

Polno razmnožavanje golosemenica

Golosemenice (razdeo Pinophyta) obuhvataju šest klasa od kojih četiri imaju žive predstavnike: Cycadopsida, Gnetopsida, Gynkgopsida i Pinopsida. Klasa Cycadopsida obuhvata samo jedan red Cycadales sa tri familije, dok klasa Gynkgopsida ima samo jednog živog predstavnika – *Ginkgo biloba*. Klasa Pinopsida je najbogatija vrstama.

Svi predstavnici Pinophyta su heterosporni. Mikrospore se obrazuju u mikrosporangijama, koje se razvijaju na mikrosporofilima. Mikrosporofili su skupljeni u strobilusima. Megaspore se obrazuju u megasporangijama koje se obrazuju na megasporofilima. Megasporofili su skupljeni u strobilusima. Kod živih predstavnika strobilusi su jedнопolni.

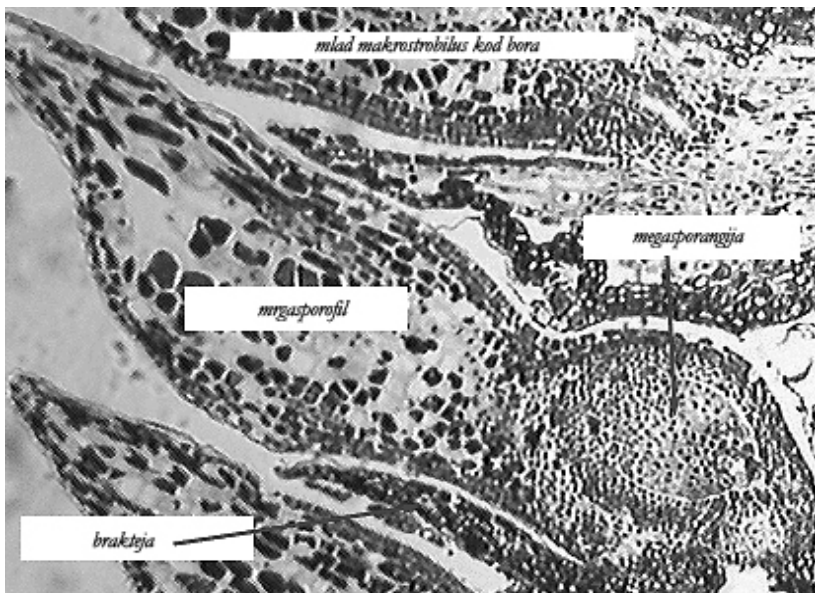
Polno razmnožavanje kod četinarara

(na primeru roda Pinus)

Makrostrobilus, makrosporofil i makrosporangija

Makrostrobilusi (ženske šišarke) se javljaju na kratkim bočnim izdancima tekuće vegetacije. Makrostrobilus se sastoji iz centralne osovine na kojoj su spiralno raspoređeni makrosporofili. Svaki makrosporofil nastaje u osnovi osovine brakteje (sterilne ljupe).

