

Отдел Голосеменные



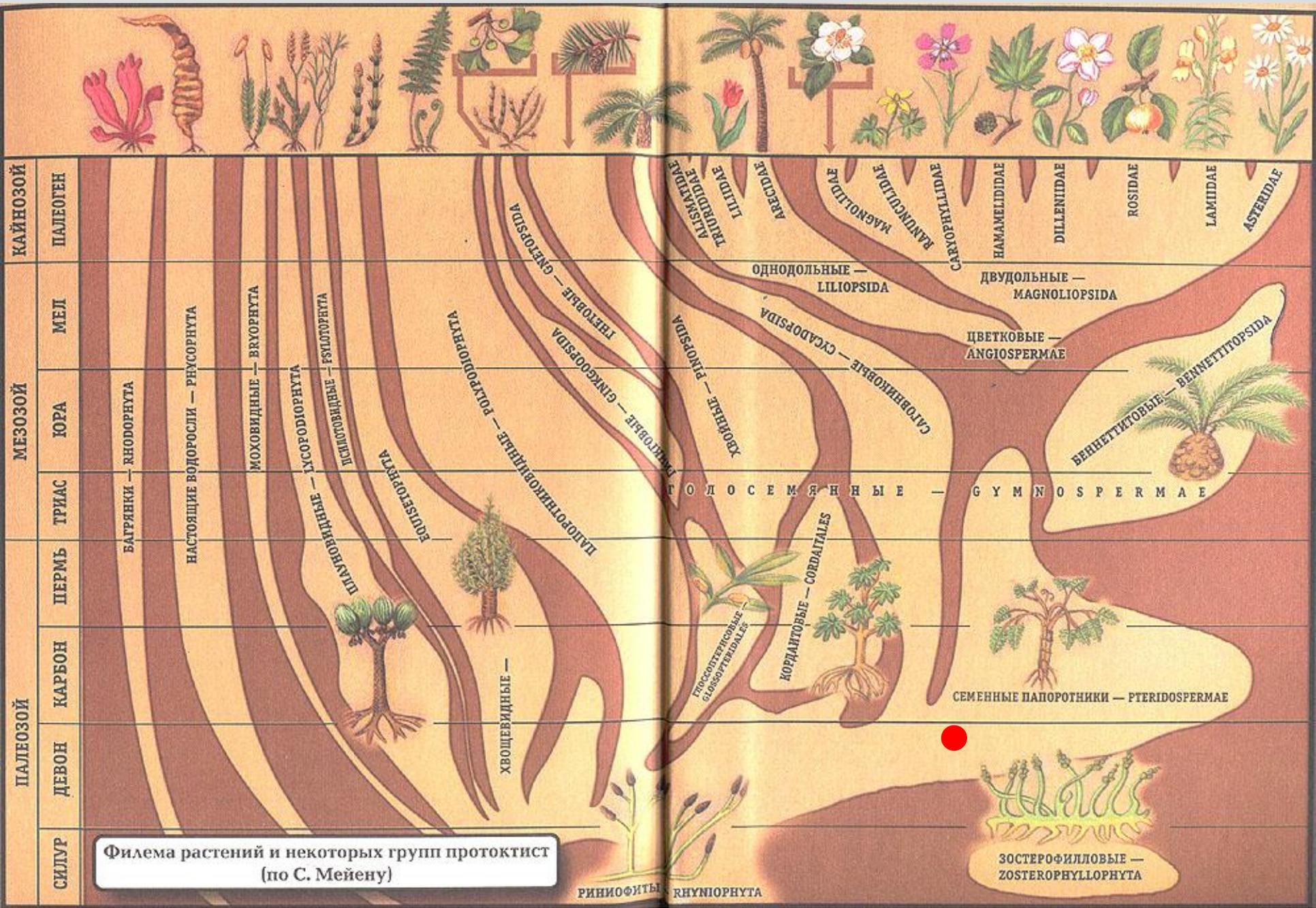
Гинкго



Гнетум



Сосна обыкновенная



Отдел Голосеменные (Pinophyta, или Gymnospermae)

Общая характеристика отдела

Наиболее древний отдел **семенных** растений. Представлен многочисленными ископаемыми и современными видами (всего около 700). Типовой род – **сосна** (Pinus).

Особенности жизненного цикла. Чередование поколений с доминированием бесполого поколения (спорофита).

Важнейшее эволюционное приобретение семенных растений – **внутреннее оплодотворение**.

Все голосеменные – **разноспоровые** растения.

Жизненные формы. Древоидные – вечнозеленые, реже листопадные деревья, иногда лианы (**гнетум**) и небольшие кустарники. Травянистых форм нет.

Листья по форме сильно варьируют: цельные (чешуевидные, игольчатые), двулопастные, перистые и дважды перистые.

Вторичная ксилема обычно состоит из лестничных трахеид (не сосудов).

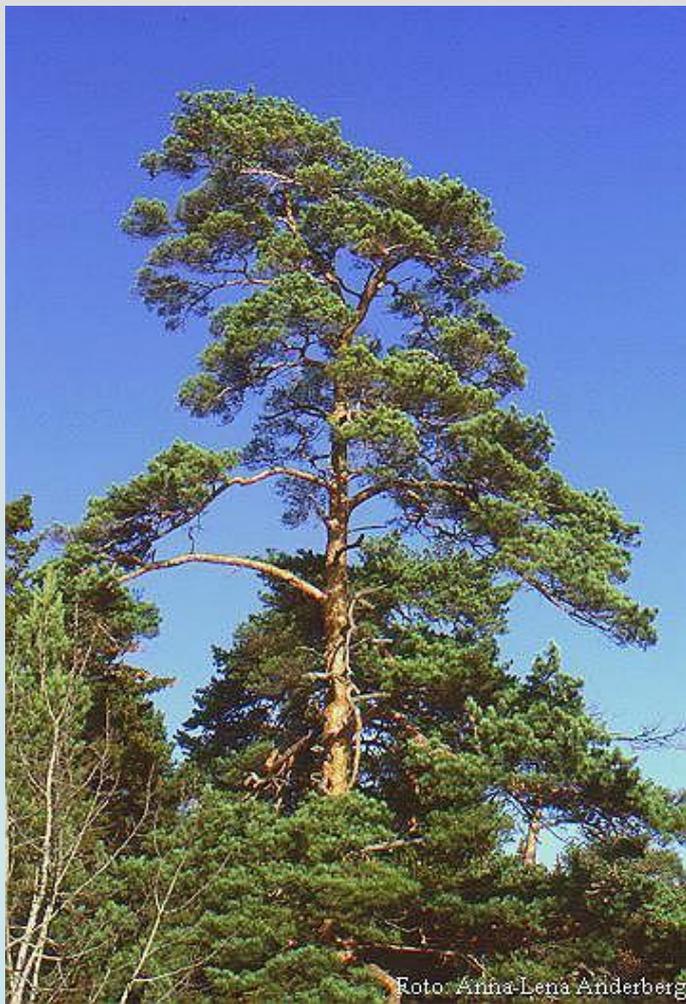


Фото: Anna-Lena Anderberg

Сосна обыкновенная

Отдел Голосеменные

Для голосеменных характерны **семязачатки** (семяпочки), состоящие из одного мегаспорангия, окруженного защитным покровом (интегументом). Интегумент образовался в результате редукции мегасинангия: только центральный мегаспорангий остался фертильным.

