

УДК 575.1:581.162.3 (4)

Малецкий С. И.
Институт цитологии и генетики СО РАН

НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ И СИНЕРГЕТИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ ПРИ ОПЫЛЕНИИ И ОПЛОДОТВОРЕНИИ У ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

В рамках ретроспективного дискурса рассмотрены вопросы репродуктивной биологии цветковых растений и синергетической сложности этих процессов. В основу дискурса положены экспериментальные и теоретические исследования, выполненные на протяжении длительного исторического времени. Эти затратные по времени и трудоемкие по исполнению цитологические, эмбриологические и популяционно-генетические исследования механизмов оплодотворения и семенного размножения, остаются фактической основой современного понимания механизмов репродукции семян. Автор, опираясь, во-первых, на свой многолетний опыт работы в области репродуктивной биологии растений, а во-вторых, используя лексический и методологический аппарат ботаники, цитогенетики и синергетики, изложил некоторые новые аспекты понимания процессов семенной репродукции. Основные понятия репродуктивной биологии сформулированы в трудах многих биологов на разных ботанических объектах, свидетельствуют о том, что представления о механизмах репродукции семян должны опираться на множество экспериментальных наблюдений, интерпретаций и дискурсов. Это создает, с одной стороны, как бы противоречивую картину репродуктивных процессов, а, с другой, более адекватную и менее противоречивую картину семяобразования у цветковых растений. Представляется, что учет многочисленных экспериментальных данных и теоретических обобщений многих авторов и за многие годы, относящихся к различным научным школам, позволяет составить более целостную картину репродуктивной биологии у покрытосеменных растений.

Введение

Проблема наследственности и синергетических процессов при опылении и оплодотворении у цветковых растений не нова, однако анализ результатов каждого нового наблюдения, каждого эксперимента дают основания оценить их по-новому, а значит, актуальность таких исследований непреходяща. В этой связи весьма современным кажется

опубликованное почти сто лет тому назад высказывание А. А. Любицева (1925): «Наука не движется путем накопления окончательно установленных истин, а путем смены теорий, приводящих старые комплексы фактов в новую систему; при таких перестройках всегда имеет место переоценка не только теорий, но и фактов, которые устаревают в такой же мере, как и теории: факты, считавшиеся

интересными, перестают быть таковыми и забываются, на смену их выдвигаются другие, оставшиеся в тени. Устаревают не только факты и теории, но и понятия, которые по существу неопровержимы, но которые фактически опровергаются тем, что данное понятие становится бесполезным» [11; С. 18].

Наследственность — универсальное свойство, присущее всем объектам живой природы, которое изначально сложно, если рассматривать ее на разных уровнях организации биосистем (фрактальные свойства наследственности). Наследственность реализуется на молекулярном (внутриклеточном), клеточном (внутриклеточном или внутриорганном) и индивидуальном (внутрипопуляционном) уровнях. Понятие «биологическая сложность» ныне связывается не только с рассмотрением наследственности на разных уровнях организации, но и с процессами самоорганизации. Новое понимание сложности биосистем пришло из синергетики, изучающей свойства любых объектов, состоящих из множества однородных или разнородных элементов. «Критерием «сложности» в синергетике выступает показатель не статического характера (многоуровневость структурной иерархии объекта и т. п.), а показатель сугубо динамический, а именно: наличие имманентного потенциала самоорганизации» [11, С. 903]). Синергетика конституирует себя как теория, задающая новую матрицу видения объектов в качестве сложных. Ей присуще целостное восприятие явлений как живой, так и неживой природы. Термин «синергетика» (соэнергия) означает соединение или суммирование каких-либо усилий, энергий, действий компонентами системы. Он был предложен Г. Хакеном и происходит от греческих слов «син» — совместный и «эргос» — действовать.

Под синергизмом в биологии понимают а) эффекты от совместного действия различных компонентов биосистем (молекул, клеток, тканей, органов и индивидов); б) самоорганизация и саморегулирование различных частей индивидов в ходе их развития. Это направление дискурса охватывает идеи, методы и лексические средства синергетики, которые используются при описании функций целостных биосистем. Предмет синергетики — кооперативные взаимодействия большого числа компонентов целостных систем.

Материалы и методы исследований

В настоящей статье объектом обзорно-аналитического исследования будут динамические процессы,

реализуемые в ходе зиготической и апозиготической репродукции семян и связанные с ними процессы передачи наследственных признаков и свойств от родительских растений дочернему поколению. При этом подразумевается, что «зиготия» — это развитие зародыша из оплодотворенной яйцеклетки (зиготической клетки), тогда как апозиготия — развитие зародыша из неоплодотворенной яйцеклетки или других клеток зародышевого мешка.

В процессе обобщения имеющихся материалов использованы сновные понятия репродуктивной биологии растений. Цветок у покрытосеменных растений — это видоизмененный побег, приспособленный для производства двух типов спор (микро- и мегаспор) и двух типов гамет (яйцеклеток и спермиев). По свидетельству П. М. Жуковского [7, С. 326] Гёте впервые назвал цветок «метаморфизированным листостебельным побегом, приспособленным для целей размножения». Части цветка, в которых формируются мегаспоры, называют гинецеем, а его структурную единицу — плодолистик. Части цветка, в которых формируются микроспоры, называют андроцеем, структурная единица которого — тычинка (пыльник). В рамках бинарности понимания процесса репродукции семян, гинецей рассматривается как женская часть цветка, а андроцей — его мужская часть. Спорообразующую (диплоидная или полиплоидная) стадию жизненного цикла растений обозначают термином «спорофит», половую (гаплоидную или полигаплоидную) стадию обозначают термином «гаметофит».

Результаты исследований и их обсуждение

Диплоидная стадия у большинства растений преимущественно гермафродитна, тогда как гаплоидная стадия (пыльцевые зерна, зародышевые мешки) всегда раздельнополая. Бинарности репродуктивного процесса у растений соответствует бисексуальность клеточного генома. Уже гаплоидный геном в полном объеме содержит всю наследственную информацию необходимую для формирования структурных компонентов гинецея и андроцея.

Бисексуальные потенции клеток приводят к диморфизму (полиморфизму) цветков на растениях, формируя их мультивидуальную изменчивость по половому статусу. Исходя из полового статуса цветков, выделим следующие типы диморфизмов. 1) Диморфизм по гинецейным и андроцейным цветкам (раздельнополость или двудомность

растений в популяции). 2) Диморфизм однодомных растений — на одних побегах закладываются гинецеевые цветки (или их соцветия), а на других побегах — андроецеевые цветки (или их соцветия); 3) Диморфизм цветков по половому статусу (гермафродитизм) — в пределах одного цветка формируются как гинецеевые, так и андроецеевые его части. Диморфные состояния цветков на растениях и в соцветиях создает изменчивость растений по половому статусу: на одних растениях формируются цветки одного пола, на других противоположного пола, на третьих возможно формирование обоеполых цветков, на четвертых закладываются как обоеполые цветки, так и цветки одного из двух полов и т. п.