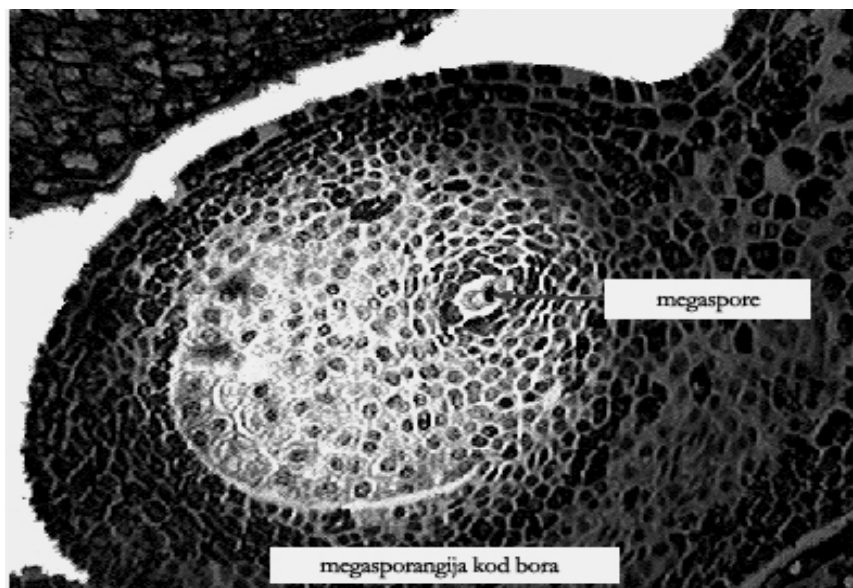
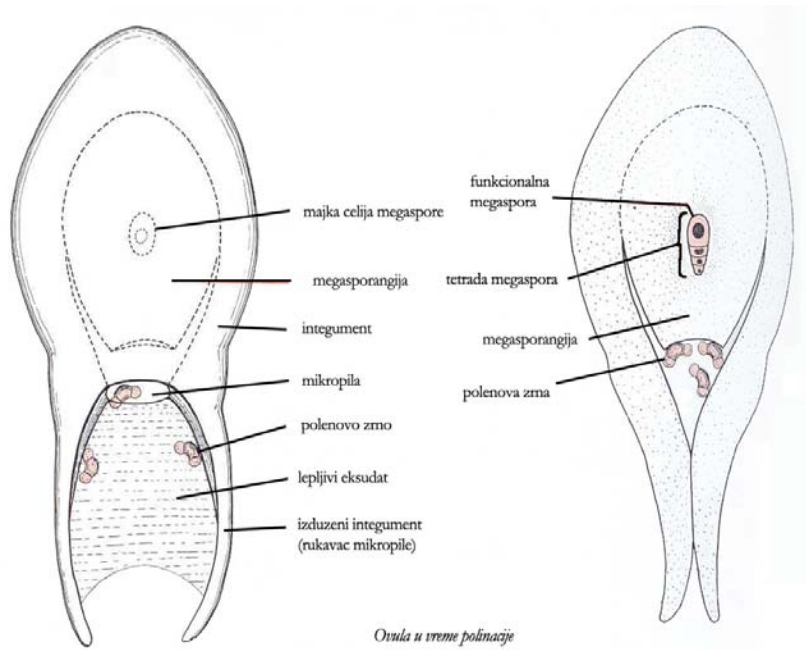
Makrosporofili, kao i sterilne ljupe (brakteje), se uvećavaju uporedo sa rastom strobilusa. Nekada se dešava da fertilna ljupe tj. megasporofil postaje nekoliko puta veći od sterilne ljupe. Na gornjoj strani makrosporofila se formiraju dve ovule (makrosporangije), čije su mikropile okrenute prema osovini strobilusa.



Svaka ovula se sastoji od jednog integumenta i nucelusa. Integument je produžen u kratku cev na mikropilarnom kraju. Daljim izduživanjem integumenta formira se rukavac. Otvor koji formira integument naziva se mikropila. U megasporangiji, jedna od ćelija nucelusa se diferencira u arheosporijalu ćeliju tj. majku ćeliju megaspore.¹

¹ U ovoj fazi, vrhovi fertilnih ljupe se neznatno razdvajaju, a polen pada između ljupe, rasipa se prema dnu, da bi na kraju došao do prostora u blizini mikropile. Ovaj prenos polena sa muške na žensku šišarku naziva se polinacija. U vreme polinacije ljupe značajno zadebljavaju na vrhovima, čime omogućavaju međusobni kontakt a time zatvaranje šišarki.

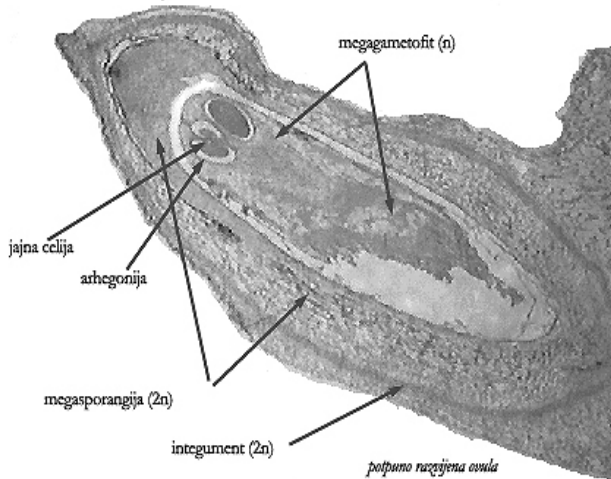
Majka ćelija megaspore se deli dvema deobama od kojih je jedna redukciona, pri čemu nastaju četiri megaspore (u nizu). Tri od četiri megaspore se dezintegrišu, a četvrta megaspora, najudaljenija od mikropile predstavlja funkcionalnu megasporu od koje će nastati ženski gametofit.²



