

Семенные растения

Отдел Голосеменные.

Семенные растения



Семенные растения

- Два крупнейших отдела
 - **Gymnospermae**
 - **Angiospermae**
- Важнейшие эволюционные преобразования
 - **Образование семени**
 - **Редукция поколения гаметофита**
 - Гаплоидный гаметофит находится на диплоидном спорофите и полностью зависит от него
 - **Оплодотворение без воды**

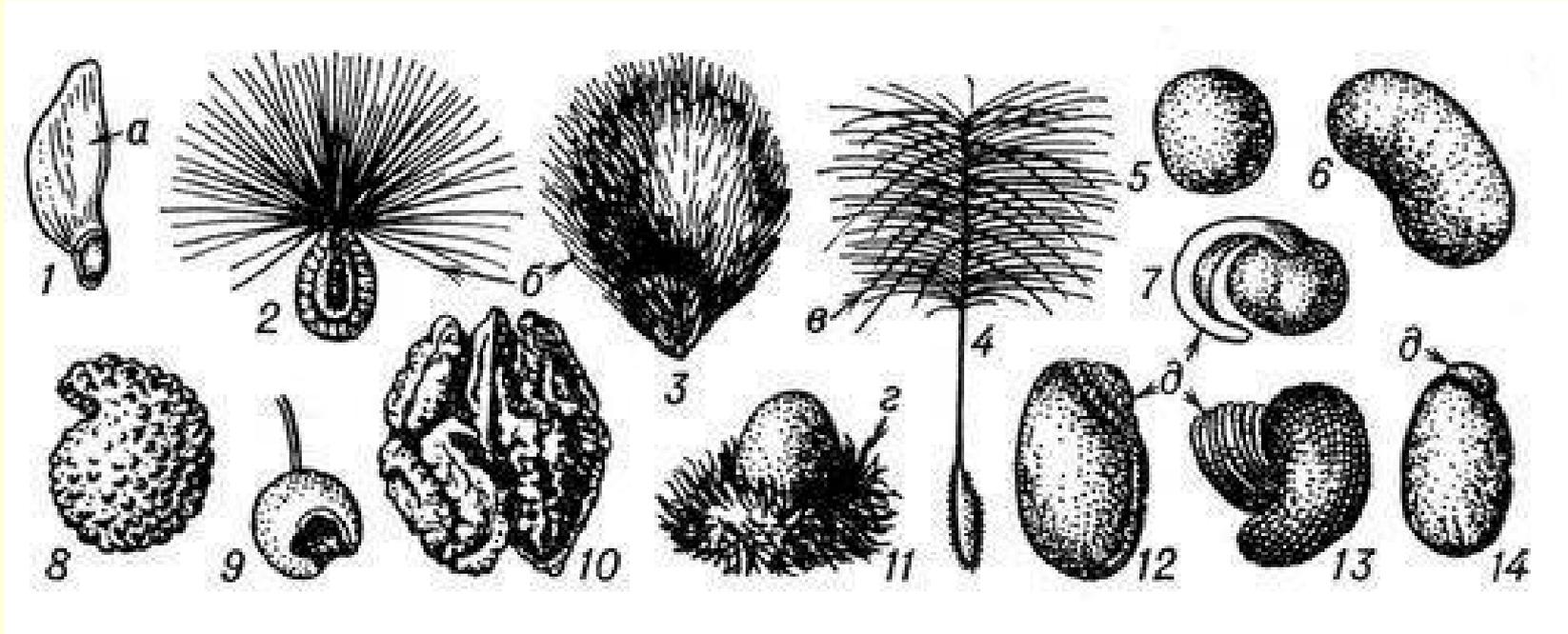
- Семя содержит структуры, представляющие сразу три поколения:
 - Семенная оболочка и мегаспорангий развиваются из тканей материнского спорофита.
 - В мегаспорангии находится гаплоидный женский гаметофит следующего поколения
 - В центре семени находится зародыш будущего спорофита третьего поколения, обеспеченный запасом питательных веществ (эндоспермом)

Появление семени – основная причина эволюционного успеха семенных растений

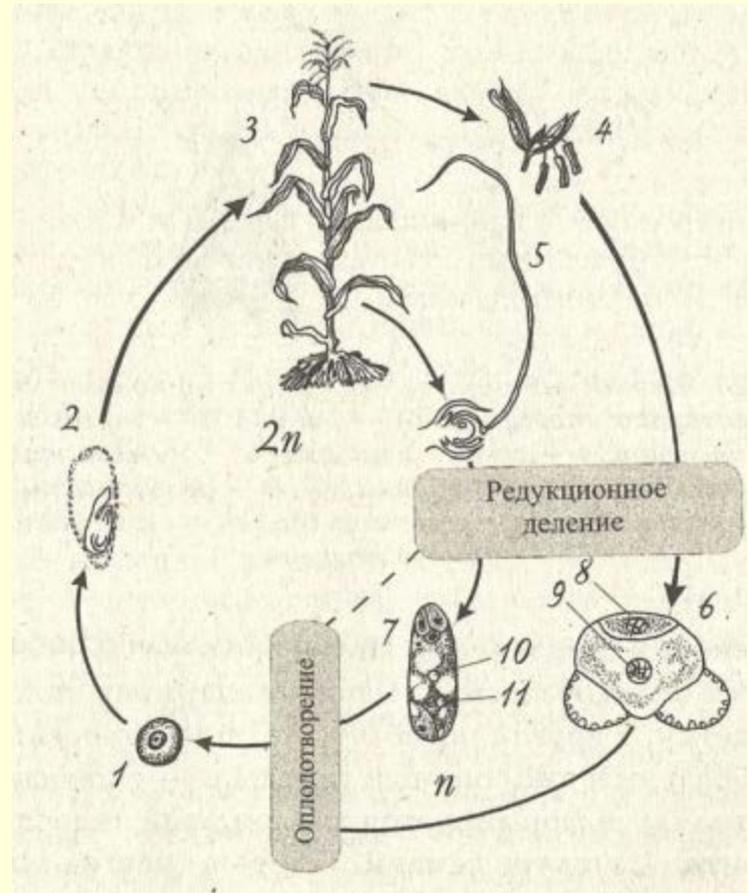
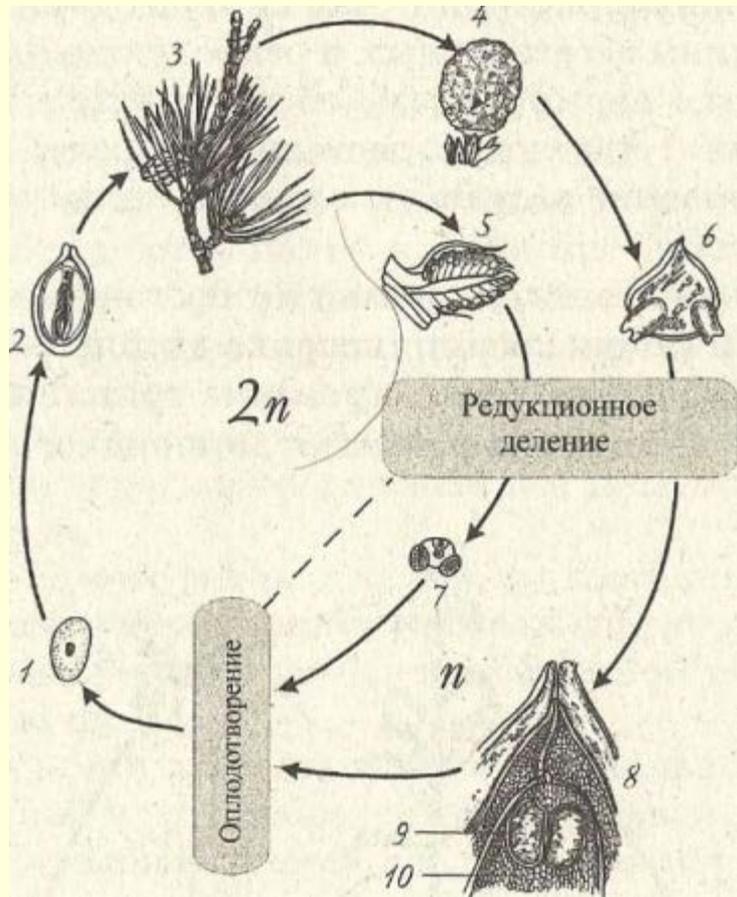
Развитие женского гаметофита, оплодотворение и начальные стадии развития спорофита (зародыша) происходят внутри семязачатка и семени.

В отличие от споровых растений *единицей размножения и распространения у семенных растений служат не споры, а **семена**.*

Семя растения (semen), орган семенных растений, выполняющий функции их воспроизведения, расселения и переживания неблагоприятных условий.



Появление семени явилось крупным ароморфозом и, вероятно, одним из факторов, определивших господство семенных растений в современной флоре Земли. Причина этого проста - семя способствует выживанию.

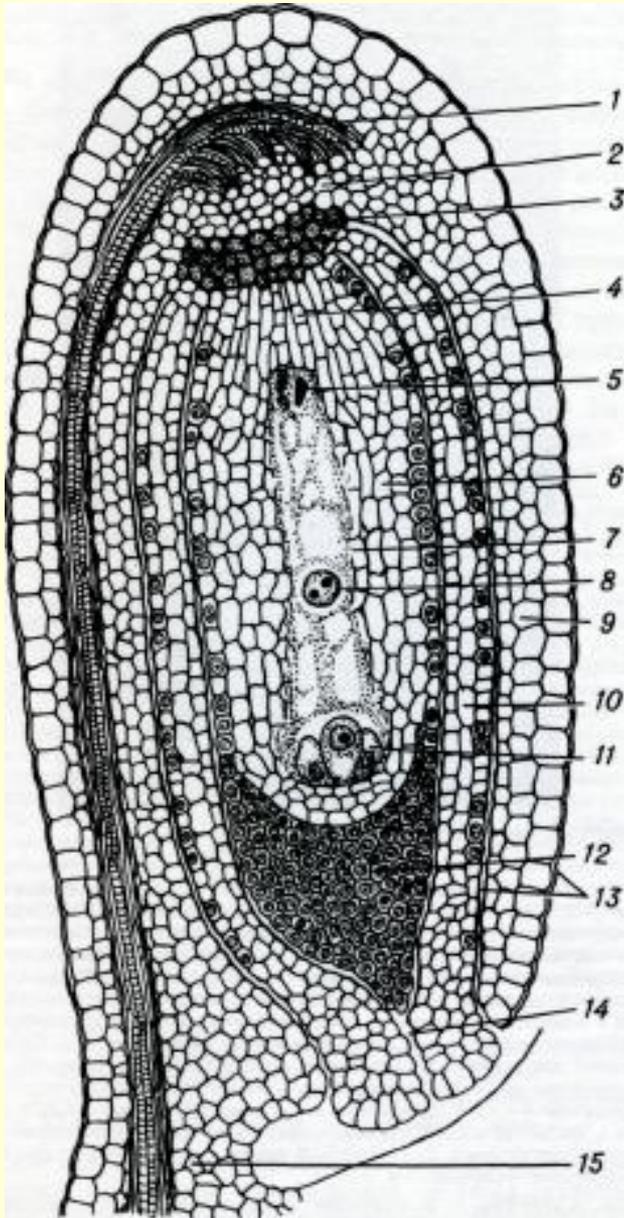


Семя. Образуется в результате развития семязачатка. Его центральная часть представляет собой видоизмененный мегаспорангий, называемый **нуцеллусом**. Он окружен особыми покровами (интегументами).

Внутри нуцеллуса развивается мегаспора, образующая женский гаметофит. На нем развивается женская гамета – **яйцеклетка**.