Семязачатки голые (отсюда название отдела), расположены на мегаспорофиллах, собранных в **мегастробилы**. Совокупность мегаспорофиллов у голосеменных называется **шишкой**. Завязь (замкнутая полость мегаспорофилла) отсутствует.



Foto: Marianne Hamnede

Молодая шишка
(мегастробил)

Микроспоры (пыльца) находятся в пыльниках (микроспорангиях), расположенных на микроспорофиллах. Микроспорофиллы обычно собраны в **микростробилы**.



Foto: Arne Anderberg

Гаметофиты.

Мужской гаметофит крайне редуцирован и помещается в **пыльцевом зерне**. Он лишен антеридиев и достигает полного развития на мегаспорангии.

Пыльцевые зерна (пыльца) разносятся ветром и, достигнув семязачатка, осуществляют оплодотворение. В адаптивном отношении чрезвычайно важно, что впервые в эволюции растений процесс оплодотворения становится **независимым от капельно-жидкой водной среды**.



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. 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**.

Сосна обыкновенная. Шишка



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.

Отдел Голосеменные

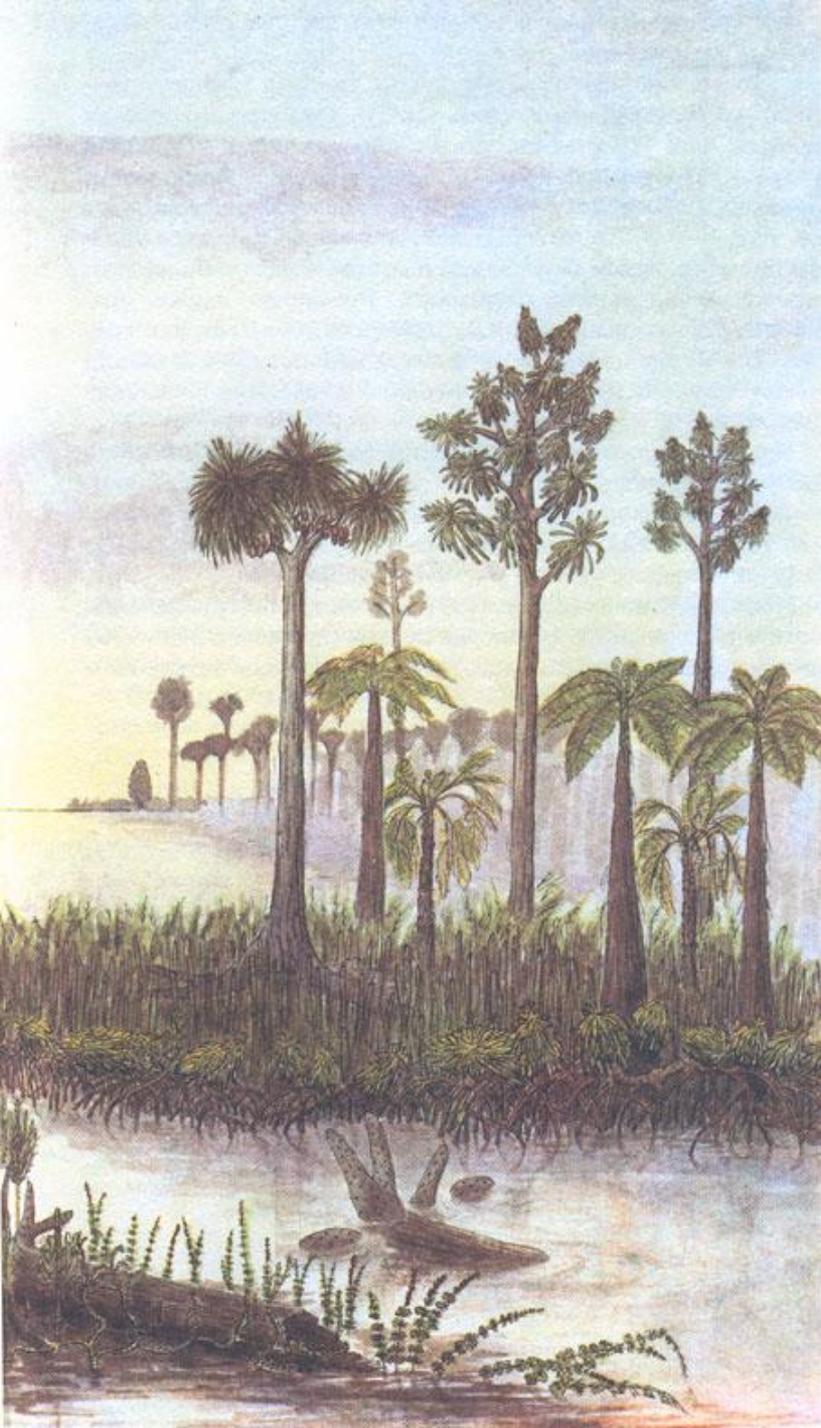
В результате семенные растения приобрели серьезные преимущества в борьбе за существование, что и определило их расцвет при постепенном иссушении климата.

Голосеменные – **очень древняя** группа высших растений. Ее представители найдены в отложениях девона, около 350 млн. лет назад.

Расцвет группы начался в конце палеозоя и продолжился в мезозое (триас, юра, мел), особенно в период активного горообразования, поднятия материков и иссушения климата.

В это время голосеменные заняли место папоротниковидных в растительном покрове Земли.

Сейчас голосеменные распространены по всему земному шару. В умеренных широтах Северного полушария они образуют обширные хвойные леса, называемые **тайгой**.