Физико-химические свойства клеток и их сексуализация. Тканевые различия в строении гинецея и андроеца затрагивают фундаментальные физико-химические свойства клеток. Показателем сексуализации клеток гинецеевых и андроецеевых частей цветков служит равновесная характеристика положительных и отрицательных зарядов молекул белково-липидного комплекса в протоплазме клеток — изоэлектрическая точка (ИЭТ). «Понятие об ИЭТ, развитое впервые на коллоидных растворах, впоследствии было перенесено и на биологический субстрат, и ... доказано существование ИЭТ клеток и тканей» [24, С. 168]. На основе собственных экспериментальных данных по двудомной конопле, Д. А. Сабинин писал: «Величина ИЭТ тканей растения является физико-химическим признаком, характеризующим сексуализацию. Более высокая величина ИЭТ, ..., лежащая при более высоком рН, характерна для флоэмы стебля женских растений. Более низкая величина ИЭТ, ..., лежащая при более низком рН, характерна для флоэмы стебля мужских растений. Такое различие в изоэлектрических свойствах тканей мужских и женских растений позволяет разработать способ диагностики пола двудомных растений, когда внешне пол еще не выявлен. Во время вегетационного периода изоэлектрические свойства мужских и женских растений меняются, но везде сохраняется разница величины ИЭТ у мужских и женских растений» [24, С. 182].

Величина ИЭТ позволяет оценить переход растений от вегетативного роста к репродукционному развитию: «Рихтер применил определение ИЭТ для диагностики яровизации пшеницы. Он нашел, что у зародышей яровизированных семян рН — 8,8, а у неяровизированных рН — 4,0. Таким образом,

процесс яровизации смещает ИЭТ белково-липидного комплекса, и этот сдвиг может быть уловлен определением ИЭТ» [24, С. 170].

Наследование пола цветков у растений. Природу полового диморфизма до начала XX в. связывали с условиями произрастания растений (влажность, питание, свет). Замечено, что обильное питание и влажность почвы благоприятствуют у двудомных развитию растений с гинецеевыми цветками, а на сухой и бедной почве преобладают растения с андроецеевыми цветками. Переоткрытие законов Г. Менделя позволила связать детерминацию пола цветков с явлениями наследственности. Бинарная модель генетического контроля цветков была предложена одним из основоположников менделевской генетики — Карлом Корренсом, согласно которому пол цветков контролирует комплекс АС генов, локализуемый в аутосомах [37]. Буквой А (androecium) был обозначен комплекс генов, ответственных за формирование андроеца, буквой G (gynoecium) — комплекс генов, ответственных за формирование гинецея. Так как каждая клетка содержит весь набор АС генов, то она способна развиваться в любом из двух направлений, что, в свою очередь, определяется активностью MF генов «реализаторов пола» (M — male, F — female гены). MF гены «решают», какая из двух «бисексуальных» потенций АС комплекса будет реализована в клетках, а какая — нет. Вектор развития пола цветка формируется в период закладки примордиев пыльников и плодolistиков, а половой статус цветка — это итог роста тканей андроеца и гинецея под влиянием складывающегося гормонального баланса. Основная пара фитогормонов, контролирующая проявление пола у растений, — гиббереллины и цитокинины. Взаимодействие этих фитогормонов в клетках растений и формирует половой статус цветков [31].

Морфология цветков предопределяет наследственные свойства растений следующих поколений. Пространственное размещение мужских и женских элементов в цветках определяет рекомбинационные свойства генома и способ образования семян у растений (аутбридинг или инбридинг). Двудомность [♀] и [♂] — это наиболее совершенный тип бинарности цветков, так как полностью гарантируется перекрестное опыление и оплодотворение (аутбридинг) у растений с пестичными цветками [♀], тогда как альтернативные по полу цветков растения [♂]

остаются бесплодными. Эта система детерминации пола цветков и регуляции оплодотворения у растений может быть модифицирована (эпигамная форма детерминации). В норме пол цветков у двудомных растений, имеющих в ядрах клеток половые хромосомы, детерминируются сингамно (в момент оплодотворения), но даже у раздельнополых растений возможна эпигамная форма детерминации пола цветков. При эпигамии пол цветков меняется в одну или другую сторону в силу естественных причин или под влиянием воздействия на ткани цветков различного типа стрессоров: при этом в клетках изменений в структуре половых хромосом не происходит [5].

Двудомность не является популярной в мире цветковых растений: она обнаружена лишь у 4 % видов, причем в большинстве ботанических семейств только единичные виды в пределах семейства двудомны. Исключение составляет семейство *Salicaceae* Mirbel. (ивы и тополя), представленное исключительно двудомными видами [41]. В большинстве же случаев на растениях формируются одновременно либо цветки и соцветия обоих полов (однодомные растения), либо гермафродитные (обоеполые) цветки, либо цветки сразу трех типов (♀, ♀ и ♂).

Двуродительский способ семенной репродукции.

Принято считать, что у цветковых растений семена преимущественно образуются путем двойного оплодотворения, открытого у лилейных в 1898 г. С.Г. Навашиным [22]. Оно предполагает участие в оплодотворении гаметических клеток, продуцируемых двумя родительскими растениями. Бинарность тканевой сексуализации и процесса репродукции предполагает участие в двойном оплодотворении как мужских, так и женских гамет (двуродительский способ формирования семян). Двойному оплодотворению предшествуют процессы микро- и макроспорогенеза, достижение физиологической зрелости тканями и органами гинецея и андроецея, формирование макро- и микрогаметофитов, перенос пыльцы либо от одного цветка на другой (перекрестное опыление и оплодотворение), либо перенос пыльцы внутри собственного цветка или цветков собственного растения (самоопыление и самооплодотворение).

Пыльцевые зерна (мужской гаметофит), участвующие в оплодотворении, образуются в гнездах пыльников (в микроспорангиях). На ранних фазах развития гнезд пыльника спорогенные клетки,

дающие начало микроспорам, образуются из клеток археспория (стволовых клеток). Микроспороциты после двух делений мейоза формируют тетраду микроспор, из которых и развиваются пыльцевые зерна. Микроспоры имеют по одному ядру и окружены двумя слоями оболочек: экзиной (наружный слой) и интиной (внутренний). В процессе созревания микроспор их ядра делятся митотически, образуя две клетки под одной оболочкой, одна из которых становится вегетативной, а вторая — генеративной.

Центральный вопрос теории наследственности — способы и механизмы передачи при размножении наследственного материала от родительских растений дочерним. «Потомство от полового процесса является наследием двух организмов, а так как то же повторяется в каждом поколении, то каждый новый организм является наследием всех его предков» [27, С. 167]. У многих цветковых растений передача наследственности связана с двойным оплодотворением, в результате которого возникают две новые (синкариотические) клетки — зигота и клетка эндосперма, дающие начало новому семени. Другие события, предшествующие двойному оплодотворению (прогамная фаза), и последующие за оплодотворением процессы эмбрионального развития (постгамная фаза), рассматриваются в эмбриологии и генетике как дополняющие, а потому, как будто бы, прямого отношения к наследственности и изменчивости потомков не имеющие.

