

Лекция
для студентов специальности «Биология» профили «Биохимия»,
«Генетика»
Отдел Покрытосемянные. Строение цветка. Биология размножения. Плоды.

План.

Отдел Покрытосемянные. Их происхождение.
Цветок. Понятие и функции. Части цветка
Формула и диаграмма цветка
Соцветие. Классификация соцветий
Биология размножения Покрытосемянных. Двойное оплодотворение.
Микроспорогенез и мужской гаметофит
Мегаспорогенез и женский гаметофит
Цветение и опыление растений
Оплодотворение и развитие семени
Плоды

Покрытосемянные или цветковые (Magnoliophyta или Angiospermae) – группа высших растений господствующая в современной флоре Земли. Она включает в себя 165 порядков, 540 семейств, около 13000 родов, 250000 видов, объединяемых в 2 класса и 12 подклассов. Процветание этой группы в настоящее время обусловлено появлением цветка, совместившего в себе структуры полового и бесполого размножения и привлечения насекомых в качестве активного агента опыления. Главная особенность покрытосемянных заключается в том, что их семязачатки (семяпочки) заключены в полость завязи, образованной некогда открытым плодолистиком, края которого срастаются между собой. Семена формируются внутри плода.

Цветок.

Цветок – видоизмененный укороченный побег, приспособленный для образования спор и гамет для полового процесса, в результате которого образуются семена и плод. В своем происхождении цветок связан со стробилом голосеменных, однако он, как правило, обоеполый и несравненно большей степени специализирован благодаря далеко зашедшим эволюционным процессам. Это привело к тому, что истинная природа органов цветка с трудом распознается и нередко вызывает различные толкования. В цветке протекают и спорогенез, и гаметогенез и половой процесс. После опыления и оплодотворения цветки превращаются в плоды, а семязачатки в семена. Плод не может возникнуть независимо от цветка, а всегда образуется из него

Цветки возникают из апикальных и пазушных меристем побегов. Лист в пазухе которого формируется цветок называется прицветником. Он может быть видоизмененным или обычным.

Стеблевая часть цветка представлена цветоножкой и цветоложем. **Цветоножка** – часть побега между цветком и прицветником. Если цветоножка укороченная или отсутствует – цветок называют сидячим. **Цветоложе** представляет собой верхнюю расширенную часть цветоножки, несущую на себе части цветка (листочки околоцветника, тычинки и пестики), и является осью цветка. Цветоложе может иметь разнообразную форму от конической до плоской и даже вогнутой в виде бокала.

Расположение частей цветка. Части цветка могут образовывать хорошо заметные мутовки или круги, по 2, 3, 4 или 5 частей в круге. Такие цветки называют **циклическими**. Количество частей цветка в каждом круге может быть одинаковым или различным. В зависимости от этого различают трехчленные, четырехчленные, пятичленные цветки. Части цветка могут также располагаться по спирали, такие цветки называют **ациклическими**. Кроме этого встречаются цветки, у которых наружные части цветка (листочки околоцветника) располагаются в кругах, а внутренние (тычинки и пестики) по спирали, такие цветки называют **гемициклическими**.

Цветки имеющие тычинки и пестики называются **обоеполыми**. Цветки имеющие либо тычинки, либо пестики – раздельнополыми (тычиночными или пестичными). Растения у которых тычиночные и пестичные цветки располагаются на одном растении называются однодомными, на разных – двудомными.

Части цветка.

Околоцветник. – стерильная часть цветка, выполняющая функции защиты и привлечения насекомых опылителей. Околоцветник может быть дифференцирован на чашечку и венчик, в этом случае он называется двойным, или состоять только из чашечки или только из венчика и называется простым. В первом случае – чашечковидный околоцветник, во втором – венчиковидный.

Чашечка. Обычно состоит из небольших зеленых листочков – чашелистиков. Чашелистики иногда ярко окрашены. Чаще всего чашелистики образуют только один круг. Иногда под чашечкой формируется еще один или несколько кругов чашелистиков, такие чашелистики называют подчашием. Чашелистики бывают свободными или сросшимися основаниями.

Венчик. Состоит из более крупных и, как правило, ярко окрашенных листочков – лепестков. Лепестки могут срастаться собой хотя бы частично или быть свободными.

Андроцей – совокупность тычинок одного цветка. Число тычинок колеблется в больших пределах от одной до нескольких сотен. Тычинки могут быть свободными или сросшимися в различной степени.

Тычинка состоит из тычиночной нити и пыльника. Тычиночные нити у большинства растений простые и неветвящиеся, но иногда они имеют боковые выросты разнообразной формы. Если тычиночная нить отсутствует – тычинку называют сидячей.

