодолистків, що становлять апокарпний гінецей, може коливатись від одного до багатьох (жовтець, суниці).

Синкарпний гінецей утворюється з різної кількості замкнених плодолистків, що зрослися між собою бічними стінками. Він може бути дво- та багатогніздим. Насінні зачатки в такому гінецеї розміщуються вздовж швів замкнених плодолистків. Плацентація (місце прикріплення насінного зачатка) цього типу називається кутовою. Такий гінецей характерний для родини лілійних. Синкарпний гінецей походить від апокарпного.

Паракарпний гінецей — це одногніздий гінецей, утворений кількома розімкненими плодолистками, що зрослися своїми краями (родини гарбузових, вербових). Плацентація в такому гінецеї постійна (парістальна).

Лізікарпний гінецей — це одногніздий гінецей, утворений з багатогніздового внаслідок руйнування внутрішніх перегородок (первоцвіті, гвоздикові). Плацентація в такому гінецеї вільна або колончаста, бо насінні зачатки прикріплюються до колонки, яка знаходиться в центрі зав'язі.



Типи розміщення зав'язі у квітці: а — верхнє; б — нижнє; в — напівнижнє

Гінецей, що складається з однієї маточки, називається простим. Якщо в квітці декілька маточок, то гінецей називається складним. У багатьох квіткових рослин гінецей вільний і зав'язь маточки не зростається з прилеглими до неї частинами квітки.

Квітки більшості рослин, мають і тичинки, і маточки. Такі квітки називаються двостатевими. Якщо в квітці є тільки тичинки чи тільки маточки, квітки називають роздільностатевими, відповідно тичинковими (чоловічими) або маточковими (жіночими). Роздільностатеві квітки мають близько 25% квіткових рослин (огірок, кукурудза, береза, дуб та ін.).

Залежно від розміщення одностатевих квіток рослини бувають одно- і дводомними. Якщо тичинкові й маточкові квітки розміщуються на одній рослині, то такі рослини називають однодомними (береза, дуб, кукурудза). До дводомних належать рослини, в яких одні особини мають тільки тичинкові квітки, а інші — тільки маточкові (тополя, хміль, обліпіха, коноплі, кропива). Зрідка трапляються багатодомні, або полігамні, рослини, які мають квітки всіх типів (деякі види клена, ясен, гречка, інжир).

У квітках багатьох рослин є залози зовнішньої секреції — нектарники. Вони виділяють цукристу рідину — нектар. Комахи, птахи, ссавці, живлячись нектаром, здійснюють перехресне запилення квіток. Нектар містить цукри (глюкоза, сахароза), азотисті й ароматичні речовини, органічні кислоти, мінеральні солі, ферменти, стероїдні гормони, мінеральні солі тощо.

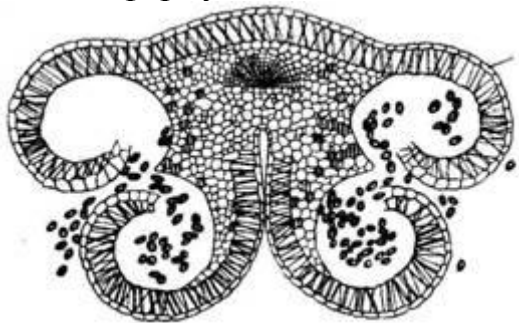
Існує багато теорій походження квітки. Найвідомішими серед них є псевдантова, теломна та стробілярна. **Псевдантову теорію** тлумачив австрійський ботанік Р.Веттштейн (1901). За його концепцією двостатева квітка покритонасінних рослин утворилася із сукупності одностатевих чоловічих та жіночих стробілів ("квіток") вищих голонасінних рослин, а найпримітивнішими є родини вербові, березові, букові тощо, одностатеві квітки яких зібрані в суцвіття. **Теломна теорія**, яку запропонував німецький ботанік В.Ціммерман (1930), базується на припущенні численних палеоботаніків та морфологів, що всі основні органи вищих рослин та квітка покритонасінних рослин походять із теломів — циліндричних осьових органів вегетативного тіла первісних наземних вищих рослин псилофітів. Основні частини квітки — тичинки і маточки — виникли із спороносних теломів, а вегетативні органи — корінь, стебло, листок — утворилися з вегетативних теломів. **Стробілярну (евантову) теорію** висунули і розвивали англійські ботаніки Н.Арбер та Д.Паркін (1907). На їхню думку, квітка виникла з двостатевого комахозапильного стробіла давніх голонасінних рослин з класу бенетитових, а саме проантостробіла — двостатевої шишки, на осі якої спіральні розміщені покривні листки, мікроспорофіли і мегаспорофіли. Еволюція проантостробіла призвела до виникнення антостробіла — примітивної квітки. Згідно з евантовою теорією примітивними квітками є великі двостатеві квітки зі спіральним розташуванням їх елементів на вдовженому квітколожі (магнолія).