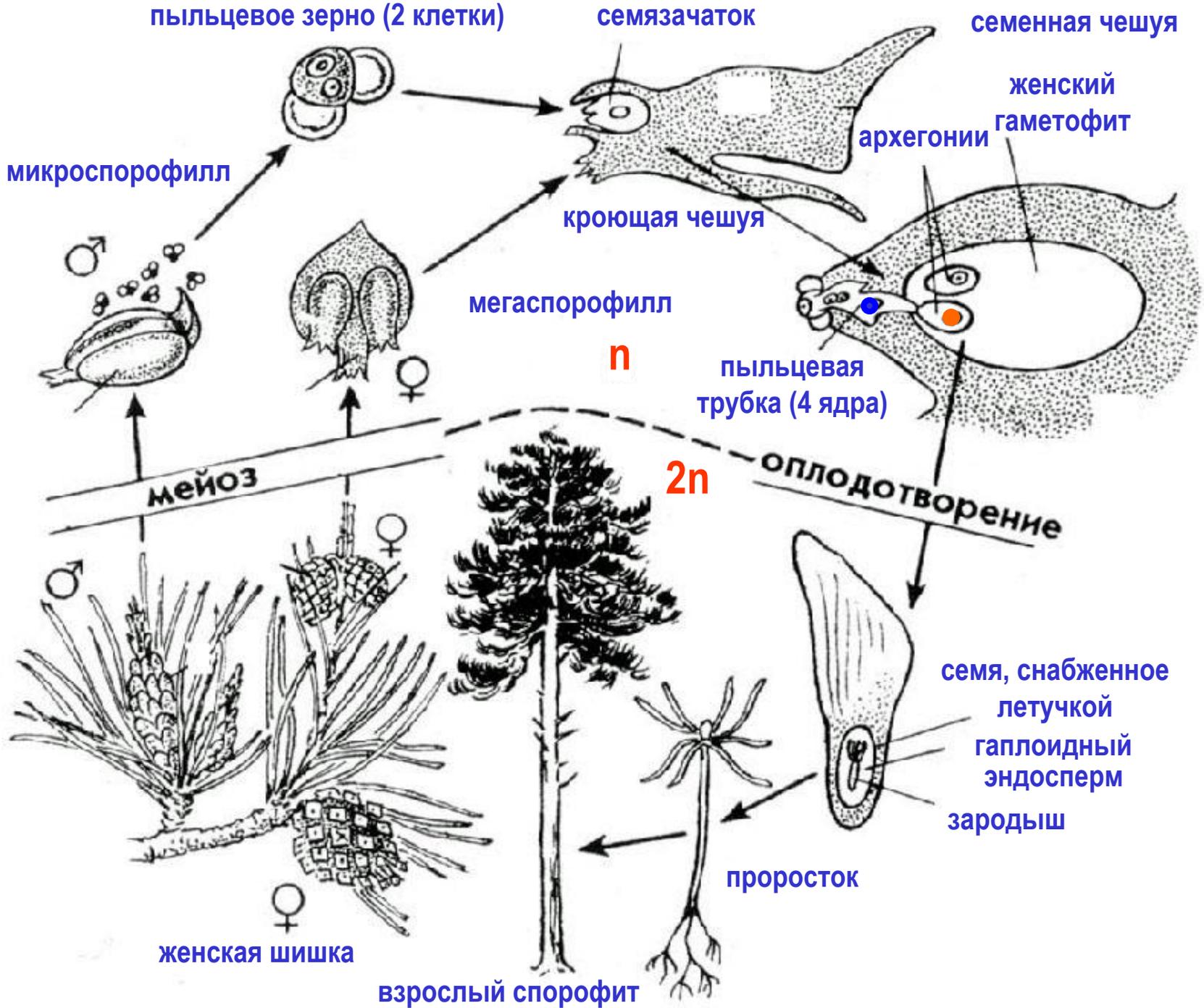




Энцефалартос (*Encephalartos sp.*)

Общая характеристика отдела (окончание)

У подавляющего большинства голосеменных микро- и мегаспорофиллы собраны в шишки (стробилы), обособленные от вегетативной части. Ось стробила – это б.м. укороченный спороносный побег, стебель со спороносными листьями. У подавляющего большинства голосеменных стробилы однополые (**микростробилы** и **мегастробилы**). Их строение у голосеменных исключительно разнообразно. Они могут быть одиночными, как у многих саговниковых (фото), или собраны вместе, аналогично соцветиям цветковых растений. Только у вымершей группы беннеттитовых стробилы были обоеполыми – содержали одновременно микро- и мегаспорофиллы.



пыльцевое зерно (2 клетки)

семязачаток

семенная чешуя

микроспорофилл

архегонии

женский гаметофит

кроющая чешуя

мегаспорофилл

n

пыльцевая трубка (4 ядра)

мейоз

оплодотворение

2n

семя, снабженное летучкой гаплоидный эндосперм зародыш

женская шишка

проросток

взрослый спорофит

Отдел Голосеменные

Классификация: два **вымерших** и четыре **современных** класса.

Класс 1. **Семенные папоротники** (Pteridospermae) 2 рода, ~300 видов.

Класс 2. **Беннеттитовые** (Bennettitopsida)

Класс 3. **Саговниковые** (Cycadopsida). 9 родов, 120 видов.

Класс 4. **Гинкговые** (Ginkgoopsida). 1 род и вид.

Класс 5. **Гнетовые** (Gnetopsida)

Порядок 1. Гнетовые. 1 род, 30 видов.

Порядок 2. Вельвичиевые. 1 род и вид.

Порядок 3. Эфедровые. 1 род, 40 видов.

Класс 6. **Хвойные** (Pinopsida)

Подкласс 1. **Кордаитовые** (Cordaitidae)

Подкласс 2. **Хвойные** (Pinidae) 55 родов, 560 видов.

Pteridospermae

Отдел Голосеменные: Класс 1. Семенные папоротники, или птеридоспермы

Общая характеристика класса 1

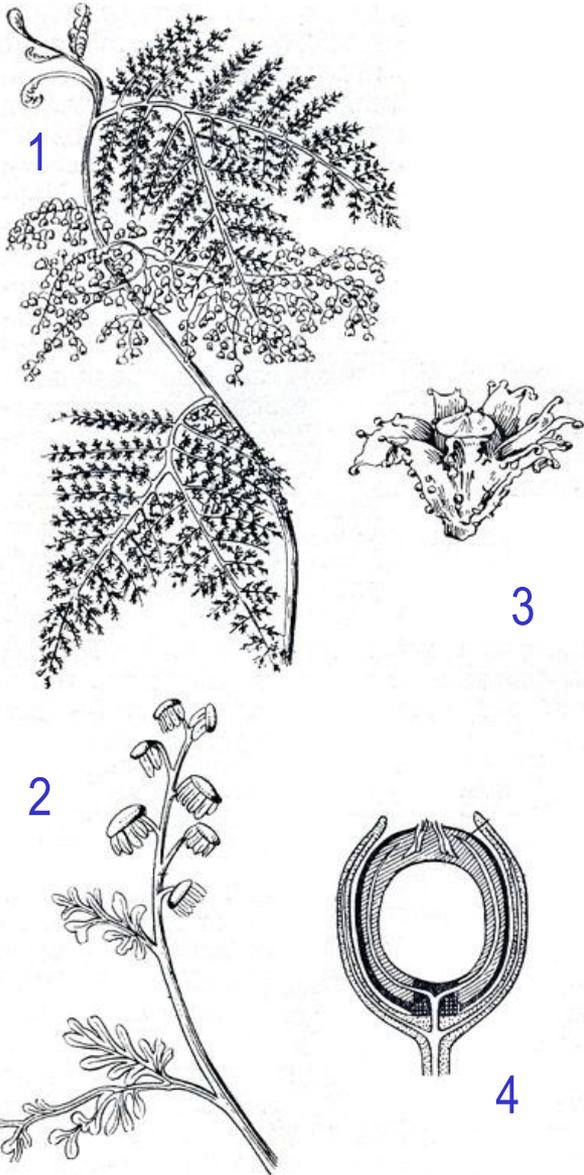
Полностью вымершие растения (существовали до конца палеозоя). Известно несколько сотен видов. Наиболее известные роды *калимматотека* (рис.) и *медуллоза*.

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.