Пыльник состоит из двух половинок, называемых теками, соединенных между собой связником. Пыльник – это видоизмененный микроспорофилл (спороносный лист). Внутри него формируется микроспорангий, содержащий пыльцевые гнезда. Внутри каждого гнезда имеется спорогенная ткань, из клеток которой образуются микроспоры, а затем пыльца.

У некоторых видов растений часть тычинок не имеет пыльников и представлена лишь тычиночными нитями. Такие бесплодные тычинки называют стаминодиями.

Гинецей – это совокупность плодолистиков (мегаспорофиллов) одного цветка, образующих один или много пестиков. Если плодолистик один – то такой гинецей называется монокарпным, если плодолистиков много и они свободные – апокарпным, если плодолистиков много и они сросшиеся – ценокарпным. Ценокарпный гинецей состоит из стольких плодолистиков, сколько отдельных столбиков несет завязь или лопастей – рыльце.

Пестик. Это закрытоеместилище семязачатков, образовавшееся в результате срастания краев одного или нескольких плодолистиков. Пестик состоит из завязи, столбика и рыльца, воспринимающего пыльцу. Иногда столбик отсутствует, и тогда рыльце будет сидячим.

Завязь – вздутая часть пестика в которой находятся семязачатки. В зависимости от расположения завязи относительно других частей цветка различают верхнюю и нижнюю. Верхняя завязь располагается свободно на цветоложе и образуется только из плодолистиков. В образовании нижней завязи, кроме плодолистиков принимают участие и другие части цветка, чаще – основания чашелистиков и лепестков и тычинок, реже цветоложе, с которыми она срастается. В зависимости от числа несообщающихся гнезд завязи бывают одногнездными, двугнездными и многогнездными.

Формула и диаграмма цветка.

Строение цветка можно выразить в виде формулы. При ее составлении пользуются следующими обозначениями: чашечка (calix) – Ca, венчик (corolla) – Co, андроцей (androecium) – A, гинецей (gyneseum) – G, простой околоцветник (perigonium) – P.

Типы цветков имеют также условные обозначения: обоеполый - ; женские цветки - ♀; мужские цветки - ♂, актиноморфные цветки - *, ассиметричные цветки - ↗ ; зигоморфные цветки - ↑.

Число членов каждой части цветка обозначают цифрами в нижнем индексе (например 5-членный венчик Co₅). Если число частей в цветках одного и того же вида непостоянно (и, обычно, больше 12) их число обозначают значком ∞. Если члены цветка располагаются в несколько кругов части каждого круга записывают отдельно через + (андроцей из 6 тычинок, по 3 в каждом круге - A₃₊₃)

В случае срастания частей цветка, сросшиеся части берут в круглые скобки (чашечка спайнолистная - Ca₍₅₎)

При описании гинецея формула должна отражать количество плодолистиков, его образовавших, а также положение завязи. Положение завязи обозначается чертой над числовым индексом гинецея если она нижняя, под числовым индексом – если она верхняя.

Еще более полное представление дает диаграмма цветка, которая служит проекцией цветка на плоскость перпендикулярную оси. Диаграммы демонстрируют не только наличие и число частей цветка, но и расположения их по отношению друг к другу. Для удобства принят единый способ ориентации диаграммы: ось соцветия вверху, а кроющий лист внизу. Члены цветка обозначают всегда строго определенными фигурами, а в случае срастания их соединяют прямыми линиями или дугами.

Соцветие.

Соцветие – это побег или система побегов, несущих цветки. На узлах осей соцветия располагаются листья, которые называются **прицветники**, а в узлах цветоножки – **прицветнички**.

Биологическое преимущество соцветий перед одиночными цветками заключается в повышении гарантии опыления, в уменьшении вероятности повреждения цветков неблагоприятными факторами среды, обусловленное их постепенным распусканием. Соцветия имеют большинство растений.

Классификация соцветий.

Различают два типа соцветий сложные и простые.

Сложные соцветия – когда цветки располагаются на разветвлениях главной оси. **Простые соцветия** – непосредственно на главной оси.

Если соцветие заканчивается цветком – его называют **закрытым**, если почкой – **открытым**. Рост главной оси открытого соцветия – неограничен, закрытого – конечен.

По характеру ветвления различают цимоидные соцветия и ботриоидные соцветия. **Цимоидные** – с симподиальным ветвлением, **ботриоидные** – с моноподиальным ветвлением.

Простые ботриоидные соцветия.

Кисть – соцветие с удлиненными междуузлиями и цветоножками.

Щиток – когда все цветки кисти располагаются в одной плоскости. А цветоножки имеют различную длину.

Колос – соцветие с удлиненными междуузлиями и сидячими цветками. Разновидностью колоса – сережка, с поникающей осью соцветия.

