

Класс Покрытосеменные (цветковые) растения

Classis Magnoliophyta vel
Angiospermae

Наиболее крупный класс растительного царства, насчитывающий более 350 семейств, 13 тыс. родов и более 220 тыс. видов.

В настоящее время покрытосеменные распространены по всему земному шару - от тропиков до арктических и антарктических пустынь.

Для сравнения голосеменных – около 700 видов, папоротниковидных – около 10 тыс. видов, моховидных – 25 тыс. видов, водорослей – 30 тыс. видов, грибов – около 100 тыс. видов.

Подклассы

Группа двудольных растений:

1. Магнолииды Magnoliidae
2. Ранункулиды Ranunculidae
3. Розиды Rosidae
4. Астериды Asteridae

Высшие
двудольные
растения

Группа однодольных растений:

5. Лилейные Liliidae



Самый крохотный представитель, ряска вольфия (*Wolffia arrhiza*) достигает 1-1,5 мм в диаметре и похожа на свободно плавающую зеленую водоросль, или на спичечную головку.



Гигантские эвкалипты (виды рода *Eucalyptus* из семейства *Myrtaceae*) вырастают высотой до 100 м и более.





Преобладают среди покрытосеменных **автотрофные** растения, но немало среди них **полупаразитов, паразитов**, полностью утративших хлорофилл и способность к фотосинтезу.



Петров крест чешуйчатый
Lathraea aquatana - многолетнее корневищное бесхлорофилльное растение-паразит.

Встречаются эпифиты и эпифиллы.

Жизненные формы: деревья, кустарники, кустарнички, полукустарники и травы (многолетники и однолетники); плотоядные растения с их разнообразными приспособлениями для улавливания и переваривания мелких животных.



РосЯнка круглолистная (*Drósera rotundifólia*) - небольшое (до 15 см высоты) многолетнее травянистое насекомоядное растение с тонким нитевидным корневищем и розеткой круглых листьев, усаженных стебельчатыми железками.

Значение

В современную эпоху именно покрытосеменные играют главную роль в растительном покрове нашей планеты, занимая огромные площади.

Они определяют характер растительности всех континентов. Цветковые являются доминантами, то есть господствуют, во всех типах фитоценозов Земного шара, кроме хвойных лесов, где доминируют голосеменные.

Цветковые растения издавна использовались человеком как пищевые и кормовые, лекарственные, использовались в строительстве и в ремеслах. Многие цветковые сейчас введены в культуру.

Особенности вегетативных органов

- Все цветковые имеют развитую проводящую систему с настоящими сосудами, за исключением некоторых родов из *Magnoliales* и близких к нему порядков (*Orimys*, *Degeneria*, *Schisandra*, *Trochodendron* и др.).
- Проводящая система дополняется эффективными покровными тканями (эпидермой и перидермой) и устьичным аппаратом.

- Развитый листовый аппарат имеет большую поверхность, при достаточном увлажнении располагается многоярусно.
- Совершенна внутренняя структура листа. Мезофилл, дифференцированный на столбчатую хлоренхиму и губчатую рыхлую хлоренхиму, пронизан густой сетью проводящих пучков.
- Инициали в апексах осевых органов покрытосеменных растений расположены слоями в отличие от голосеменных. Обычно выделяют тунику и корпус.

- Корневая система разветвленная и может проникать на большую глубину (до 10 м и более).
- Большинство цветковых – симбиотрофы и связаны с микоризными грибами, бактериями ризосферы, реже с клубеньковыми азотфиксирующими бактериями.

Цветок

Цветок представляет собой видоизменённый, укороченный и ограниченный в росте спороносный побег, приспособленный для образования спор, гамет и полового процесса, завершающегося образованием *плода* с семенами.

Исключительная роль цветка как особой морфологической структуры связана с тем, что в нём полностью совмещены все процессы бесполого и полового размножения.

Строение цветка

Микроспорофиллы: 1 -

рыльце, 5 - тычиночная нить,

6 - связник, 7 - пыльник, 8 -

пыльник в разрезе, 9 -

пыльцевые зерна

Мегаспорофиллы, или

плодолистики: 2 - завязь,

3 - столбик, 4 - семязачаток

Околоцветник: 10 - лепесток,

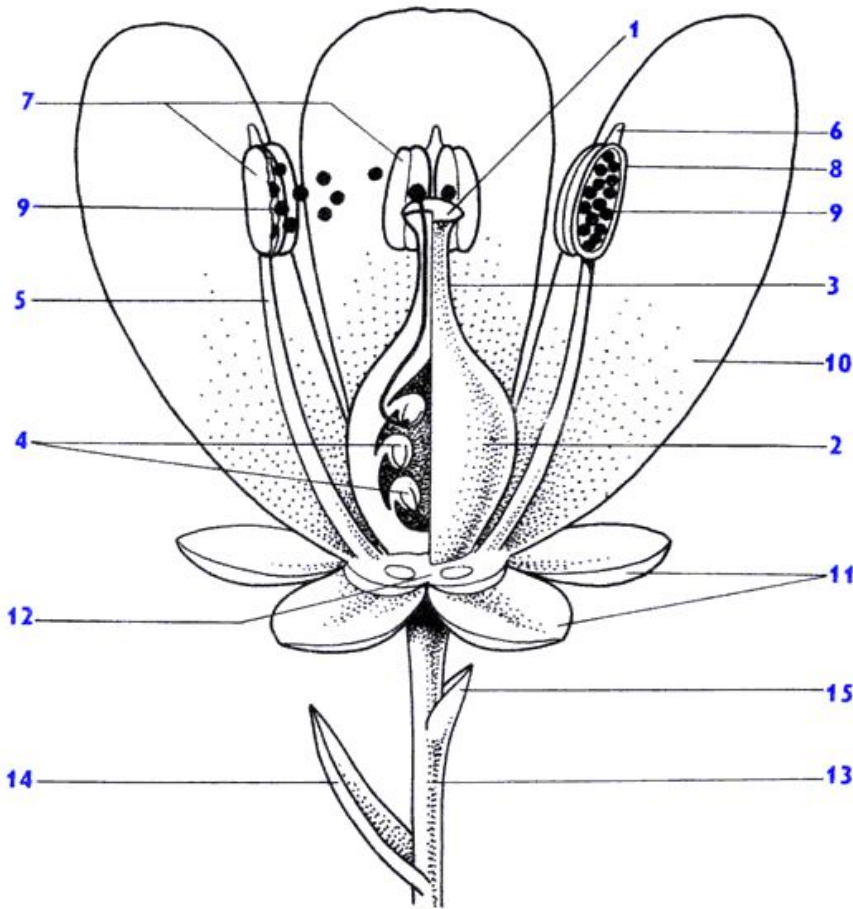
11 - чашелистик

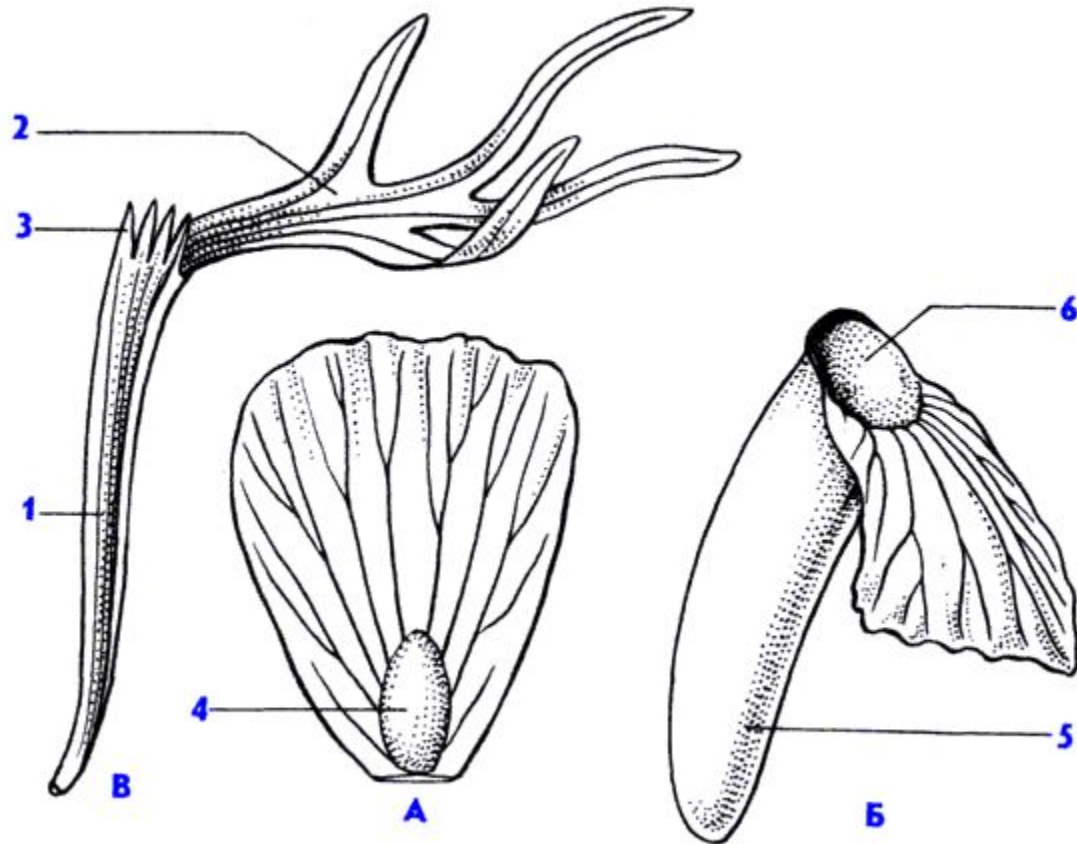
Осевая часть: 12 -

цветоложе, 13 - цветоножка

Прицветные листья: 14 -

прицветник, 15 - прицветничек





ВИДОИЗМЕНЕНИЯ ЛЕПЕСТКОВ
 (А - сидячий лепесток лютика едкого, образующий в основании нектарную ямку, Б - сидячий лепесток пальцекореника мясокрасного, образующий в основании цилиндрический шпорец, В - ноготковый лепесток коронарии кукушкин цвет).
 1 - ноготок , 2 - отгиб , 3 - придаток (доли привенчика), 4 - чешуйка, прикрывающая нектарную ямку, 5 - цилиндрический шпорец , 6 - вход в шпорец.