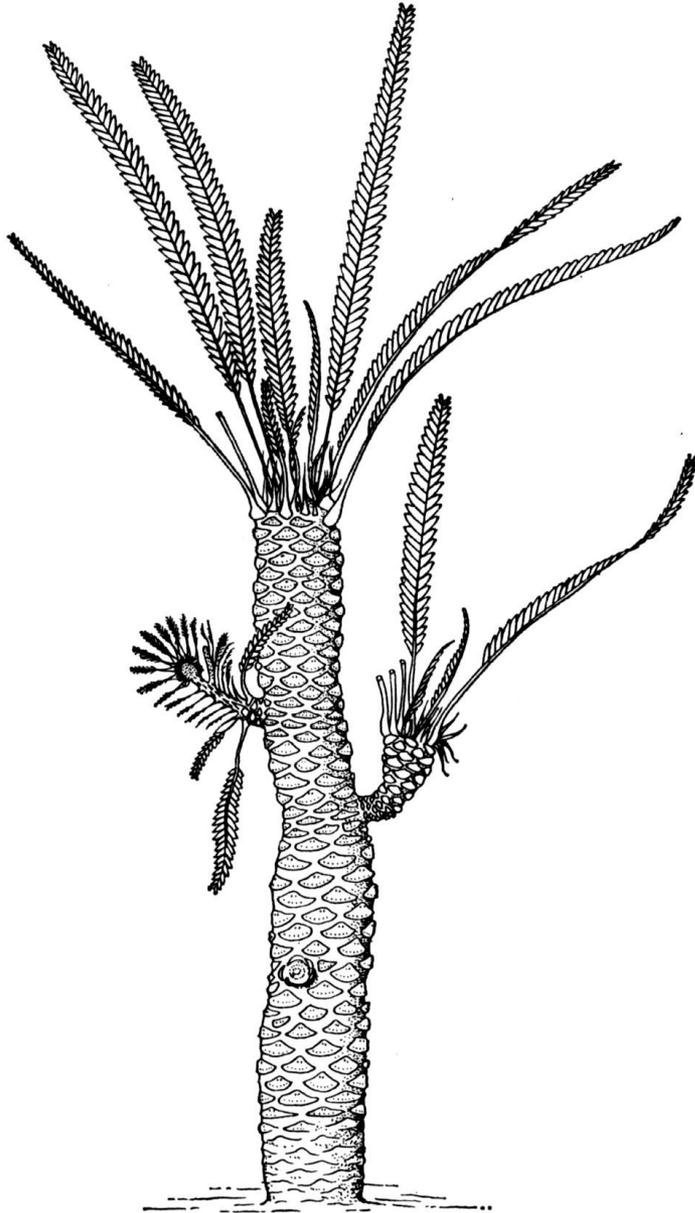
Калимматотека (*Calimmatotheca* sp.) 1 – внешний вид, 2 – фрагмент вайи с микроспорангиями, 3 и 4 – внешний вид и разрез семени.



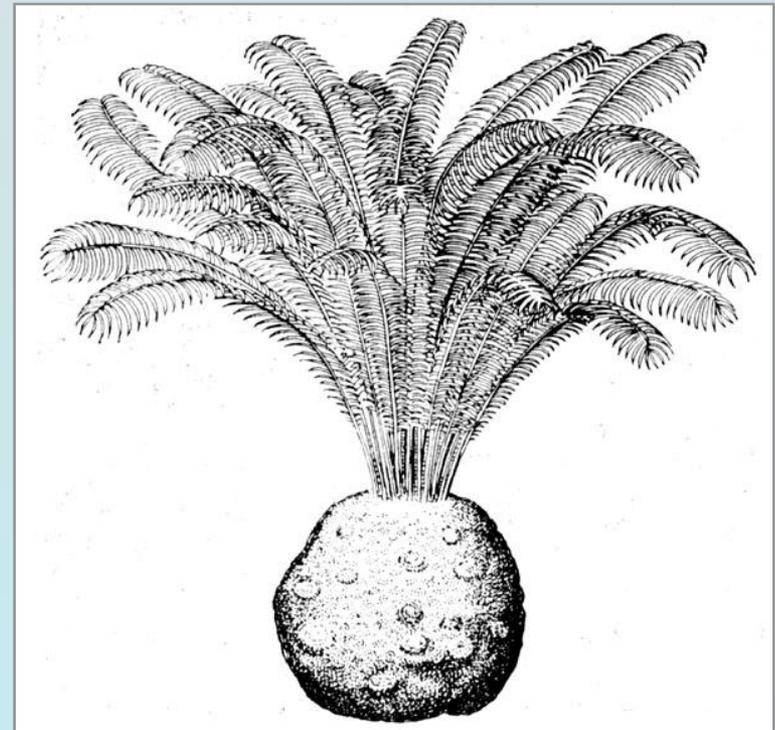
Отдел Голосеменные: Класс 2. Беннеттитовые

Общая характеристика класса 2 (начало)

Полностью вымершие растения (существовали до верхнего мела и вымерли в одно время с динозаврами). Наиболее известны роды **вильямсония** и **цикадеоидея**. Внешним обликом напоминали пальмы.

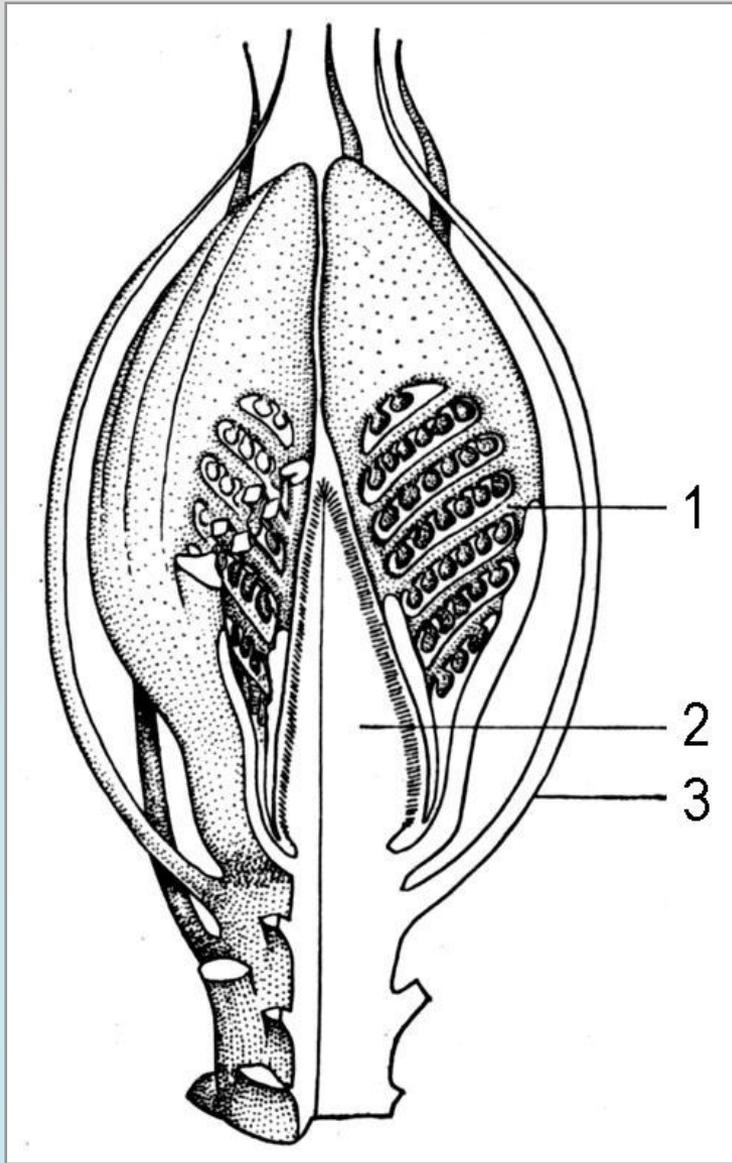


Вильямсония. Внешний вид (реконструкция)



