

**Лекция №4.
Семя.**

**Пыжикова Е.М.,
Бардонова Л.К.**

План лекции:

1. Общее представление, морфология и развитие семени.
2. Анатомия семени: семенная кожура, запасающие ткани.
3. Зародыш, классификация зародышей.

Общая характеристика семени

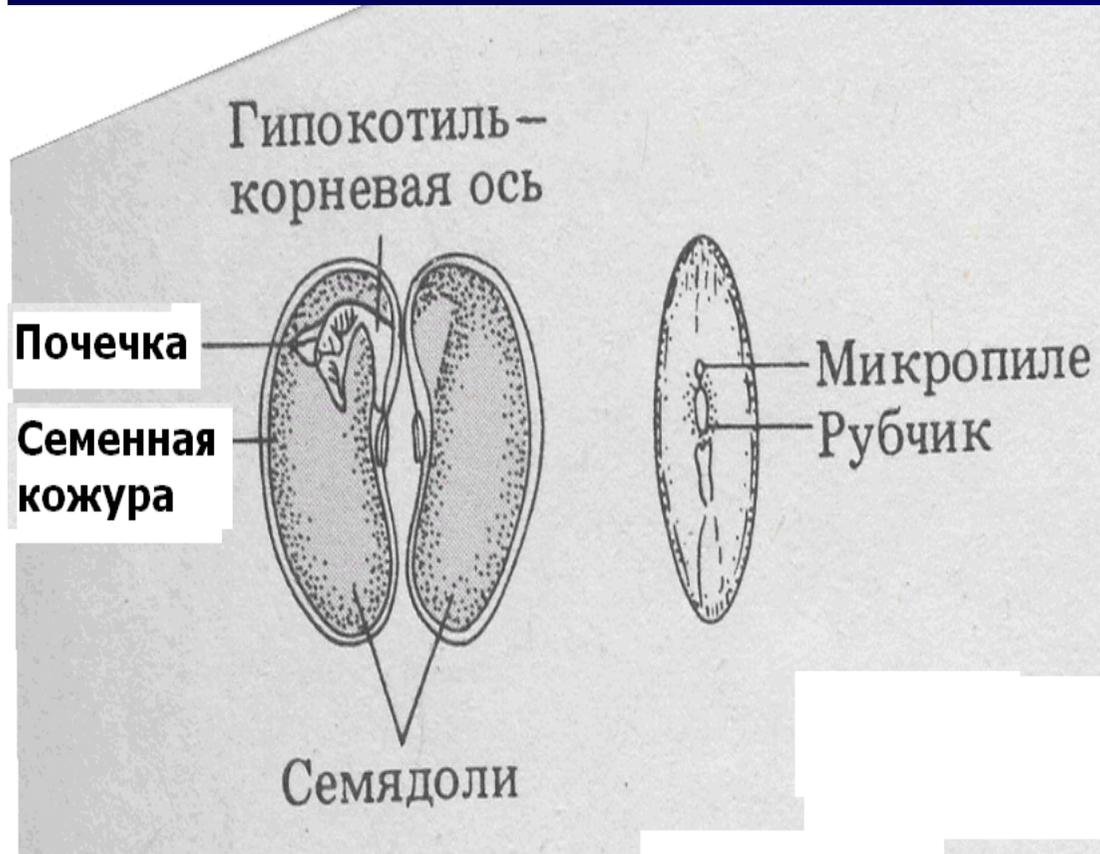
- В семени проходят первые этапы развития нового спорофита – зародыша. Семя развивается из семязачатка в результате двойного оплодотворения. В зрелом семени зародыш защищен семенной кожурой и обеспечен запасом питательных веществ. Семена имеют больше шансов на выживание и на начало новых поколений, чем споры.



Общая характеристика семени

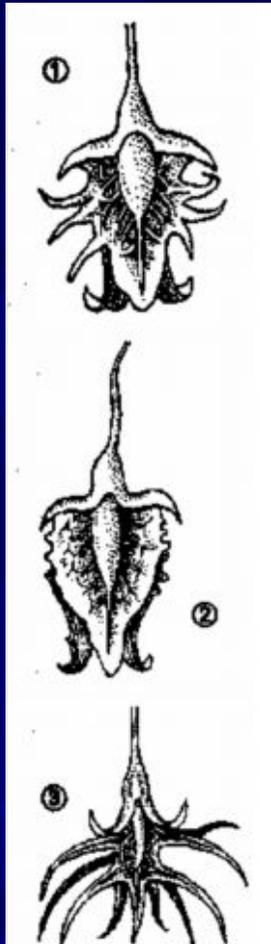
- Собственно семя представляет собою созревший семязачаток, содержащий зародыш, питательные вещества. Интегументы преобразуются в защитную семенную кожуру или тесту.
- Основная функция семени – хранение запасных питательных веществ. В некоторых семенах они располагаются вне зародыша – в эндосперме (как у злаковых) или перисперме (гречишные). Эндосперм развивается из двух полярных ядер, слившихся с ядром спермия в центральной клетке зародышевого мешка, а перисперм развивается из нуцеллярной ткани спорофита. У многих двудольных запас питательных веществ содержится в тканях зародыша – семядолях (как у бобовых).