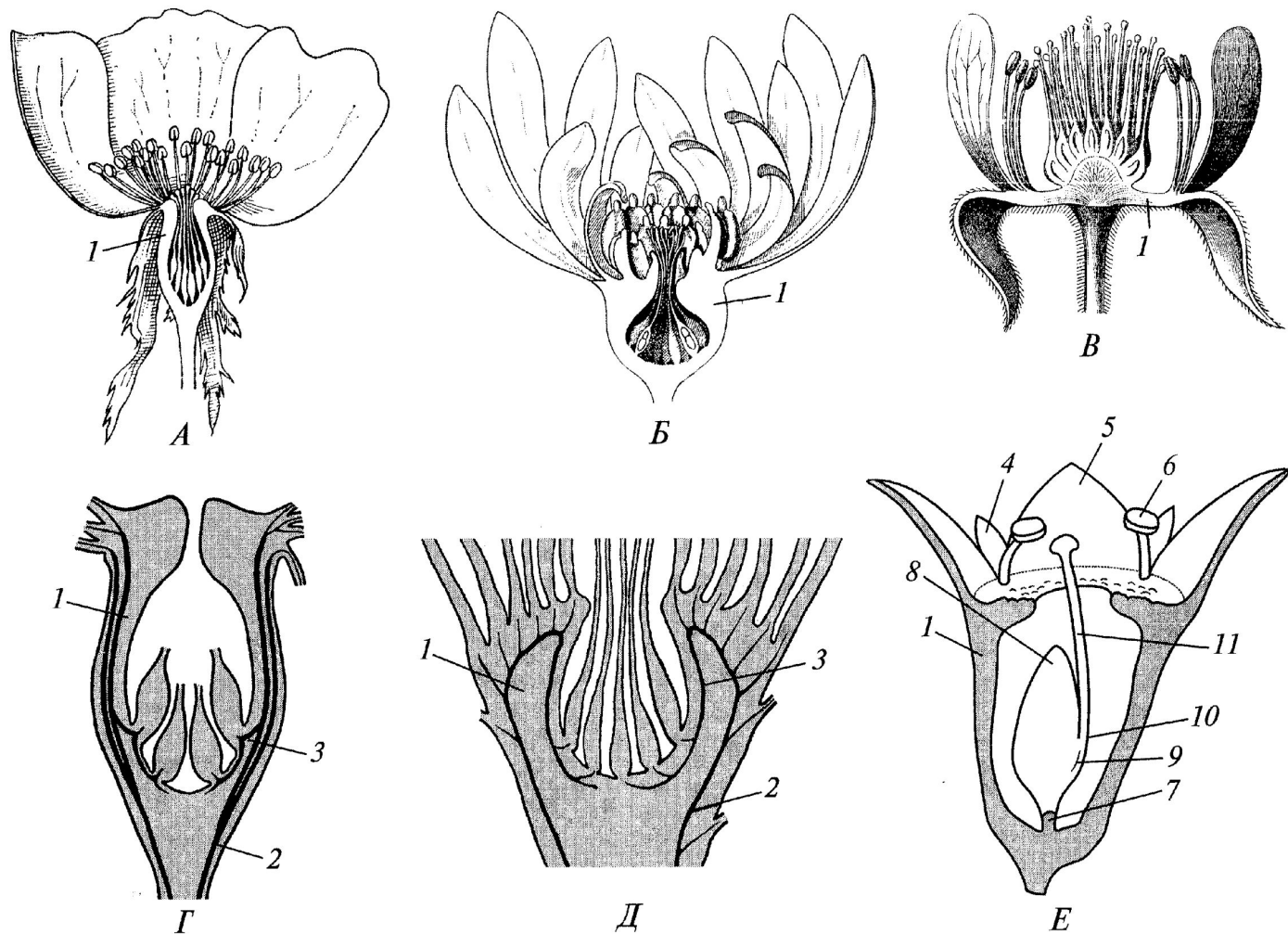


Рис. 223. Цветки с гипантием в продольном разрезе:

A — *Rosa canina* (гипантий вогнутый); *Б* — *Calycanthus floridus* (гипантий вогнутый); *В* — *Rubus idaeus* (гипантий блюдцевидный); *Г* — проводящая система гипантия *Rosa* sp.; *Д* — проводящая система гипантия *Calycanthus occidentalis*; *Е* — *Alchemilla micans* (гипантий вогнутый); 1 — гипантий; 2 — проводящий пучок; 3 — петля проводящего пучка в гипантии; 4 — листочек подчашья; 5 — чашелистик; 6 — тычинка; 7 — ножка плодолистика; 8 — завязь; 9 — брюшной шов плодолистика; 10 — морфологическая верхушка завязи; 11 — стилодий

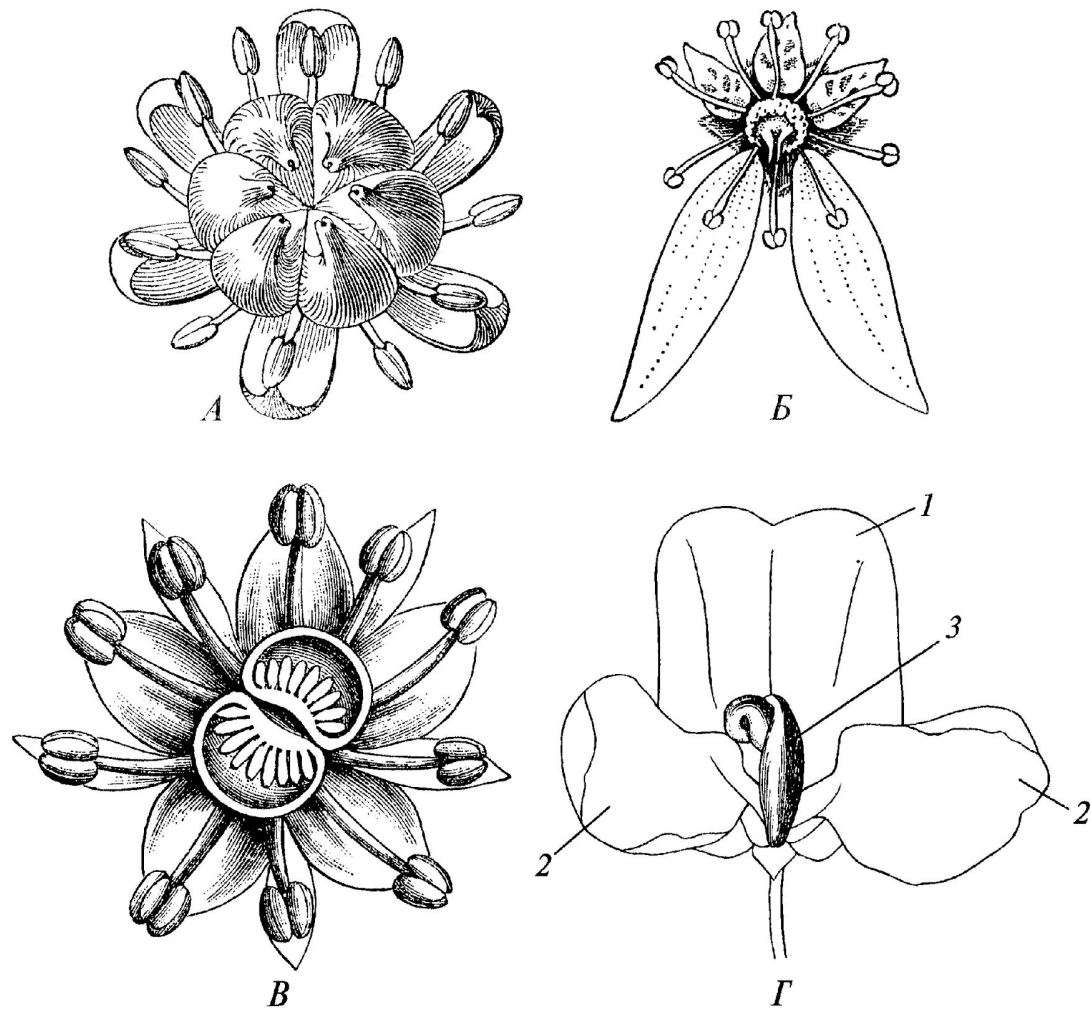


Рис. 225. Цветки с разными типами симметрии:

A — актиноморфный цветок *Pénthorum sedoídes* (Haloragaceae); *Б* — зигоморфный цветок *Saxifrága stolonífera* (Saxifragaceae); *B* — цветок со срезанной верхней частью гинецея у *Leptarrhéna pyrolifolia* (Saxifragaceae), который можно считать актиноморфным, если не принимать во внимание гинецей, или асимметричным, если учитывать все органы цветка; *Г* — цветок фасоли — *Phaseólus coccíneus* (Leguminosae), вид спереди; цифры — лепестки; 1 — флаг; 2 — крылья; 3 — спирально закрученная лодочка, которая и делает цветок асимметричным

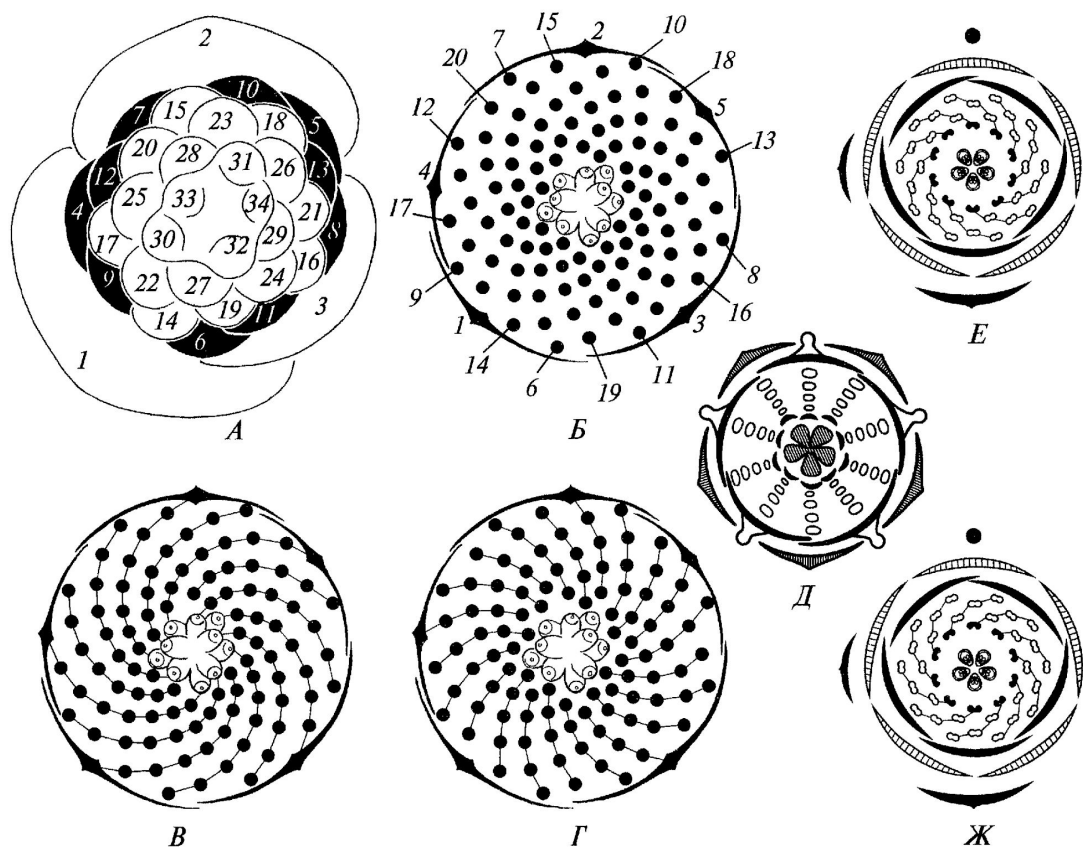


Рис. 224. Расположение органов в спиральных (А—Г) и циклических (Д—Ж) цветках. Цифрами показан порядок появления примордиев органов на меристеме цветка:

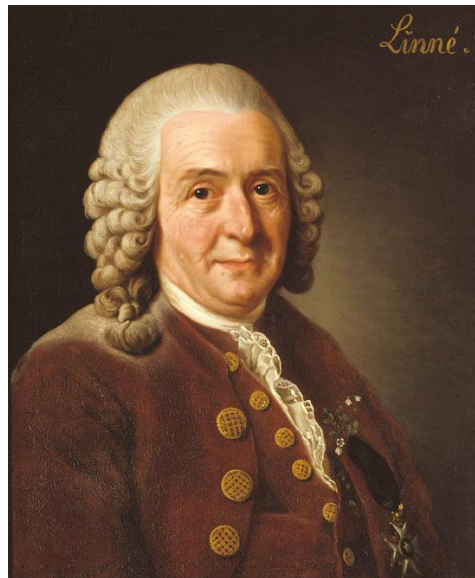
А — схема поперечного среза молодого цветка (до заложения гинецея) у *Ficaria verna* (Ranunculaceae) (1—3 — чашелистики, 4—13 — лепестки, 14—34 — тычинки); Б—Г — схематические диаграммы цветка с простым околоцветником у *Caltha palustris* (Ranunculaceae), черные кружки — тычинки; Д — диаграмма циклического цветка *Aquilegia* (Ranunculaceae), хорошо видны ортостихи (воображаемые линии, соединяющие органы, расположенные на одном и том же радиусе цветка); Е, Ж — диаграммы цветка *Spiraea salicifolia* (Rosaceae) с 5-мерным околоцветником и гинецеом и 10-мерным андроцеом. На В и Г, а также на Е и Ж, линиями показаны лево- и правозакрученные контактные парастихи одного и того же цветка. В спиральных цветках ортостихи отсутствуют, а число право- и левозакрученных парастихов всегда различается; эти числа представляют собой соседние элементы ряда Фибоначчи (1 — 2 — 3 — 5 — 8 — 13 — 21 — 34 — 55 ...). На рисунках В и Г число парастихов равно 13 и 21. При циклическом расположении органов число правых и левых парастихов одинаково и равно числу элементов в круге (на рис. Е и Ж их по 10)

- Совокупность тычинок в цветке называется андроцеумом.
- Термин введен в 1826 г. *androecium* и происходит из двух греческих слов; *aner* (род. *andros*) - мужчина и *oikia* - дом).
- Микроспорофиллы, или тычинки в подавляющем большинстве случаев расчленены на тычиночную нить, связник и пыльники.

Первые морфологические описания пыльника и пыльцы относятся к концу 17 века (Grew , 1682г., Camerarius, 1694г.). В начале 18 века Linnaeus дал определение всех частей тычинки и пыльника, и эта терминология стала общепринятой.



Grew, Nehemiah
1641–1712

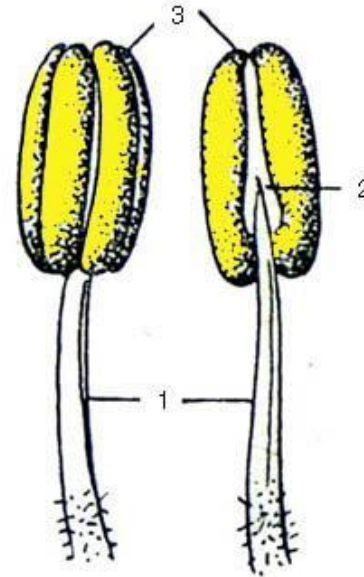


Linnaeus,
Carolus
1707–1778

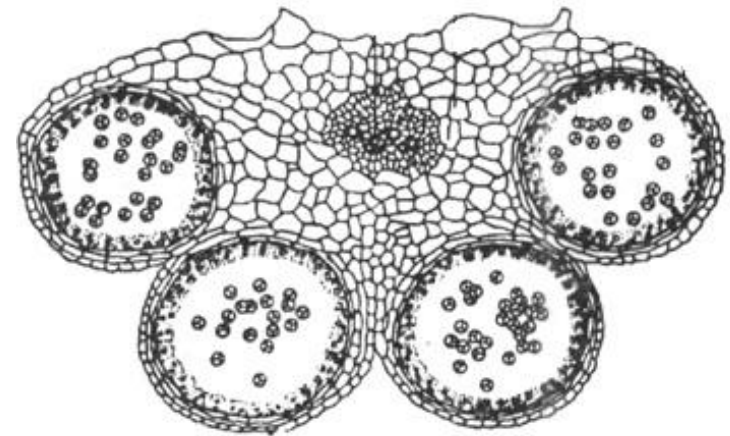


Rudolf Jakob
Camerarius
1665— 1721

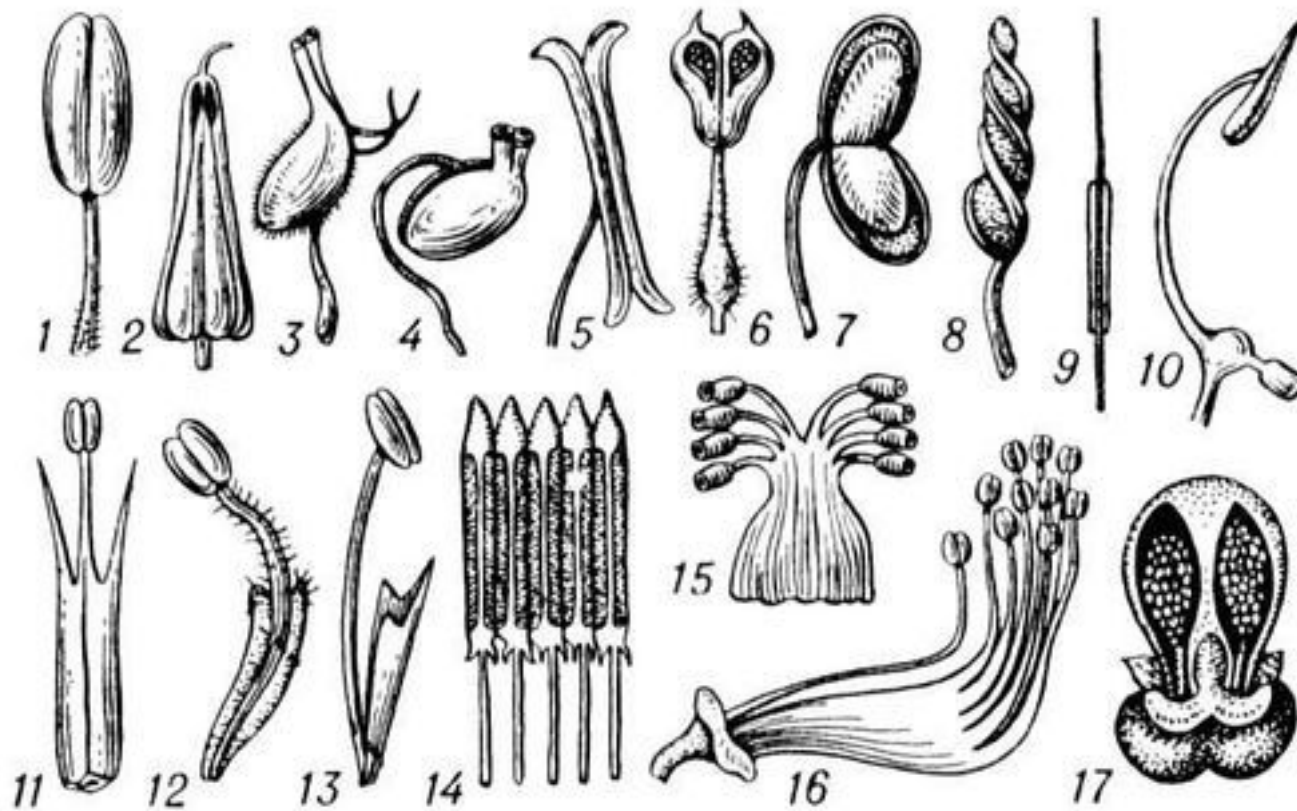
- Пыльник – это фертильная часть тычинки, в микроспорангиях которой осуществляется микроспорогенез, образуются и созревают пыльцевые зерна.
- Пыльники варьируют по форме и размерам. Различны также положения их в цветке, способ прикрепления к тычиночной нити, способ вскрывания. Чаще всего пыльник содержит 4 микроспорангия, однако число их может варьировать.



Строение тычинки (вид с разных сторон):
 1 - тычиночная нить:
 2 - пыльник:
 3 - связник.



Поперечный разрез пыльника
 капусты огородной
 (*Brassica oleracea*)



Тычинки разных растений: 1 — белены чёрной; 2 — подснежника белоснежного; 3 — голубики; 4 — грушанки крупноцветковой; 5 — душистого колоска пахучего; 6 — толокнянки альпийской; 7 — пикульника узколистного; 8 — золототысячника лугового; 9 — вороньего глаза обыкновенного; 10 — шалфея лугового; 11 — лука; 12 — борца; 13 — бурачка Гмелина; 14 — одуванчика лекарственного (5 тычинок, сросшихся пыльниками); 15 — истода (8 тычинок, сросшихся тычиночными нитями); 16 — гороха посевного (9 тычинок, сросшихся в нижней части тычиночными нитями, одна — свободная); 17 — любки двулистной (тычинка и рыльце пестика).