² Funkcionalna megaspore se formira jedan mesec posle polinacije. Od nje će nastati ženski gametofit posle pet meseci mirovanja.

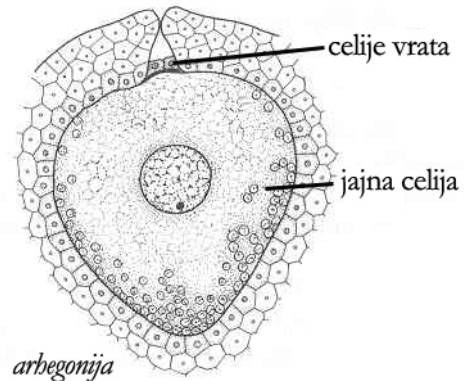
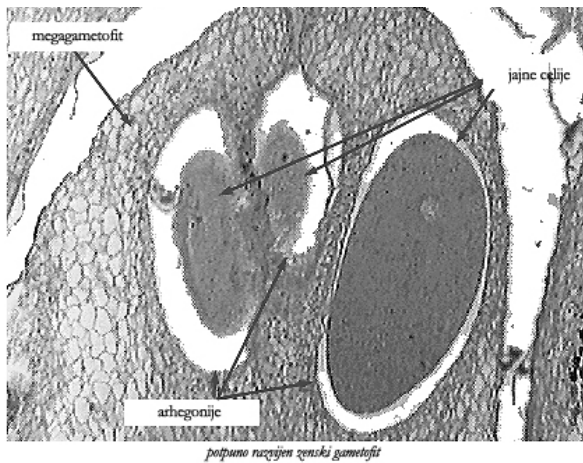
Ženski gametofit

Klijanje megaspore sastoji se od velikog broja uzastopnih deoba jedra bez citokineze. Ove deobe se nastavljaju sve dok se ne formira veliki broj jedara.³ Posle ovoga se između jedara formiraju zidovi.⁴ Jednojedarne ćelije nastale od megaspore predstavljaju ženski gametofit.



Tokom narednih faza razvića ženskog gametofita diferenciraju se najčešće dve inicijale arhegonije na mikropilarnom kraju. Inicijala arhegonije se deli i formira inicijalnu ćeliju vrata i osnovnu ćeliju. Inicijalna ćelija vrata kroz nekoliko dodatnih deoba formira vratni deo. Osnovna ćelija se uvećava, jedro se pomera i zauzima poziciju tačno ispod vratnog dela, gde se deli i formira jajnu ćeliju i trbušno–kanalnu ćeliju koja se brzo dezintegriše. Zrela

arhegonija kod borova se sastoji od jajne ćelije i malog (i varijabilnog) broja ćelija vrata, koje su locirane tačno iznad jajne ćelije.⁵



U ovom stadijumu susedne ćelije arhegonije se modifikuju i formiraju sloj zaštitnih ćelija.⁶

³ Ove deobe traju u periodu od šest meseci, kada ovula i ceo megastrobilus povećava svoju veličinu. Povećanje nezrelog megagametofita praćeno je progresivnom dezintegracijom susednih ćelija nucelusa.

⁴ Multinuklearni megagametofit postaje celularni sledećeg proleća, trinaest meseci nakon polinacije

⁵ Razvoj megagametofita je sada kompletan, posle nešto više od trinaest meseci nakon polinacije.