Общая характеристика семени

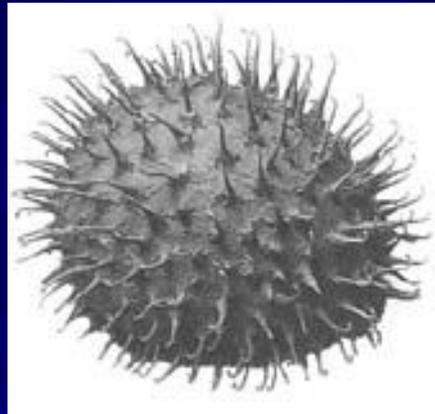


- В процессе превращения семязачатка в семя части его сильно изменяются. Большую часть семени занимает зародыш (один или вместе с эндоспермом). Интегументы уменьшаются в толщину и подвергаются частичному распаду.
- Микропиле исчезает, иногда на его месте видно отверстие, заполненное тканью. Фуникулус остается в виде продольного гребня — семенного шва — с одной стороны семени.

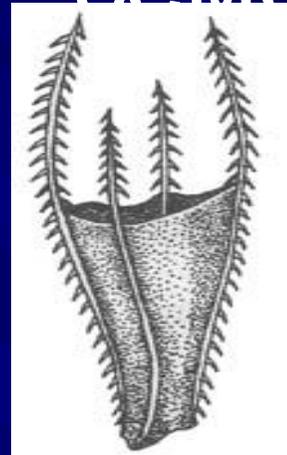
Общая характеристика семян



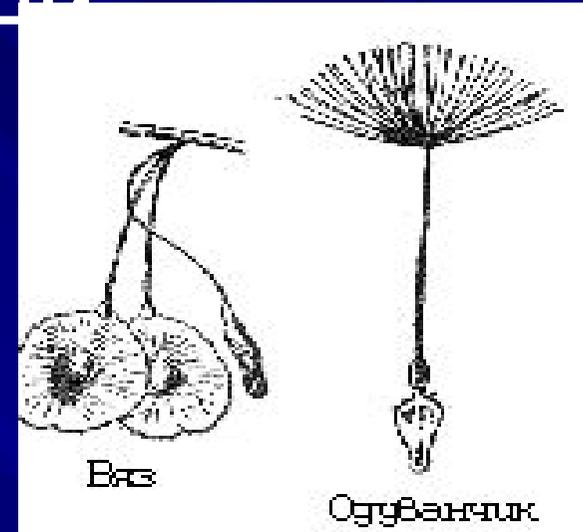
Щавель



Подмаренник
цепкий

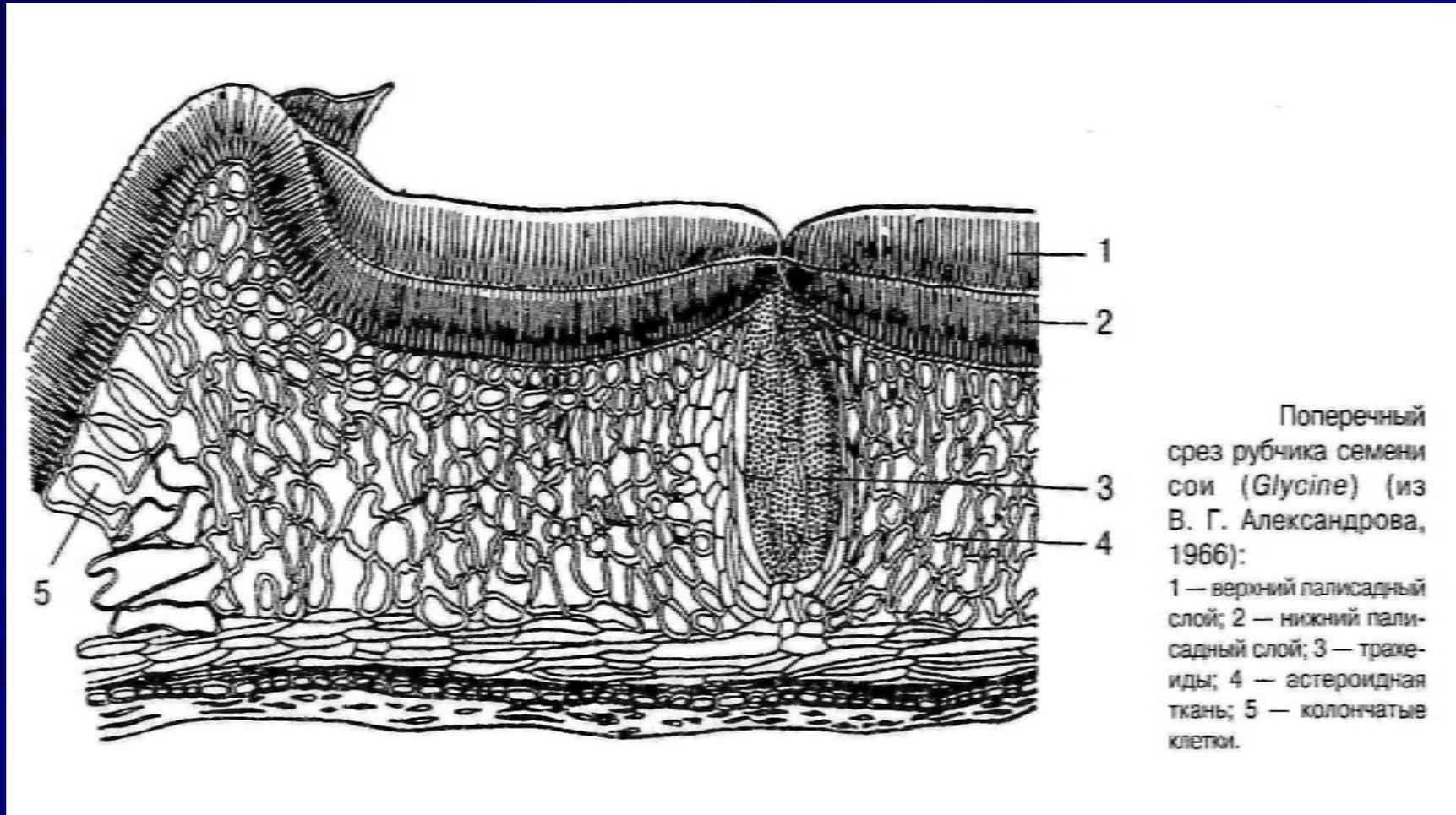


Черёда



- Морфологически семена покрытосеменных разнообразны, их можно использовать в систематике (при определении семейства, рода, вида).
- Из морфологических признаков важными являются: форма, размер, характер поверхности семенной кожуры, расположение рубчика, наличие: а) присемянника (ариллуса) – вырост фуникулуса; б) карункулы – вырост интегумента около микропиле; в) элайосом (маслянистый придаток, поедаемый муравьями).