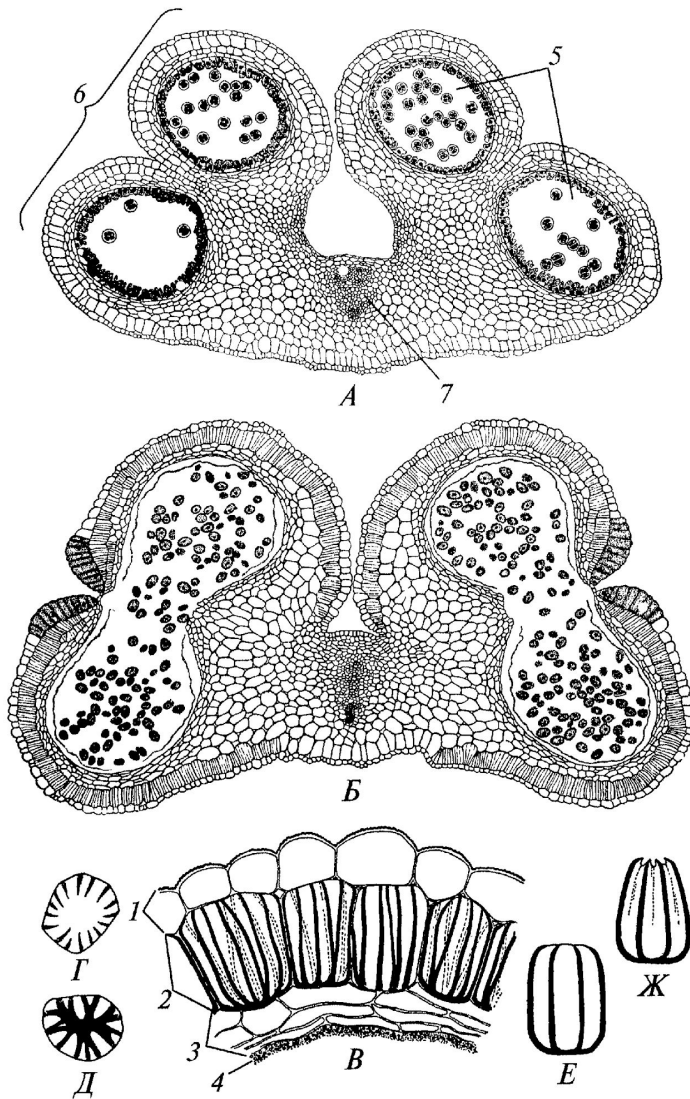
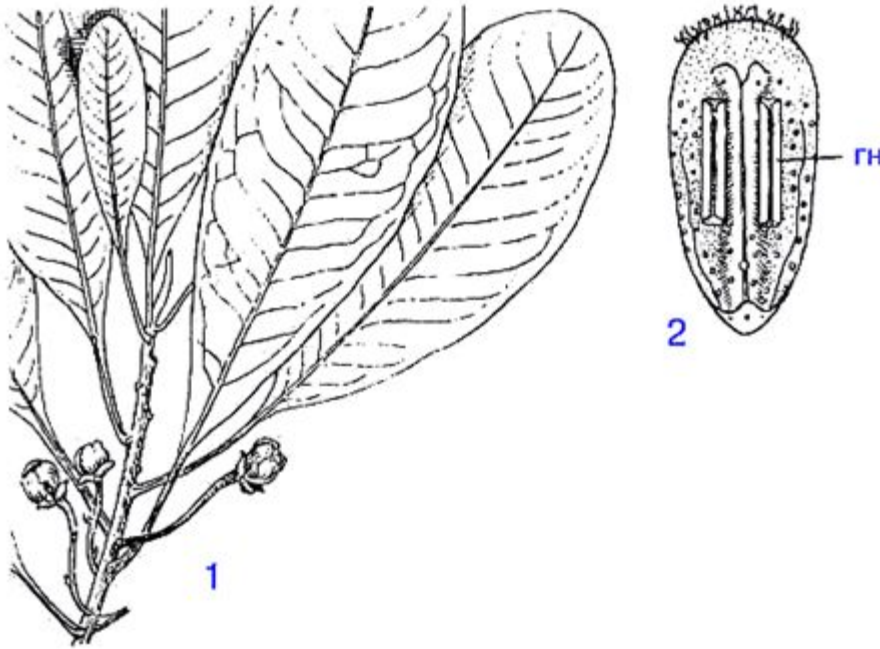


Рис. 229. Строение пыльника *Lilium* (лилии):

А, Б — поперечный срез пыльника на более ранней (*А*) и на более поздней (*Б*) стадиях развития; *В* — детали строения стенки пыльника; *Г—Ж* — строение клеток фиброзного слоя, толстые черные линии — утолщения стенки: *Г* — вид клетки с верхней, или наружной стороны, *Д* — она же с нижней, или внутренней стороны, *Е* — клетка фиброзного слоя сбоку, до вскрывания пыльника, *Ж* — она же после вскрывания пыльника; *1* — эпидерма, *2* — эндотеций (фиброзный слой), *3* — средние слои, *4* — тапетум, *5* — гнездо пыльника, *6* — тека, *7* — связник

Эволюция тычинки

Тычинки плоские, листоподобные со значительными стерильными участками и 3 сосудистыми пучками. Ни связника, ни тычиночной нити нет. Пыльники находятся на нижней стороне тычинки.



Дегенерия (*Degeneria vitiensis*):
1 - цветущая ветвь; 2 - тычинка с нижней стороны (гн - гнезда пыльника).

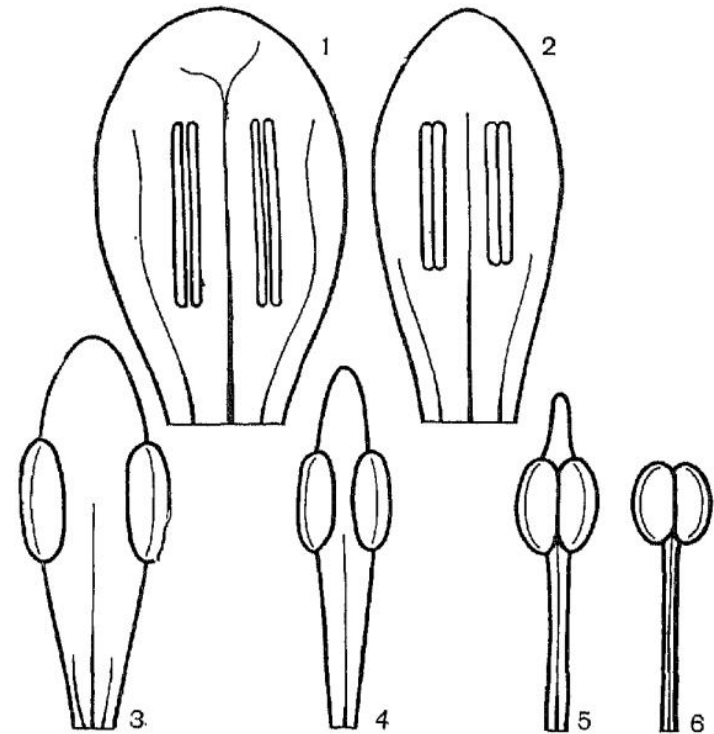


Рис. 16. Стадии эволюции тычинок (микроспорофиллов) (1—6) от примитивного микроспорофилла дегенерии фиджийской (*Degeneria vitiensis*) (1) до высоко-специализированного типа (6).

Стаминодии у пиона



У некоторых видов часть тычинок теряет первоначальную функцию, становится стерильной (лишены пыльников) и превращается в так называемые **стаминодии**.

Иногда пыльники преобразуются в **нектарники** - секреторные части цветка, выделяющие нектар.

Превратиться в нектарники могут также лепестки, их части, части пестика и даже выросты цветоложа.

Нектарники имеют разнообразную форму, располагаются обычно в глубине цветка и нередко выделяются своей блестящей поверхностью.

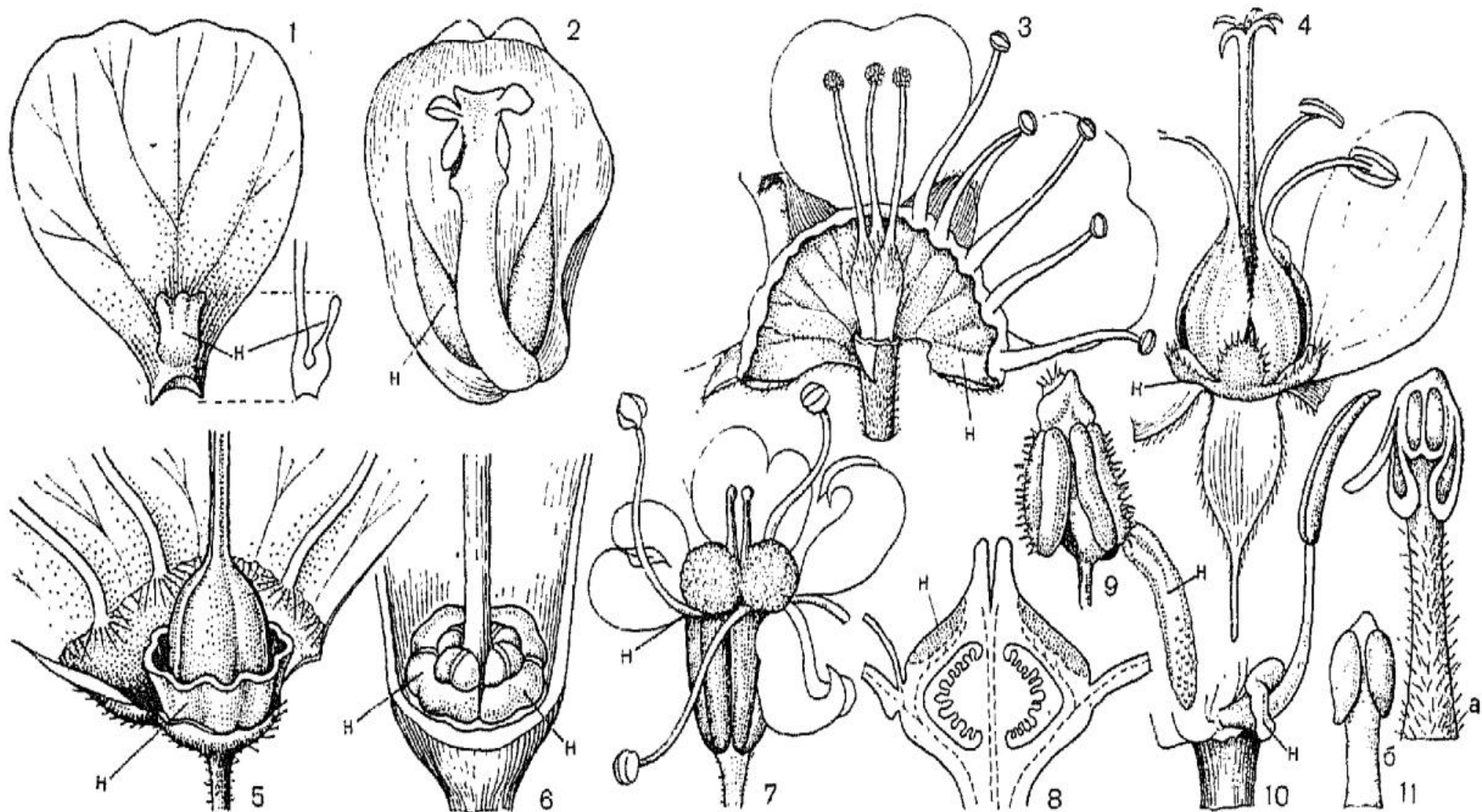
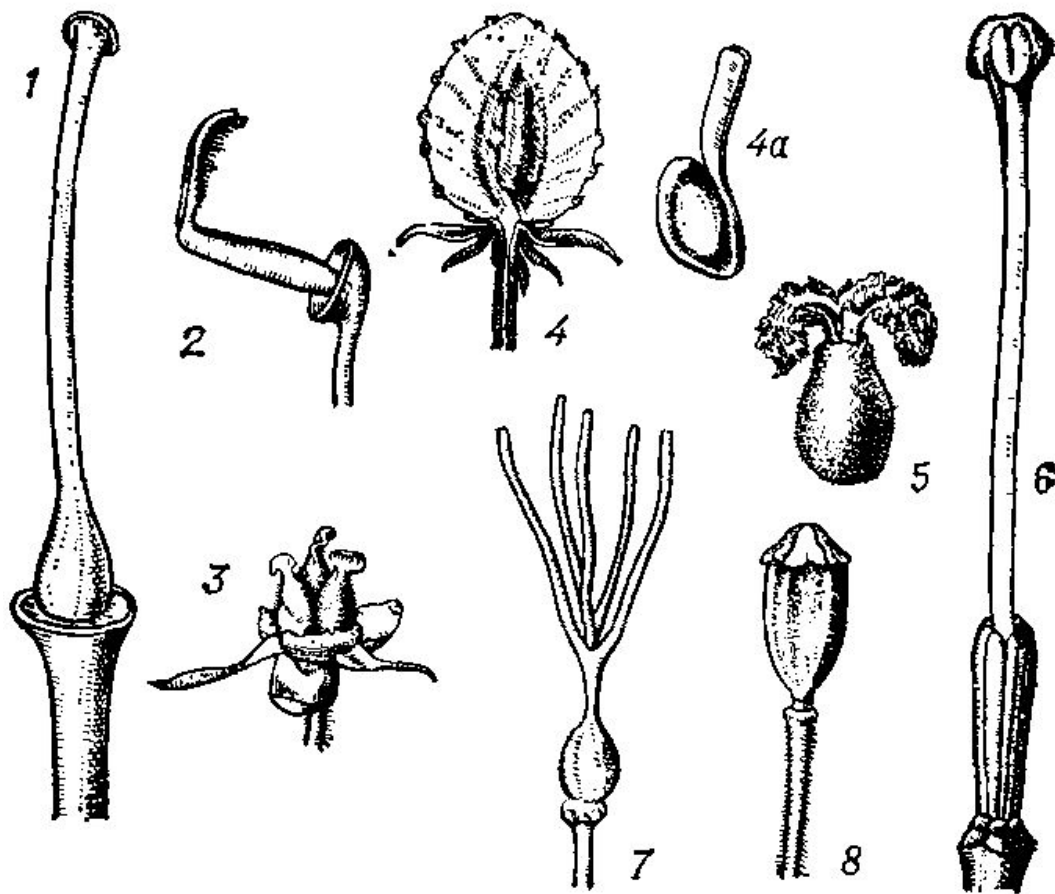