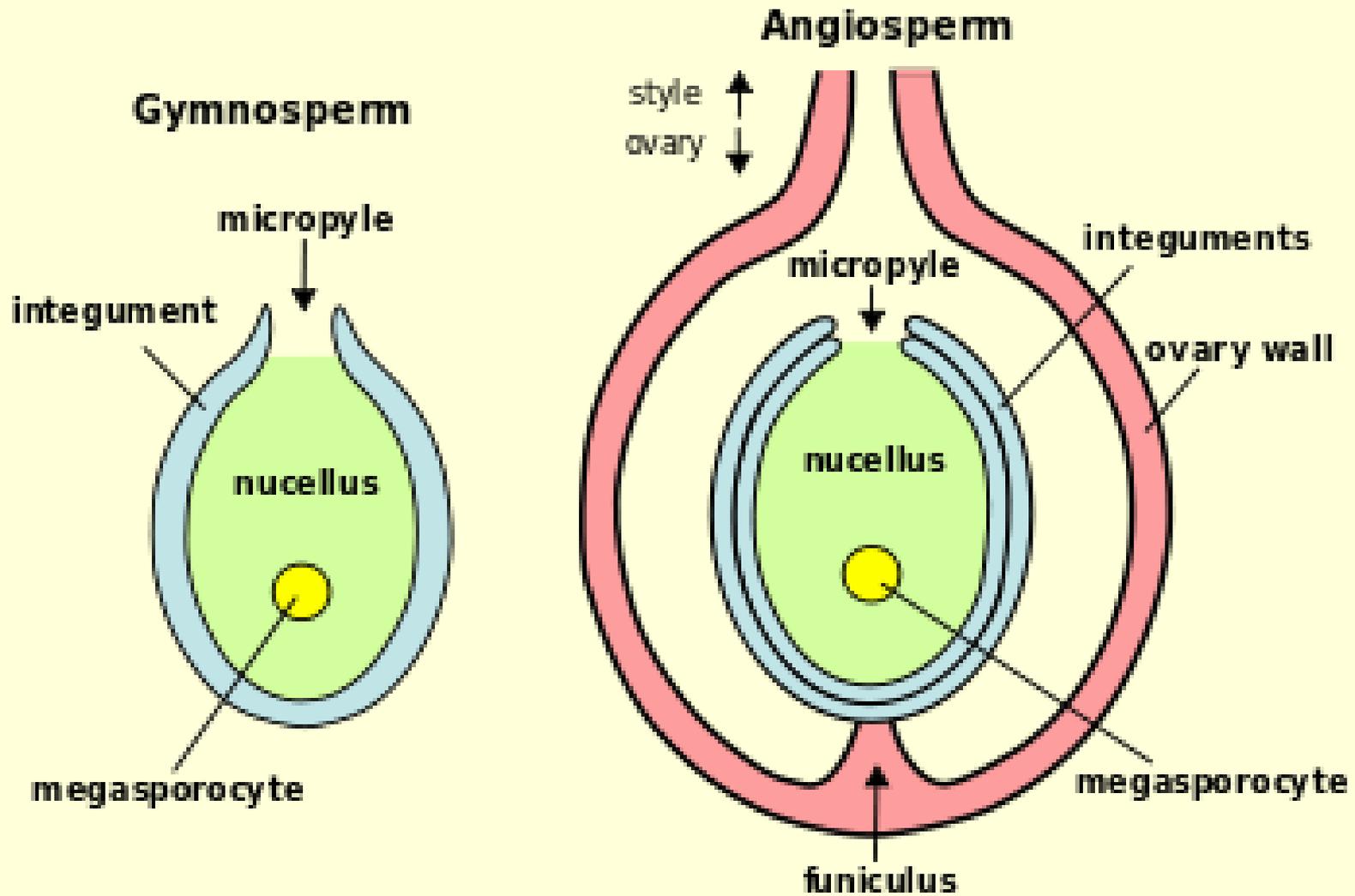
После оплодотворения яйцеклетки формируется миниатюрный спорофит – **зародыш** семени, а интегументы, разрастаясь и отвердевая, надежно защищают зародыш и питательные вещества семени.

Семена при созревании отделяются от материнского растения и обычно имеют разнообразные приспособления для распространения. Семена – более совершенные, чем споры, единицы размножения и расселения, поскольку в них есть не только сформированный зародыш, но и запас питательных веществ, необходимый на первых этапах его развития. Плотные оболочки эффективно защищают семя от неблагоприятных природных факторов, многие из которых губительны для большинства спор.



Продольный срез семяпочки
винограда :

- 1 — проводящий пучок;
- 2 — халаза;
- 3 — гипостаза;
- 4 — специализированная паренхима;
- 5 — дегенерировавшие антиподы;
- 6 — нуцеллус;
- 7 — зародышевый мешок;
- 8 — вторичное ядро зародышевого мешка;
- 9 — наружный интегумент;
- 10 — внутренний интегумент;
- 11 — яйцевой аппарат;
- 12 — нуцеллярный колпачок;
- 13 — кутикула;
- 14 — микропиле;
- 15 — семяножка

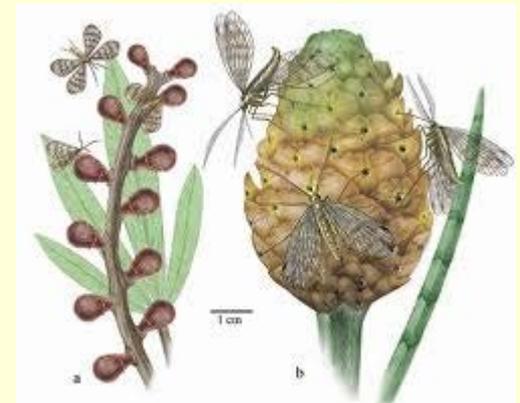
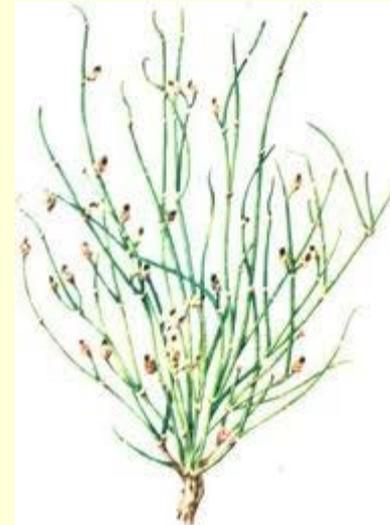


- Семязачатки семенных растений

Семя образуется из семязачатка и состоит из **зародыша** (молодого спорофита), **семенной кожуры** (оболочек мегаспорангия (нуцелуса) - интегументов) и **запаса питательных веществ**.

- Половой процесс у семенных растений не зависит от влажной среды и не требует капельно-жидкой воды.
- Мегаспорофиты не покидают оболочек мегаспор и мегаспорангиев и более надежно защищены от неблагоприятных воздействий окружающей среды, чем у споровых растений.
- Формирующийся зародыш также надежно защищен оболочками мегаспорангия и мегаспорофита и при этом может использовать питательные вещества не только гаметофита, но и взрослого спорофита.
- После формирования семени оно может долгое время находиться в стадии покоя, не теряя жизнеспособности
- При прорастании семени зародыш (молодой спорофит) какое-то время живет, используя запас питательных веществ, накопленный в семени, и это позволяет ему на первом этапе жизни меньше зависеть от питательных свойств субстрата.

Отдел Голосеменные – Pinophyta или Gymnospermae





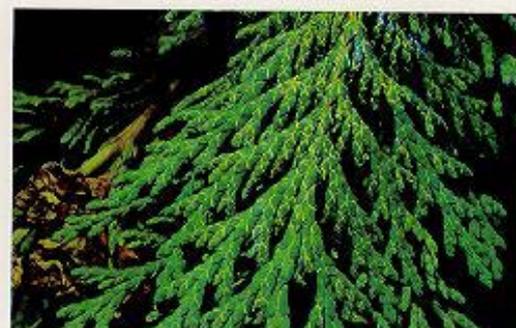
Отдел Gymnospermae

- Семязачатки и семена голосеменных не защищены структурами цветка и плода (лежат голо)
- Известны с верхнего девона. Самое древнее семя (Archaeosperma) – возраст 370 млн.лет, Северная Америка
- Расцвет в карбоне и мезозое, 300 -150 млн.лет назад
- Конец мезозоя – сокращение теплолюбивых форм

- ЖФ – деревья и кустарники
- все вегетативные органы: корень, стебель, лист
- корневая система – стержневая и преобразованная мочковатая
- Типична микориза
- Побеги удлиненные и укороченные
- Стебель: тонкая кора, развитая древесина, слабовыраженная сердцевина
- Развит камбий.
- Смоляные ходы

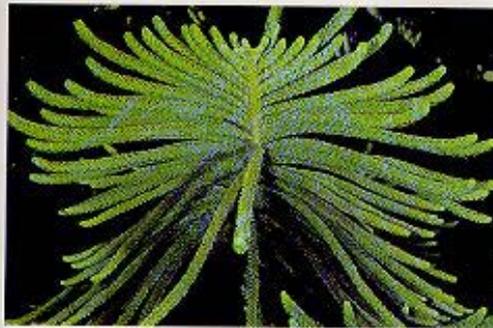
Разнообразиие листьев

ГОЛОСЕМЕННЫХ



(a)

(b)



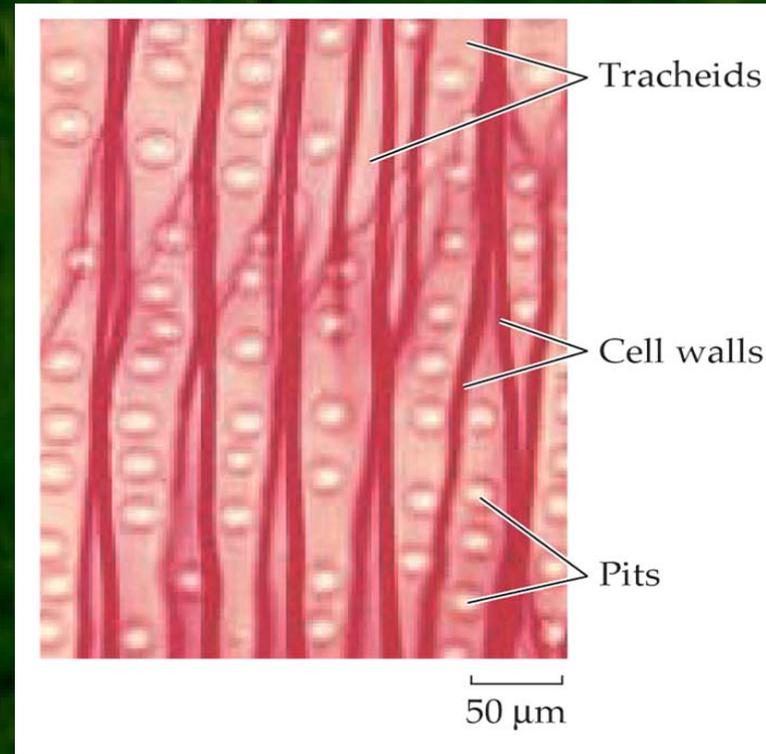
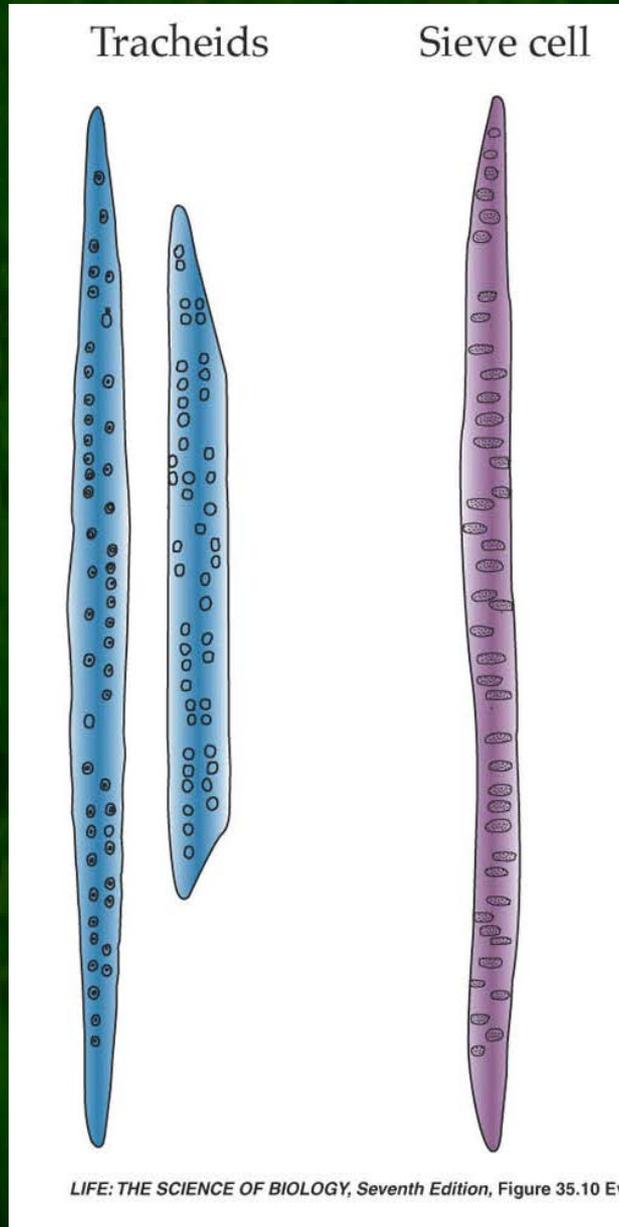
(c)