Цикадеоидея. Внешний вид

Отдел Голосеменные: Класс 2. Беннеттитовые



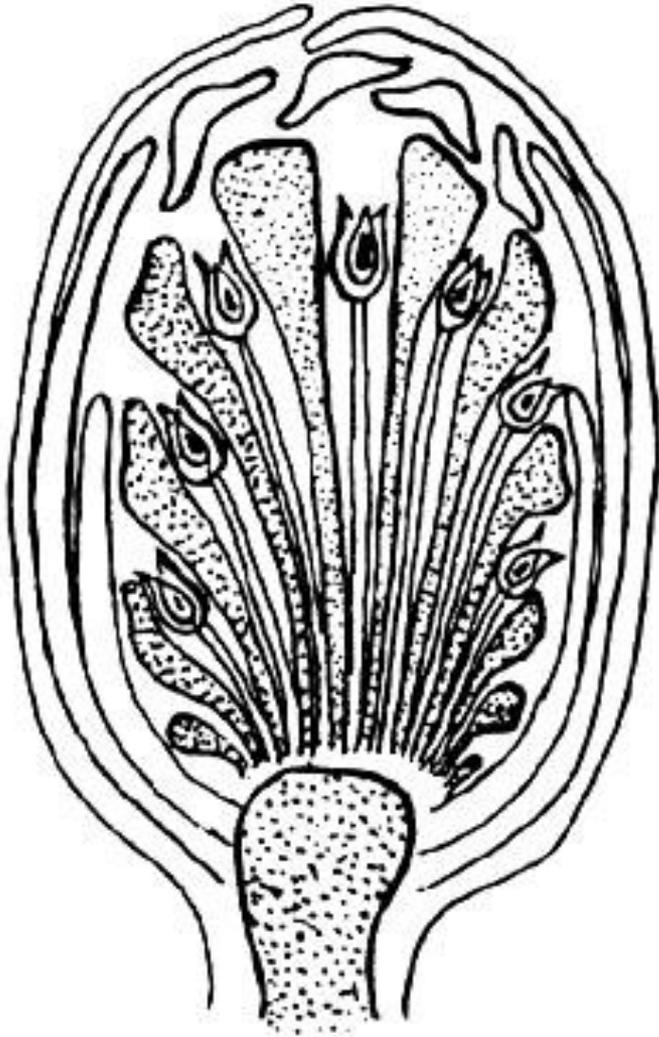
Общая характеристика класса 2 (продолжение)

Имели **обоеполые стробилы**, напоминающие по типу строения цветок магнолиевых – наиболее примитивных из современных покрытосеменных. Микроспорофиллы с большим числом микроспорангиев располагались на периферии стробиллов (1), а редуцированные мегаспорофиллы – в их центральной части (2). Каждый из них имел по одному семязачатку. Спорофиллы были окружены **покроволистиками** (3), функционально сходными с околоцветником цветковых растений.

Обоеполый стробил цикадеоидеи

Bennettitopsida

Отдел Голосеменные: Класс 2. Беннеттитовые



Общая характеристика класса 2 (окончание)

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.

**Женская часть
стробила беннеттитовых**

Cycadopsida

Отдел Голосеменные: Класс 3. Саговниковые



Замия широколистная
(*Zamia latifolia*) на Кубе

Общая характеристика класса 3 (начало)

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.

Общая характеристика класса 3 (окончание)

Многие виды очень декоративны. Наиболее холодостойкий из них – саговник поникающий (фото), происходящий из Южной Японии.

Кора и сердцевина содержит до 40% крахмала, поэтому в прошлом они использовались для получения **саго** – крахмалистого пищевого продукта.



Саговник поникающий
(*Cycas revoluta*)

Энцефалартос (Encerphalartos sp.). Южная Африка

Класс 3. Саговниковые



Энцефалартос (Encephalartos sp.)



Класс 3. Саговниковые



Энцефалартос (Encephalartos sp.)

Ginkgoopsida



Отдел Голосеменные: Класс 4. Гинкговые

Общая характеристика класса 4 (начало)

Единственный современный представитель этого класса – **гинкго двулопастный** (*Ginkgo biloba*). Его называют живым ископаемым, поскольку его ближайшие виды вымерли десятки миллионов лет назад. В начале мела гинкговые, согласно ископаемым остаткам, были основными лесообразующими породами умеренной и теплоумеренной зон Северного полушария.

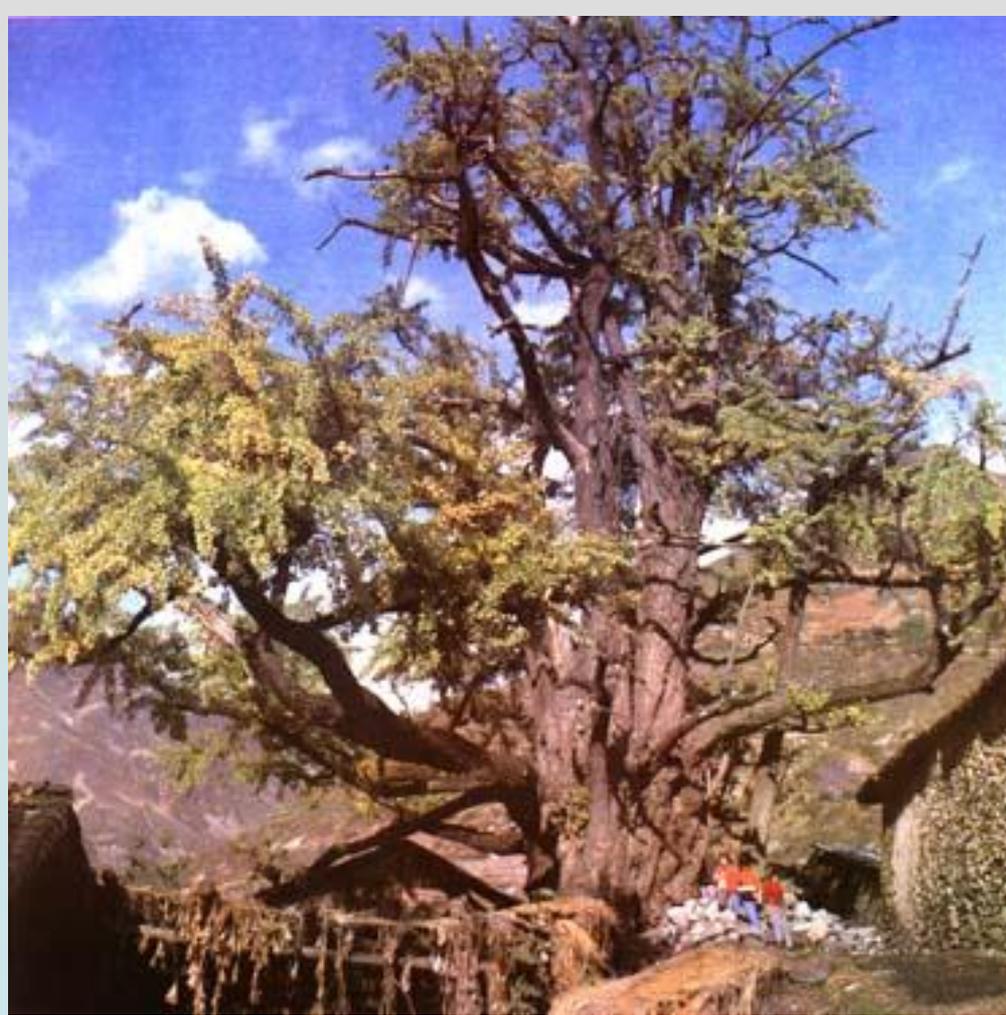
Гинкго двулопастный в дикорастущем виде встречается сейчас только в горах Западного Китая. В культуре он широко распространен в Японии и Китае, откуда был завезен в Европу и Сев. Америку.

Гинкго (*Ginkgo sp.*)

Отдел Голосеменные: Класс 4. Гинкговые

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).