Розвиток чоловічого гаметофіта з мікроспори й утворення в ньому чоловічих гамет складається з двох мітотичних поділів. У результаті першого

поділу з клітини мікроспори розвивається пилкове зерно, до складу якого входять дві клітини різного розміру — більша і менша; менша, генеративна клітина, занурена в більшу, дуже вакуолізовану вегетативну клітину (клітину-трубку). Подальша доля цих клітин різна. Генеративна клітина ділиться мітозом, який відбувається під оболонкою пилкового зерна або пізніше в пилковій трубці, утворюючи дві безджгутикові чоловічі гамети — спермії. Вегетативна клітина не ділиться, а з неї виростає пилкова трубка.

Жіночий гаметофіт покритонасінних рослин розвивається з мегаспори і називається зародковим мішком. У більшості (80%) квіткових рослин початок жіночому гаметофіту дає гаплоїдна однаядерна мегаспора, ядро якої тричі ділиться мітозом. У результаті першого поділу ядра мегаспори утворюються два ядра, які розходяться до полюсів. Потім кожне з цих ядер ще двічі ділиться мітозом, унаслідок чого біля кожного з полюсів утворюється по чотири первинних гаплоїдних ядра. Це восьмиядерна стадія розвитку жіночого гаметофіта. Потім від кожної полярної четвірки ядер до центральної частини зародкового мішка відходить по одному первинному гаплоїдному ядру; тут вони зливаються й утворюють диплоїдне вторинне ядро центральної клітини зародкового мішка або, зближуючись, утворюють дикаріон — пару первинних гаплоїдних ядер. Після цього навколо решти гаплоїдних ядер формуються клітини зародкового мішка. Біля мікропілярного полюса формуються три клітини яйцевого апарату (яйцеклітина та дві синергіди), а на протилежному, халазальному полюсі обособлюються три клітини — антиподи. Між цими двома групами клітин утворюється центральна клітина. Такий тип утворення жіночого гаметофіта і зародкового мішка називається моноспоричним. При моноспоричному типі жіночого гаметофіта в процесі мегаспорогенезу (мейозі археспоріальної клітини) клітинні перегородки формуються після першого і після другого поділів мейозу.

В міру розвитку тичинки в ній дуже рано починаються процеси, які призводять до формування пиляка.



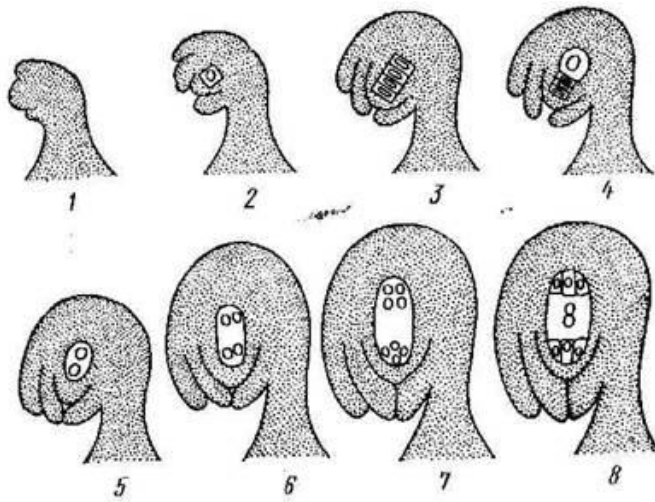
Під епідермісом майбутнього пиляка з'являються чотири групи клітин з великими ядрами та густою цитоплазмою. З цих клітин утворюються чотири мікроспорангії. Поділ і ріст клітин мікроспорангія супроводжується їх наступною диференціацією: периферичні клітини залишаються стерильними, а внутрішні дають початок первинним спорогенним клітинам. З периферичних клітин утворюється стінка мікроспорангія, клітини якої

диференціюються на три шари: зовнішній (ендотецій), середній і внутрішній (тапетум).

Клітини ендотеція прилягають до епідерми зсередини. Вони нерівномірно (підковоподібні) потовщені, що сприяє розкриванню пиляка. Ендотецій ще називають фіброзним шаром.

Клітини середнього шару таблитчасті, тонкостінні. Під час утворення мікроспор вони витягуються, здавлюються, а в багатьох рослин і руйнуються.