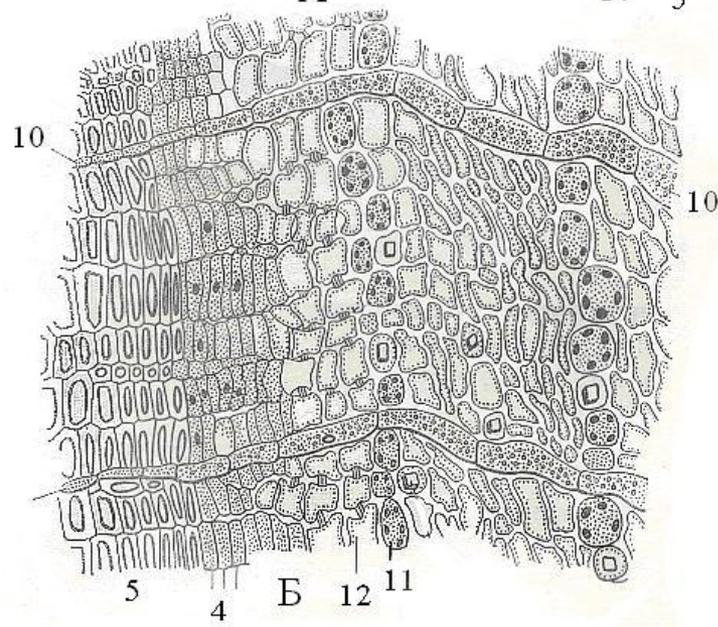
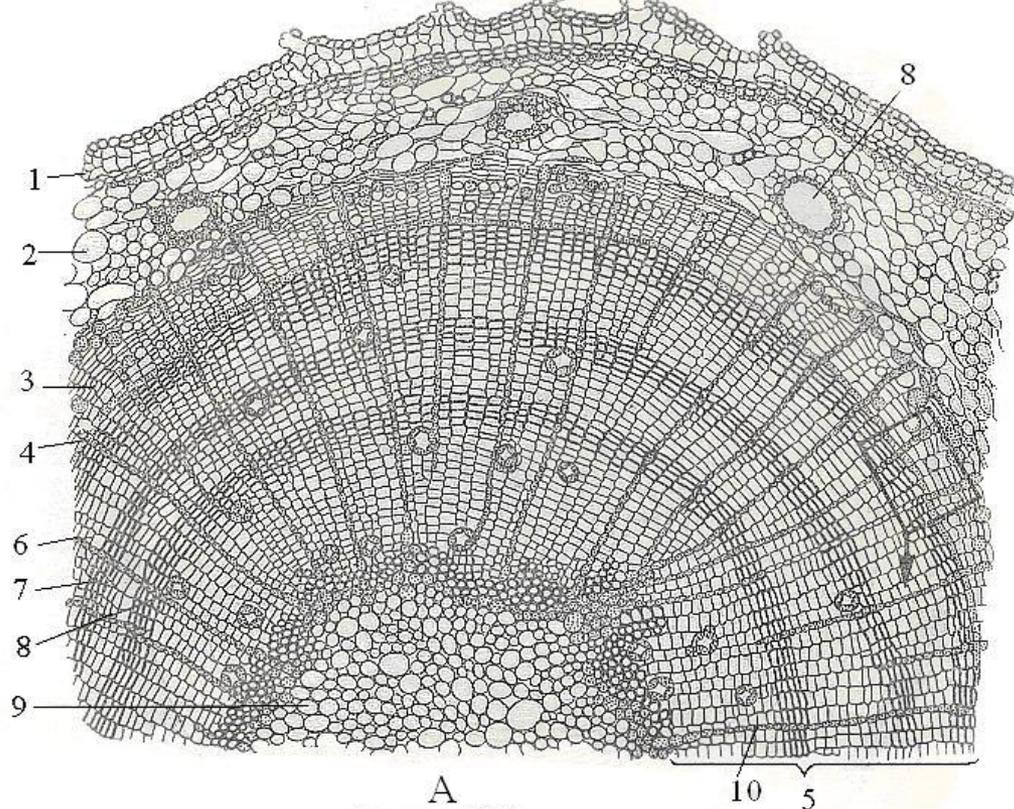


Листья – игловидные, чешуевидные, веерообразные или типичной формы

Развита кутикула, устьица глубоко погружены

- Гимноспермае
Проводящая система
представлена только
трахеидами и ситовидными
клетками.





Стебель сосны (*Pinus sylvestris*) в поперечном разрезе:

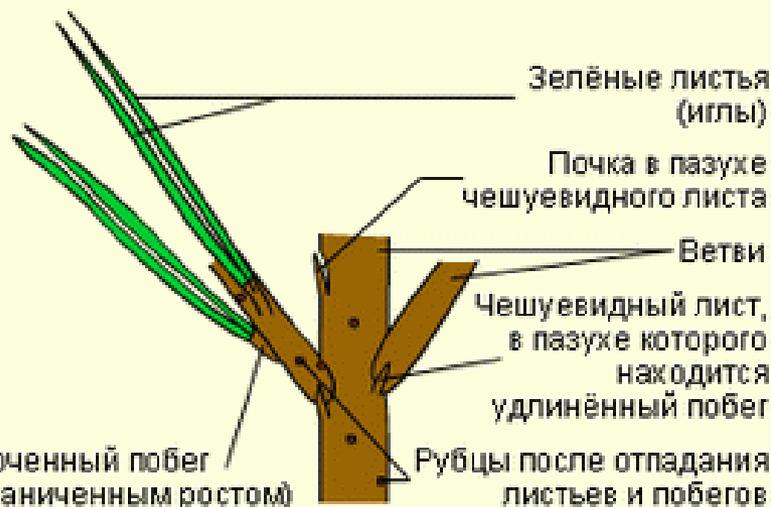
А - часть поперечного среза; Б - флоэма и камбий, с прилегающими трахеидами ксилемы.

1 - пробка, 2 - паренхима первичной коры, 3 - флоэма, 4 - камбий, 5 - ксилема, 6 - весенние трахеиды, 7 - осенние трахеиды, 8 - смоляной ход, 9 - сердцевина, 10 - сердцевинный луч, 11 - лубяная паренхима, 12 - ситовидная трубка.

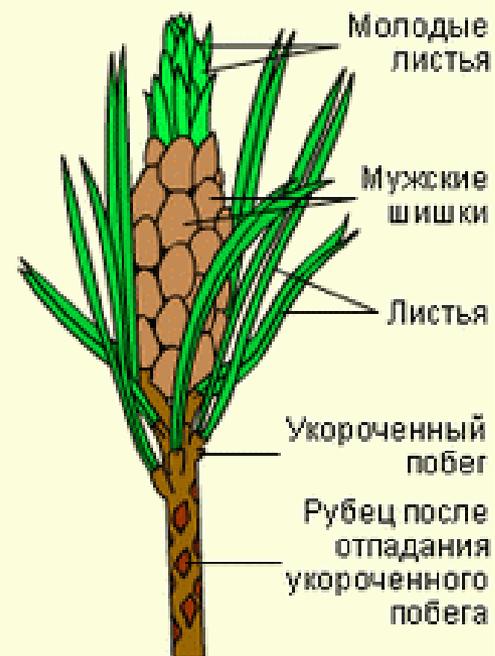
- Разноспоровые растения : мужские и женские стробилы (шишки)
- мужская шишка – микроспорангий – микроспора – пыльцевое зерно – вегетативная+генеративная клетки- спермии- опыление
- Мужской гаметофит сильно редуцирован (у сосны из 4 клеток)
- женская шишка – семязачаток – нуцеллус (мегаспорангий)+интегументы – гаметофит – яйцеклетка
- женский гаметофит – эндосперм с двумя архегониями



Упрощённая схема строения вегетативных органов



Группа мужских шишек



Женская шишка первого года до опыления

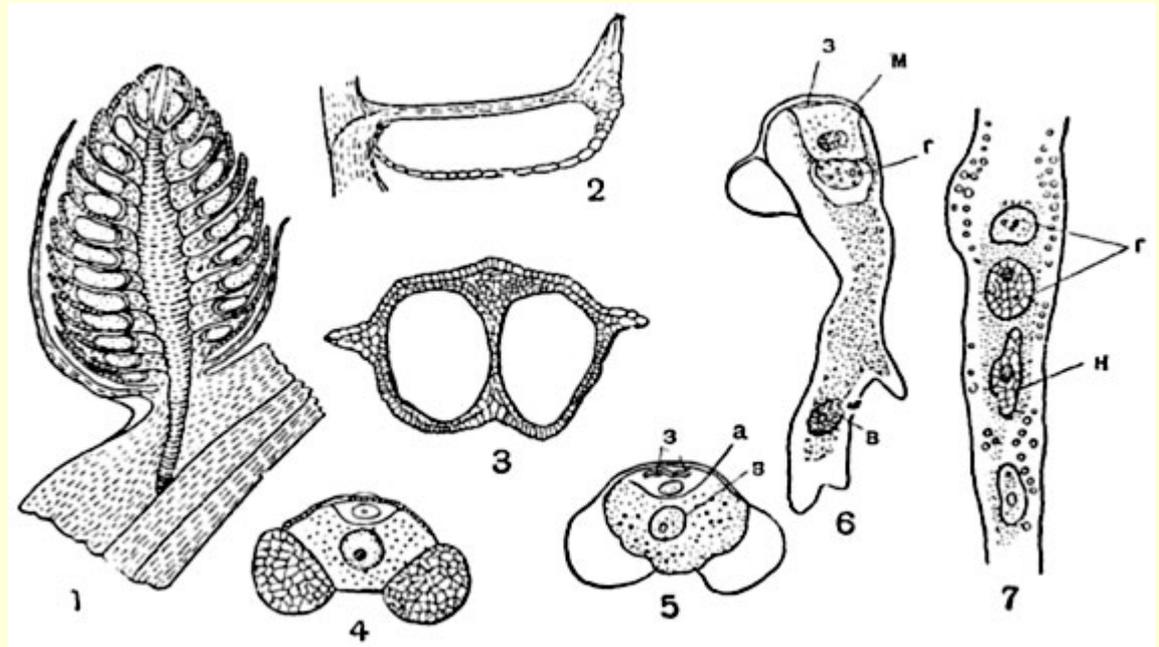


Женская шишка в конце третьего года



Вид семенной чешуи с верхней стороны





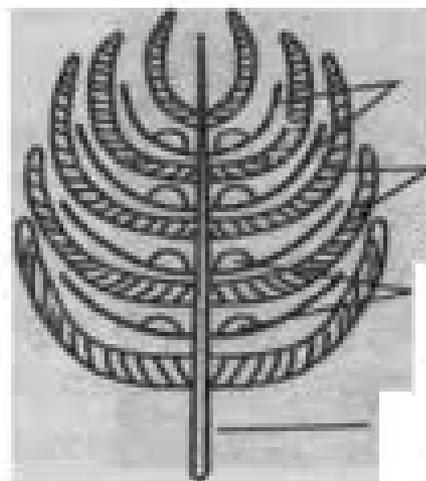
1 - продольный разрез мужской шишки; 2 и 3 - продольный (2) и поперечный (3) разрез микроспорофилла (содержимое микроспорангиев не нарисовано); 4 - пылинка; 5 и 6 - прорастание пылинки; 7 - конец пыльцевой трубочки (у ели): 3 - остатки заростка; а - антеридиальная клетка; в - вегетативное ядро пыльцевой трубочки; н - клетка-ножка антеридия (на фиг. 7 - ядро ее); г - генеративная клетка (на фиг. 7 - спермии).