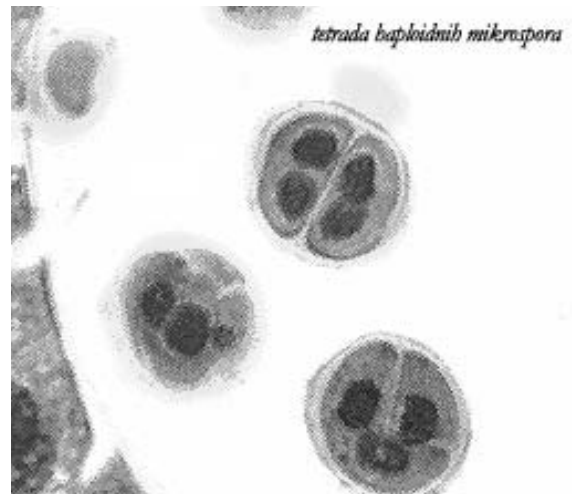
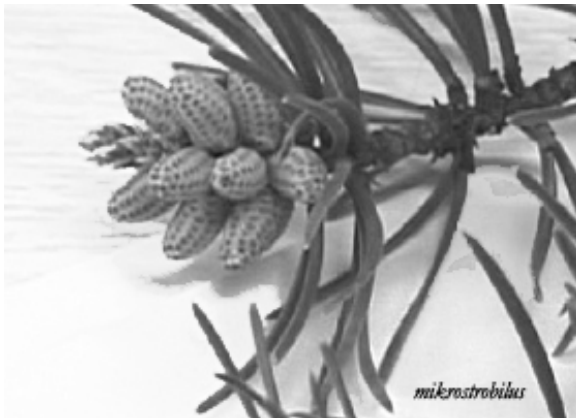
⁶ Smatra se da ovaj sloj predstavlja ostatak ženskog protalijuma.

Po svojoj funkciji ženski gametofit kod borova se može porediti sa endospermom kod angiospermi jer oba tkiva imaju funkciju akumulacije rezervnih materija. Ipak ženski gametofit se razlikuje od endosperma i to:

- ~ formira se pre opođenja, pa jedra ženskog gametofita imaju haploidan broj hromozoma za razliku od endosperma kod angiospermi čija jedra poseduju $3n$ broj hromozoma i
- ~ od ženskog gametofita se diferenciraju arhegonije.

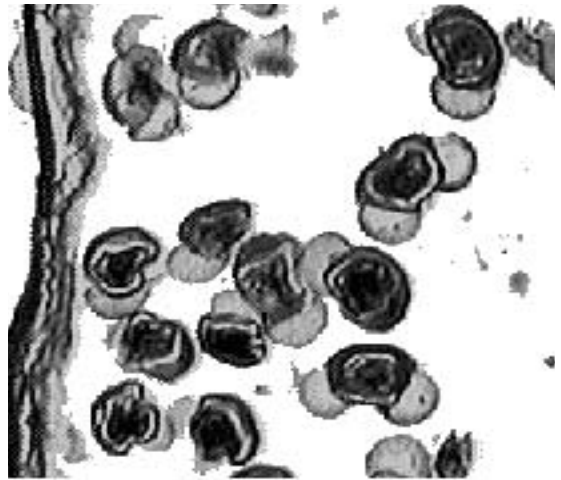
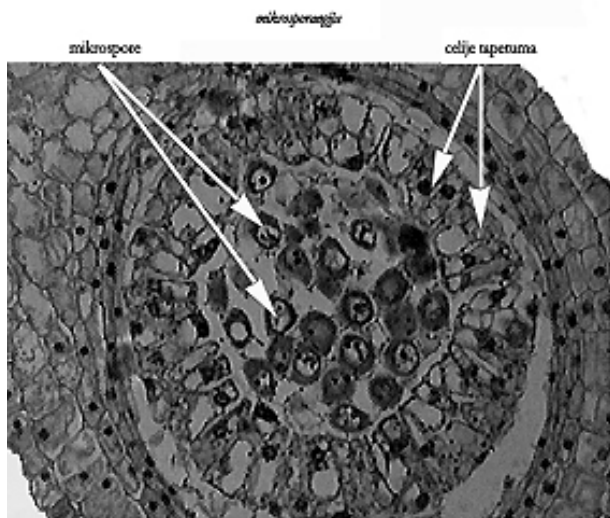
Mikrostrobilus, mikrosporofil i mikrosporangija

Mikrostrobilusi su sakupljeni u skupinama, na vrhovima većeg broja ovogodišnjih izdanaka. Sastoje se od centralne osovine na kojoj su spiralno raspoređeni mikrosporofili. Ove ljuspaste strukture nose dve izdužene mikrosporangije sa donje strane. Sadržaj mikrosporangija se diferencira u majke ćelije mikrospore. One zatim prolaze kroz mejozu pri čemu se od svake majke ćelije formira tetrada haploidnih mikrospora.