Прогамная фаза оплодотворения. Двойное оплодотворение в отдельном цветке — это не только слияние мужских и женских гамет, сколько итог кооперативного (синергетического) взаимодействия между множеством клеток гинецея и множеством микрогаметофитов, активных в его тканях. Прогамная фаза начинается с попадания пыльцевых зерен (ПЗ) на рыльце пестика цветка и их прикрепления к его поверхности. Процесс всасывания влаги увеличивает объем ПЗ, а через поры наружного слоя пыльцы начинает выпячиваться интина. Одно из выпячиваний приобретает стремительный рост за счет вегетативной клетки, что означает возникновение и начало роста пыльцевой трубки (ПТ). ПТ, или микрогаметофит, состоит из пектиновой оболочки и двух (или трех) клеток, у которых отсутствует целлюлозные стенки. У многих растений генеративная клетка делится еще в оболочке микроспоры, образуя два спермия, у других в ходе роста ПТ. Пыльца у покрытосеменных растений может

быть как двуядерной, так и трехядерной. По мере вставания кончика ПТ в ткань столбика из ПЗ в ПТ перемещаются один или два спермия и вегетативное ядро. В развивающейся ПТ активно синтезируется молекулы РНК, которые высвобождаются в межстолбчатые ткани через апекс. В апексе ПТ локализована цитоплазма, отделяемая от остальных полостей трубки пробками из каллозы.

В репродуктивном процессе и в передаче наследственного материала от родительского поколения дочернему важны все три фазы оплодотворения. В прогамной фазе гаплоидный гаметофит (пыльцевое зерно и пыльцевая трубка) взаимодействует с диплоидными спорофитными тканями пестика. Межклеточные взаимодействия начинаются с попадания пыльцы на рыльце, продолжают во время роста ПТ по проводниковому тракту (межклеточное пространство проводниковых тканей) в ходе само- или перекрестного оплодотворения. Известно, что до 70 % растительных видов с совершенными цветками имеют систему самонесовместимости, предотвращающую либо прорастание ПЗ, либо рост ПТ в тканях цветка собственного растения [26, 39]. Кроме того, пестик цветка предотвращает также прорастание и рост ПЗ от растений других видов (межвидовая нескрещиваемость).

В прогамной фазе оплодотворения происходит излияние содержимого ПТ в зародышевый мешок (в синергиду или щель между яйцеклеткой и вторичным ядром) и расхождение спермиев к соответствующим клеткам зародышевого мешка. Период, от попадания пыльцы на рыльце до проникновения её содержимого в зародышевый мешок, у различных растений неодинаков и длится от нескольких минут и часов до нескольких суток или даже месяцев. Совокупность событий, связанных с прорастанием пыльцы, ростом пыльцевых трубок, делением генеративной клетки составляет систему синергических взаимодействий структурных элементов гинецея (ткани пестика) с мужскими гаметофитами (ПЗ и ПТ) и заканчиваются возникновением (самоорганизацией) двух зачаточных клеток — зиготы и клетки эндосперма, дающие начало эмбриогенезу семени.

Гаметогамная фаза оплодотворения реализуется в семязачатке. Семязачаток (семяпочка, мегаспорангий) — многоклеточное образование, развивающееся на внутренних стенках завязи. Основную его массу составляют клетки нуцеллуса,

одетые двумя покровами интегументов, выполняющих питательную и защитную функции для мегаспор и зародышевого мешка (ЗМ). Центральное место в семязачатке занимает ЗМ (женский гаметофит или мегагаметофит) с редуцированным или нередуцированным относительно соматических клеток числом хромосом в ядрах клеток. В семяпочке есть микропиле или пыльцевход, куда врастают пыльцевые трубки, а противоположная к пыльцевходу часть семяпочки называют халазой. У покрытосеменных растений наиболее распространен (до 85 % всех видов) 8-ядерный (8-клеточный) археспориальный ЗМ (тип *Polygonum*). Кроме археспориального ЗМ у многих видов формируются дополнительные (апоспорические) ЗМ [12, 36].

Гаметогамная фаза оплодотворения включает непосредственное слияние (сингамию) мужских гамет с генеративными клетками ЗМ — яйцеклеткой и с двуядерной центральной клеткой: в итоге возникают две новые клетки — диплоидная зигота и триплоидная эндоспермальная клетка. Из зиготы развивается зародыш, а из триплоидной эндоспермальной клетки — эндосперм (питательная ткань) семени. В литературе по эмбриологии подчеркивается, что хотя в ЗМ мешок может попасть содержимое двух или большего числа ПТ, но двойное оплодотворение осуществляется всегда спермиями одной и той же ПТ. Одна из функций двойного оплодотворения — быстрое образование питательной ткани (эндосперма), ускоряющей весь последующий процесс формирования семени.

Кооперативные взаимодействия между пыльцевыми зёрнами и трубками при оплодотворении. При рассмотрении процессов оплодотворения у цветковых растений все исследователи не могут не обращать внимания на колоссальные различия в числе продуцируемых растениями мужских и женских спор. На одну мегаспору приходится тысячи или даже десятки тысяч микроспор. «Поражает колоссальное количество пыльцы у анемофильных (ветроопыляемых) растений. ...Количество пыльцевых зёрен у данного вида растений составляет как бы «гарантийный фонд», обеспечивающий совершение «нормального» полового процесса растений» [28, С. 120].

Хотя в двойном оплодотворении участвует лишь одна ПТ, для его осуществления необходимо достаточно большое число ПЗ и ПТ. На прорастание и рост ПТ большое влияние имеет число

ПЗ, попавших на рыльце цветков, так как реально в оплодотворении участвует ансамбль из ПТ. Причем, число растущих ПТ в столбике пестика оказывают влияние не только на сам процесс оплодотворения, но и на наследственную изменчивость у потомков. Это было продемонстрировано результатами многолетних исследований советских биологов в 1940–1970 гг. Проблема взаимосвязи оплодотворения и наследования признаков у растений, может быть сформулирована сегодня как влияние различных фаз оплодотворения и синергетического взаимодействия микро- и макрогаметофитов на наследственную изменчивость семенного потомства (эпигенетический тип наследственной изменчивости у растений).

Во-первых, показано, что скорость роста ПТ при относительно малом их числе в ткани пестика резко снижается. Это указывает либо на прямое влияние тканей пестика на рост ПТ, либо на эффект взаимодействия между числом растущих мужских гаметофитов и проводниковыми тканями столбика [6, 23, 28]. Во-вторых, от числа ПЗ, попавших на рыльце цветков, зависит успех или не успех самого акта оплодотворения, который обуславливается: а) числом ПЗ, попавших на рыльце цветков; б) числом проросших в ткань пестика ПТ; в) числом ПТ, доросших до семязачатка.

Синергетические взаимодействия между ПЗ на поверхности рыльца, с одной стороны, и между ПТ, растущими в проводниковых тканях пестика, с другой, можно наблюдать и при проращивании пыльцы на искусственных средах. Киевский профессор И. Н. Голубинский [6] цитирует работу итальянских авторов Savelli, Caguso за 1940 г., наблюдавших прорастание ПЗ махорки в капле питательного раствора объемом 1/60 см³. «При помещении в каплю 2–3 пыльцевых зерен они, как правило, не проросли или, в лучшем случае, только наклеивались. При посеве в каплю 10 зерен длина трубок достигала 10 мк, при посеве 100 зерен — 250 мк, а в капле с 559 пыльцевыми зернами — 600 мк». Наблюдается ясно выраженная зависимость между количеством пыльцевых зерен в капле питательного раствора и длиной образующихся в результате прорастания трубок» [6, С. 193–194]. Автор приводит также ссылки на множество других работ, иллюстрирующих зависимость числа наносимых ПЗ с успешностью процессов роста ПТ и оплодотворением.