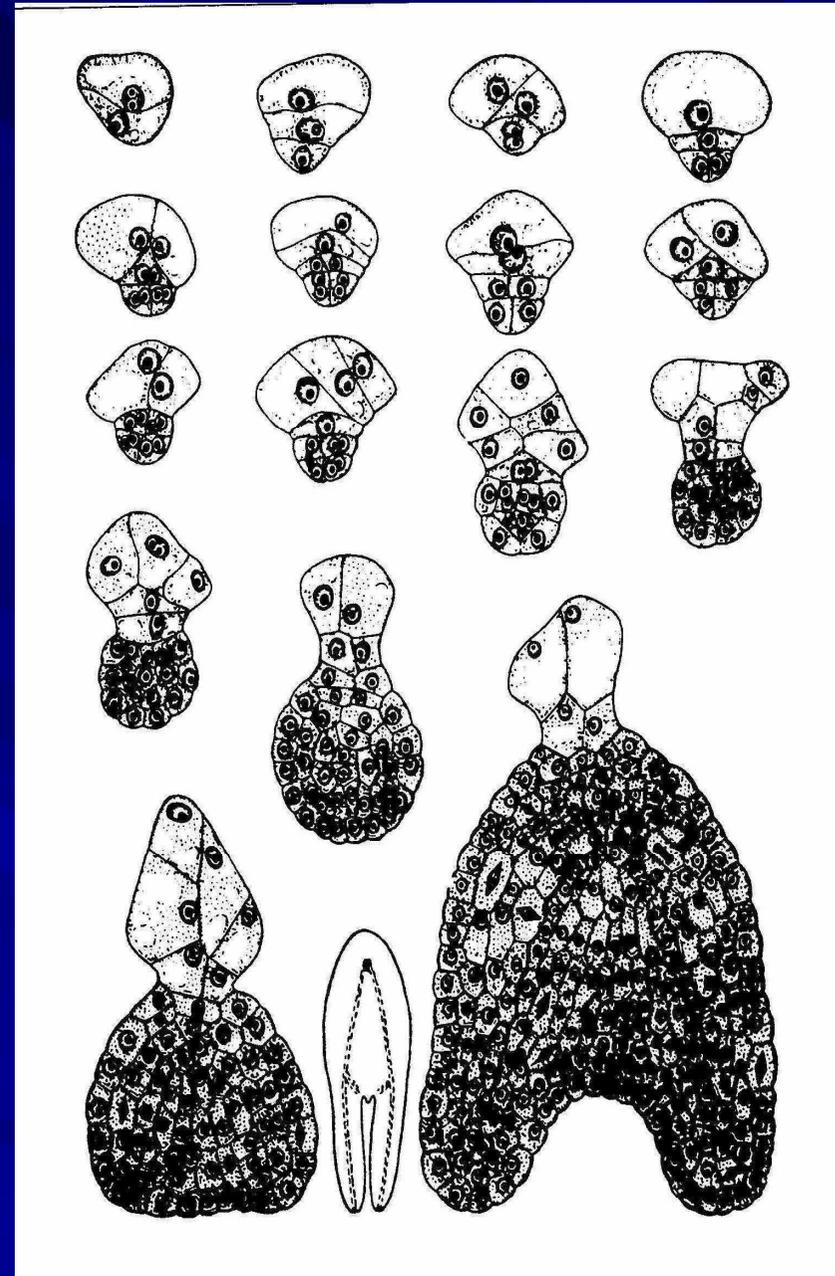
Рубчик семени



Развитие семени

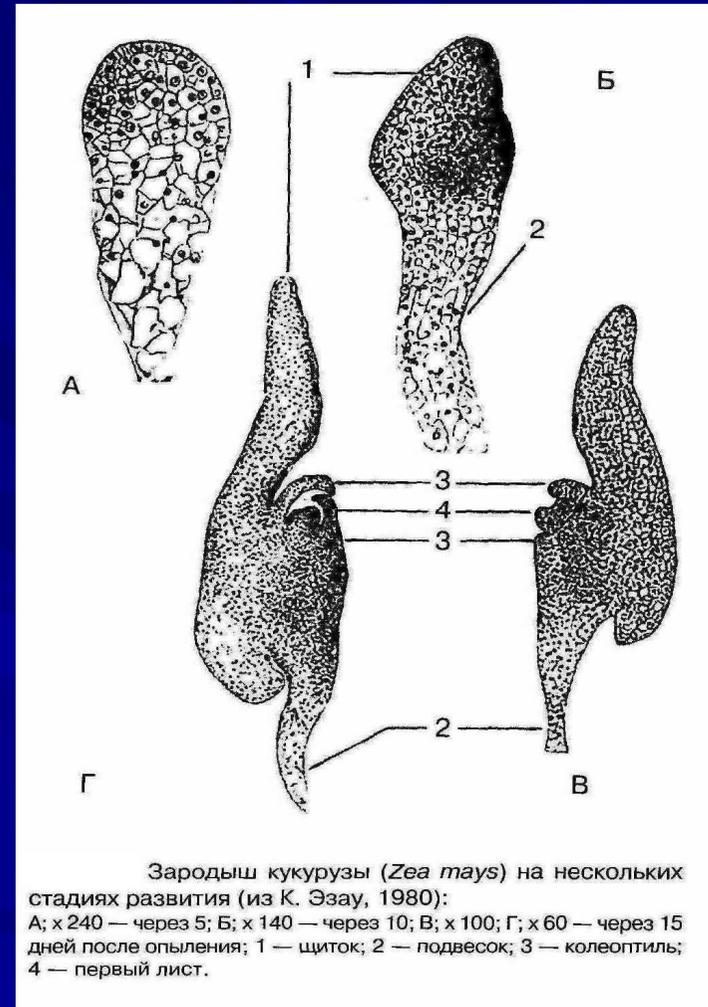
■ Двойное оплодотворение завершается образованием семени. В процессе формирования семени взаимозависимые этапы идут друг за другом:

1. Рост и дифференциация семязачатка;
2. Рост зародышевого мешка;
3. Рост эндосперма;
4. Развитие зародыша.



Развитие семени

- Например, при формировании семени гороха — после оплодотворения рост семязачатка сменяется ростом эндосперма. Эндосперм разрастается с увеличением размеров зародышевого мешка. Зародыш увеличивается в размерах последним. Клетки в зародыше гороха перестают делиться, когда семя сформировалось наполовину. Эта особенность свойственна многим двудольным растениям.
- Далее, зародыш растет, потребляя эндосперм, объем которого уменьшается, а зародыш полностью заполняет зародышевый мешок, наступает период покоя.