Foto: Marianne Hannede



Схема 3. Строение женской шишки

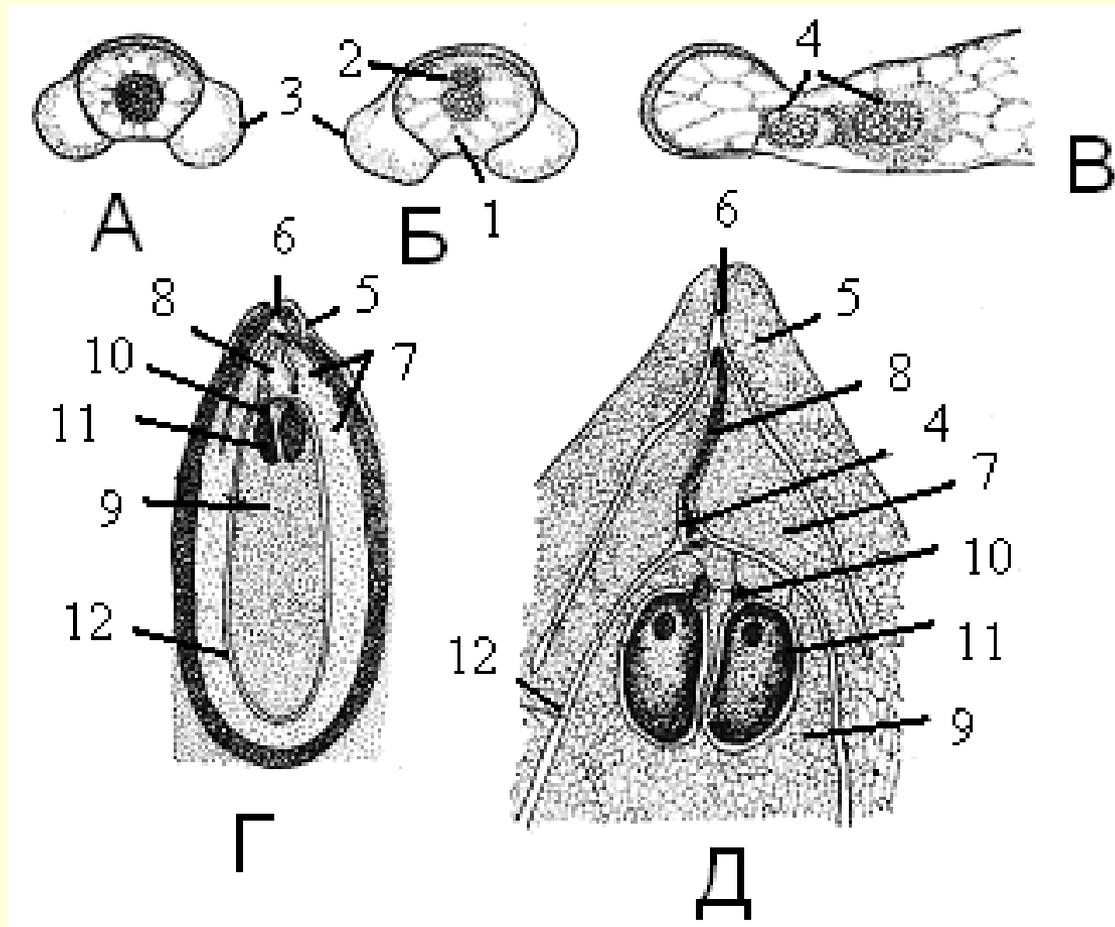


Семенные чешуи

Кроющие чешуи

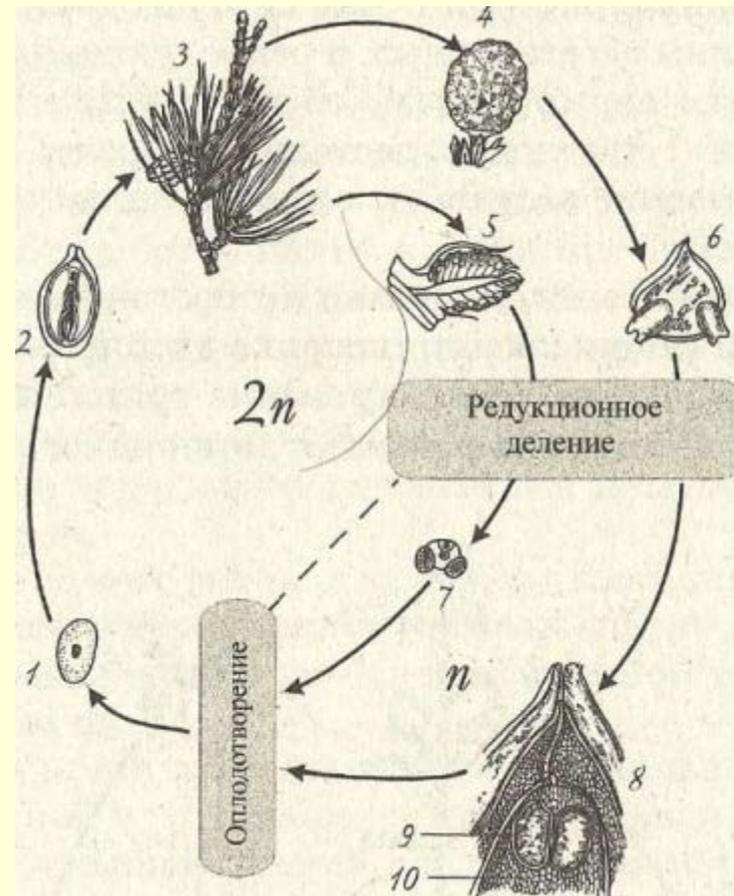
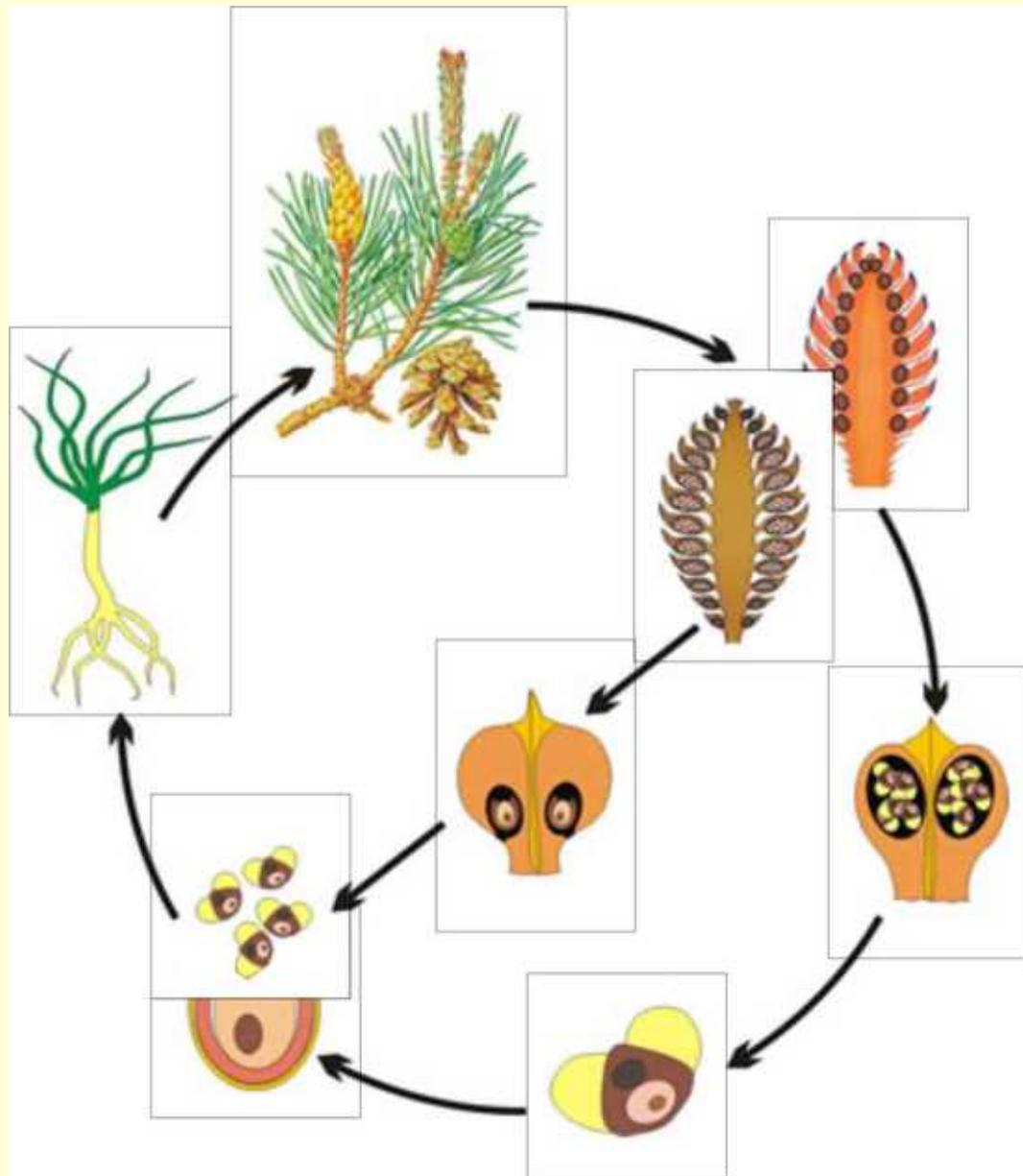
Семязачатки

Стержень шишки

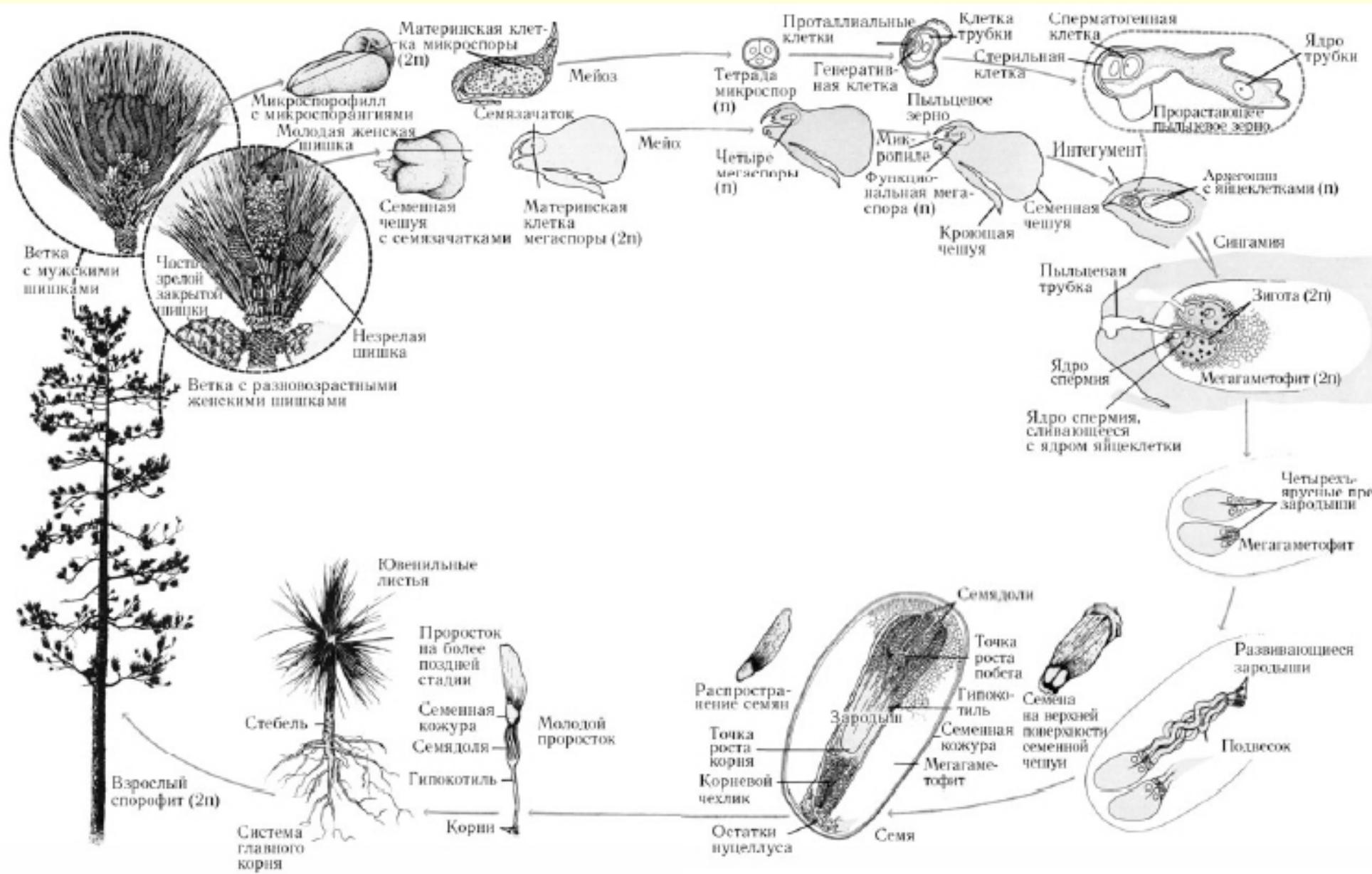


Развитие полового поколения сосны.

А – пыльцевое зерно; Б – образование мужского гаметофита; 1 – проталлиальная клетка; 2 – антеридиальная клетка; 3 – воздушные мешки; В – пыльцевая трубка; 4 – генеративные клетки (спермии); Г – продольный разрез семяпочки; Д – верхняя часть семяпочки; 5 – интегумент; 6 – микропиле; 7 – нуцеллус; 8 – пыльцевая трубка; 9 – эндосперм; 10 – шейка архегония; 11 – яйцеклетка; 12 – женский гаметофит.



**Цикл развития
голосеменных**



Таким образом семя голосеменных состоит из комбинации двух спорофитных поколений - семенной кожуры (интегумент и остатки нуцелуса) и зародыша, и одного гаметофитного - эндосперма.

Эндосперм голосеменных - гаплоидный.

Отдел Голосеменные – Pinophyta или Gymnospermae

- 1. Класс Семенные папоротники (Lycopteridopsida, Pteridospermae)
- 2. Класс Саговниковые или цикадовые (Cycadopsida)
- 3. Класс Беннеттитовые (Bennettitopsida)
- 4. Класс Гнетовые (Gnetopsida)
- 5. Класс Гинкговые (Ginkgopsida)
- 6. Класс Хвойные (Pinopsida).