Гинкго двулопастный
(*Ginkgo biloba*)

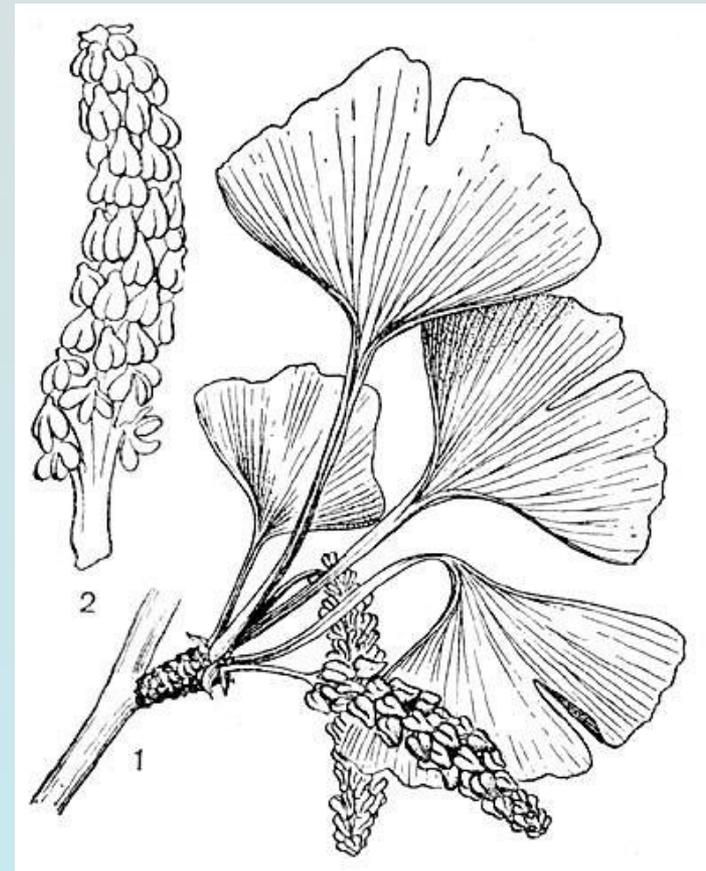


Отдел Голосеменные: Класс 4. Гинкговые

Растение **двудомное**.

Мужские стробилы сережковидные (рис.).

Мужские половые клетки **подвижные**.



Гинкго двулопастный
(*Ginkgo biloba*)

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

Гинкго двулопастный
(*Ginkgo biloba*)



Семена гинкго съедобны, но разводят его чаще как декоративное растение. Оно устойчиво к промышленному загрязнению воздуха и многим заболеваниям.



Гинкго двулопастный (*Ginkgo biloba*)

Отличительные черты строения:

- 1) **дихазальное ветвление** собраний стробилов, совершенно нехарактерное для остальных современных голосеменных;
- 2) наличие похожего на околоцветник **покрова** (оболочки) вокруг стробилов, что также необычно для современных голосеменных;
- 3) признаки прошлой **обоеполости стробилов**, особенно хорошо выраженные у вельвичии;
- 4) длинные **микропилярные трубки**, образованные вытянутым интегументом;
- 5) наличие **сосудов** во вторичной ксилеме, резко отличающее их от всех остальных голосеменных.

Класс 5. Гнетовые

Порядок 1. Гнетовые



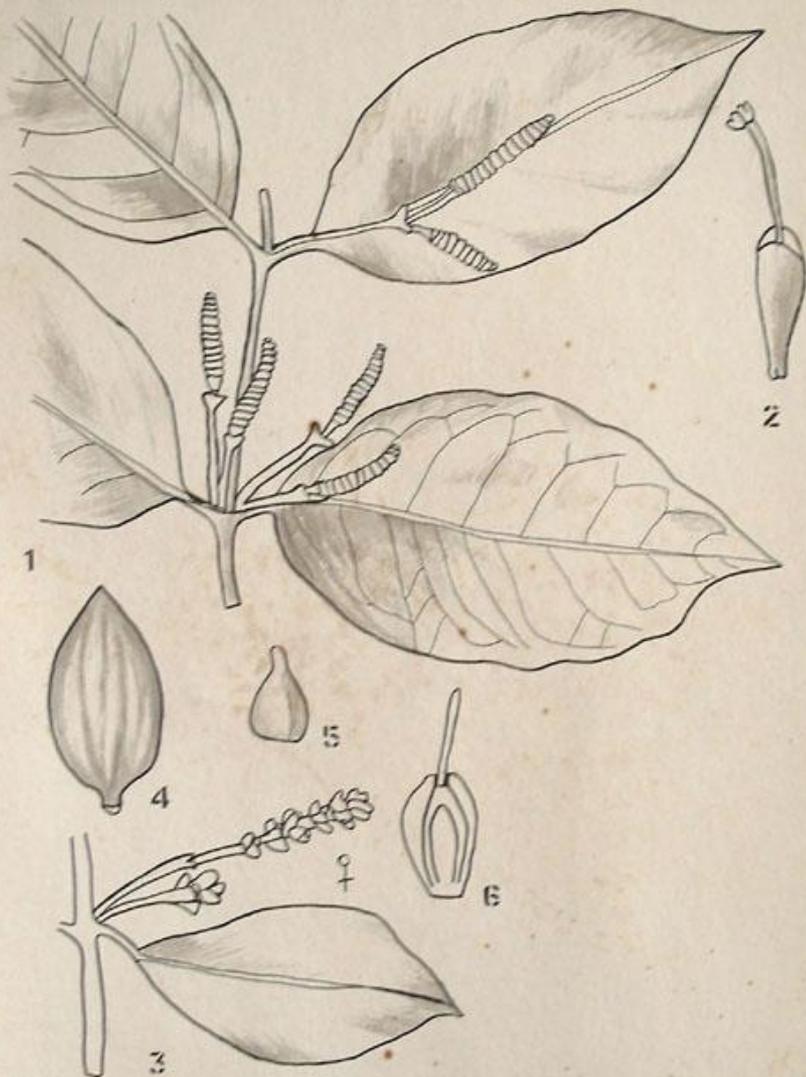
Порядок гнетовые включает одноименное семейство гнетовые с единственным родом **гнетум** (Gnetum). К нему относится около 30 видов.

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.

Гнетум (Gnetum gnemon)
Мужское растение

ГНЕТОИДНЫЕ



1-ЧАСТЬ ВЕТКИ С СОБРАНИЯМИ МИКРОСТРОБИЛОЕ
2-МИКРОСТРОБИЛ 3-СОБРАНИЕ МЕГАСТРОБИЛОЕ
4-СЕМЯ БЕЗ ВНЕШНЕГО СЛОЯ 5-СТЕРИЛЬНЫЙ МЕГАСТРОБИЛ
6-МЕГАСТРОБИЛ В ПРОДОЛЬНОМ РАЗРЕЗЕ

Класс 5. Гнетовые Порядок 1. Гнетовые

Стробилы однополые, мелкие.

Мужские стробилы собраны в плотные сережки, микроспорофиллы расположены мутовчато.

Женские стробилы собраны в рыхлую кисть. Мегастробил состоит из одного семязчатка и двух покровов (рис.).

Наружный покров при созревании семени становится сочным и ярко окрашенным, а внутренний – отвердевает. Из семян гнетума получают **пищевое масло**.

Гнетум

Класс 5. Гнетовые

Порядок 2. Вельвичиевые



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

Жизненная форма. 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.