Початок – характеризуется разросшейся осью.

Зонтик – соцветие с укороченной главной осью и нормально развитыми цветоножками.

Головка – видоизмененный зонтик с сидячими цветками.

Корзинка – головка с разросшейся главной осью, окруженная оберткой из видоизмененных прицветников.

Сложные ботриоидные соцветия - являются производными простых и состоят как бы из нескольких простых соцветий, когда на главной оси соцветия располагаются не цветки а простые соцветия сложный колос, сложный щиток, метелка, антела, сложный зонтик.

Цимойдные соцветия. Отличаются симподиальным ветвлением. К ним относятся:

Монохазий – под цветком завершающем главную ось располагается еще одна ось заканчивающаяся цветком.

Завиток – подцветочные оси отходят только в одну сторону.

Извилина – подцветочные оси отходят попеременно то в одну – то в другую сторону.

Дихазий - под цветком образуются две подцветочные оси, каждая из которых также заканчивается цветком.

Тирс - сложное соцветие из цимойдных соцветий.

Биология размножения Покрытосеменных. Двойное оплодотворение.

МИКРОСПОРОГЕНЕЗ И МУЖСКОЙ ГАМЕТОФИТ

Пыльник и микроспорангий. Пыльник это верхушка микроспорофилла, у которого листовая часть редуцировалась и несет сросшиеся микроспорангии.

На ранних этапах онтогенеза пыльник состоит из однородных клеток, окруженных эпидермой. В дальнейшем под эпидермой дифференцируются тяжи так называемой археспориальной ткани. В результате деления археспориальных клеток возникают наружный слой клеток и внутренний слой спорогенных клеток микроспорангия. Клетки постенного слоя делятся, в результате чего образуются 3—4 концентрически расположенных слоя, входящих в состав стенки микроспорангиев. Спорогенные клетки превращаются либо непосредственно в материнские клетки спор, либо предварительно претерпевают ряд делений.

Слой клеток, лежащий непосредственно под эпидермой, т. е. самый наружный из слоев, возникающих в результате деления, образует **эндотеций**, достигающий наибольшего развития, когда пыльца готова к высеванию. Именно эндотеций — самый наружный слой стенки микроспорангия, а эпидерма относится к микроспорофиллу; таким образом, микроспорангий цветковых погружен под эпидерму микроспорофилла. Клетки эндотеция рано теряют живое содержимое и содействуют вскрыванию пыльника, так как при подсыхании интенсивно сокращаются; при этом возникает трещина, вскрывающая сразу оба гнезда. Известны и иные способы вскрывания пыльника.

Самый внутренний слой стенки пыльника — **тапетум**, или выстилающий слой,— играет важную физиологическую роль, так как все питательные вещества, снабжающие спорогенную ткань, должны проникать через него. Клетки тапетума заполнены густой цитоплазмой и очень деятельны: ко времени начала мейоза в материнских клетках микроспор они могут даже проделать несколько делений.

К тому времени, когда микроспоры начинают отделяться друг от друга, клетки тапетума обычно разрушаются.

Спорогенные клетки образуют материнские клетки микроспор, чаще всего после нескольких делений. Как отмечалось выше, в пыльнике, как правило, формируются 4

гнезда сплошной спорогенной ткани.

Микроспоры. Микроспоры возникают из материнских клеток микроспор в результате редукционного деления — мейоза. Деление материнских клеток микроспор проходит в два этапа и образуются тетрады микроспор. В большинстве случаев стадия тетрады кратковременна и микроспоры очень скоро обособляются друг от друга.

Мужской гаметофит. Развитие мужского гаметофита покрытосеменных сводится к одному делению. К моменту прорастания микроспора в микроспоре развивается крупная вакуоль и деление происходит в пристенном слое цитоплазмы. В результате возникают маленькая генеративная клетка и большая клетка — «клетка пыльцевой трубки». Эту клетку нередко называют вегетативной. Проталлиальные клетки у покрытосеменных полностью утрачены. Весь мужской гаметофит состоит, всего из 2 (!) клеток.

Генеративная клетка вначале прилегает к оболочке микроспоры, но потом все более и более вдаётся в клетку трубки, в дальнейшем генеративная клетка лежит свободно внутри цитоплазмы последней. Часто еще до начала высевания пыльнок генеративная клетка дает два спермия. **Клетка трубки**, в дальнейшем преобразуется в пыльцевую трубку.

В цветках имеется множество приспособлений, защищающих пыльцу от дождя. У многих растений поникают цветки (ландыш, брусника) или соцветия; у других во время дождя цветки или соцветия-корзинки закрываются; у третьих цветки расположены под защитой листьев (липа, недотрога). У ирисов тычинки спрятаны под лепестковидными лопастями рылец и т. п.