Класс Семенные папоротники (Lyginopteridopsida, Pteridospermae)



1 — реконструкция семенного папоротника из группы медулловых (род *Medullosa*); 2 — пёрышки папоротника *Pecopteris* с семенами; 3 — лист *Neuropteris* с семенем; 4 — реконструкция семени *Lagenostoma lomaxii*, принадлежащего лигиноптерис; А — семена, К — купула.

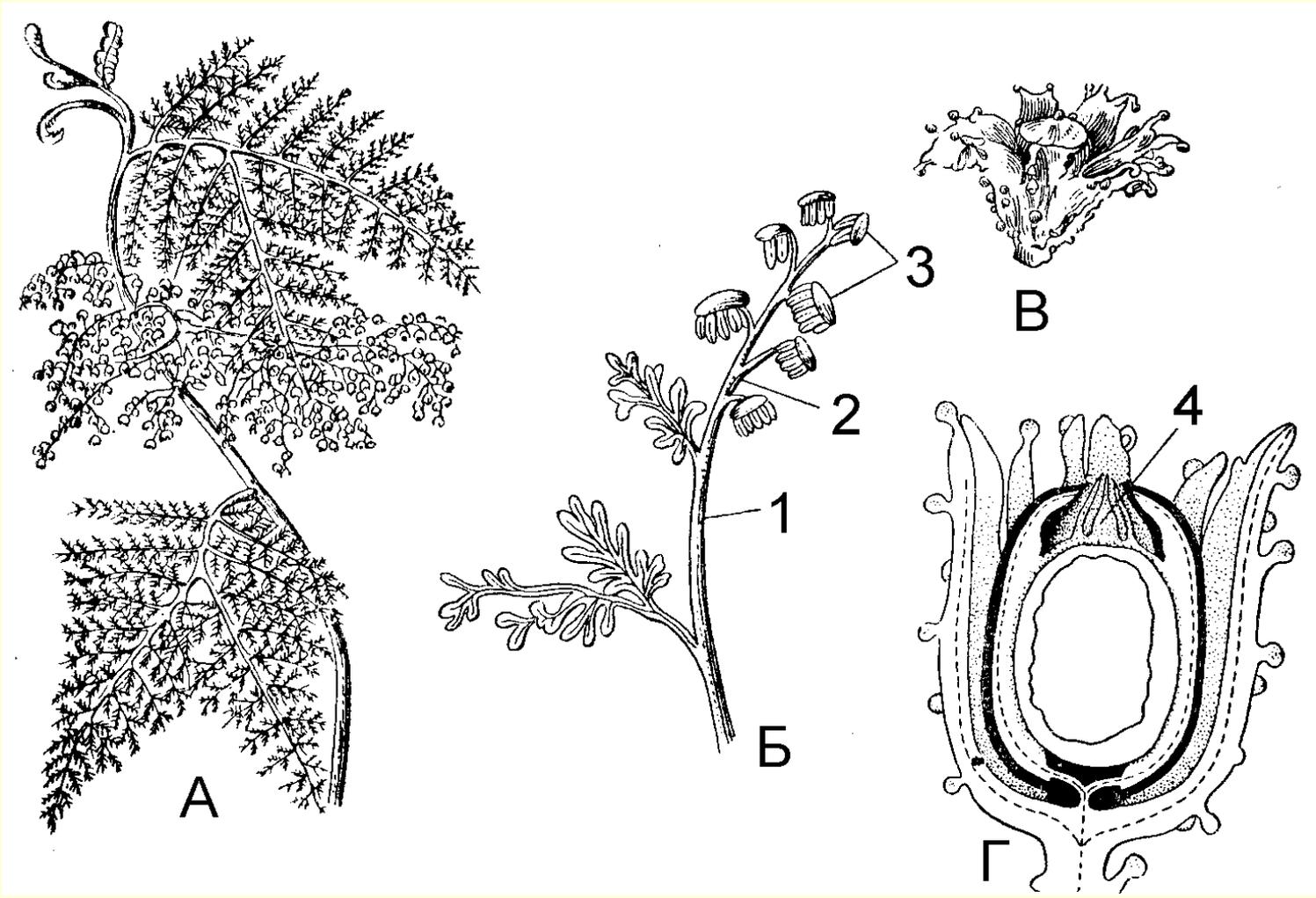
Семенные папоротники

Полностью вымершие растения (существовали до конца палеозоя). Известно несколько сотен видов. Наиболее известные роды **калимматотека и медуллоза.**

Внешним обликом и строением ветвей были похожи на настоящие папоротники, но несли семена на своих верхушках и по бокам жилок. От современных саговниковых отличались отсутствием стробилов.

Размножение семенами.

Зародыш развивался поздно, после опадения семязачатков. Исходная группа для современных голосеменных и, возможно, покрытосеменных. Играли значительную роль в сложении каменных углей России.



Семенной папоротник – калимматотека (*Calymmatotheca hoenighausi*)

А – общий вид (часть растения); Б – репродуктивный побег (микроспорофиллы); В – семязачаток (снаружи покрыт плюской); Г – продольный разрез через семязачаток и плюску: 1 – вегетативная часть побега, 2 – репродуктивная часть, 3 – спорангии.

Класс Саговниковые или цикадовые (Cycadopsida)



Саговники

- Обособленная группа тропических и субтропических голосеменных. Обитают в низкорослых жестколистных вечнозеленых лесах и кустарниковых зарослях. Насчитывает 9 родов и около 120 видов, занимает второе место по видовому богатству среди голосеменных (после хвойных).
- Жизненные формы: древовидные, внешним обликом напоминают пальмы с перисто рассеченными листьями. Имеют стробилы. Достигают 20 м выс. и 1 м в диам. Иногда встречаются эпифиты. Исключительно двудомные растения.
- Гаметы. Мужские гаметы – сперматозоиды – имеют двигательный аппарат. Они способны к активному движению в водной среде микропилярной камеры по направлению к яйцеклетке.



Замия широколистная
(*Zamia latifolia*) на Кубе



Саговник поникающий
(*Cycas revoluta*)

Энцефалартос (*Encerphalartos* sp.). Южная Африка

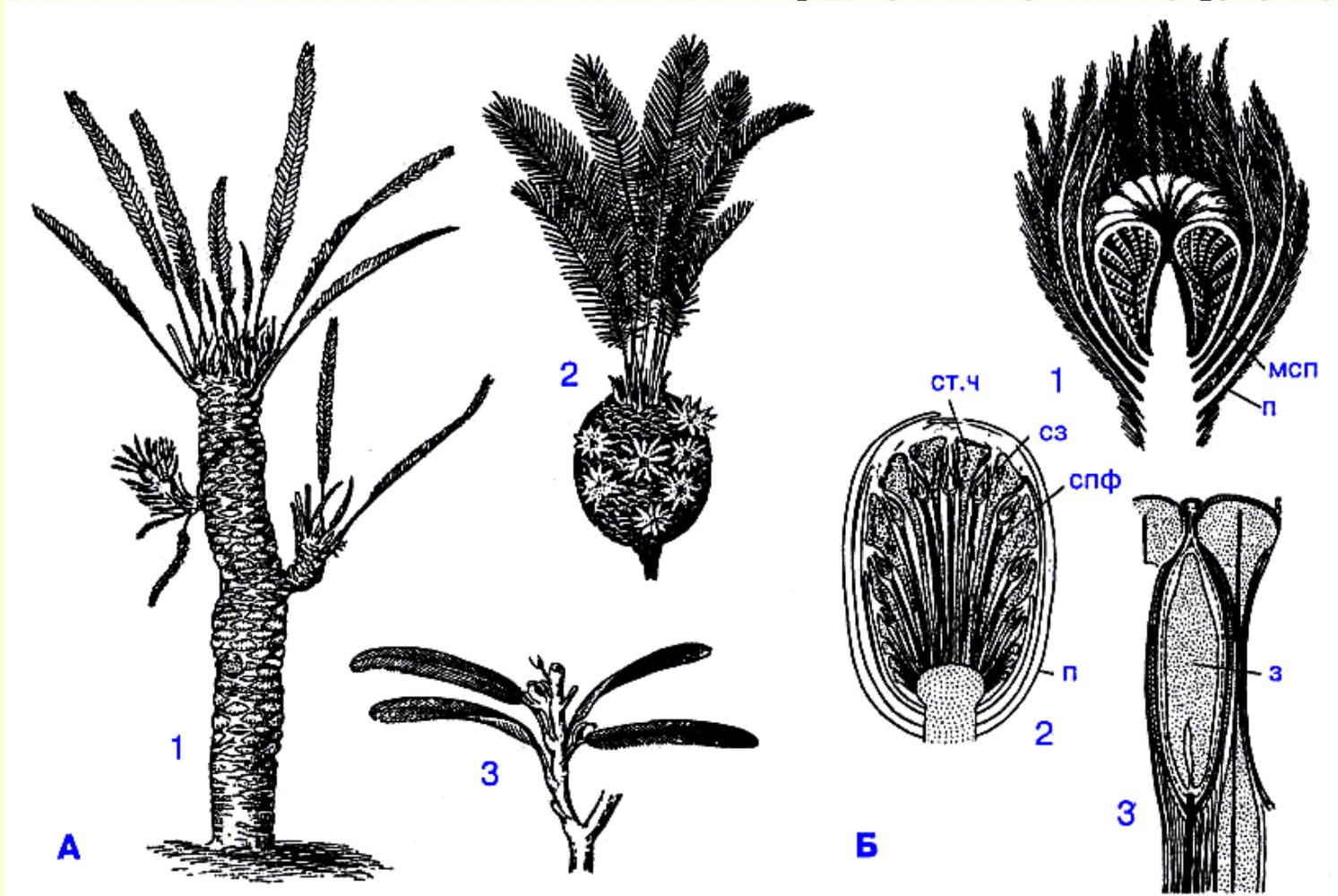


Энцефалартос (Encephalartos sp.)



Энцефалартос (Encephalartos sp.)

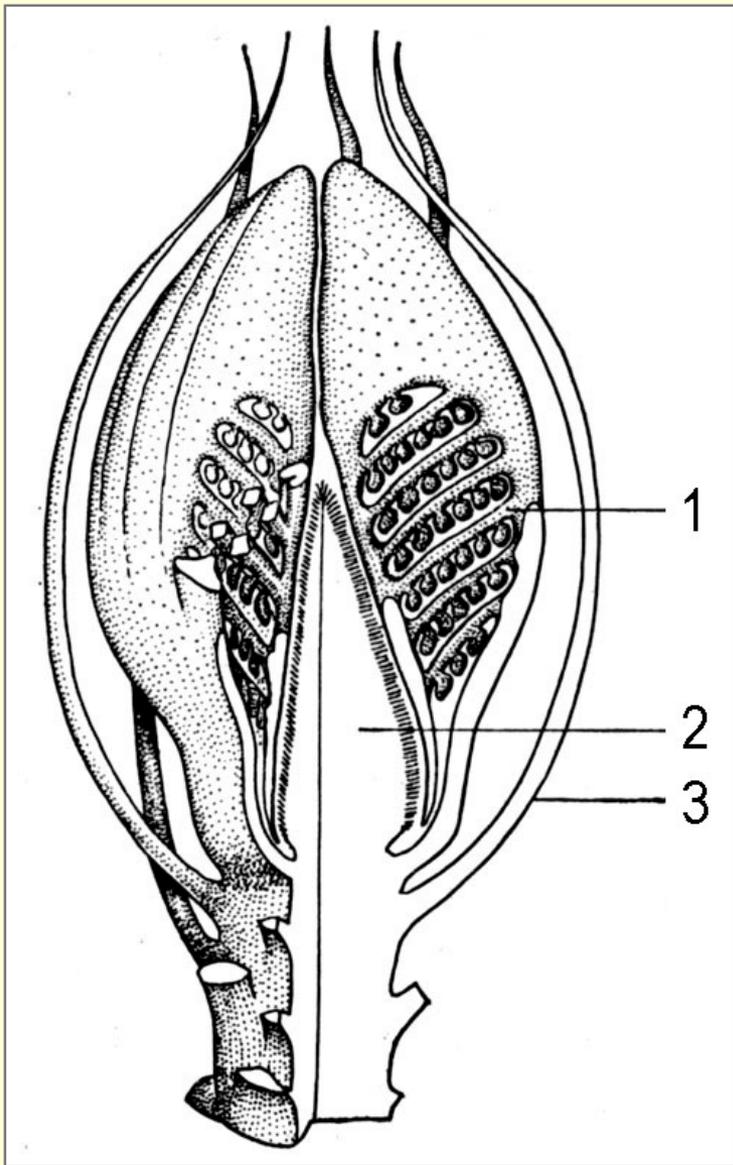
Класс Беннеттитовые (Bennettitopsida)



А - реконструкция внешнего облика: 1 - вильямсония (Williamsonia); 2 - цикадеоидея (Cycadeoidea); 3 - вильямсонииелла (Williamsoniella); Б - репродуктивные органы: 1 - разрез через стробил цикадеоидеи; 2 - разрез через женскую часть стробила; мсп - микроспорофилл; п - периант; спф - мегаспорангиофор; сз - семязачаток; ст.ч - стерильная чешуя; 3 - продольный разрез через семя; з - зародыш.