Зависимость результатов оплодотворения от числа нанесенных на рыльце цветков ПЗ в более позднее время показана в исследовании американских ботаников Schemske, Fenster (1983) на *Costus quanaianensis* [42]. Результаты их исследований приведены в таблице 1.

1. Завязывание плодов у *Costus quanaianensis* в зависимости от числа пыльцевых зерен, нанесенных на рыльце цветков

Число ПЗ, нанесенных на рыльце	1	4	16	64
Число опыленных цветков	79	63	39	47
Число завязавшихся плодов	0	2	19	32
Доля (%) завязавшихся плодов от числа опыленных цветков	0	3,1	48,7	68,1

Оказалось, что при нанесении на рыльце пестиков у 79 цветков одного ПЗ, оплодотворение не наблюдалась ни в одном случае. При нанесении 4-х ПЗ на рыльце 63 цветков получено всего 2 плода. По мере увеличения числа наносимых на рыльце цветков ПЗ доля завязавшихся плодов возрастала, хотя и при 64 ПЗ на один цветок, завязываемость плодов не достигала 100 %.

Наблюдения за кооперативными взаимодействиями мужских гаметофитов и проводящими тканями пестика выполнялись многими авторами.

Процитируем некоторые выводы по этому вопросу. «Скорость прорастания пыльцевых зерен, находящихся на рыльце цветка, стоит в прямой зависимости от их числа. ...Brink (1924) подметил, что пыльцевые трубки, расположенные группами достигают в определенный срок большей длины, чем при одиночном их расположении» [28, С. 125–126]. «Многие исследователи ..., работавшие с разнообразными растениями, показали, что единичные пыльцевые зерна часто совсем не прорастают на рыльцах, а если и прорастают, то обеспечить

нормальное течение процесса оплодотворения не могут. При обильном опылении, наоборот, оплодотворение протекает успешнее, и семена получаются мощные и жизнеспособные, обеспечивающие более быстрое развитие зародышей» [9, С. 195]. «В многочисленных опытах по опылению ... культурных и дикорастущих растений большим количеством пыльцы ... подтвердились полученные нами и другими авторами данные о взаимостимулировании пыльцевых зерен при прорастании. С увеличением количества пыльцы ... почти всегда отмечается ускорение прорастания пыльцы, а также более раннее и полное оплодотворение» [6, С. 204]. «Пыльцевые зерна *V. vulgaris* прорастают в течение 15–20 минут после попадания на рыльце цветка. ... Через 30–40 минут количество проросших пыльцевых зерен увеличивается. Через 2 часа первая пыльцевая трубка дорастает до семязачатка и проникает в микропиле. Однако после этого рост пыльцевых трубок не прекращается. Количество пыльцевых трубок, доросших до семязачатка, увеличивается с каждым часом. ... В течение дня при свободном опылении до семязачатка дорастает от 3 до 7 пыльцевых трубок» [8, С. 52–53].

«Множественность оплодотворения» и наследственность. На рыльца цветков обычно попадает много ПЗ, из которых образуется большое число ПТ, растущих в сторону семязачатка. Из множества ПТ, участвующих в оплодотворении, спермии лишь одной из них принимают участие в двойном оплодотворении, хотя в многочисленных исследованиях показано, что в ЗМ может попасть не одна, а две или большее число ПТ [4, 8, 32].

Число ПЗ, попавших на рыльца цветка, определяет не только успех в получении семян и плодов, но и оказывает прямое влияние на наследование количественных и качественных признаков потомков. Малое число ПЗ на рыльцах цветков дает потомство фенотипически отличное от потомства, получаемого от нанесения большого числа ПЗ на рыльце цветков того же самого растения. Подобный вывод был впервые сделан Д. В. Тер-Аванесяном на основе многолетних экспериментов на трех неродственных видах растений (*Cosyium hirsutum*, *Vigna catjang* и *Triticum aestivum*) [28, 44]. Уровень фенотипической изменчивости в потомствах был всегда выше в тех случаях, когда опыление проводили ограниченным числом ПЗ, нежели в тех случаях, когда в опылении участвовало

достаточно большое число ПЗ. Различия в уровне изменчивости затрагивали такие признаки как масса и высота растений, число семенных коробочек у хлопчатника; высоту соломины и масса зерна с одного растения у пшеницы и др. «Большой диапазон изменчивости ... являющейся результатом ограниченного опыления показывает, что растения определенным образом реагируют на количество попадающей на рыльце пыльцы. ... Резкие отклонения от нормы в сторону уменьшения сказываются таким же резким варьированием в потомстве. ... Таким образом, рассмотренные нами опыты с хлопчатником, виной и пшеницей подтвердили общность рассматриваемых явлений, выражающиеся в том, что нарушение «нормы» приводит к сильному варьированию признаков в потомстве» [28, С. 124]. Механизм этой изменчивости автору был в то время не ясен, но многолетние его наблюдения однозначно свидетельствуют, что наблюдаемый им феномен не являлся артефактом.

С позиций сегодняшних представлений можно констатировать, что наблюдаемая Д. В. Тер-Аванесяном изменчивость количественных признаков, определяемая числом ПЗ и ПТ, участвующих в оплодотворении, не могла носить характер мутаций и не зависела от условий выращивания растений. Изменчивость количественных признаков определялась условиями опыления, т. е. исключительно зависела от числа ПЗ, наносимых на цветок. Эта зависимость, вероятно, связана с числом соматических клеток зародышевого мешка, «оплодотворяемых» генеративными клетками ПТ. К моменту завершения оплодотворения, выстилающие снаружи зародышевые мешки соматические клетки содержат как собственные ядра, так и ядра генеративных клеток множества пыльцевых трубок. Эти наблюдения свидетельствуют о том, что процесс оплодотворения у растений не ограничивается генеративными клетками гинееца (яйцеклетка и центральная клетка), но включает также и соматические клетки ЗМ и нуцеллуса [1, 9, 32]. Слои «оплодотворенных» соматических клеток, окружающие новый зародыш (постгамная фаза), не может не оказывать влияния на эмбриогенез семени и потому «соматическое оплодотворение» можно рассматривать как один из замечательных природных механизмов, индуцирующих наследственную (эпигенетическую) изменчивость у растений. Эпигенетической называют изменчивость, которая не связана непосредственно

с изменениями в кодирующих последовательностях нуклеотидов в молекулах ДНК, а вызывается химической модификацией молекул различных частей хроматина ядра.

Участие большого числа ПТ, генеративных и соматических клеток мегagamетофита в реализации процессов опыления и оплодотворения, позволили в 1950-е гг. обосновать представление о «множественности оплодотворения» [9, 23, 32]. Из этих наблюдений следует, что в реализации наследственного потенциала у потомков принимают участие не только геномы генеративных клеток, участвующих в гаметогамной фазе оплодотворения, но и дополнительно генеративные клетки ПТ и клетки соматических тканей семязачатка, участвующие уже в постгамной фазе оплодотворения. Очевидно, что понятие множественности оплодотворения соответствует нашим представлениям о роли синергетических процессов как в ходе оплодотворения, так и в индукции наследственной изменчивости у растений.