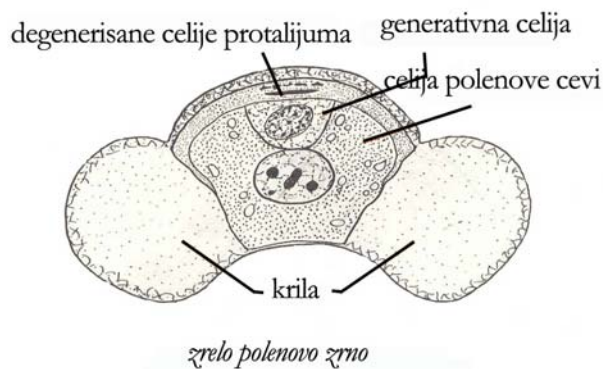


Muški gametofit

Mikrospora predstavlja prvu ćeliju muškog gametofita. Svaka mikrospora formira karakterističan par krila, tj. dolazi do odvajanja dva sloja zida mikrospore (odvajanje egzine od intine) pri čemu se obrazuju meskovi, slični krilima. Ovi krilati izraštaji ispunjeni vazduhom smanjuju težinu polenovog zrna i omogućavaju njegovo prenošenje.



Dok je u mikrosporangiji haploidno jedro svake krilate mikropore prolazi kroz dve sukcesivne mitotske deobe pri čemu se formiraju četiri ćelije. Nakon ovih deoba formirano je zrelo polenovo zrno.



Ono se sastoji od delimično razvijenog muškog gametofita i zida mikropore. Dve od četiri ćelije koje formiraju polenovo zrno predstavljaju protalijumske ćelije. Jedra ovih ćelija se brzo degenerišu i one postaju spljoštene i isdužene. Ove ćelije predstavljaju jedine vegetativne ćelije muškog gametofita. Dve preostale ćelije su: mala generativna ćelija i velika ćelija polenove cevi. Kada su polenova zrna zrela mikrosporangija se

otvara uzdužnim pukotinom pri čemu se oslobađaju polen.

Polinacija i oplođenje

Polen se oslobađa u svega nekoliko dana tokom proleća ili ranog leta. U vreme polinacije mali megastrobilusi se izdužuju, a ljuste se razdvajaju. Polen upada između ljusti, zatim prolazi kroz mikropilu, a onda kroz rukavac koji formira integument. Pomoću tečnog eksudata koji izlazi iz megasporangije, polenovo zrno prolazi kroz mikropilu i dolazi u tanjirasto udubljenje na vrhu sporangije. Posle ovoga mikropila se zatvara a rukavac se suši. Polen, četvoroćelijski mikrogametofit sada klija i formira polenovu cev koja probija tkivo megasporangije.