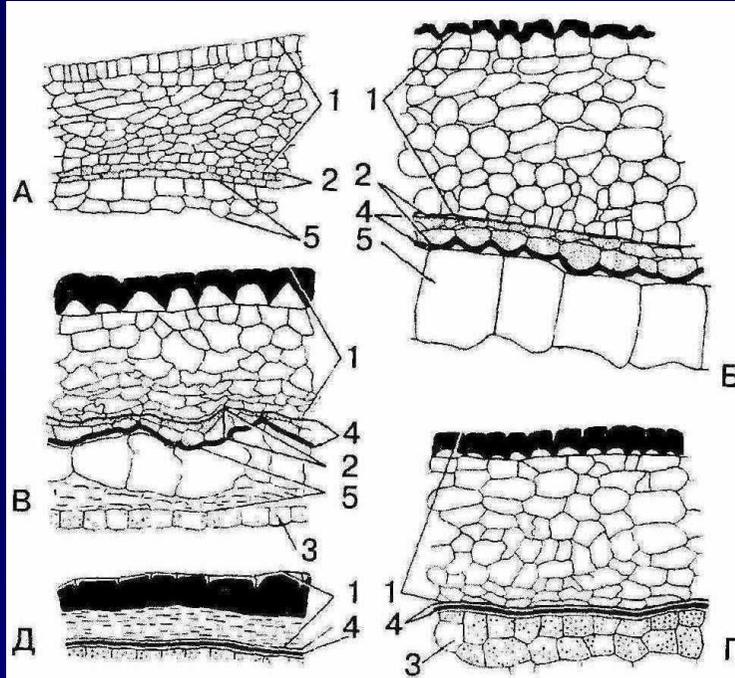
Семяобразование

- Сложный процесс эмбриогенеза, это подготовительный этап, необходимый для успешного прорастания семени. Эмбриогенез и прорастание – это фазы жизненного цикла. В процессе эмбриогенеза питающие ткани (вне зародыша и в самом зародыше) синтезируют и запасают большое количество питательных веществ.
- При прорастании тип обмена этих клеток меняется и они гидролизуют питательные вещества. Происходит перестройка метаболизма, активируются одни гены, подавляются другие.

Анатомия семени

- Семенная кожура различна по структуре, что определяется числом, толщиной интегумента семязачатка, свойствами проводящей системы.
- Семенная кожура может быть:
 1. Сухая, иметь элайсомы и другие придатки;
 2. Сочная
 3. Мясистая у голосеменных.
- Семена с сочными покровами рассматриваются как более примитивные.
- Функция семенной кожуры: защита зародыша, влияние на прорастание семян. Торможение прорастания связано с непроницаемостью семенной кожуры для воды и кислорода. Кожура имеет кутикулярный слой, препятствующий прорастанию; содержит фенольные соединения, обеспечивающие непроницаемость для воды.