Множественность оплодотворения и физико-химические свойства протоплазмы клеток гинцея обсуждается в написанной А. Я. Элленгорном (учеником С. Г. Навашина) в соавторстве с В. В. Светозаровой статье [32]. Множество ПТ, вырастающих в семязачаток, после завершения процесса оплодотворения и начала постгамной фазы оплодотворения изменяют физико-химические свойства протоплазмы соматических клеток гинцея. «В зародышевый мешок, как известно, изливаются содержимое не одной пыльцевой трубки, а нескольких. Помимо того, что факт этот обуславливает полиспермию, он интересен потому, что в зародышевой мешок может изливаться различное количество плазмы вегетативных клеток. Так как ионизация вегетативных клеток отлична от ионизации плазмы зародышевых мешков (для первых изоэлектрическая точка (ИЭТ) $> \text{pH } 4,0$, а для вторых ИЭТ \approx равна $\text{pH } 2,5$), то в зависимости от количества плазмы вегетативных клеток, попавших внутрь зародышевого мешка, физико-химическое состояние его может быть различным. После оплодотворения в зародышевом мешке яйцеклетки и полярных ядер наблюдается слияние ядер соматических клеток микропиллярной части нуцеллуса со спермиями, попадающими в зародышевый мешок. Оплодотворяются соматические клетки, выстилающие зародышевый мешок изнутри. Клетки эти гибнут и потребляются

растущим зародышем. Значение этого явления заключается в том, что зародыш окружен тканями не целиком женскими, а оплодотворенными генеративными клетками отцовского растения. ... В халазальной части нуцеллуса идет слияние соматических ядер, и также слившиеся соматические ядра могут оплодотворяться спермиями. Оказывается, что процесс оплодотворения имеет место не только для яйцеклетки и полярных ядер, а оплодотворяются и соматические ткани, выстилающие зародышевый мешок изнутри» [32, С. 745]. «Главное в теории Элленгорна — физиологическое преобразование вегетативных тканей пестика и семяпочки под влиянием содержимого пыльцевых трубок и последующая передача ими приобретенных свойств развивающемуся зародышу» [9, С. 187].

Взаимодействие множества ПТ и клеток проводящих тканей пестика, с одной стороны, а также слияния генеративных клеток ПТ с соматическими клетками, окружающими зародышевый мешок, с другой, не может не оказывать влияния на фундаментальные свойства гинцейных клеток в постгамной фазе оплодотворения. Проблема, поставленная в исследованиях Элленгорна и Светозаровой, — объединение генетических материалов соматических клеток гинцея и генеративных клеток пыльцевых трубок, которые, с одной стороны, не включены в геном развивающегося семени, но в ходе развития последнего эти клетки способны влиять на наследственность потомков, будучи донорами либо отдельных фрагментов ДНК, либо отдельных органелл (горизонтальный перенос). В настоящее время эту проблему, вероятно, следует рассматривать в рамках концепции «горизонтального переноса генов», широко обсуждаемой проблемы обмена наследственным материалом между филогенетически удаленными таксонами.

Как известно, в селекции растений с давних времен используется прививки, получаемые искусственным соединением тканей двух растений (привоя и подвоя). Считается, что хотя привитые части срастаются, и происходит взаимопроникновение клеток из тканей подвоя в ткани привоя и наоборот, а также образуются проводящие сосуды для питания и оттока ассимилятов из объединенных тканей, генетический материал клеточных ядер подвоя (нижняя часть прививки) и привой (верхняя часть) не смешивается. Между тем недавно показано, что растительные клетки могут обмениваться

наследственными материалами в местах контакта клеток привоя и подвоя через протоплазматические мостики (плазмодесмы). Переносы крупных кусков ДНК и целых органелл из одной клетки в другую было недавно продемонстрировано с помощью молекулярных маркеров и репортерных флуоресцирующих генов на прививках табака [43]. Подобные обмены вполне допустимы и при межклеточных взаимодействиях между тканями развивающегося эмбриона и окружающими клетками зародышевого мешка, которые, с одной стороны, частично дегенерируют, а с другой, могут служить донорами отдельных генетических фрагментов (молекул ДНК или целых пластид), формируя наследственную изменчивость у потомков. Таким образом, гибридные соматические клетки могут использоваться не только в качестве питательной среды тканями растущего зародыша в постгамную фазу оплодотворения, но и служить донорами отдельных генетических фрагментов.

Ядра ПТ, попадая в клетки нуцеллуса, изменяют ИЭТ клеток, т. е. ионизацию белков клеточной цитоплазмы, приводя многие белки и нуклеиновые кислоты материнских клеток к полной или частичной денатурации, т. е. осуществляя перенастройку всего метаболического аппарата гинцея, необходимую для запуска эмбриогенеза (самоорганизация в многоклеточной системе в постгамной фазе оплодотворения).

Условия опыления и оплодотворения и сегрегация менделевских признаков у растений. Условия опыления оказывают влияние не только на изменчивость количественных, но и альтернативных признаков растений. В 1950-х гг. Я. С. Айзенштат (сотрудник кафедры генетики и селекции Ленинградского университета в 1950–1970 гг.) изучал влияние условий опыления и оплодотворения на сегрегацию альтернативных (менделеевских) признаков у гороха посевного. В анализе использованы сорта гороха, маркированные доминантными и рецессивными аллелями локусов Rg (*rugosus* — морщинистые семядоли и гладкие семядоли) и Ii (зеленые семядоли и желтые семядоли). В зависимости от числа пыльцевых зерен, наносимых на рыльца цветков, сравнивали сегрегацию по моногенно наследуемым признакам в поколении F₂. В выборке из 24 растений (контроль) в поколении F₂ завязалось 1690 штук семян и получено стандартная менделевская пропорция по обоим маркерным признакам — на три

семени с доминантными признаками приходилось одно семя с рецессивными [2]. Если же условия опыления и оплодотворения менялись — «ослабление (инактивация) мужских генеративных элементов (старая пыльца, опыление ограниченным числом пыльцевых зерен и т. д.), то это приводило к преобладанию в поколении F₂ особей материнского типа. Приемы же опыления, инактивирующие женскую генеративную сферу или повышающие физиологическую активность мужских гамет, давали в потомстве относительно большее число особей отцовского типа. «В опыте (при ограниченном опылении) среднее резко выходит за «норму». Отношение гладких семян к морщинистым составляет 31,7: 1. ... Такое изменение характера наследования может быть отнесено лишь за счет соответствующего приёма опыления, так как все остальные условия опыта и контроля были одинаковыми (пыльца тех же цветков, опыление производилось в одно время, на одних и тех же материнских растениях и т. д.)» [2, С. 436]. Процесс оплодотворения, по мнению автора, не является однократным. «Можно полагать, что пыльцевые трубки и спермии будут взаимодействовать с вегетативными частями завязи также и после слияния половых гамет. Такое «дополнительное оплодотворение» вегетативных частей завязи должно повышать возможности ассимиляции развивающимся гибридным зародышем» [1, С. 737]. Фактически в этих утверждениях декларируется, что фенотипы растений определяются не только гаметогамной фазой оплодотворения, но и постгамной фазой, в период, когда уже происходит эмбриогенез семени. Процессы, реализуемые на постгамной фазе оплодотворения, можно рассматривать как воздействия на эпигенетическую систему наследственности. Отметим, что молекулярные механизмы эпигенетической изменчивости, определяемые свойствами постгамной фазы оплодотворения, вызванные особенностями клеточных популяций гинцейных частей цветка, окружающих развивающейся эмбрион («слияние спермиев пыльцевых трубок с ядрами соматических клеток) остаются пока не изученными.