Рис. 20. Некоторые типы нектарников (*n*):

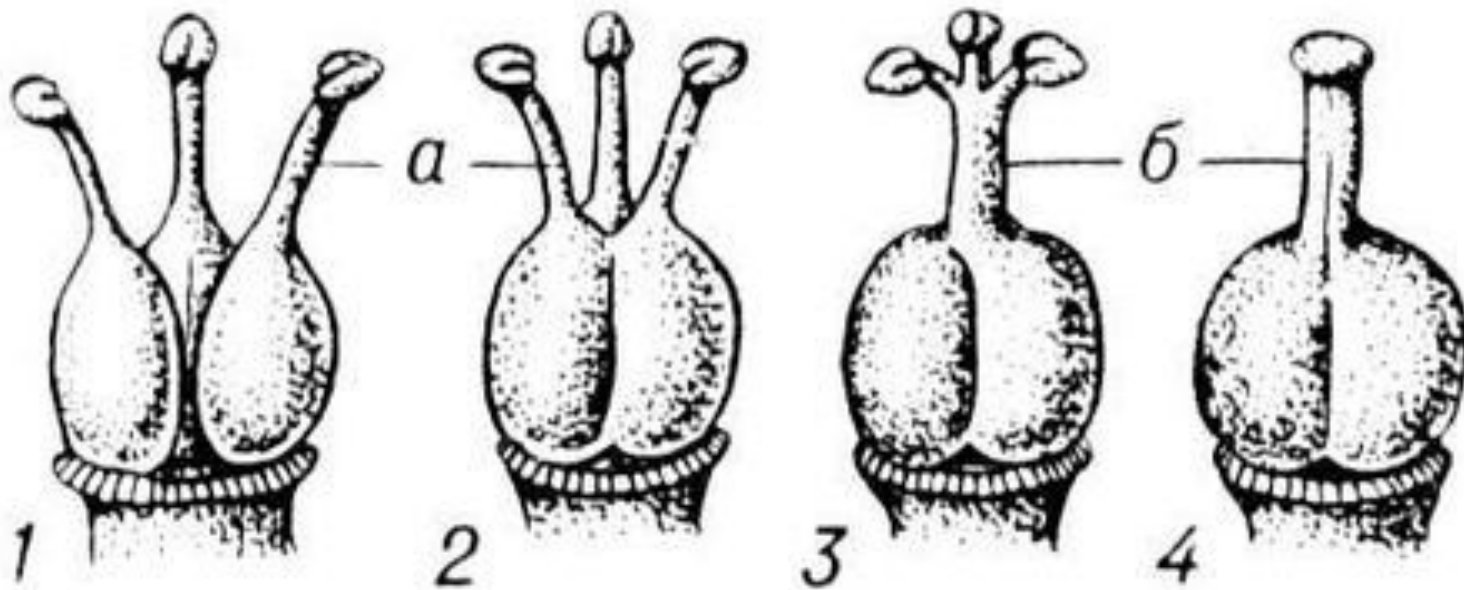
1 — лепесток едкий (*Ranunculus acer*); 2 — барбарис Тунберга (*Berberis thunbergii*); 3 — пузыреплодник амурский (*Physocarpus amurensis*), слева тычинки не изображены; 4 — герань луговая (*Geranium pratense*); 5 — синюха голубая (*Polemonium coeruleum*); 6 — медунца мягчайшая (*Pulmonaria mollissima*), околоцветник и тычинки не изображены; 7 — сыть обыкновенная (*Aegorodium podagraria*); 8 — камнеломка теневая (*Saxifraga umbrosa*); 9 — фиалка гибридная (*Viola hybrida*); 10 — ночная фиалка (*Hesperis* sp.); 11 — авокадо американское (*Persea americana*), а — фертильная тычинка, б — стерильная тычинка (нектарник).

- **Гинецей** основная часть цветка, участвующая в образовании плода, состоит из плодолистиков или карпелл



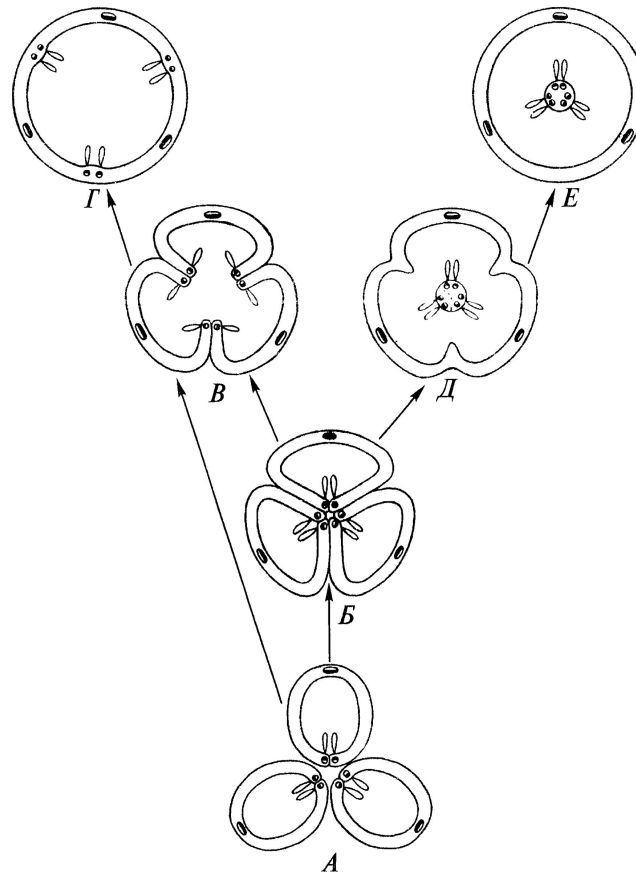
ПЕСТИК состоит из завязи и рыльца, часто приподнятого с помощью стилодия или столбика. Образуется в результате смыкания или срастания краёв одного (простой пестик) или нескольких (сложный пестик) плодолистиков.

Различные формы пестиков: 1,2 — один простой пестик (1 — черешня, 2 — горох); 3 — три простых пестика (пион); 4 — много простых пестиков на разросшемся цветоложе (земляника, 4а — отдельный пестик); 5—8 — сложные пестики: 5 — из двух плодолистиков (грецкий орех), 6 — из трёх плодолистиков (лилия), 7 — из пяти плодолистиков (лён), 8 — из нескольких плодолистиков (мак).



Гинецей: 1 — апокарпный, 2, 3, 4 — ценокарпный; а — стилодии; б — столбик.

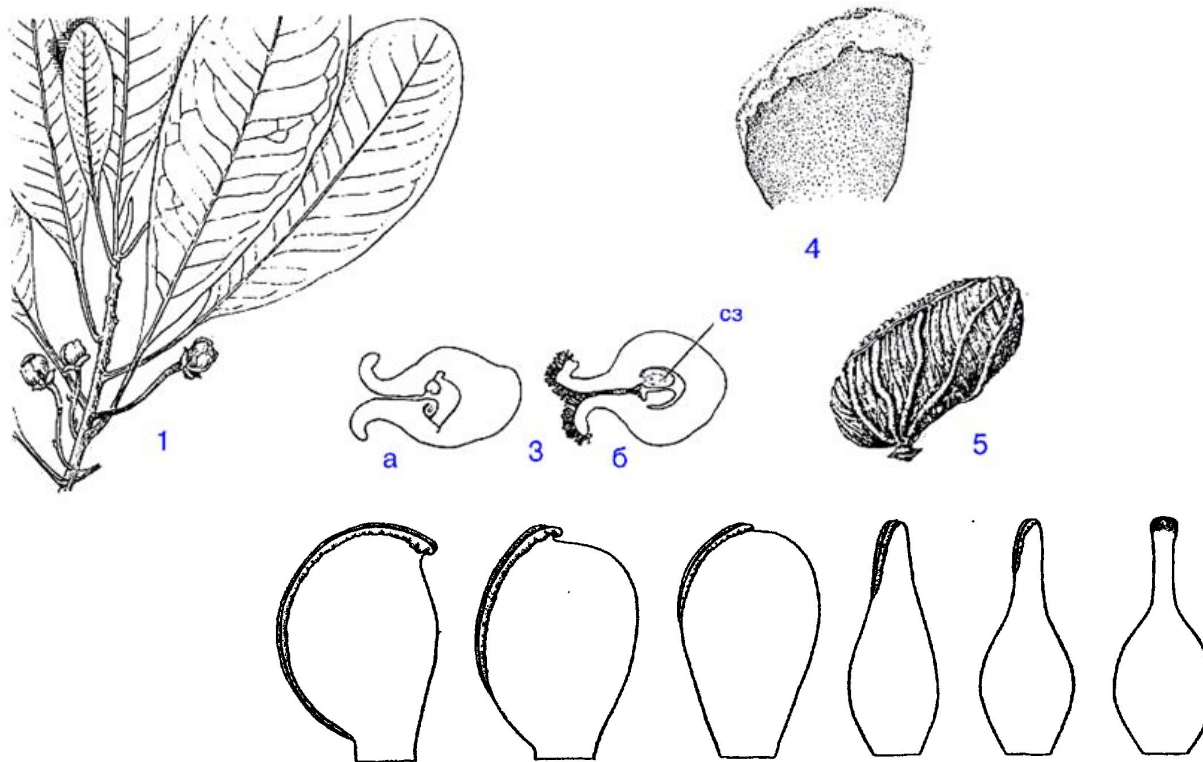
Классификация типов гинецея



A—E — типы гинецея и их вероятные эволюционные взаимоотношения (по А.Л. Тахтаджяну):
A — апокарпный, *B—E* — ценокарпный, *B* — синкарпный, *C, G* — паракарпный, *D, E* — лизикарпный