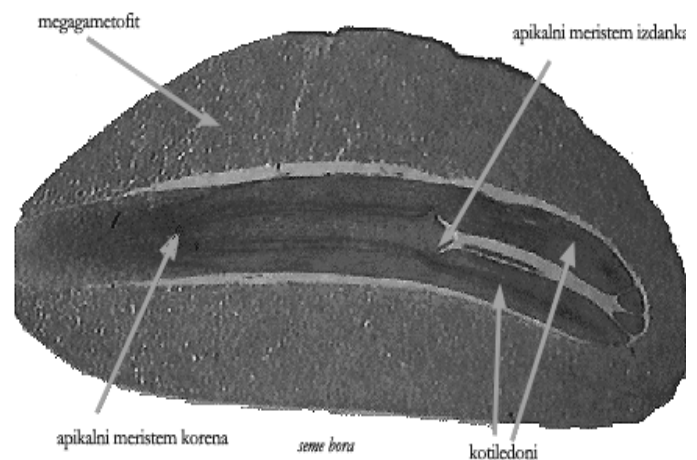


Jedro polenove cevi se kreće prema vrhu rastućeg kraja cevi. Generativna ćelija se deli na ćeliju drške i ćeliju tela.⁷ Neposredno pre nego što polenova cev završi penetraciju megasporangije i dođe u dodir sa megagametofitom, jedro ćelije tela se deli i formira dva mikrogameta, ili spermije koji se kreću napred, ka vrhu polenove cevi. Potpuno razvijen muški gametofit čine dve degenerisane protalijumske ćelije, jedro polenove cevi, ćelija drške i dve spermije. Značaj ćelije drške je nepoznat, ona

verovatno predstavlja zaostalu strukturu čija funkcija je izgubljena tokom evolucije. Sada se polenova cev probija između ćelija vrata arhegonije i izliva svoj sadržaj u jajnu ćeliju. Jedna od spermija se spaja sa jajnom ćelijom, a preostala jedra muškog gametofita se dezintegrišu.

Embriogeneza

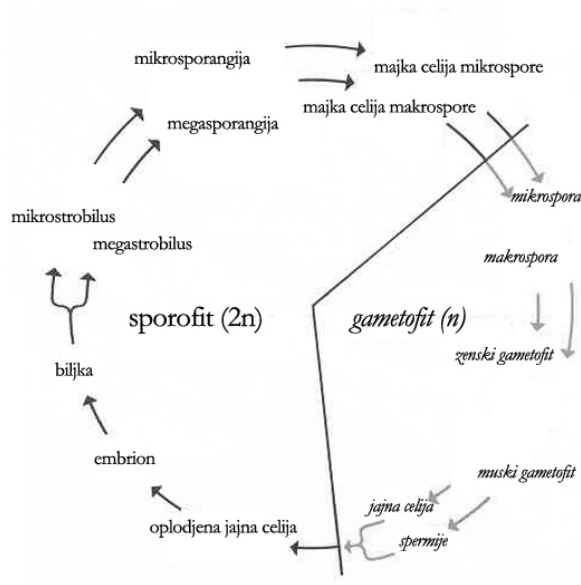
Oplođena jajna ćelija je diploidan zigot koji predstavlja početak nove sporofit generacije.⁸ Neposredno nakon oplođenja diploidno jedro zigota prolazi kroz dve sukcesivne mitotske deobe čime nastaju četiri diploidna jedra, a kasnije se formiraju i ćelijski zidovi. Ova struktura predstavlja proembrion. Ova jedra migriraju prema osnovi arhegonije gde prave niz. Dalje nuklearne i ćelijske deobe dovode do nastanka 16 ćelija, poređanih u 4 niza. Embriion se razvija od ćelija najnižeg reda. Ćelije drugog reda se jako izdužuju (primarni suspensori) gurajući ćelije prvog niza u tkivo megagametofita koje u međuvremenu postaje tkivo za magacioniranje. Sekundarni suspensori koji su odvojeni od embrionalnih ćelija iz prvog reda povećavaju pritisak na embriion, gurajući ga dublje u tkivo megagametofita. Tkivo megagametofita sada predstavlja tkivo za magacioniranje i naziva se endosperm. U zreloom semenu on potpuno obavija embriion. Kompletan razvijen embriion se sastoji od hipokotila, epikotila i nekoliko kotiledona.



⁷Generativna ćelija se deli u proleće, godinu dana nakon polinacije.

⁸ Oplođenje se događa u toku kasnog proleća i ranog leta, 13-14 meseci nakon polinacije.

Čvrsta, uglasta semenjača zrelog semena nastaje od integumenata modifikacijom ćelija u njihovom srednjem sloju. Ceo megastrobilus se u međuvremenu uvećala i ljuspe su odrvenele, čime šišarka dostiže punu zrelost.⁹ Kompletan životni ciklus bora može se prikazati sledećom šemom:



Danijela Đunisijević-Bojović

⁹ Od momenta fertilizacije do zrelosti šišarke prođe oko četiri meseca.