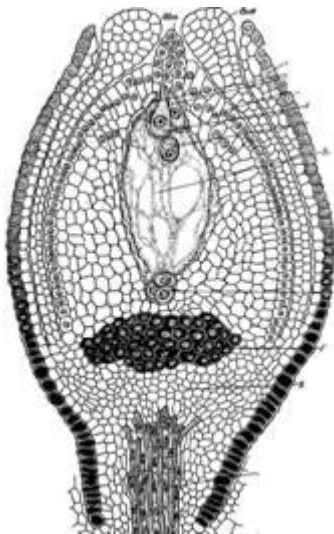
Тапетум складається з одного, рідше багатьох шарів таблитчастих тонкостінних одно-, дво- або багатоядерних клітин з густою цитоплазмою. Розрізняють два основних типи тапетумів — секреторний, або залозистий (гранулярний), та амебоїдний, або периплазмодіальний.



Паралельно з диференціацією клітин стінки мікроспорангія відбувається мікроспорогенез. При цьому первинні спорогенні клітини в результаті ряду послідовних мітотичних поділів перетворюються на мікроспороцити, або материнські (археспоріальні) клітини мікроспор. Останні внаслідок

мейозу утворюють тетради гаплоїдних мікроспор. В кінці мейозу формується спородерма — оболонки мікроспор. Вона диференціюється на оболонки — екзину й інтину.

Насінний зачаток покритонасінних рослин розташований у зав'язі маточки. Він складається з двох основних частин: нуцелуса (мегаспорангія) і покриву, що його оточує, інтегумента.

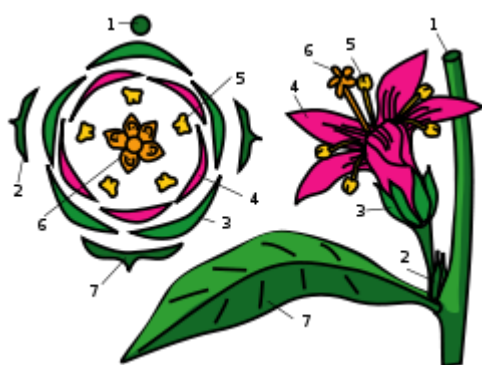
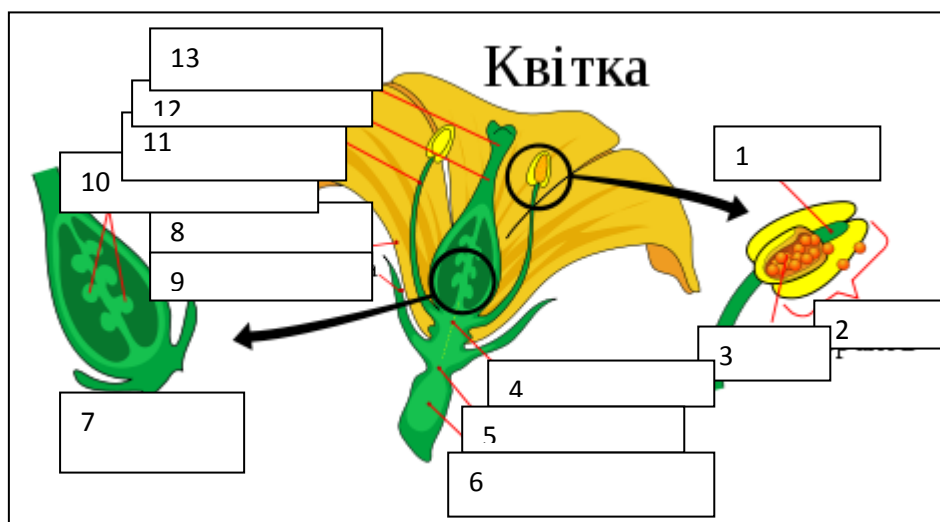


На верхівці насінного зачатка краї інтегумента не зростаються, тобто на ній залишається отвір — мікропіле, або пилковхід. Нижня частина насінного зачатка, за допомогою якої він прикріплюється до стінки зав'язі, називається насінною ніжкою, а місце переходу насінного зачатка в насінну ніжку — халазою.

Нуцелус, або мегаспорангій, складається із спорогенної тканини і стінки мегаспорангія. Навколо нуцелуса розміщується два, рідше один інтегументи, у зв'язку з чим розрізняють бітегмальні насінні зачатки (з двома інтегументами) та унітегмальні (з одним інтегументом). У деяких дводольних паразитних рослин інтегумент зникає повністю, і насінний зачаток виявляється голим (атегмальним).

Завдання з будови квітки

Заповнити усі частини описи квітки.



Діаграма квітки:

- 1 - _____,
- 2 - _____,
- 3 - _____,
- 4 - _____,
- 5 - _____,
- 6 - _____,
- 7 - _____.