Дегенерия (*Degeneria vitiensis*) : 1 – цветущая ветвь, 3 - завязь в поперечном разрезе на ранней (а) и более поздней (б) стадии развития (сз - семязачатки);

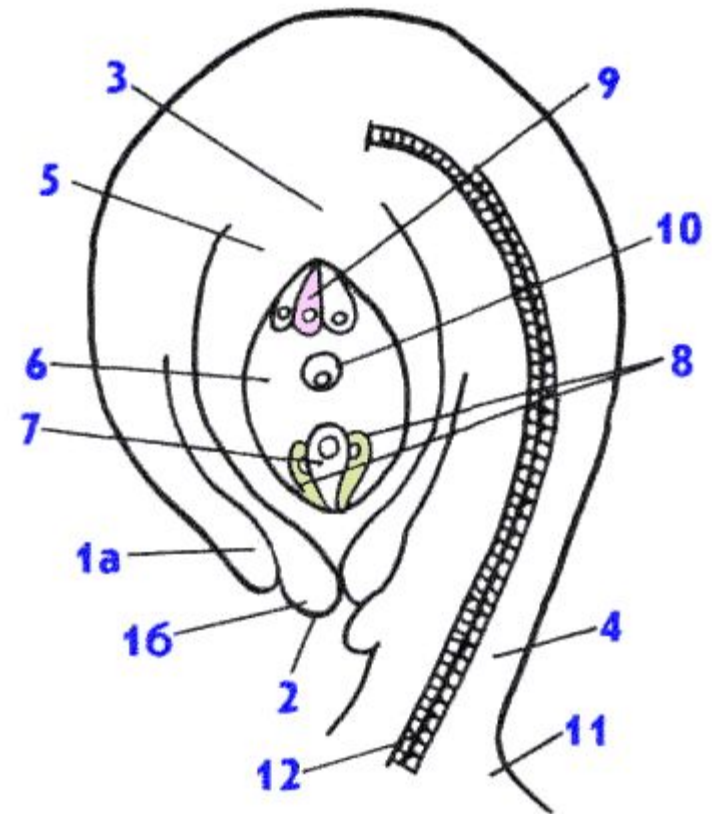
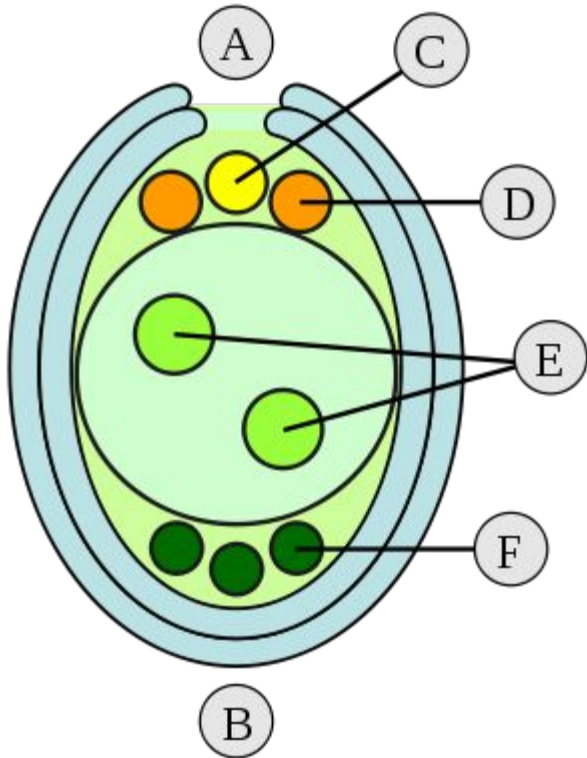
4-пестик; 5 - плод.



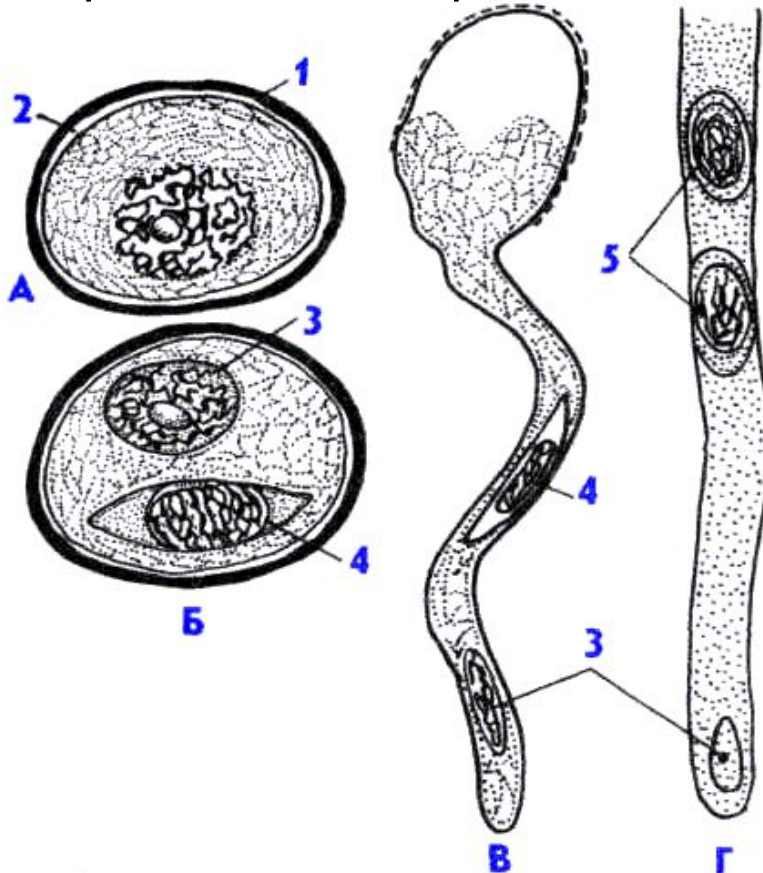
Завязь образована плодолистиком, который в молодости не срастается своими краями и остается, в отличие от громадного большинства покрытосеменных, незамкнутым. Рыльцевая поверхность соответствует краям плодолистика. Плоды *Degeneria* многосемянные, сухие, но без явных способов вскрывания.

Строение семязачатка (семяпочки) и зародышевого мешка (женского гаметофита) покрытосеменных растений

1 - покровы семязачатка, или интегументы (а - наружный, б - внутренний), 2 - микропиле , 3 - халаза , 4 - фуникулус , 5 - нуцеллус , 6 - зародышевый мешок , 7 - яйцеклетка , 8 - синергиды , 9 - антиподы ,
10 - вторичное ядро, 11 - плацента , 12 -проводящий пучок.



Микрогаметогенез у покрытосеменных единообразен и начинается с митотического деления одноядерной микроспоры, дающего две клетки внутри ее исходной оболочки. Одна из них называется клеткой трубки (сифоногенной), а вторая – генеративной (спермиогенной). Мужской гаметофит многих видов ко времени рассеивания пыльцы при вскрывании пыльника находится именно на этой двухклеточной стадии. У других видов генеративное ядро делится, давая начало двум мужским гаметофитам, или спермиям, несколько раньше.



Строение, развитие и прорастание пыльцевого зерна покрытосеменных.

А - микроспора , Б - пыльцевое зерно , В - формирование пыльцевой трубки, Г - часть пыльцевой трубки .

1 - экзина , 2 - интина , 3 - вегетативная клетка, дающая начало пыльцевой трубке, 4 - генеративная клетка, дающая начало спермиям, 5 - спермии.