Пылинка, по сути дела, представляет собой мужской гаметофит покрытосеменных. Оболочка микроспоры после описанных выше делений оказывается оболочкой пылинки. Однако только на стадии пылинки (иначе — пыльцевого зерна), а не микроспоры оболочка достигает полного развития. Форма, размеры пыльцевых зерен и строение их оболочек поражают разнообразием. Наблюдается некоторая зависимость размеров пылинки от размеров цветка. Однако наиболее важным фактором, связанным с размером пыльцы, оказывается, по-видимому, расстояние, которое должна пройти пыльцевая трубка, т. е. длина столбика. По форме пыльцевые зерна могут быть шаровидными, эллипсоидальными, нитевидными и т. д.

Оболочка пылинки (**спородерма**) состоит из двух главных слоев: внутреннего — интины и наружного — экзины. Интина представляет собой тонкую и нежную пленку, состоящую в основном из пектиновых веществ; экзина по сравнению с интиной относительно толстая и слоистая, кутинизированная.

Удивительное разнообразие строения спородермы и вместе с тем ее константность и устойчивость привели к возникновению особой отрасли ботаники — палинологии, которая позволяет установить систематический состав флоры предыдущих периодов, уловить изменения климата в тех случаях, когда иные данные оказываются совершенно недостаточны. Наши сведения о климате и растительности четвертичного периода основаны в первую очередь на спорово-пыльцевом анализе.

МЕГАСПОРОГЕНЕЗ И ЖЕНСКИЙ ГАМЕТОФИТ

Строение и типы семязачатков. Семязачаток состоит из нуцеллуса (ядра), интегументов (покровов), края которых образуют узкий канал (микропиле), через который пыльцевая трубка проникает к зародышевому мешку, а также фуникулюса (семяножки), посредством которого семязачаток прикрепляется к плаценте. Место прикрепления семязачатка к семяножке называют рубчиком. Противоположную микропиле часть семязачатка, где нуцеллус и интегументы сливаются, называют халазой. Количество семязачатков в

завязи варьирует от **одного до поистине огромного числа.**

Интегументы. В состав семязачатка покрытосеменных входит один или два интегумента. Морфологическая природа интегументов до сих пор остается неясной. Редукцию или отсутствие интегументов можно рассматривать как вторичный признак. В подобных случаях семязачатки называют голыми.

Нуцеллус. Нуцеллус, или ядро, семязачатка представляет образование, которое первым возникает в онтогенезе и внутри которого совершаются в дальнейшем процессы, ведущие к образованию семени. По морфологической природе нуцеллус является мегаспорангием, преобразованным в процессе эволюции из мегаспорангия далеких предков покрытосеменных.

Развитие семязачатка и мегаспорогенез. Семязачаток возникает на плаценте в виде полушаровидного бугорка, состоящего из однородных меристематических клеток. Спустя некоторое время вблизи вершины семязачатка появляется одна или несколько археспориальных клеток, развивающихся из субэпидермального слоя. Приблизительно в это время у основания семязачатка возникают интегументы в виде одного-двух кольцевых валиков.

Археспориальные клетки отличаются энергичным ростом, более крупными размерами, густой цитоплазмой. Одна из археспориальных клеток (или единственная, если археспорий одноклеточный) становится непосредственно материнской клеткой мегаспор.

У большинства покрытосеменных путем мейоза формируются 4 гаплоидных мегаспоры из которых чаще нижняя (халазальная) и реже верхняя (микропилярная) дают начало женскому гаметофиту. Параллельно с образованием тетрады мегаспор формируется проводящий пучок, снабжающий семязачаток. Развитие семязачатков часто не совпадает с развитием других органов цветка, в том числе и частей гинецея.

Зародышевый мешок и его развитие (мегагаметогенез). Как было сказано выше, чаще всего начало зародышевому мешку (женскому гаметофиту) дает халазальная мегаспора. В результате первого деления ее ядра образуются два ядра, которые расходятся к полюсам сильно удлинняющейся клетки, а между ними образуется крупная вакуоль. Затем каждое из этих ядер делится дважды, в результате чего возникают по 4 ядра у каждого полюса, т. е. 8-ядерная стадия развития зародышевого мешка. Затем от каждого полюса отходит по одному ядру в центр зародышевого мешка. Это так называемые полярные ядра. В дальнейшем они могут сливаться еще до оплодотворения, иногда после. В результате слияния образуется так называемое центральное или вторичное ядро зародышевого мешка с диплоидным набором хромосом. Остающиеся у полюсов ядра вместе с облегавшей их цитоплазмой превращаются в клетки, плотно прилегающие друг к другу. Из халазальных клеток формируются антиподы; из микропилярных — одна яйцеклетка и две синергиды. Таково строение нормального зародышевого мешка. Архегонии не развиваются.