Однородительский способ семенной репродукции заслуживает отдельного анализа. В рамках репродуктивной биологии растений особый интерес представляет большая группа агамных видов, репродуцирующих семена однородительским способом. Такой способ образования нового семенного

поколения у растений именуется агамоспермия. В ботанической литературе агамоспермию (апомиксис) обычно рассматривают как бесполой путь образования семян, что по нашему мнению некорректно, так как в образовании семян участвуют гинецеевые структуры цветка. Например, в Биологическом энциклопедическом словаре за 1989 г. читаем: «апомиксис — размножение организмов не сопровождаемое половым процессом. В более узком понимании апомиксис — вторичное бесполое размножение, при котором зародыш развивается без оплодотворения вследствие нарушения предшествующих этапов полового размножения» [3, С. 33].

Цветки у агамоспермных видов морфологически не отличимые от цветков гамоспермных видов. В пыльниках агамоспермов образуется пыльца, правда, не столь обильном количестве как у гамоспермов. Пыльца у агамоспермов может выступать не только донором отцовского генома, как это имеет место у гамоспермов, но и в качестве полового партнера, индуцируя партеногенетическое развитие семян у материнских растений [47]. Понятие «половой партнер» указывает, что у агамных видов присутствует прогамная фаза оплодотворения: пыльца попадает на рыльце цветка, прорастает, но двойное оплодотворение не происходит — нарушена (изменена) гаметогадная фаза оплодотворения.

В реальном контексте агамоспермию можно рассматривать в качестве одного из вариантов полового процесса, во время которого семена развиваются из дифференцированных половых клеток гинецея (генеративных клеток зародышевого мешка, соматических клеток нуцеллуса или интегументов). Лишь в отдельных случаях агамоспермные семена можно рассматривать в качестве клонов материнских растений (соматическая или адвентивная эмбриония) — семена получают из соматических клеток нуцеллуса и интегументов. В других случаях, семена, получаемые однополовым способом (гаметофитная агамоспермия), мало чем отличаются от семян, получаемых двуполовым способом. В агамоспермных семенных потомствах, также как и в гамоспермных, можно наблюдать сегрегацию по маркерным признакам, что свидетельствует о том, что клетки зародышевых мешков получены из мегаспороцитов, прошедших мейотическое деление. Такие данные получены нами при анализе агамоспермных потомств сахарной свеклы: анализировали сегрегацию как

по морфологическим, так и биохимическим признакам растений [10, 16, 17, 20].

«Агамоспермия — это естественный способ семенной репродукции, при котором отсутствует либо спорогенез, либо двойное оплодотворение, либо оба эти процесса одновременно. Партеногенетические зародыши развиваются в зародышевых мешках и являются производными женского гаметофита. Различают агамоспермию гаметофитного (диплоспория, апоспория) и спорофитного типов (адвентивная эмбриония) [19, С. 10].

Можно говорить, что растительные виды относятся не только к гамоспермам (самоопыляемым, либо к перекрестникам) или к агамоспермам, но в зависимости от условий опыления могут одновременно сочетать различные способы репродукции семян, т. е. в рамках одного репродукционного цикла репродуцируют семена либо одним, либо другим способом, либо обоими способами одновременно.

Неоднозначность дискурса в ботанической литературе по вопросам классификации растений и способу получения семян можно проиллюстрировать данными отечественных классиков в области репродуктивной биологии свеклы и собственными экспериментальными исследованиями с этой культурой. Сахарная свекла считается строгим перекрестником [9, 30], так как самооплодотворение у нее предотвращается системой генов несовместимости [40]. Растения свеклы производят огромное число пыльцевых зерен, которые переносятся ветром от одного растения к другому. Самооплодотворение не реализуется, так как пыльца, попавшая на рыльце собственного цветка или цветков собственного растения, обычно погибает либо на поверхности рылец, либо в столбике пестика. Одновременно с перекрестным оплодотворением у свеклы в отдельных случаях возможно самооплодотворение — отдельные растения могут нести мутацию самофертильности [40]. С третьей стороны, сахарная свекла может успешно репродуцировать семена без участия отцовского (пыльцевого) родителя [13, 18, 25, 29]. Число плодов, репродуцируемых апозиготически отдельными растениями сахарной свеклы, может варьировать в очень широких пределах, в частности, это число в ряде случаев существенно превышает семенную продуктивность растений, репродуцируемых зиготическим способом [33, 34].

Агамоспермия и прогамная фаза оплодотворения. У агамных видов растений возможны изменения

в строении гинецеевых структур цветка. Например, при гаметофитной агамоспермии формируется или 4-х ядерный или 8-ядерный апоспориические ЗМ [12, 36]. Функция пыльцы у агамоспермных растений несколько загадочна, так как скрещивания (образование зигот) не происходит, и процесс репродукции семян нередко ограничивается только опылением. Пыльца агамных видов, попавшая на рыльце пестиков и ПТГ, возникшие из них, способны индуцировать начало развития семян. Говоря другими словами, пыльца у агамоспермов может выступать как донором отцовского генома (в случае двойного оплодотворения), так и половым партнером, когда новому семенному поколению передается геном только от материнского растения. Во втором случае пыльцевые трубки не принимают непосредственного участия в оплодотворении яйцеклеток, но участвуют в оплодотворении соматических клеток завязей цветка (множественное

оплодотворение) и способствуют партеногенетическому развитию эмбрионов из клеток ЗМ или окружающих ЗМ клеток. Согласно К. М. Урбанской [45], возможны следующие сценарии развития эмбрионов у агамных видов растений: а) случайное двойное оплодотворение; б) случайная сингамия (оплодотворение только яйцеклетки); в) псевдогамия (оплодотворяется только центрального клетка ЗМ, что приводит к развитию эндосперма); г) сингамия, т. е. проникновение спермия в цитоплазму яйцеклетки без акта сингамии. В итоге следует: а) индукция спонтанного развития только гаплоидной яйцеклетки; б) индукция как развития яйцеклетки, так и самостоятельное участие мужских гамет в развитии эмбрионов.

Сказанное выше можно иллюстрировать схемой гамо- агамоспермного способов семяобразования (табл. 2).