Класс Беннетиты

- Полностью вымершие растения (существовали до верхнего мела и вымерли в одно время с динозаврами). Наиболее известны роды вильямсония и цикадеоидея. Внешним обликом напоминали пальмы.
- Имели обоеполые стробилы, напоминающие по типу строения цветков магнолиевых – наиболее примитивных из современных покрытосеменных. Микроспорофиллы с большим числом микроспорангиев располагались на периферии стробилов, а редуцированные мегаспорофиллы – в их центральной части. Каждый из них имел по одному семязачатку. Спорофиллы были окружены покроволистиками, функционально сходными с околоцветником цветковых растений.
- Опыление осуществлялось при помощи ветра и насекомых.
- Зародыш в семенах вполне развитый, заполнял все семя. Семена имели две хорошо развитые семядоли, в которых находились запасные питательные вещества.
- Произошли от семенных папоротников.



- 1 – микроспорофиллы
- 2 - мегаспорофиллы
- 3 - покроволистки

Обоеполый стробил цикадеоидеи

Класс Гнетовые (Gnetopsida)



Вельвичия
удивительная



Эфедрa двуколосковая

Класс Гнетовые

- дихазиальное ветвление собраний стробилов, совершенно нехарактерное для остальных современных голосеменных;
- наличие похожего на околоцветник покрова (оболочки) вокруг стробилов, что также необычно для современных голосеменных;
- признаки прошлой обоеполости стробилов, особенно хорошо выраженные у вельвичии;
- длинные микропилярные трубки, образованные вытянутым интегументом;
- Оплодотворение происходит в многоядерных зародышевых мешках.
- наличие сосудов во вторичной ксилеме, резко отличающее их от всех остальных голосеменных.

Гнетовые растения — единственный класс отдела. Каждый из трех современных родов гнетовых — гнетум, эфедрa и вельвичия (*Gnetum*, *Ephedra*, *Welwitschia*) представляет отдельный порядок.



Гнетум (*Gnetum gnemon*)

Мужское растение

Порядок Гнетовые

Порядок гнетовые включает одноименное семейство гнетовые с единственным родом гнетум (*Gnetum*). К нему относится около 30 видов.

Жизненные формы. Крупные древесные лианы, деревья и кустарники, обитающие во влажных тропических лесах Южной Америки, Африки и Южной Азии.

Листья крупные, цельные, кожистые, с короткими черешками, напоминают листья некоторых покрытосеменных. Двудомные растения.



Мужской
стробил

Стробилы однополые, мелкие.
Мужские стробилы собраны в
плотные сережки, микроспорофиллы
расположены мутовчато.

Женские стробилы собраны в
рыхлую кисть. Мегастробил состоит
из одного семязачатка и двух
покровов.

Наружный покров при созревании
семени становится сочным и ярко
окрашенным, а внутренний –
отвердевает.



© Marina Khaytarova

Собрания женских
стробил с семенами

Порядок Вельвичиевые



Порядок вельвичиевые включает одноименное семейство вельвичивые с одним родом и единственным видом – вельвичией удивительной (*Welwitschia mirabilis*).

Поразительное по своему облику растение – дерево-карлик с длинным стержневым корнем, толстым коротким стволом и двумя листьями, растущими всю жизнь (до 2000 лет). Резко выраженный ксерофит, приспособленный к условиям пустынного климата. Произрастает в каменистых пустынях Юго-Западной Африки.



Листья достигают 2–3 м в длину и постоянно нарастают у основания. На верхушке расщепляются и отмирают. Влагу поглощают из густого тумана через многочисленные устьица на обеих сторонах листьев.



Вельвичия – двудомное растение.
Стробилы однополые, разветвленные. Архегониев нет. Формируется несколько женских половых клеток, одна из которых после оплодотворения дает семя.



Порядок Эфедровые



Мужское растение

Порядок эфедровые включает одно семейство эфедровые с единственным родом эфедра (*Ephedra*). К нему относится около 40 видов.

Жизненные формы. Это небольшие, сильно ветвящиеся вечнозеленые кустарники, внешне напоминающие хвощи. Распространены в засушливых областях Евразии и Америки. Несколько видов распространены в южных районах Сибири. Эфедры – двудомные растения, крайне редко однодомные.

Стробилы однополые, мелкие. Микростробилы собраны в шаровидные образования (1). Они состоят из 1–8 микроспорангиев (2).

Эфедра двухколосковая
(*Ephedra distachya*)



Женское растение

Женские стробилы состоят из короткой оси, на которой находится несколько супротивных пар чешуевидных листьев и одиночный верхушечный семязачаток (рис.), окруженный толстым мясистым покровом, который условно называют «околоцветником». Внутренний слой интегумента вытянут в микропиллярную трубку, улавливающую микроспоры.

Женский гаметофит образует гаплоидный эндосперм, в который погружены архегонии (оплодотворяется только один).

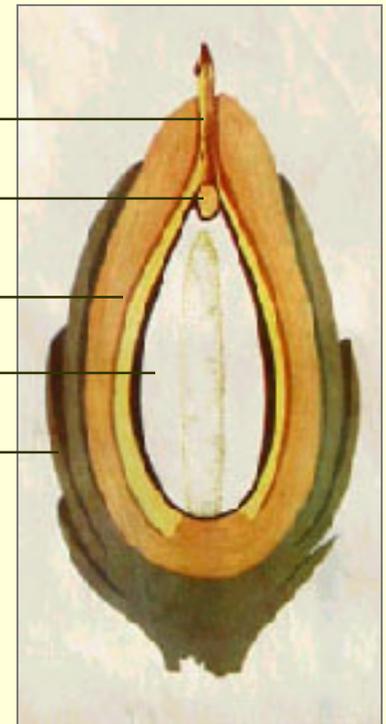
интегумент, вытянутый
наверху в пыльцевую трубку

пыльцевая камера

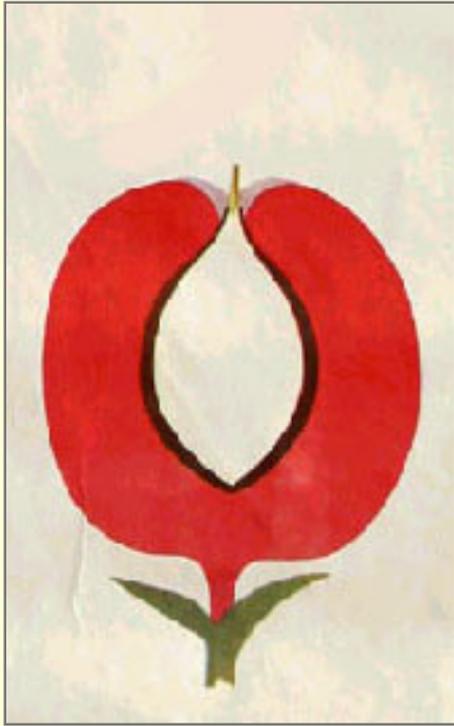
покров

нуцеллус

стерильные чешуи



Эфедрa двухколосковая
(*Ephedra distachya*)



Эфедрa двухколосковая
(*Ephedra distachya*). Семя

После оплодотворения развивается семя, окруженное мясистым «околоплодником», образовавшимся из сочного покрова семязачатка и кроющих чешуй. Этот «плод» обычно краснеет, напоминая ягоду.

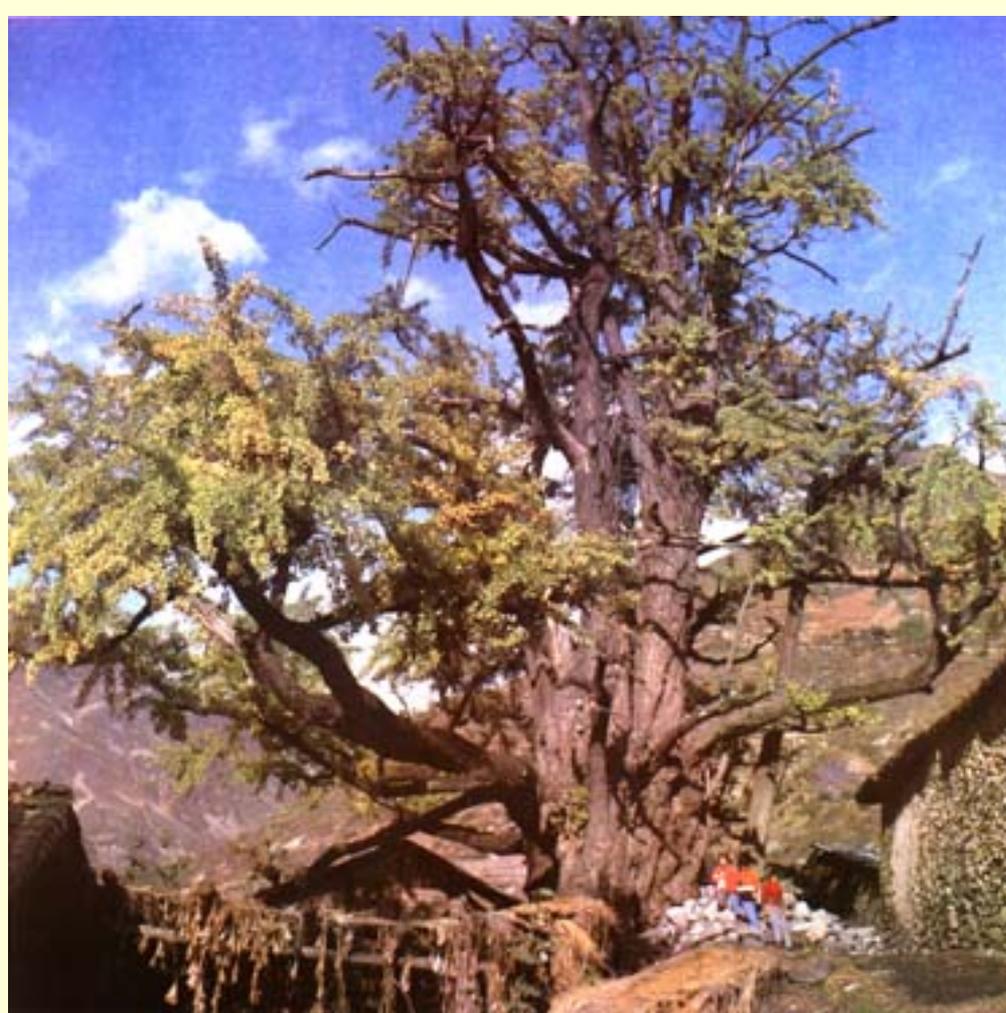
Полезные свойства.

Из эфедры хвощевой (*Ephedra equisetina*) получают алкалоид эфедрин, возбуждающий центральную нервную систему. Его используют также при лечении аллергических заболеваний.

Из «ягод» эфедры двухколосковой иногда готовят варенье, похожее по вкусу на мед.