По сравнению со всеми голосеменными женский гаметофит покрытосеменных сформирован очень небольшим количеством клеток и отличается крайне ускоренным развитием. Вместо 10 или 11 делений все развитие зародышевого мешка покрытосеменных происходит в результате 3—5 делений; время, необходимое для развития зародышевого мешка, чрезвычайно сокращается.

ЦВЕТЕНИЕ И ОПЫЛЕНИЕ РАСТЕНИЙ

Представление о цветении. Сущность цветения состоит во вскрывании пыльников и в функционировании рылец пестиков, как органов воспринимающих пыльцу. У большинства растений предварительно происходит распускание цветков, т.е., собственно, переход от бутонизации к цветению, особенно заметному у цветков с ярким венчиком. Конец цветения сопровождается увяданием венчика (или всего околоцветника).

Период цветения отдельных цветков очень различен — от нескольких часов и менее до нескольких недель (у некоторых тропических орхидей).

Общая характеристика опыления. Опылением называется, собственно, перенос пыльцы с тычинок на рыльца пестиков. Различают самоопыление (автогамию: греч. авто — сам) и перекрестное опыление (аллогамию: греч. аллос — другой). В первом случае пыльца опыляет рыльце того же цветка, во втором — других цветков того же самого или иных экземпляров. Перекрестное опыление биологически выгоднее прежде всего потому, что при этом возрастают возможности рекомбинаций генетического материала и это способствует увеличению внутривидового разнообразия и дальнейшей приспособительной эволюции. Однако и самоопыление имеет важное значение — для стабилизации признаков вида, в селекции — при выведении чистых линий и т. п.

Дихогамия. Цветки нередко имеют те или иные приспособления, препятствующие самоопылению. Очень распространена дихогамия. Этим термином обозначают неодновременное созревание пыльников и рыльца. Более раннее вскрывание пыльников, когда рыльце еще не созрело, называют протерандрией, более раннее созревание рыльца — протерогинией.

Протерандрия наблюдается у гвоздичных, гераниевых, мальвовых, сложноцветных, многих лилейных и др.; **протерогиния** — у многих крестоцветных, розовых, осоковых и др.

Гетеростилия. У некоторых растений одни экземпляры имеют цветки с длинными столбиками, другие — с короткими, а иногда имеются еще и третьи — со столбиками промежуточной длины. Соответственно, и пыльники расположены у одних ниже, у других — выше, а у третьих — на уровне рыльца. Это явление называется гетеростилией или разностолбчатостью.

Энтомофилия. Агентами перекрестного опыления (переносчиками пыльцы) чаще всего являются насекомые. Этот способ опыления называется энтомофилией (греч. энтомос — насекомое). Огромное количество видов цветковых посещают и опыляют насекомые. Эволюция многих семейств цветковых и определенных групп насекомых шла совместно и очень часто по пути узкой специализации, тесных приспособлений цветка и насекомого друг к другу.

Энтомофильные растения обладают ярко окрашенным венчиком или венчикообразным околоцветником и, часто, крупными цветками. Многие энтомофильные растения обладают мелкими цветками. Однако они собраны в крупные, хорошо заметные соцветия. Краевые цветки у зонтичных, сложноцветных и некоторых других семейств нередко бывают увеличены, в особенности обращенные к периферии части их венчика. Еще большее значение имеют запахи цветков, чрезвычайно разнообразные и привлекающие самых различных насекомых. Кроме таких приятных для нас запахов, как аромат сирени, табака, розы (или шиповника), гвоздики, ночной фиалки (*Platanthera*, из орхидных) и др., существуют цветки с запахом ванили, имбиря, тухлой рыбы, навоза и пр. Это связано, конечно, с тем, что эти часто неприятные запахи привлекают соответствующих насекомых, и не только мух и жуков, но и определенных бабочек. Для многих насекомых установлено, что путь к цветкам они находят главным образом по запаху; оптические средства привлечения играют для них второстепенную роль.

Некоторые энтомофильные растения насекомые посещают ради пыльцы. В нашей флоре к ним относятся ветреницы, шиповники, а в более южных районах — маки; цветки их крупные, открытые, не поникающие, с большим (до 100 и более) количеством тычинок, часто (но не всегда) лишенные запаха.

Другие виды зоофилии. В тропиках распространено опыление цветков различными позвоночными животными, особенно птицами и летучими мышами, посещающими цветки главным образом из-за нектара.

Гидрофилия. Вода играет роль опыляющего агента не только для растений, цветки которых целиком погружены в воду, но и для таких, чьи цветки расположены выше поверхности воды.