2. Формирование зигот и семян при гамо- агамоспермном способах семяобразования [15, С. 65]

Способ семяобразования	Опыление	Двуродительское образование семян (половой путь)		Однородительское образование семян (партеногенезис) из	
		оплодотворение		яйцеклетки	центрального ядра
		яйцеклетки	центрального ядра		
Гамоспермия	+	+	+	—	—
Псевдогамная агамоспермия	+	—	+	+	—
Стимулятивная агамоспермия	+	—	—	+	+
Автономная агамоспермия	—	—	—	+	+

Отметим, что в природе, вероятно, нет (или почти нет) облигатных агамоспермных, как нет и облигатных гамоспермных, видов. Многие агамные виды растений могут формировать семена различными путями как с участием пыльцевого родителя (путем само- или перекрестного оплодотворения), так и без его участия. В подобных случаях можно лишь рассуждать о факультативности, т. е. о превалировании, того или другого способа семенной репродукции в конкретных условиях формирования семенного потомства. С позиции теории наследственности, агамоспермия (однородительская репродукции семян), по своей сути, очень близка к самооплодотворению и может рассматриваться как один из эффективных механизмов гомозиготизации генов [16]. Это утверждение касается, прежде всего, диплоидных

растений, производящих партеногенетически дигамноидные семена.

Гаплоидия. Практически у любых видов культурных растений при естественном размножении можно встретить моноплоидные (гаплоидные) семена, в клетках которых представлен лишь один набор хромосом. Гаплоидные (и полигаплоидные) семена возникают исключительно агамоспермным путем, хотя большая часть семян в семенных партиях получают путем гамоспермии. Гаплоидные растения, получаемые в экспериментах у большой группы культурных растений, служат основой для создания гомозиготных линий, используемых в селекции этих растений [38]. Гаплоидные растения, как и их диплоидные сородичи, могут размножаться агамоспермным способом. Это было

продемонстрировано у гаплоидных растений сахарной свеклы [14].

Выводы

Ретроспективные исследования взаимоотношений между способами воспроизводства семян и способами передачи наследственных характеристик составляют важную часть репродуктивной биологии цветковых растений и являются фактической основой современного понимания механизмов репродукции семян.

Список использованных источников

1. Айзенштат Я. С. Влияние многократных опылений на наследование признаков // Доклады АН СССР. — 1954. — Т. 97, № 4. — С. 737–740.
2. Айзенштат Я. С. Влияние условий опыления на расщепление растительных гибридов // Наследственность и изменчивость растений, животных и микроорганизмов, М.: Изд.-во АН СССР, 1959. — С. 435–447.
3. Биологический энциклопедический словарь. — М.: СЭ., 1989. — 864 с.
4. Герасимова-Навашина Е. Н., Батыгина Т. Б. Лилейные — классический объект для изучения опыления и оплодотворения // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Семя. Т. 2. / Под ред. Т. Б. Батыгиной. — СПб.: Мир и семья, 1997. — С. 86–106.
5. Гришко Н. Н. Определение, наследование и развитие признаков пола // Гришко Н. Н., Делоне Л. Н. Курс генетики. — М.: Сельхозгиз, 1938. — Гл. 8. — С. 290–315.
6. Голубинский И. Н. Биология прорастания пыльцы. — К.: Наук. думка, 1974. — 368 с.
7. Жуковский П. М. Ботаника. — М.: Колос, 1982. — 623 с.
8. Жужжалова Т. П. Опыление и оплодотворение / Т. П. Жужжалова, В. В. Знаменская, О. А. Подвигина, Г. И. Ярмолюк // Репродуктивная биология сахарной свёклы. — Воронеж: Сотрудничество, 2007. — С. 50–55.
9. Зайковская Н. Э. Биология цветения, цитология и эмбриология сахарной свеклы // Биология и селекция сахарной свёклы. — М.: Колос, 1968. — С. 137–206.
10. Левитес Е. В. Псевдосегрегация в агамоспермных потомствах пыльцестерильных растений сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.) / Е. В. Левитес, Т. Шкутник, О. Н. Овечкина, С. И. Малецкий // ДАН. — 1998. — Т. 362. № 3. — С. 430–432.
11. Любищев А. А. О природе наследственных факторов (критическое исследование) // Изв. НИИ при Пермском университете. Пермь, 1925. — 142 с.
12. Магешвари П. Эмбриология покрытосеменных. — М.: ИЛ, 1954. — 490 с.
13. Малецкая Е. И. Апомиксис у сахарной свёклы // Апомиксис у растений: состояние проблемы и перспективы исследований: тр. междунар. симпоз. (Саратов, 21–24 июня 1994 г.) / Редкол.: В. С. Тырнов (отв. ред.) и др. — Саратов: Изд.-во СГУ, 1994. — С. 106–108.
14. Малецкая Е. И., Юданова С. С. Семенная продуктивность гаплоидных растений сахарной свёклы (*Beta vulgaris* L.) при апозиготическом размножении // Фактори експериментальної еволюції організмів: Зб. наук. пр. НАНУ, УААН, АМНУ, УТГіС ім. М. І. Вавилова; Редкол.: ...Кунах В. А. (голов. ред.) та ін. — К.: Логос, 2010. — Т. 9. — С. 89–93.
15. Малецкий С. И. Введение в популяционную биологию и генетику растений. — Новосибирск: ИЦиГ СО РАН, 1995. — 154 с.
16. Малецкий С. И. Сцепленное и несцепленное наследование генов при автосегрегации в партеногенетических потомствах растений // Генетика. — 1997. — Т. 33, № 10. — С. 1333–1340.
17. Малецкий С. И. Биология размножения сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.) // Биномиальные распределения в генетических исследованиях на растениях. — Новосибирск: ИЦиГ СО РАН, НГАУ МСХ и ПР, 2000. — С. 75–96.
18. Малецкий С. И., Малецкая Е. И. Самофертильность и агамоспермия у сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.) // Генетика. — 1996. — Т. 32, № 12. — С. 1643–1650.
19. Малецкий С. И. Репродуктивная биология покрытосеменных растений. Генетический словарь / С. И. Малецкий, Е. В. Левитес, С. О. Батурин, С. С. Юданова. — Новосибирск: ИЦиГ СО РАН, 2004. — 160 с.
20. Малецкий С. И. Автосегрегация по РЦ-СЦ признаку в гибридных потомствах, репродуцируемых апозиготически / С. И. Малецкий, Е. И. Малецкая, К. Т. Коньисбеков и др. // Энциклопедия рода *Beta*: биология, генетика и селекция свёклы. — Новосибирск: Сова, 2010. — С. 597–601.
21. Можейко М. А. Синергетика // Новейший философский словарь. — Минск: Книжный дом, 2003. — С. 902–913.
22. Навашин С. Г. Результаты пересмотра процессов