Класс Гинкговые (Ginkgopsida)



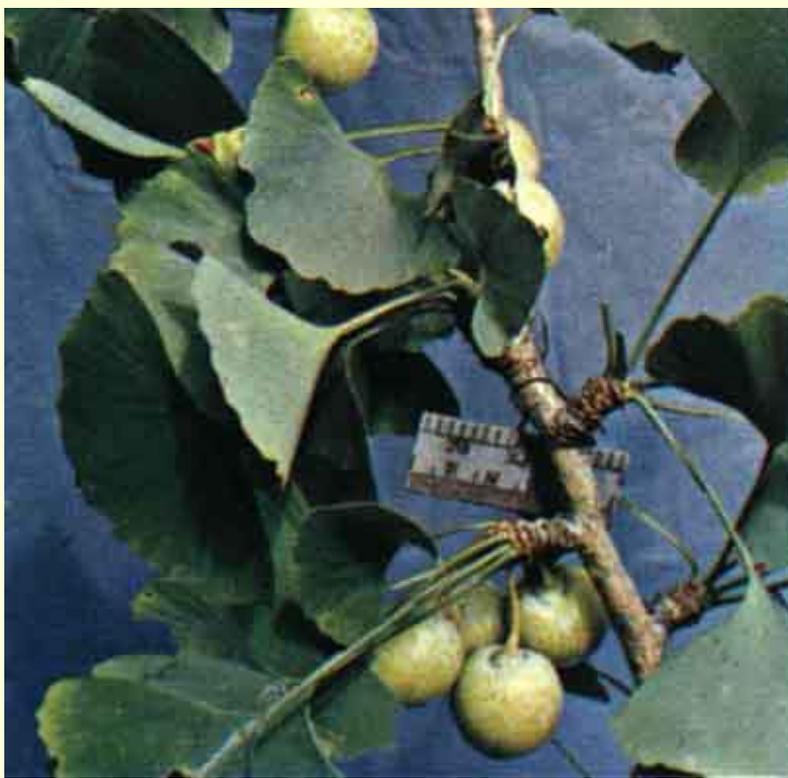


Гинкго двулопастный
(*Ginkgo biloba*)

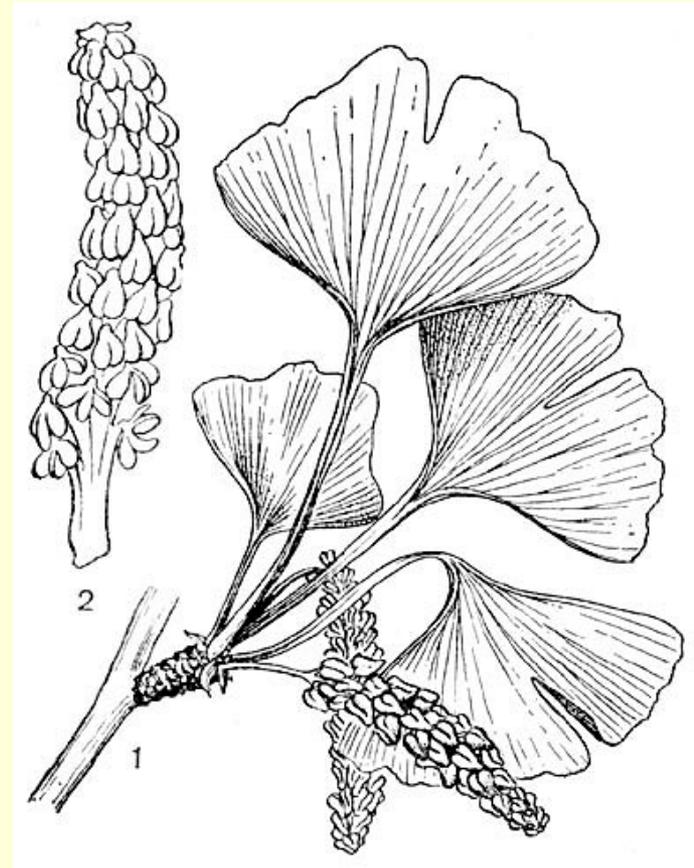
Это высокое листопадное дерево, достигающее 40 м выс. и 4,5 м в диам. Гинкго очень долговечен, доживает до 2000 лет. Его листья имеют характерную вееровидную лопастную пластинку и длинный черешок (фото).



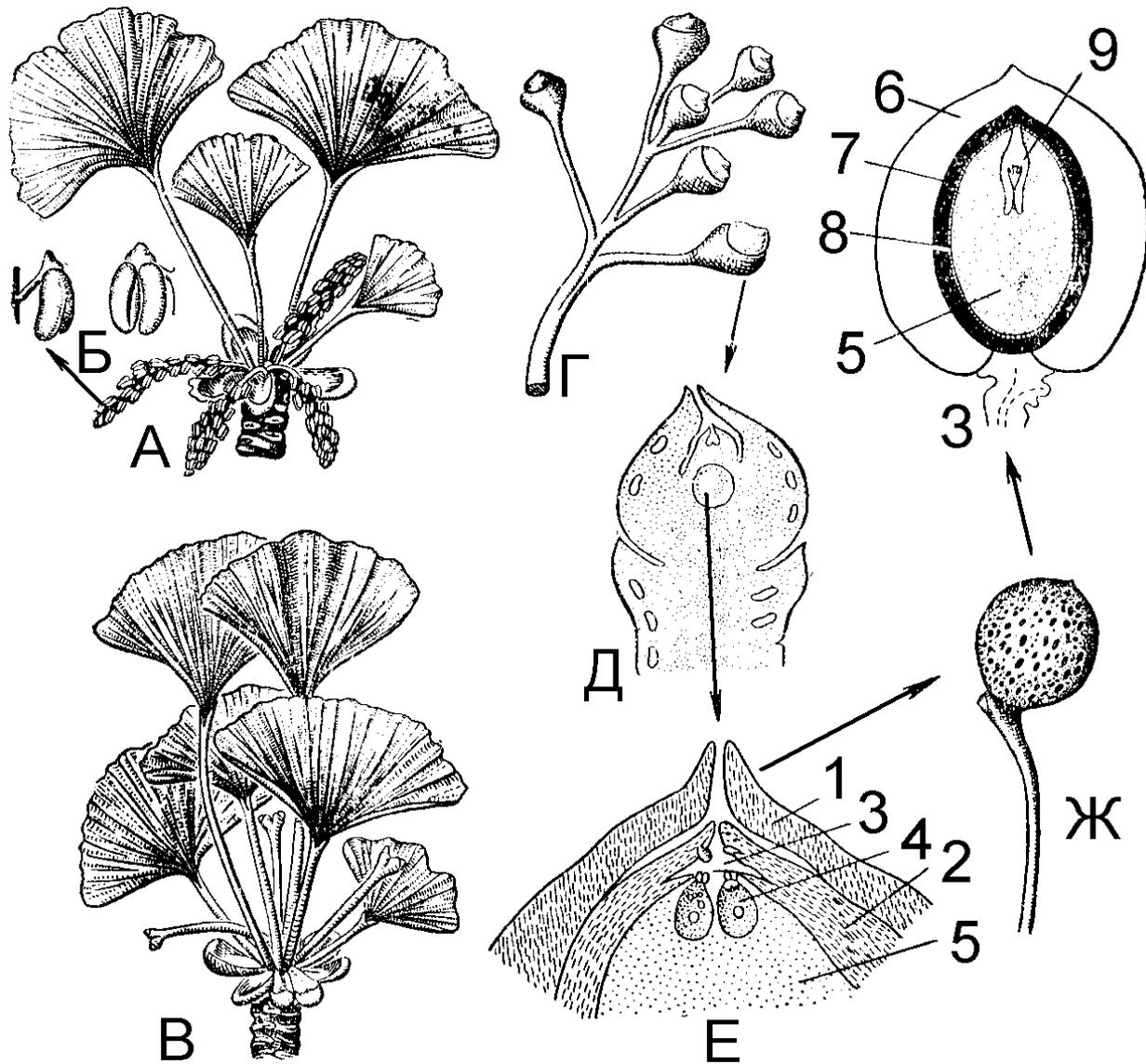




Растение двудомное.
Мужские стробилы сережковидные (рис.).
Мужские половые клетки подвижные.



Гинкго двулопастный
(*Ginkgo biloba*)



А – побег мужского растения с сережковидной шишкой; Б – микроспорофилл с микроспорангиями; В, Г – побеги женского растения с шишками; Д – женская шишка (разрез); Е – продольный разрез верхней части семязачатка; Ж – семя, 3 – продольный разрез семени:

1 – интегумент (сочная оболочка); 2 – нуцеллус; 3 – археспориальная камера; 4 – архегоний; 5 – эндосперм; 6 – наружная мясистая часть оболочки; 7 – каменистая часть; 8 – тонкий пленчатый слой оболочки; 9 – зародыш.



Мегастробилы одиночные, имеют два семязачатка, из которых обычно развивается только один.

Гинкго двулопастный
(*Ginkgo biloba*)

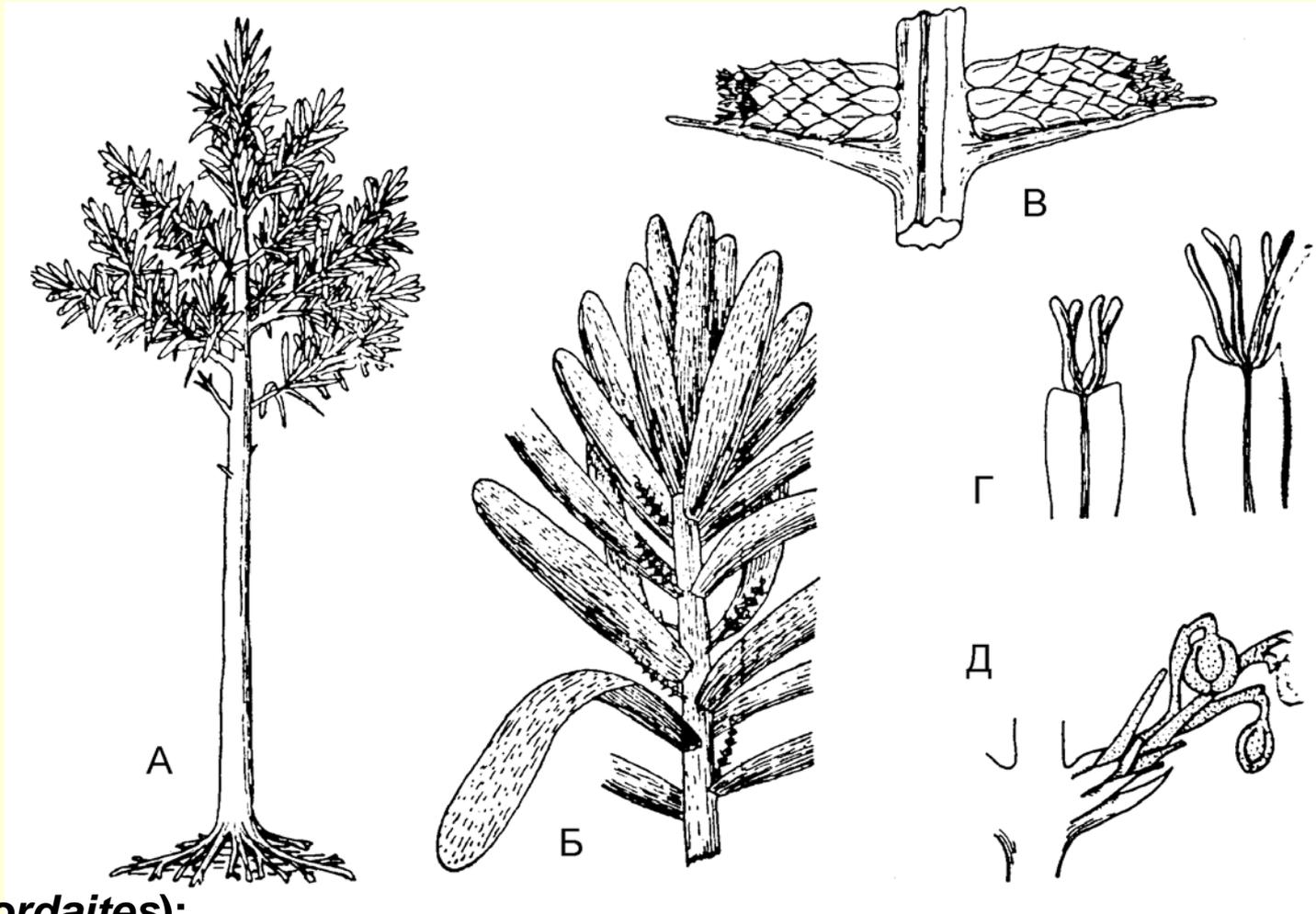


Ископаемые гинкговые

Класс Хвойные (Pinopsida)