Анемофилия. В полосе лесов умеренного климата приблизительно 20% всех видов анемофильны (греч. анемос — ветер). Цветки их обычно мелкие, невзрачные, голые или с чашечковидным околоцветником, лишенные запаха. Пыльца очень мелкая, развивающаяся в огромных количествах. Все эти особенности являются определенными приспособлениями к ветроопылению. Анемофильные растения обладают часто раздельнополыми цветками. Пыльники сидят на длинных легко раскачивающихся тычиночных нитях (однако длинные нити характерны и для некоторых энто-мофильных видов). Очень характерны длинные волосистые перистые рыльца, особой сложности и разнообразия достигающие в семействе крапивных. Легкая пыльца анемофильных растений может переноситься ветром на расстояние до нескольких сотен километров.

Особенности и значение **автогамии (самоопыления)**. Несмотря на то, что при автогамии отсутствует возможность новых генных рекомбинаций, значение ее в природе достаточно велико. При этом осуществляется принцип «лучше самоопыление, чем никакого опыления». У многих растений вырабатываются специальные приспособления, резервирующие возможность автогамии. Следует подчеркнуть, что у громадного большинства дикорастущих видов автогамия не присутствует исключительно, а сочетается с перекрестным опылением, причем относительная роль каждой у разных видов или в разных условиях весьма различна.

Дождливая погода, при которой в средней полосе цветки некоторых видов вообще не раскрываются, весьма способствует автогамии. Но и в открытых цветках многих лютиков дождевая вода способствует самоопылению, так как плавающая в цветке пыльца легко достигает рылец. Более или менее случайное самоопыление производится иногда и мелкими мало летающими насекомыми. Иногда самоопыление происходит случайно. В других случаях имеются специальные резервные приспособления, связанные с ростом тычиночных нитей или столбиков в период цветения. Так, у некоторых крестоцветных и гвоздичных пыльники сначала расположены под рыльцами, что способствует аллогамии, но затем благодаря росту тычиночных нитей приходят в соприкосновение с последними.

Наконец, у некоторых растений наряду с нормальными цветками образуются закрытые, **клеистогамные** (греч. клейстос — закрытый) цветки, расположенные в основном около поверхности почвы и приносящие семена, конечно, только благодаря самоопылению. Клейстогамия встречается в самых различных систематических группах.

ОПЛОДОТВОРЕНИЕ И РАЗВИТИЕ СЕМЕНИ

Развитие пыльцевой трубки. Пылинка, попав на рыльце пестика, при отсутствии тормозящих факторов (см. выше) прорастает; при этом ее содержимое, одетое интиной, выпячивается через поры в экзине и образует пыльцевую трубку.

Между опылением и оплодотворением у разных растений проходит весьма различное время. Так, у некоторых дубов этот период достигает 12—14 месяцев, у ольхи и орешника—3—4 месяцев, а у кок-сагыза — 15—45 мин. Скорость роста пыльцевой трубки составляет 35 мм/ч. Повышение температуры, как правило, ускоряет рост.

Ядро клетки пыльцевой трубки и генеративное ядро (или образовавшиеся из него 2 спермия) находятся на растущем конце пыльцевой трубки. Достигнув завязи, пыльцевая трубка направляется к семязачатку и проникает в него чаще всего через микропиле. Оболочка зародышевого мешка растворяется, соприкасаясь с кончиком пыльцевой трубки. В зародышевом мешке пыльцевая трубка растет по направлению к яйцеклетке. Оболочка на

кончике пыльцевой трубки разрывается, и оттуда выходят 2 спермия, из которых один сливается с яйцеклеткой, а другой — с вторичным ядром зародышевого мешка или с одним из центральных ядер. Происходит так называемое **двойное оплодотворение** — характерная особенность покрытосеменных, не встречающаяся у голосеменных.

Двойное оплодотворение открыл в 1898 г. русский ботаник С. Г. Навашин на двух растениях семейства лилейных — *Lilium martagon* и *Fritillaria tenella*. Впоследствии из оплодотворенной яйцеклетки развивается зародыш, а из клетки с оплодотворенным вторичным ядром эндосперм. Эндосперм покрытосеменных оказывается триплоидным и в противоположность голосеменным возникает лишь после оплодотворения. В этом состоит одно из принципиальных различий между голосеменными и покрытосеменными.

Формирование зародыша. Оплодотворенная яйцеклетка переходит в состояние покоя, весьма различное по времени и зависящее отчасти от внешних условий. У сложноцветных и злаков этот период наиболее короткий (несколько часов). Первое деление сопровождается заложением поперечной перегородки. Клетку, отделяющуюся в направлении середины зародышевого мешка, называют терминальной, другую — базальной. Дальнейшие деления у различных растений происходят по-разному.