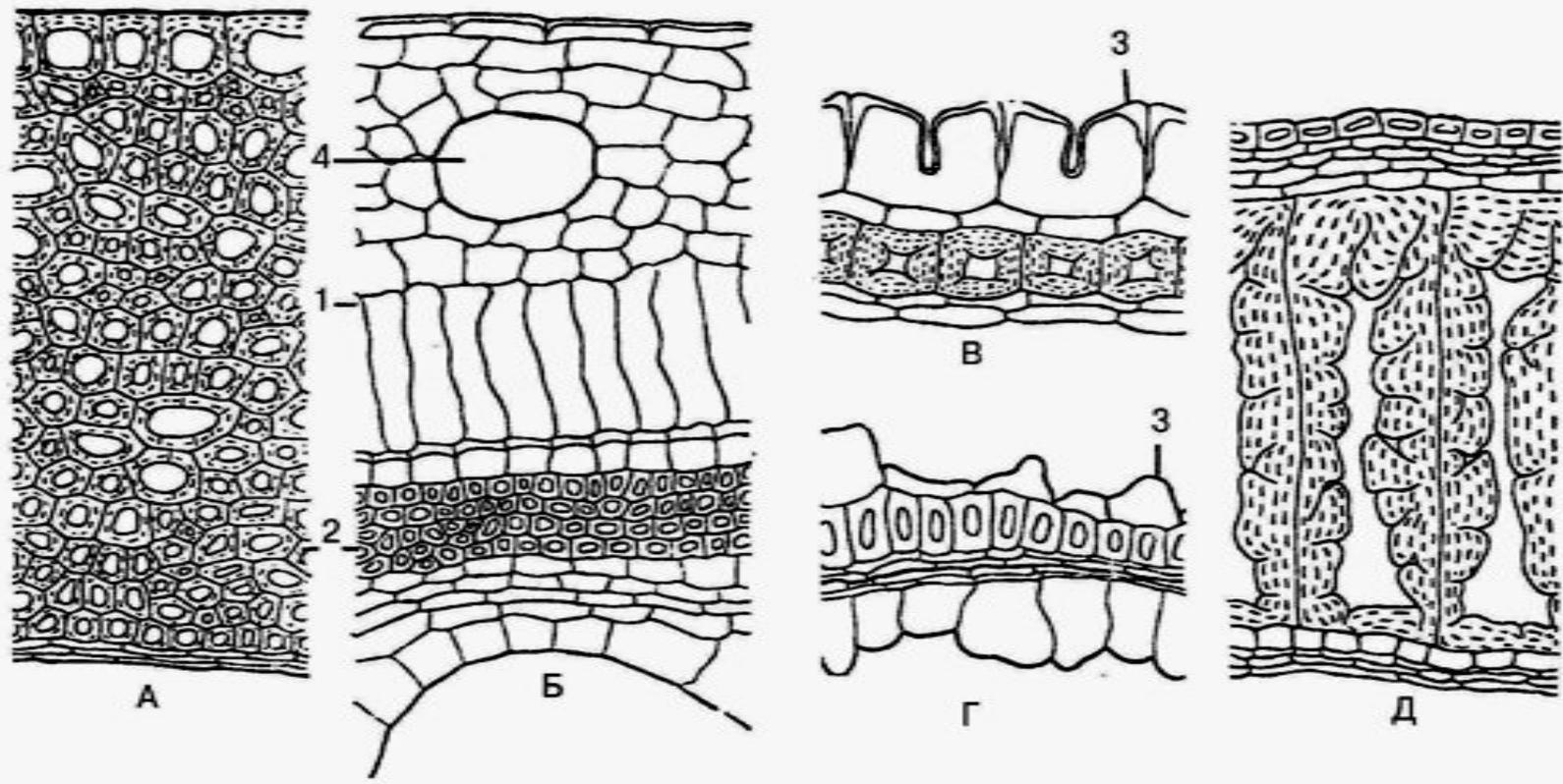
Семенная кожура



Семенная кожура у спаржи лекарственной (*Asparagus officinalis*) на разных стадиях развития (из К. Эсау, 1969); $\times 140$:

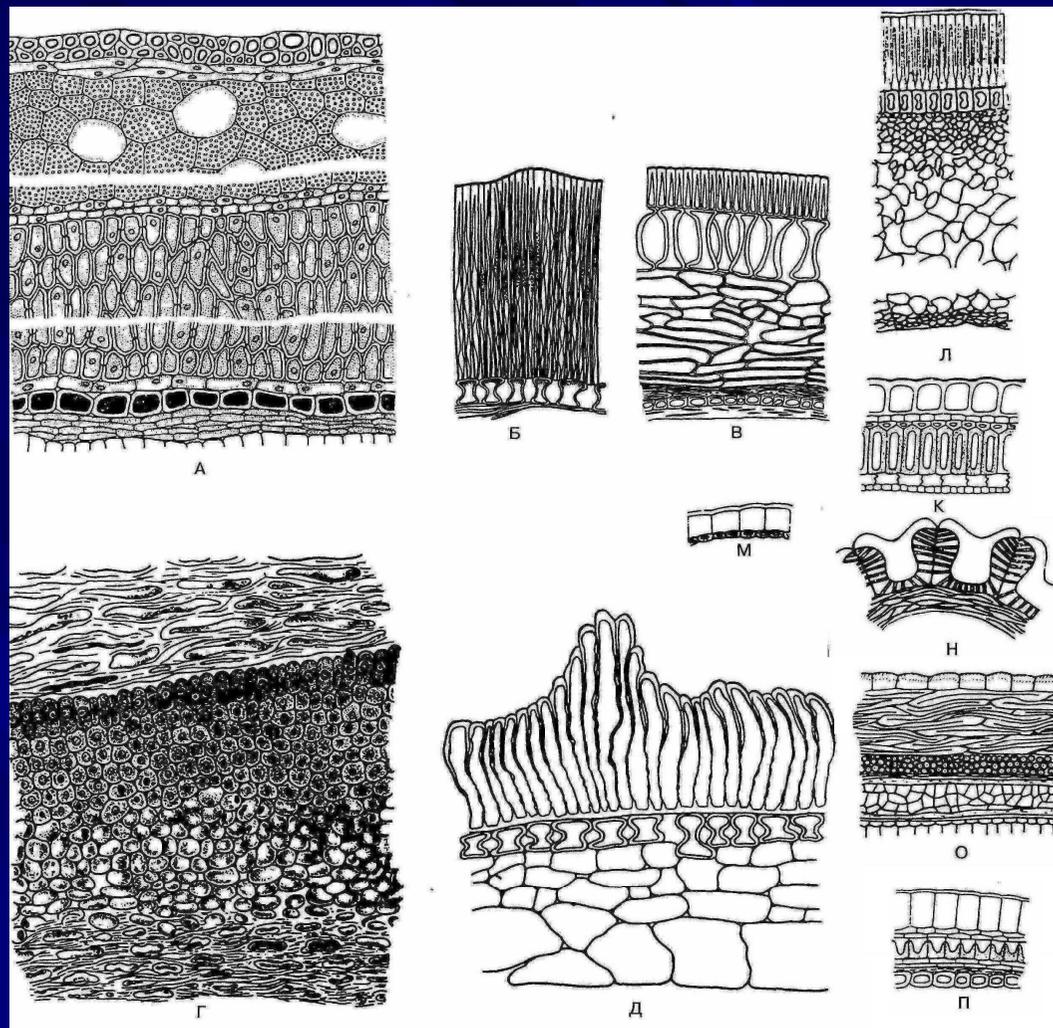
А — через 8 дней после опыления; Б — через 16 дней; В — 20 дней; Г — 29 дней; Д — после достижения зрелости; 1 — наружный интегумент; 2 — внутренний интегумент; 3 — эндосперм; 4 — кутикула; 5 — нуцеллус.