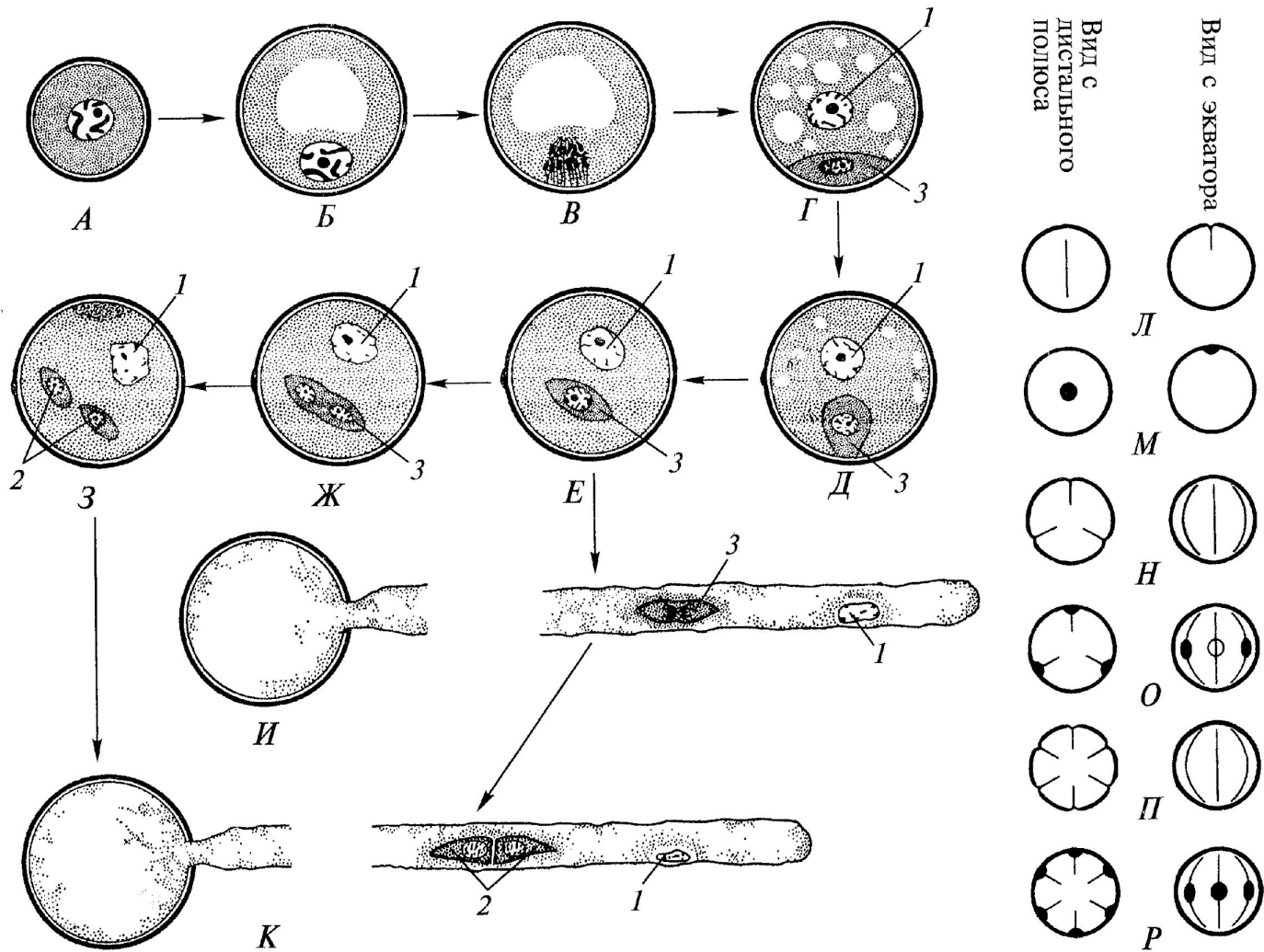


Рис. 238. Развитие мужского гаметофита (А—К) у растений с двухклеточной пыльцой (А—Е, И, К) и у растений с трехклеточной пыльцой (А—З, К). Разнообразие апертур пыльцевых зерен (Л—Р): Л — дистально-однобороздное, М — дистально-однопорое, Н — зонально-трибороздное, О — зонально-трибороздноорое, П — зонально-многобороздное, Р — зонально-многобороздноорое пыльцевое зерно; 1 — ядро сифоногенной клетки; 2 — спермии; 3 — спермиогенная клетка

Пыльца (микроспоры)

Пыльца окружается прочной наружной оболочкой – экзиной и целлюлозно-пектиновой внутренней оболочкой – интиной. Экзина состоит из очень стойкого вещества спорополлинина, образуемого частично тапетумом, а частично микроспорой. Интина откладывается протопластом микроспоры. Размеры и форма пыльцевых зерен сильно варьирует. Их диаметр составляет от менее 20 до более 250 нм. Пыльцевые зерна прорастают через поры.



Photograph by David Scharf, Getty

Visions of Earth
National Geographic, February 2007
© 2007 National Geographic Society. All rights reserved.

Мегагаметогенез – это развитие мегаспоры в женский гаметофит.

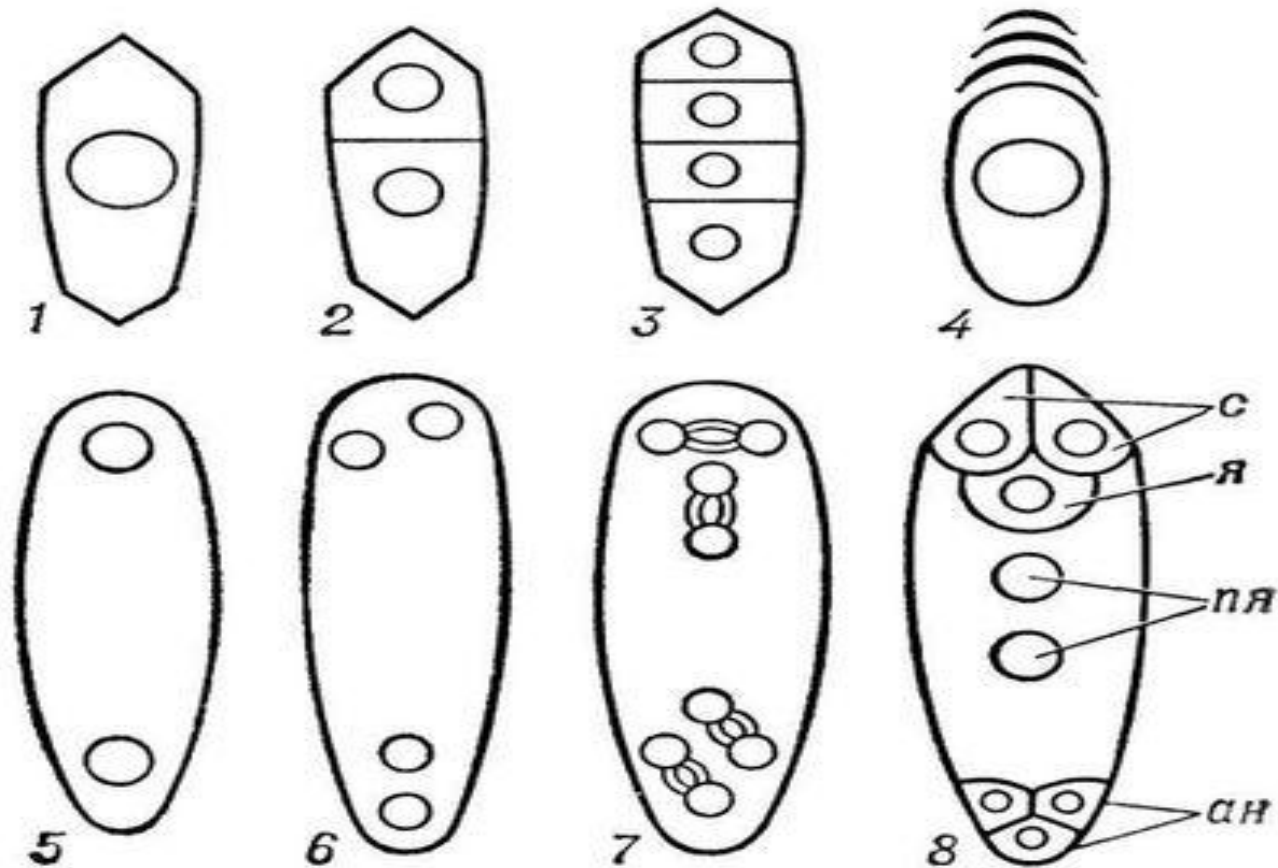
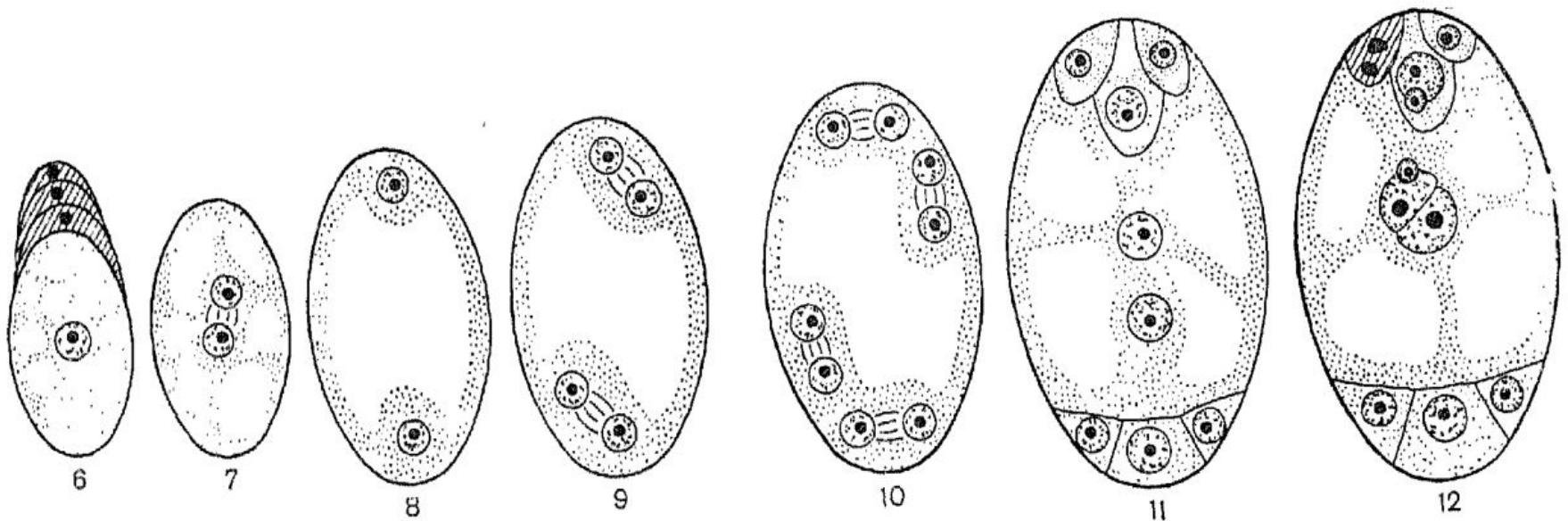


Схема развития зародышевого мешка нормального типа: 1 — макроспороцит; 2 — диада; 3 — тетрада; макроспор; 4 — 1-ядерный мешок и три отмирающие макроспоры; 5 — 2-ядерный мешок; 6 — 4-ядерный мешок; 7 — телофаза третьего митоза, 8-ядерный мешок; 8-зрелый зародышевый мешок; с — синергиды, я — яйцеклетка, п.я. — полярные ядра, ан — антиподы.

Схема развития женского гаметофита Polygonum-типа



6- мегаспора, 7-8 первое деление ядра мегаспоры, 9 – второе деление, четырехядерная стадия развития, 10 – третье деление, восьмиядерная стадия, 11 – зрелый семиклеточный женский гаметофит, 12 – двойное оплодотворение.