- оплодотворения у *Lilium Martagon* и *Fritillaria tenella* // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Семья. Т. 2. / Под ред. Т. Б. Батыгиной. — СПб.: Мир и семья, 1997. — С. 45–50.
23. Поляков И. М. О некоторых условиях развития пыльцы в тканях пестика // ДАН СССР. — 1949. — Т. 69. — С. 683–687.
 24. Сабинин Д. А. (при участии Н. Н. Крюковой). Методы физико-анатомической характеристики измененной меристематических тканей под влиянием внешних условий // П. А. Генкель. Дмитрий Анатольевич Сабинин / Отв. ред. С. Р. Микулинский. — М.: Наука, 1980. — С. 158–182.
 25. Сеилова Л. Б. Апомиксис у сахарной свеклы и его использование в практической селекции: автореф. дис. ... докт. биол. наук. — Алматы, 1996. — 44 с.
 26. Суриков И. М. Генетика внутривидовой несовместимости мужского гаметофита и пестика у цветковых растений // Успехи современной генетики. — М.: Наука, 1972. — Т. 4. — С. 119–160.
 27. Тимирязев К. А. Наследственность // Сочинения. Т. 6. — М.: Сельхозгиз, 1939. — С. 164–195.
 28. Тер-Аванесян Д. В. Роль количества пыльцевых зерен цветка в оплодотворении // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. — 1949. — Т. 28, Вып. 2. — С. 119–133.
 29. Фаворский Н. В. Материалы по биологии и эмбриологии сахарной свеклы // Докл. ВАСХНИЛ. — 1928. — № 3. — С. 3–11.
 30. Харечко-Савицкая Е. И. Цитология и эмбриология сахарной свеклы // Свекловодство. Т. 1. — К.: Госсельхозиздат, 1940. — С. 453–550.
 31. Хрянин В. Н. Дифференциация пола у растений // Вестник Башкирского университета. — 2001. — № 2 (I). — С. 170–173.
 32. Элленгорн Я. Э., Светозарова В. В. Новое в изучении оплодотворения у растений // Доклады АН СССР — 1949. — Т. 69. — С. 745–746.
 33. Юданова С. С., Малецкая Е. И. Связь эпигеномной изменчивости с семенной продуктивностью при апозиготическом способе размножения сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.) // Досягнення і проблеми генетики, селекції та біотехнології: Зб. наук. пр. Укр. т-ва генет. і селекц. ім. М. І. Вавилова; Редкол.: ...Кунах В. А. (голов. ред.) та ін. — К.: Логос, 2007. — Т. 2. — С. С. 221–225.
 34. Юданова С. С., Позняк С. И., Малецкая Е. И. Семенная продуктивность у диплоидной линии СОАН-5 при апозиготическом способе репродукции // Фактори експериментальної еволюції організмів: Зб. наук. пр. НАНУ, УААН, АМНУ, УТГіС ім. М. І. Вавилова; Редкол.: ...Кунах В. А. (голов. ред.) та ін. — К.: Логос, 2009. — Т. 6. — С. 81–85.
 35. Brink R. A. Preliminary study of role salts in pollen tube growth // Bot. Gazette. — 1924. — Vol. 79. — P. 417.
 36. Carman J. G. Asynchronous expression of duplicate genes in angiosperms may cause apomixes, bispority, tetraspority, and polyembryony // Biol. J. of the Linnean Society. — 1997. — Vol. 61. — P. 51–94.
 37. Correns C. Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechtes bei den höheren Pflanzen // Handb Vererbungswissenschaft. — Berlin, Borntraeger, 1928. — Band 2. — S. 1–138.
 38. Kimber G., Riley R. Haploids in angiosperms // Botanical review. — 1963. — Vol. 29 (4). — P. 480–531.
 39. Nettancourt D. Self-incompatibility in basic and applied researches with higher plants // Genetica agraria. — 1972. — Vol. 26. — P. 163–216.
 40. Owen F. V. Inheritance of cross- and self-sterility and self-fertility in *Beta vulgaris* L. // J. Agric. Res. — 1942. — Vol. 64. — P. 679–698.
 41. Richards A. J. Plant breeding systems. — London: George Allen & Unwin, 1986. — 530 p.
 42. Schemske D. W., Fenster Ch. Pollen-grain interactions in a Neotropical *Costus*: Effects of clump size and competition // Pollen: biology and implications for plant breeding. — New York; Amsterdam; Oxford: Elsevier Biomedical, 1983. — P. 405–410.
 43. Stegemann S., Dock R. Exchange of genetic material between cells in plant tissue graft // Science — 2009. — Vol. 209. — P. 649–651.
 44. Ter-Avanesian D. V. The effect of varying the number of pollen grains used in fertilization // TAG. — 1978. — Vol. 52. — P. 77–79.
 45. Urbanska K. M. Pollen, mating and paternity in agamosperous angiosperms // Plant species biology. — 1994. — Vol. 9, Is. 1. — P. 57–67.

СПАДКОВІСТЬ І СИНЕРГЕТИЧНІ ПРОЦЕСИ ПРИ ЗАПИЛЕННІ І ЗАПЛІДНЕННІ КВІТКОВИХ РОСЛИН

Малецький С. І.

Інститут цитології і генетики РАН, м. Новосибірськ Росія

Питання репродуктивної біології квіткових рослин і синергетичної складності цих процесів обговорюються в рамках ретроспективного дискурсу. У основу дискурсу покладені експериментальні і теоретичні дослідження, виконані впродовж тривалого історичного часу. Ці витратні за часом і трудомісткі за виконанням цитологічні, ембріологічні і популяційно-генетичні дослідження механізмів запліднення і насінного розмноження, залишаються фактичною основою сучасного розуміння механізмів репродукції насіння. Нові аспекти розуміння процесів насінної репродукції викладено з використанням лексичного і методологічного апарату ботаніки, цитогенетики і синергетики. Врахування численних багаторічних експериментальних даних і теоретичних узагальнень багатьох авторів, що належать до різних наукових шкіл, дає змогу скласти досить цілісну картину репродуктивної біології покритонасінних рослин.

УДК 581.526.3 : 58.006

Чіков І. В.

Національний дендрологічний парк «Софіївка» НАН України

ІСТОРІЯ ІНТРОДУКЦІЇ ТРОПІЧНИХ ТА СУБТРОПІЧНИХ ГІГРО- ТА ГІДРОФІТІВ В ЄВРОПІ ТА УКРАЇНІ

На підставі літературних джерел проаналізовано дані стосовно історії інтродукції тропічних та субтропічних гігро- та гідрофітів в Європі та країнах колишнього Радянського Союзу, у тому числі в Україні. Висвітлено сучасний стан колекцій тропічних та субтропічних гігро- та гідрофітів в Україні.

Історія інтродукції водних рослин у світі нараховує не одне століття, однак в Україні широке впровадження водних рослин в озеленення почалося порівняно недавно. Метою статті є висвітлення основних етапів історії інтродукції водних гігро- та гідрофітів в Європі та Україні. Аналіз здійснено на основі доступних літературних джерел, в яких

HEREDITY AND SYNERGETIC INTERACTION IN PROCESSES OF POLLINATION AND FERTILIZATION IN FLOWER PLANTS

Maletskii S. I.

Institute of cytology and genetics, Siberian division, Russian academy of sciences, Novosibirsk, Russia

As part of the reproductive biology of plants retrospectively examined the relationship gamo- and agamospermic methods of seed reproduction in flowering plants and modes of transmission of hereditary characteristics in plants. We consider the concept of multiple fertilization and the role of the different phases of fertilization in the formation of genetic variability of gamo- and agamospermic species. It appears that the inclusion of experimental data and theoretical generalizations of many authors, belonging to various schools, gives an actual picture of the relationship means of seed reproduction and genetic variability in plants.

наводиться характеристика водних рослин та їх окремих таксономічних груп [1–3, 5, 7, 10, 12–14, 17, 20]. Використовувалися також каталоги колекцій та насіння різних ботанічних садів та дендропарків [4, 6, 8].

Створювати водойми люди розпочали у давніх садах інків і китайців ще 4,5 тис. років тому. Перші