- У некоторых видов (роза, боярышник) семенная кожура оказывает механическое сопротивление росту зародыша.
- В семенной кожуре образуются и стимуляторы роста, способствующие прорастанию семян.
- Кожура семян, поедаемых животными и человеком устойчива к пищеварительным процессам. Эпидерма некоторых семян состоит из слизевых клеток. Слизь набухает, семя прилипает к животным и разносится в благоприятные условия. Слизь предохраняет от высыхания.



Некоторые типы семенной кожуры (из Жизни растений, 1980):

А — гаммелис вирджинский (*Hamamelis virginiana*); x 200; Б — эпоматия лауровая (*Eupomatia laurina*); x 200; В — актинидия мозолистая (*Actinidia callosa*); x 400; Г — платан восточный (*Platanus orientalis*); x 400; Д — конопля посевная (*Cannabis sativa*); x 300; 1 — саркотеста; 2 — склеротеста; 3 — ослизняющиеся клетки; 4 — эфиромасличный канал.

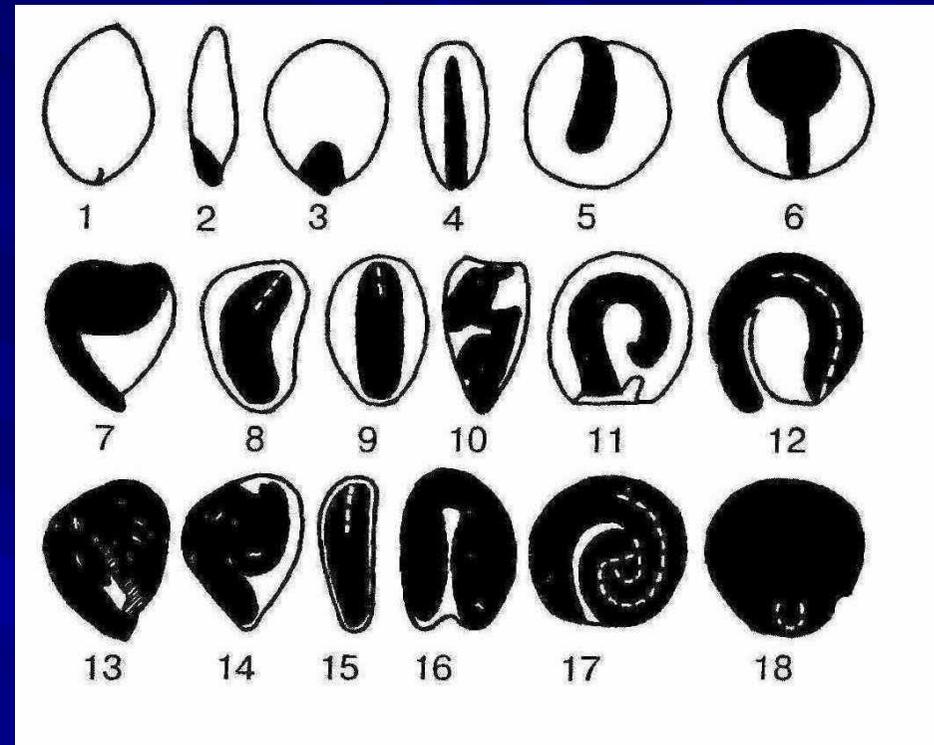


Семенная кожура на поперечном срезе:

А — магнолии (*Magnolia grandiflora*) (из Жизни растений, 1980); Б — гороха (*Pisum sativum*); В — сои (*Glycine*); Г — василька голубого (*Centaurea cyanus*); Д — нута (*Cicer arietinum*); Е — льна (*Linum*); Ж — горчицы черной (*Brassica nigra*) (из В. Г. Александрова, 1966); З — горчицы белой (*Sinapis alba*); И — *Crotalaria intermedia* (из К. Эзау, 1980); К — фиалки (*Viola tricolor*); Л — фасоли (*Phaseolus multiflorus*); М — подорожника (*Plantago lanceolata*); Н — вакциниума (*Vaccinium corymbosum*); О — яблони (*Pyrus malus*); П — кресс-салата (*Lepidium sativum*) (из Н. С. Киселевой, Н. В. Шелухина, 1969).

Запасающие ткани семени

- Семена запасают питательные вещества в эндосперме (у однодольных) или перисперме (амарантусовые, маревые, гречишные) называют белковыми. Безбелковые семена не имеют запасющих тканей.