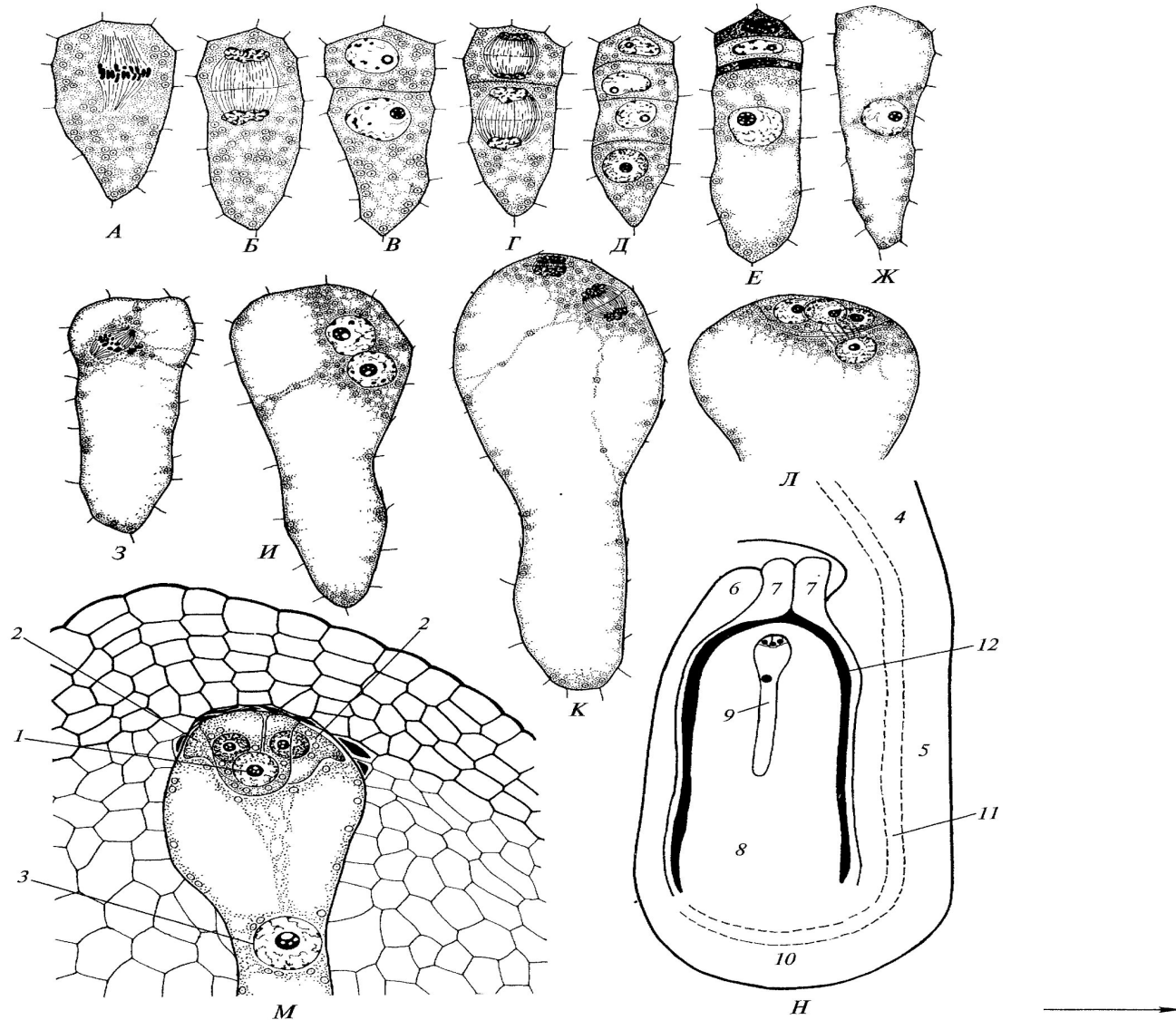


Рис. 242. Мегаспорогенез и формирование женского гаметофита Schisandra-типа у *Nuphar lutea* (кубышки):

А, Б — первое деление мейоза; В — диада клеток после первого деления мейоза; Г — второе деление мейоза; Д — тетрада мегаспор; Е — халазальная мегаспора тетрады сильно увеличена; Ж — халазальная мегаспора перед первым митозом; З — первый митоз; И — гаметофит после первого митоза; К — второй митоз; Л — микропиллярная часть гаметофита после второго митоза; М — микропиллярная часть сформированного гаметофита; Н — схема продольного среза через семязпочку с зародышевым мешком; 1 — яйцеклетка; 2 — синергиды; 3 — единственное полярное ядро; 4 — свободная часть фуникулуса; 5 — часть фуникулуса, приросшая к наружному интегументу; 6 — наружный интегумент; 7 — внутренний интегумент; 8 — нуцеллус; 9 — зародышевый мешок; 10 — халаза; 11 — проводящий пучок; 12 — пространство между нуцеллусом и интегументом









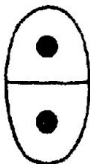









Типы женского гаметофита	Мегаспорогенез			Развитие женского гаметофита			
	1	2	3	4	5	6	7
Моноспорический (Polygonum-типа)							
Биспорический (Allium-типа)				×			
Тетраспорический (Adoxa-типа)				×	×		

Рис. 241. Развитие моно-, би- и тетрапорических женских гаметофитов:

1 — материнская клетка мегаспор; 2 — после первого деления мейоза; 3 — после второго деления мейоза; 4—6 — развитие женского гаметофита; 7 — сформированный гаметофит

Советский цитолог и эмбриолог растений.
С 1894 года - профессор Киевского университета.

Основатель научной школы,
академик Российской академии наук
(с 1918 года) и Всеукраинской академии наук
(с 1924 года).

В 1898 году открыл
двойное оплодотворение у
покрытосеменных растений.

Заложил основы
морфологии хромосом и
кариосистематики.

Автор ряда работ
по микологии и сравнительной анатомии.



**Сергей Гаврилович
Навашин**
(1857-1930)

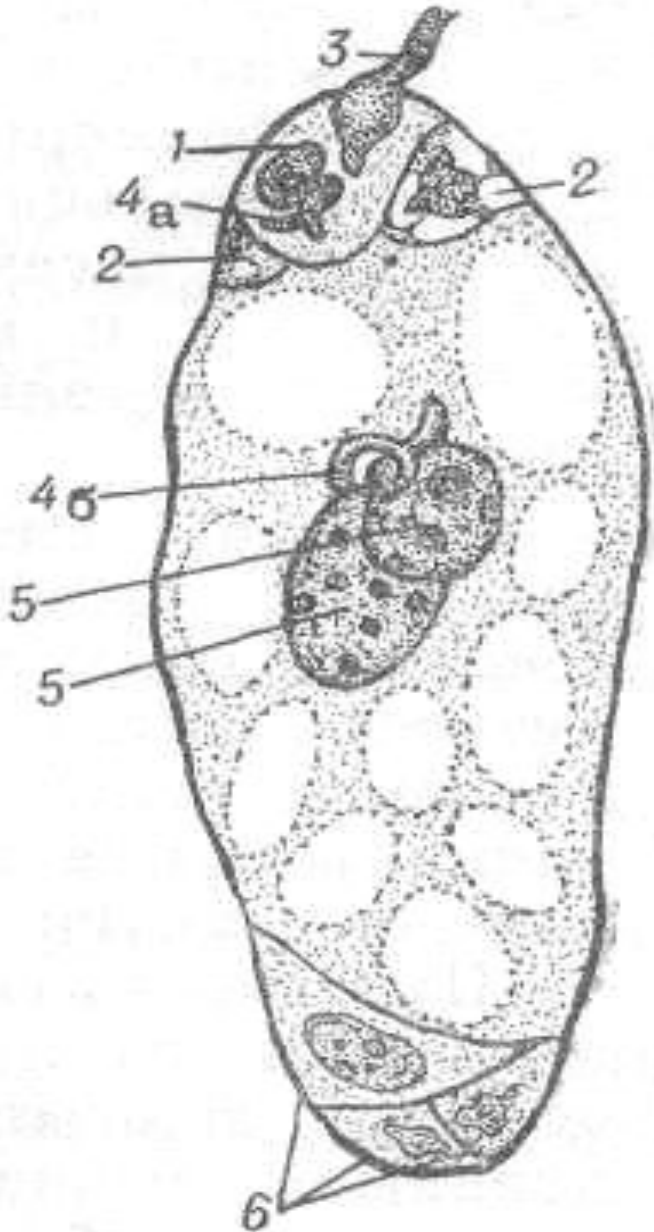
Половой процесс



Сергей Гаврилович
Навашин
(1857–1930).

В 1898 г. С.Г.Навашин открыл, что в момент оплодотворения из пыльцевой трубочки, прильнувшей к семяпочке, выскользывают не одно, а два мужских ядра, проникающих затем в семяпочку. Одно из этих ядер сливается с яйцевой клеткой. Из продукта их слияния начинается развитие зародыша семени. Второе мужское ядро сливается с вторичным ядром зародышевого мешка. Продукт их слияния также развивается путем повторных делений, в результате чего вся свободная часть зародышевого мешка заполняется паренхиматической тканью (эндоспермом), служащей для отложения в молодых созревающих семенах запасных питательных веществ, которыми будет питаться зародыш при прорастании.

Двойное оплодотворение



Зародышевый мешок (женский заросток) покрытосемянного (цветкового) растения и двойное оплодотворение:

1 - яйцеклетка;

2 - клетки-помощницы;

3 - вскрывшаяся пыльцевая трубка.

Один из спермиев (4а) сливается с яйцеклеткой;

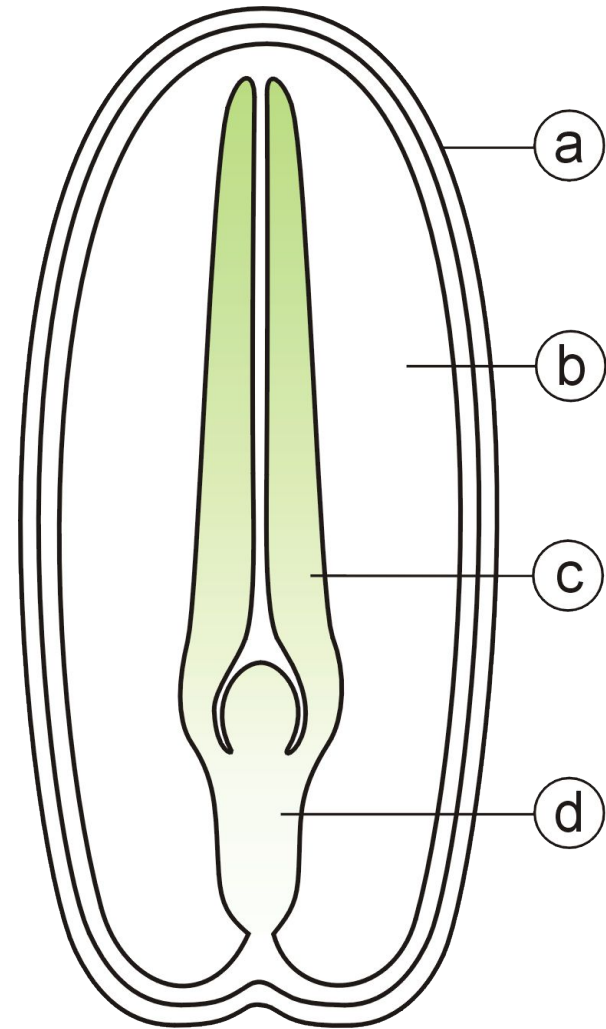
5 - полярные ядра, сливающиеся со вторым спермием (4б);

6 - три клетки в нижней части зародышевого мешка (антиподы)

С.Г. Навашин доказал, что эндосперм и сам зародыш возникают в результате особого акта оплодотворения, причем оба эти акта совершаются одновременно в одном и том же зародышевом мешке. Открытие профессора С.Г.Навашина сделало понятным многие особенности в строении семян растений, до тех пор казавшиеся совершенно необъяснимыми.

Через полгода после С.Г.Навашина и независимо от него явление двойного оплодотворения у высших цветковых растений открыл французский ботаник-цитолог Леон Гиньяр (Guignard L., 1852-1928).

После двойного оплодотворения начинается несколько процессов: первичное ядро эндосперма делится, образуя эндосперм; зигота развивается в зародыш; интегументы превращаются в семенную кожуру, стенка завязи и связанные с ней структуры формируют плод. Развитие семяпочки в семя сопровождается превращением завязи (а иногда и других частей цветка или соцветия) в плод.



ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ ЦВЕТКОВОГО РАСТЕНИЯ