Вельвичия удивительная

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

Класс 5. Гнетовые

Порядок 2. Вельвичиевые

Вельвичия – двудомное растение.

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



Вельвичия удивительная

Gnetopsida

Класс 5. Гнетовые Порядок 3. 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 (рис.). 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*)

Gnetopsida

Класс 5. Гнетовые Порядок 3. Эфедровые

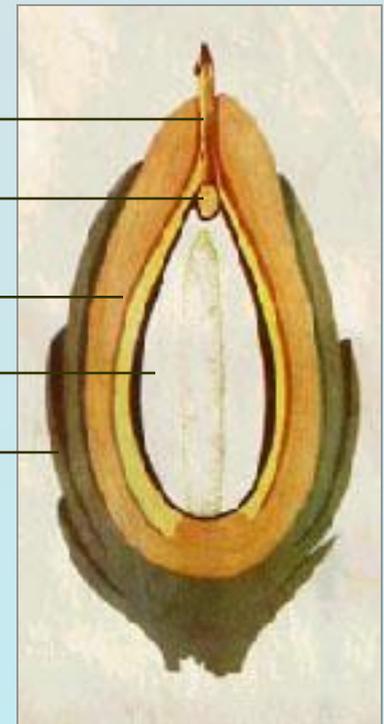
Женские стробилы состоят из короткой оси, на которой находится несколько супротивных пар чешуевидных листьев и одиночный верхушечный семязачаток (рис.), окруженный толстым мясистым покровом, который условно называют «**ОКОЛОЦВЕТНИКОМ**». Внутренний слой интегумента вытянут в микропиллярную трубку, улавливающую микроспоры. Женский гаметофит образует гаплоидный эндосперм, в который погружены архегонии (оплодотворяется только один).



Женское растение

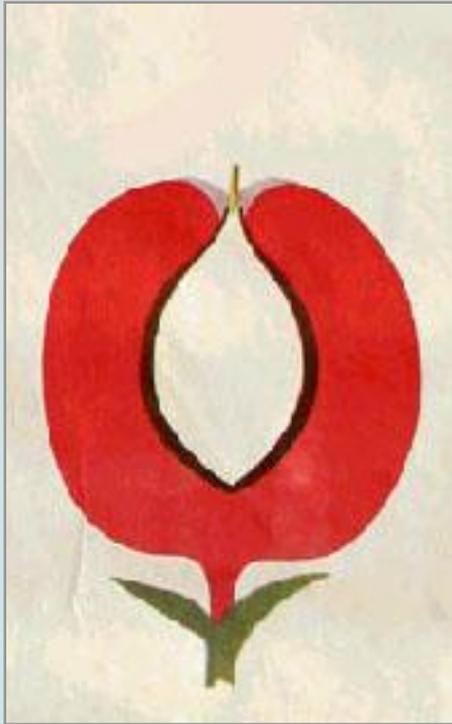
Эфедра двухколосковая
(*Ephedra distachya*)

интегумент, вытянутый
наверху в пыльцевую трубку
пыльцевая камера
покров
нуцеллус
стерильные чешуи



Класс 5. Гнетовые

Порядок 3. Эфедровые

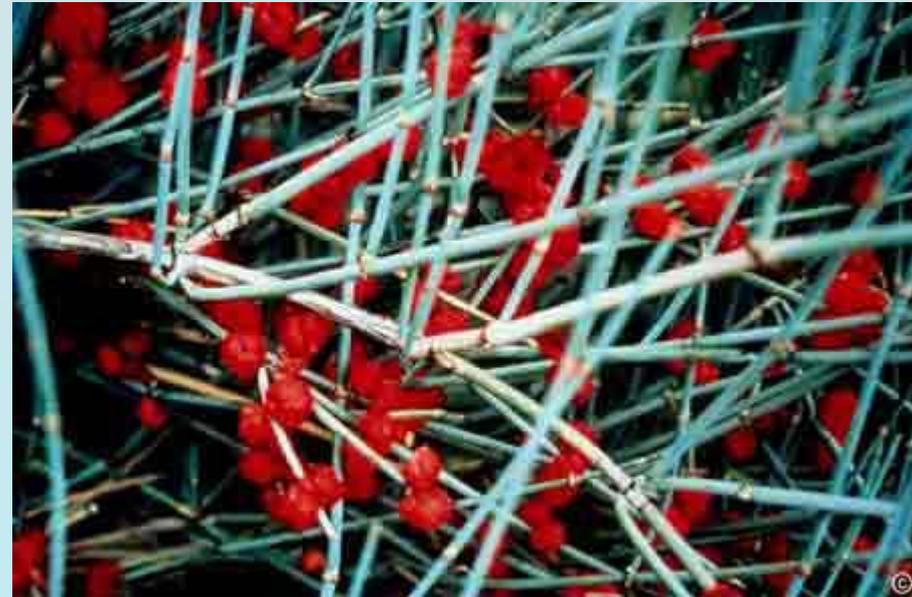


Эфедра двухколосковая
(*Ephedra distachya*). Семя

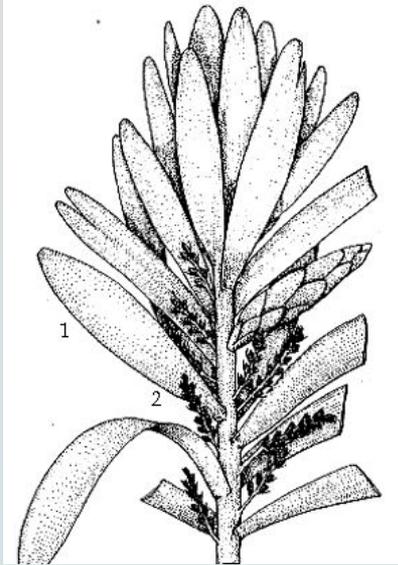
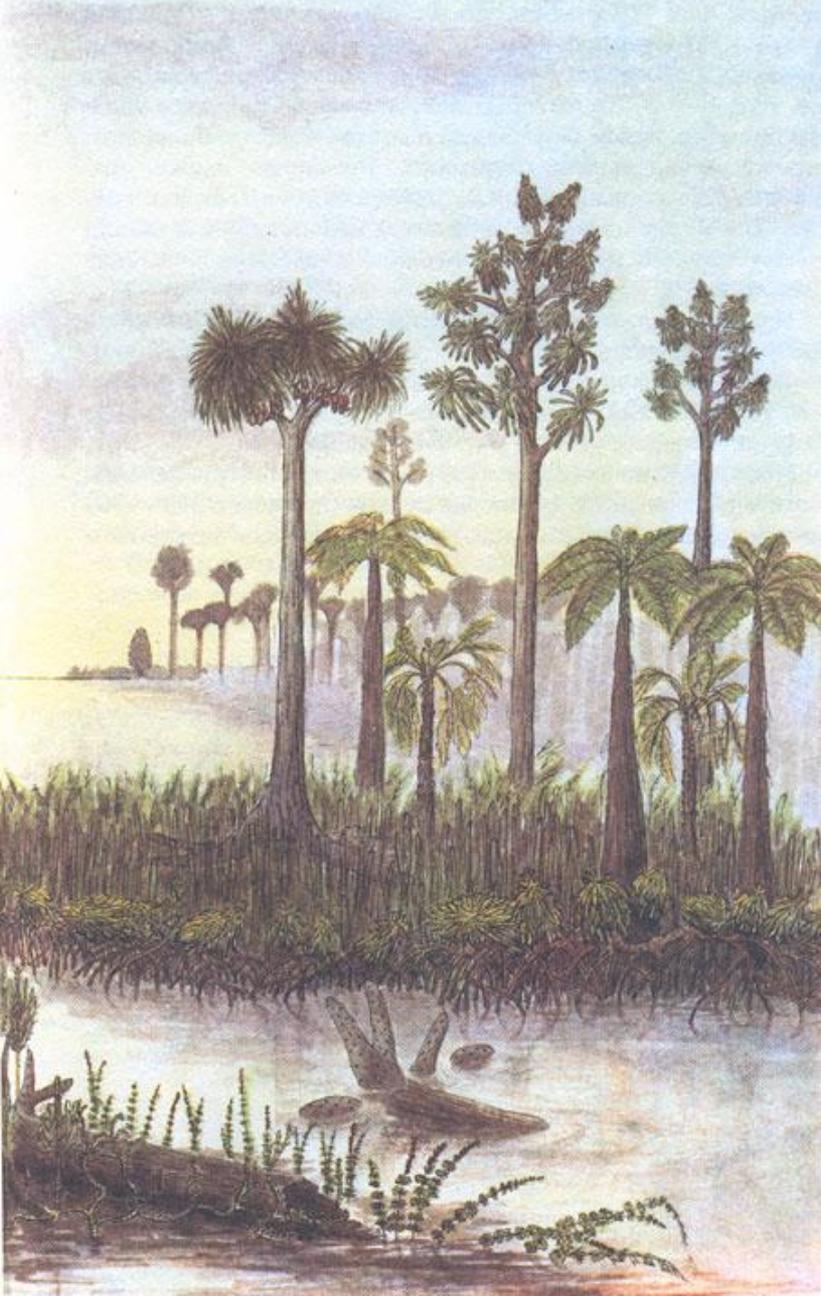
После оплодотворения развивается семя, окруженное мясистым «околоплодником», образовавшимся из сочного покрова семязачатка и кроющих чешуй. Этот «плод» обычно краснеет, напоминая ягоду.