У двудольных сформировавшийся зародыш обладает двумя семядолями подсемядольным коленом, первичным корнем и конусом нарастания первичного побега; последний иногда вместе с несколькими зачаточными листьями формирует почечку.

У однодольных образуется лишь одна семядоля на вершине зародыша а точка роста стебля занимает боковое положение.

У многих орхидей, а также у паразитических и сапрофитных растений зародыш очень мал и состоит из группы одинаковых клеток.

Эндосперм имеет большое значение для развития зародыша, так как служит для него часто основным источником питательных веществ.

Семязачаток постепенно превращается в семя. Кожура образуется из интегументов, отчасти из нуцеллюса. Из нуцеллюса же в некоторых случаях формируется так называемый внешний белок — перисперм.

Стенка завязи после оплодотворения образует околоплодник, окружающий семена, развивающиеся в завязи. Вся завязь превращается в плод. У очень многих растений в образовании плода принимают участие и другие части цветка.

Апомиксис. Апомиксис (греч. апо — без (чего-нибудь); миксо — смешение) — замена полового процесса процессом, при котором не происходит слияния ядер. Посредством апомиксиса растения освобождаются от зависимости по отношению к опыляющим агентам.

Существует довольно много различных вариантов апомиксиса.

При так называемом регулярном апомиксисе зародышевый мешок диплоиден и может возникнуть из нуцеллюса или клетки археспория. При этом не происходит редукционного деления и минует стадия мегаспоры, так называемая апоспория. Аспоспорические зародышевые мешки, как и нормальные, обычно 8-ядерные, но часто с нарушенной полярностью и различными отклонениями.

Иногда к апомиксису относят и замену цветков луковичками или другими образованиями, предназначенными для вегетативного размножения.

Апомиктические растения часто обладают и морфологическими отклонениями. У них дегенерирует пыльца, редуцируются пыльники.

ПЛОДЫ.

Плод – это орган покрытосеменных растений, заключающий семена и развивающийся из одного цветка. Функцией плода является форми-

рование, защита и распространение семян. Плоды имеются только у цветковых растений. Они развиваются после опыления и оплодотворения из завязей пестиков. Из стенок завязи развивается околоплодник, из семязачек – семена. У покрытосеменных (цветковых) растений семена покрыты околоплодником. Кроме того в образовании плодов могут принимать участие и другие части цветка: гипантий, цветоложе, цветоножки. Такие плоды называют ложными.

В околоплоднике или перикарпии обычно различают три слоя: экзокарпий (наружный слой), мезокарпий (средний слой) и эндокарпий (внутренний слой). Околоплодник обычно составляет основную массу плода. На поверхности околоплодника часто образуются разного рода выросты: щетинки, паппусы, крючочки, крылья. Эти выросты способствуют распространению семян. Очень часто плоды с щетинками и паппусами называют летучками. А плоды с крыловидными выростами – крылатками.

В соответствии с функциями плоды чрезвычайно разнообразны по размерам, форме, строению перикарпия, его окраске, способам вскрывания, наличию выростов, придатков.

Принципы классификации плодов разные: по количеству семян в плоде (односемянные и многосемянные), по консистенции околоплодника (сухие и сочные), вскрывающиеся и невскрывающиеся и др.

Современная классификация плодов основана на строении гинецея цветка, поэтому выделяют четыре типа плодов:

1. Монокарпные или монокарпии.
2. Апокарпные или апокарпии.
3. Ценокарпные или ценокарпии.
4. Псевдомонокарпные или псевдомонокарпии.

Монокарпные плоды образованы одним плодолистиком (рис. 39).

Листовка – многосемянной плод, вскрывается по брюшному шву. Листовки бывают сухие (живокость полевая) и сочные (воронец).

Боб – многосемянной плод, вскрывается двумя швами (характерен для представителей семейства бобовые). Бобы бывают сухими (фасоль) и сочными (софора), вскрывающимися (горох) и дробными (арахис).

Костянка – сочный или сухой односемянной невскрывающийся плод с одревесневшим эндокарпием (сочная костянка у абрикоса, вишни, сливы, персика, сухая – у миндаля).

Одноорешек – односемянной невскрывающийся плод (до 5 мм в диаметре) с одревесневшим околоплодником (репешок, кровохлебка, манжетка).

Апокарпные плоды образованы двумя – многими несросшимися пестиками (рис. 40).

Многоорешек – на цветоложе одного цветка образуется 2 – много орешков из двух – многих пестиков (лютик, прострел, гравилат, лапчатка).

Земляничина – многоорешковый плод на сочном разросшемся цветоложе (земляника).

Цинародий – многоорешковый плод внутри кувшиновидного разросшегося сочного цветоложа (шиповник).