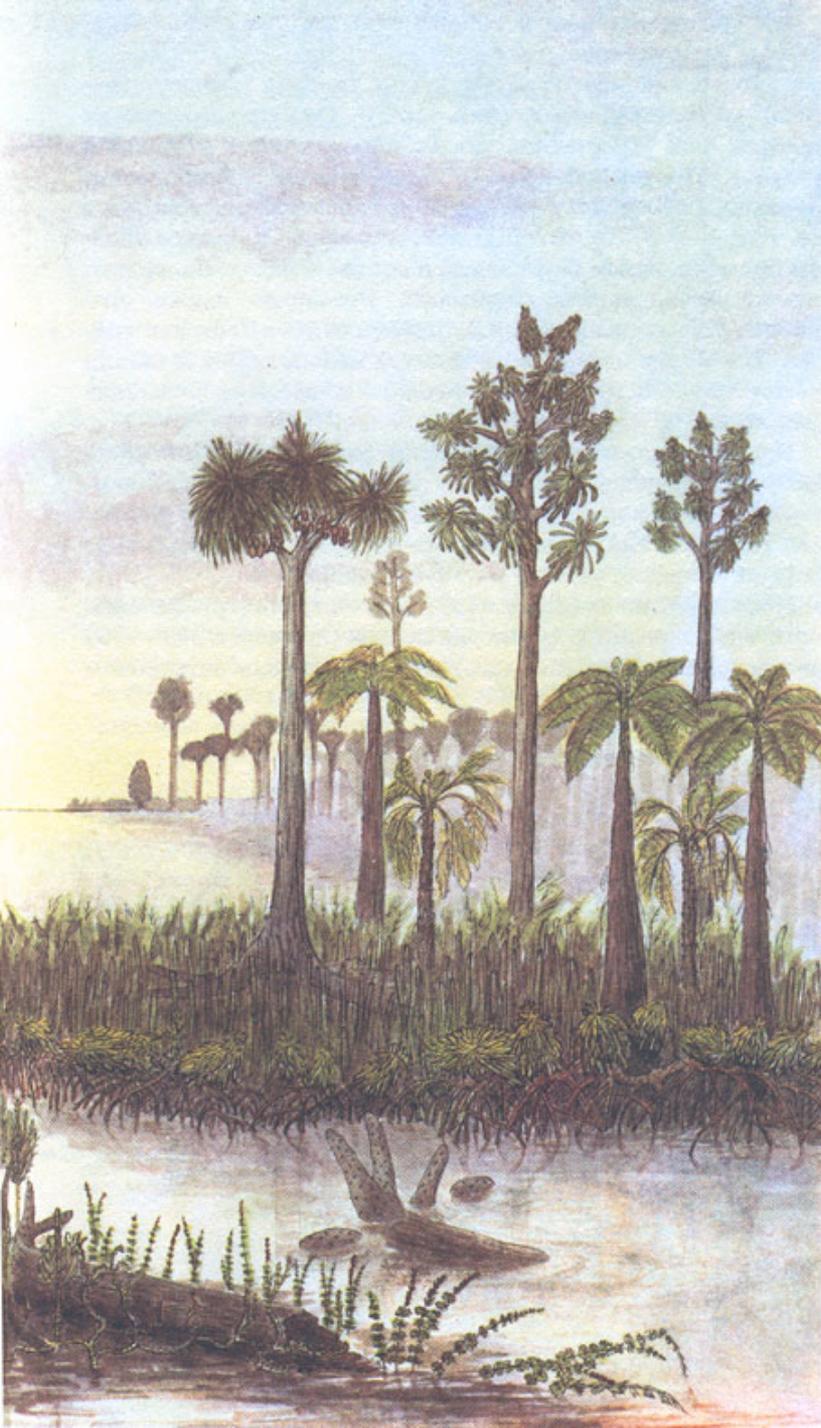


Подкласс Кордаитовые – Cordaitidae



Кордаит (*Cordaites*):

А – реконструкция растения; Б – ветвь с констробилами; В – микростробил; Г – микроспорангиофор; Д - мегастробил



Кордаиты – давно вымершие растения. В карбоне они составляли значительную часть заболоченных прибрежных лесов. Заросли кордаитов напоминали современные хвойные леса, только листья у них были более крупными (достигали 1 м дл. и 20 см шир.). Они произошли от семенных папоротников и дали начало хвойным.

Подкласс Хвойные – Pinidae





Подкласс хвойные включает наиболее известные и хозяйственно значимые растения (сосна, пихта, ель, лиственница и др.). Насчитывает около 600 видов.

Жизненные формы. Деревья и кустарники с игольчатыми или чешуевидными листьями (только у араукарии и подокарпуса они ланцетные). Включают самые крупные и самые долгоживущие деревья. Вечнозеленые растения, редко листопадные (лиственница).

Анатомия стеблей однообразна. Отличается развитой древесиной и менее развитой корой и сердцевинной. Ксилема на 90–95% состоит из трахеид. Смоляные ходы характерны только для семейства сосновых.

Процесс созревания семян занимает до двух лет.

Семейство Араукариевые

Семейство араукариевые включает два рода – араукария и агатис. Имеют ценную древесину, поэтому эти леса подверглись значительным вырубкам.

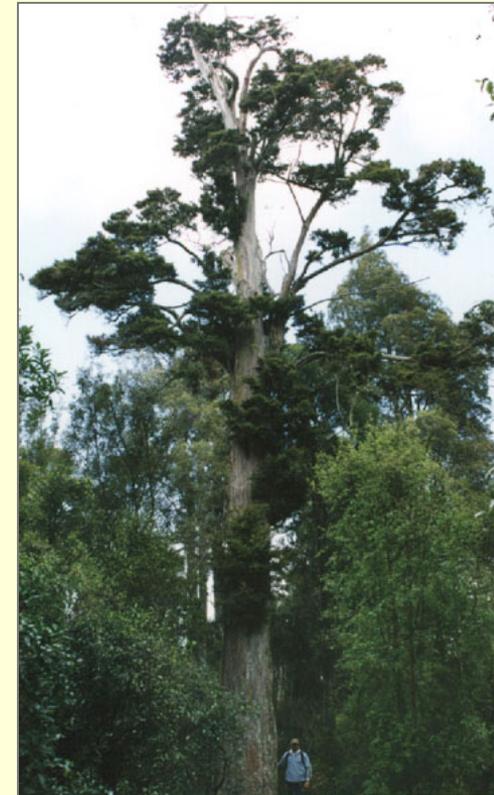


Араукария Кука (*Araucaria cookii*)

Семейство Подокарповые

Семейство подокарповые включает 9 родов и 140 видов. Это небольшие деревья и кустарники, только несколько видов подокарпуса представлены крупными деревьями. Женские шишки редуцированы до одного семязачатка и, помимо интегументов, окружены дополнительным сочным или кожистым покровом (эпиматием). Листья крупные, достигают 35 см дл. и 9 см шир.

Подокарпус (*Podocarpus totara*)



Семейство Тиссовые



Тисс ягодный (*Taxus baccata*)

Семейство тиссовые насчитывает пять родов и 20 видов. Встречаются в тропических и теплоумеренных лесах Северного полушария. Женская шишка окружена бокальчатым покровом (ариллусом). При созревании он становится сочным (красный или желтый) и иногда полностью окружает семя.

Семейство Кипарисовые

Семейство кипарисовые включает 19 родов и 130 видов. На российском Дальнем Востоке (Сихотэ-Алинь) встречается эндемичный монотипный род микробиота.



Микробиота
Microbiota decussata

Семейство Кипарисовые



Можжевельник обыкновенный (*Juniperus communis*)

Женские шишки кипарисовых нередко становятся сочными (например, у можжевельника). В южных городах России культивируются пирамидальные формы кипариса вечнозеленого. В более северных районах чаще в озеленении используют туи.



Семейство Таксодиевые



Секвойядендрон гигантский

Семейство таксодиевые насчитывает 10 родов и 14 видов. Некоторые виды имеют очень ограниченный ареал. Сюда относятся такие гиганты растительного мира как мамонтово дерево (фото), секвойя вечнозеленая, таксодиум мексиканский, превышающие 100 м выс. и 10 м в диам. Их возраст составляет 3–4 тысячи лет.

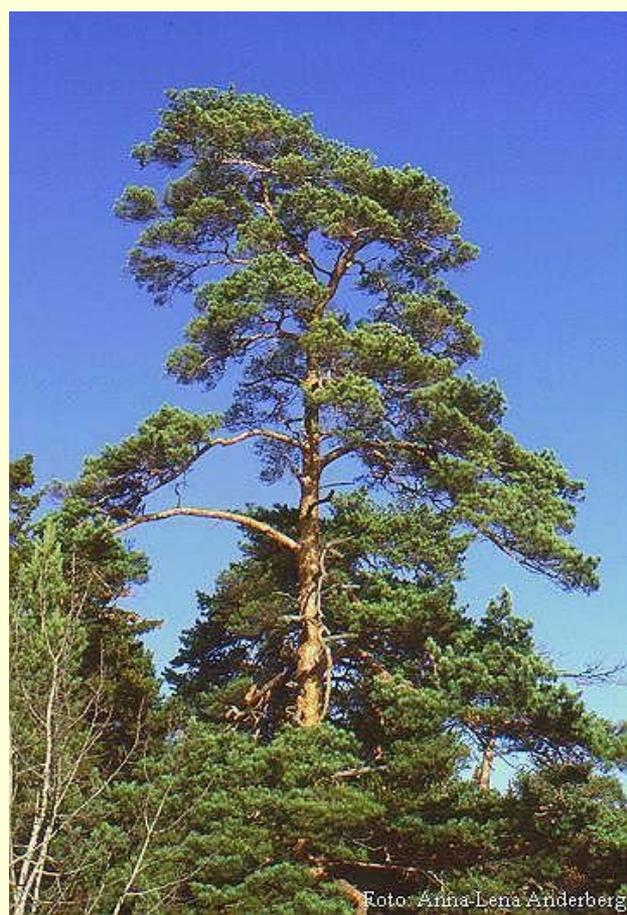


Семейство Сосновые

Семейство сосновые самое крупное, включает 10 родов и 250 видов. Наиболее крупные роды сосна, пихта, ель, лиственница. На корнях многих лесообразующих пород имеется микориза. Их древесина очень разнообразна и издавна была основным строительным материалом.

Сосна обыкновенная на укороченных побегах несет по две хвоинки, а сосна сибирская, или кедровая – по пять хвоинок.

Ели и пихты – наиболее крупные в семействе, они достигают 60 м высоты, 2 м в диам., и возраста 600 лет.



Сосна обыкновенная



GRAN, PICEA ABIES (L.) KARST.



Foto: Arne Anderberg

Ель сизая (*Picea glauca*)

Ель обыкновенная
(*Picea abies*)



Foto: Anna-Lena Anderberg

Лиственница сибирская
(*Larix sibirica*). Молодая шишка

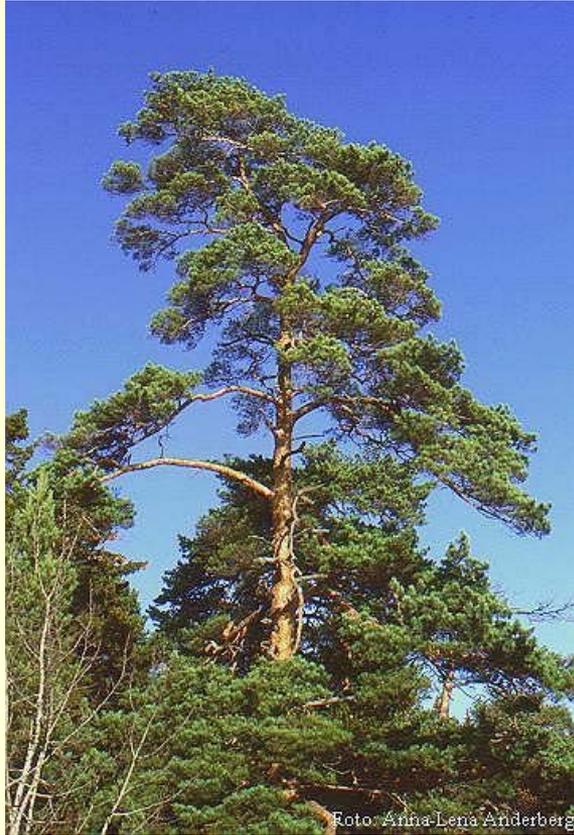
Лиственница отличается от других сосновых тем, что сбрасывает листья на зиму. Хвоя лиственниц мягкая, плоская, с беловатым рядом устьиц, заметным снизу. Хвоинки располагаются пучками на укороченных побегах (так называемых брахибластах).

На Урале и в Зап. Сибири широко распространена лиственница сибирская (фото), в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке ее сменяет лиственница Гмелина.

Происхождение. Геологическая история хвойных начинается с юры, причем некоторые из них, возникнув приблизительно в мелу, дожили до настоящего времени, почти не претерпев серьезных изменений за более чем 130 млн лет.

Обобщение:

Отдел Голосеменные



Наиболее древний отдел семенных растений. Ключевой признак – появление семени. Семя есть продукт развития семяпочки после оплодотворения яйцеклетки. Семяпочка могла возникнуть из собрания мегаспорангиев путем стерилизации их и срастания, с образованием защитных покровов – интегументов. Оплодотворение внутреннее (!). Оно происходит без участия капельно-жидкой среды. Впервые высшие растения приобрели независимость процесса оплодотворения от наличия воды. В связи с этим сперматозоиды большинства голосеменных утратили подвижность (такие мужские половые клетки называют спермиями). Они проникают в семяпочку с помощью пыльцевой трубки – результата прорастания вегетативной клетки пыльцевого зерна (= крайне редуцированного мужского гаметофита).

Все голосеменные – разноспоровые растения. Исключительно древесные, травянистых жизненных форм нет. Ксилема состоит из трахеид (сосуды только у гнетовых).

«Узкие» места (по сравнению с покрытосеменными): несовершенные семена, отсутствие плодов, ограниченный набор жизненных форм.

Отдел Голосеменные

Класс 1. Семенные папоротники

Класс 2. Беннеттитовые

Класс 3. Саговниковые

Класс 4. Гинкговые

Класс 5. Гнетовые

Пор. 1. Гнетовые

Пор. 2. Вельвичиевые

Пор. 3. Эфедровые

Класс 6. Хвойные

Подкласс 1. Кордаитовые

Подкласс 2. Хвойные