Полезные свойства.

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



Подкласс 1. Кордаитовые



Класс 6. Хвойные *Pinopsida*

Общая характеристика класса 6

Включает два подкласса: **кордаиты** (Cordaitidae) и **хвойные** (Pinidae).

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.

Pinopsida

Класс 6. Хвойные

Подкласс 2. 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 широкие, ланцетные). Включают самые крупные и долгоживущие деревья.

Вечнозеленые растения, редко листопадные (лиственница).

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



Сем. 1. Араукариевые

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

Араукария Кука (*Araucaria cookii*)

Сем. 2. Подокарповые

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

Подокарпус (*Podocarpus totara*)



Сем. 3. Тиссовые

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.



Тисс ягодный (Taxus baccata)

Сем. 4. Кипарисовые

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



Микробиота
Microbiota decussata

Сем. 4. Кипарисовые



Foto: Marianne Hammede

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 в озеленении чаще используют **туи**.



Foto: Gillis Eern

Класс 6. Хвойные

Сем. 5. Таксодиевые



Секвойдендрон 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.



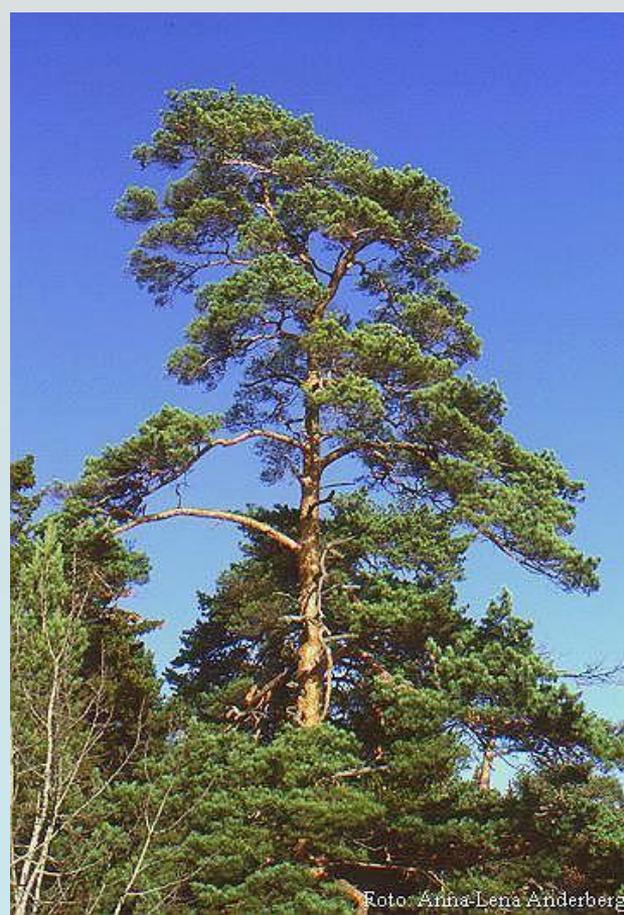
Класс 6. Хвойные

Сем. 6. 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

Класс 6. Хвойные
Сем. 6. Сосновые



Foto: Arne Anderberg

Ель сизая (*Picea glauca*)

Ель обыкновенная
(*Picea abies*)



GRAN, PICEA ABIES (L.) KARST.

Класс 6. Хвойные

Сем. 6. Сосновые



Foto: Anna-Lena Anderberg

Лиственница сибирская
(*Larix sibirica*). Молодая шишка

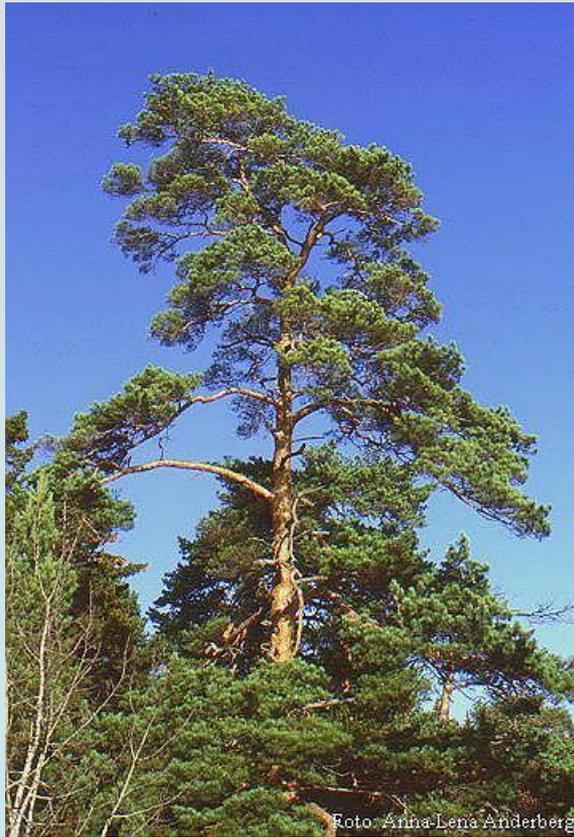
Лиственница отличается от других сосновых тем, что сбрасывает листья на зиму. Хвоя лиственниц мягкая, плоская, с беловатым рядом устьиц, заметным снизу. Хвоинки располагаются пучками на укороченных побегах (так называемых **брахибластах**).

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 без изменений за прошедшие 130 млн лет.

Отдел Голосеменные (итоговая 1)

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 (сводная 2)

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