Дву-, многолистовка – на цветоложе одного цветка образуется две – много листовок. Многолистовки могут быть сухие (пион, купальница, магнолия) и сочные (лимонник китайский).

Многокостянка – на выпуклом цветоложе образуется много костянок (малина, ежевика, костяника).

Доцент

Землянская И.В.

Ценокарпные плоды образованы двумя – многими сросшимися плодолистиками (рис. 41).

Ягода – сочный многосемянной плод, не вскрывающийся, не имеющий полости внутри (смородина, крыжовник, картофель, паслен).

Тыквина – крупный многосемянной плод с опробковевшим экзокарпием, образуется из нижней завязи, состоящей из трех плодолистиков (арбуз, дыня, тыква, огурец).

Яблоко – ложный многосемянной плод, в его формировании, кроме завязи принимают участие нижние части тычинок, лепестков, чашелистиков, а также цветоложе. Семена окружены хрящеватой тканью эндокарпия (яблоко, груша, айва).

Яблочко – тоже что и яблоко, но эндокарпий не образует хрящеватой ткани (боярышник, ирга).

Стручок – многосемянной плод, образован двумя плодолистиками, вскрывается двумя швами, семена на ложной перегородке. Длина плода больше ширины (этот плод характерен для представителей семейства Крестоцветные).

Стручочек – то же, что и стручок, но длина плода равна ширине (так же как и стручок, характерен для Крестоцветных).

Коробочка – сухой многосемянной плод, образован двумя или несколькими сросшимися плодолистиками, вскрывается: а) по швам (тюльпан), б) крышечкой (белена), в) отверстиями (мак).

Вислоплодник – распадается на два мерикарпия (подвешенных на вильчатом карпофоре (плод Сельдерейных)).

Схизокарпий – распадается на несколько мерикарпиев (плод Мальвовых).

Ценобий – распадается на четыре орешка – эремы, чашечка сохраняется при плоде (плод Яснотковых).

Гесперидий – плод цитрусовых (апельсин, лимон), экзокарпий окрашенный, с вместилищами эфирного масла, мезокарпий сухой, губчатый, белый, эндокарпий сочный мясистый.

Псевдомонокарпные плоды – невскрывающиеся односемянные ценокарпные плоды (рис. 42).

Орех – плод с одревесневшим околоплодником (лещина). Иногда на его перикарпии образуются крыловидные выросты, тогда говорят о крылатом орехе (береза).

Желудь – орех с чашевидной плоской (характерен для представителей семейства Буковых).

Семянка – полуодревесневшим или кожистым околоплодником (характерен для представителей семейства Крапивных и Астровых).

Зерновка – околоплодник кожистый, сростается с семенной кожурой (плод Злаков).

Таблица 5

Типы плодов					
Апокарпии					
Сухие			Сочные		
Вскрывающиеся		Невскрывающиеся			
<i>Многолистовка</i>		<i>Многоорешек</i>			
Монокарпии					
Сухие			Сочные		
Вскрывающиеся	Невскрывающиеся		Распадающиеся	Многосемянные	Односемянные
Одной створкой – <i>однолистовка</i> ; двумя створками – <i>боб</i>	Дву-, много- семянные – <i>боб</i>	односемянные – <i>одноорешек, сухая костянка</i>	Всегда только поперечно – <i>членистый боб</i>	<i>Сочный боб, сочная однолистовка</i>	<i>однокостянка</i>
Ценокарпии					
Сухие			Сочные		
Вскрывающиеся	Невскрывающиеся	Распадающиеся		<i>Ягода, тыква, гранатина, ценокарпная костянка, яблоко, гесперидий</i>	
<i>Коробочка, стручок, стручочек</i>	<i>невскрывающиеся коробочки – сухие ягоды (дерево какао) нескрывающиеся стручки и стручочки</i>	Поперечно – <i>членистый стручок</i>	Продольно – <i>ценобий, вислоплодник, схизокарпий (калачик)</i>		
Псевдомонокарпии					
Сухие			Сочные		
Перикарпий деревянистый или кожистый		Перикарпий пленчатый		<i>Псевдомонокарпная костянка</i>	
<i>Орех, желудь, семянка, крылатка</i>		<i>Зерновка</i>			

Семя это орган размножения и расселения растений, развивающийся из оплодотворенного семязачатка. Семя покрытосеменных всегда изначально заключено в околоплодник. Это многоклеточная структура объединяющая в себе запасную ткань, зачаточное дочернее растение (зародыш) и специальный защитный покров. Запасная ткань семени может быть сосредоточена в семядолях, эндосперме или перисперме. Эндосперм развивается из оплодотворенного вторичного ядра, перисперм – из нуцеллуса.

Зрелые семена различают по форме, величине, структуре поверхности, окраске, а также по внутреннему строению.