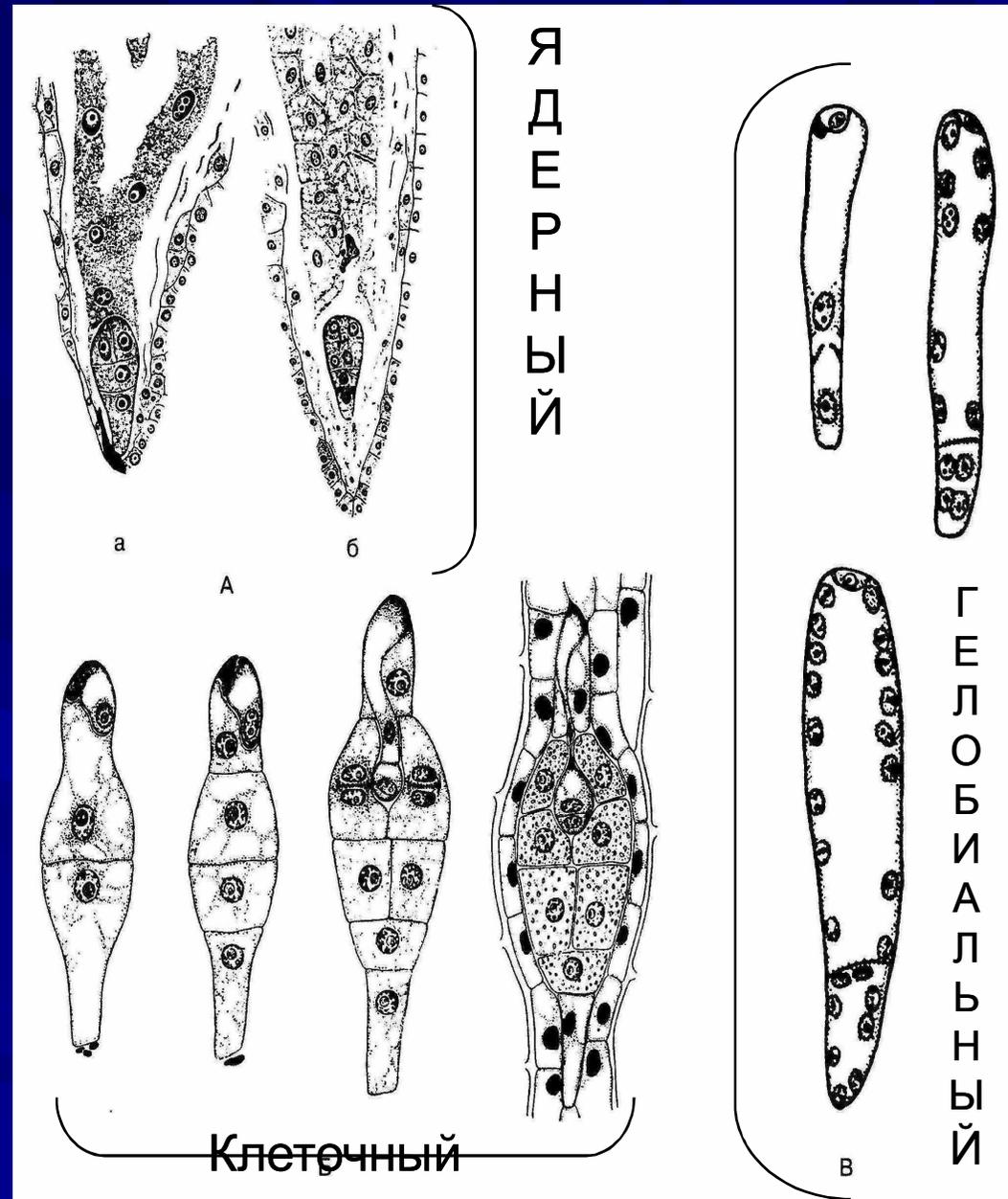


Соотношение размеров зародышей с массой эндосперма.

1 медеола, 2 мятлик, 3 ожика, 4 калла, 5 мускари, 6 марена, 7 горец, 8 табак, 9 итеа, 10 кассия, 11 тхалия, 12 хрустальник, 13 ипомея, 14 Эскумонтя, 15 мириофиддум, 16 сида, 17 шпергель, 18 аденантера.

Эндосперм

- Эндосперм характерен для покрытосеменных растений. Это триплоидная ткань, т.к. происходит от трех гаплоидных ядер — двух полярных и ядра спермия.
- Различают три способа образования эндосперма: ядерный, клеточный и гелобильный.



Образование эндосперма (из В. Г. Александрова, 1966):
А — ядерный (нуклеарный) тип эндосперма у пшеницы (*Triticum*): а — микропилярная часть зародышевого мешка со свободоядерным эндоспермом; б — эндосперм становится клеточным; Б — клеточный (целлюлярный) тип формирования эндосперма у поддельника обыкновенного (*Hypopitys monotropa*); х 500; В — гелобильный тип формирования эндосперма у зремурса (*Eremurus himalaicus*).

Основные запасаемые питательные вещества –
углеводы, белки, жиры.



хлебные 70-
80% крахмала



горчица, рапс,
подсолнечник,
40% масла и 30% белка

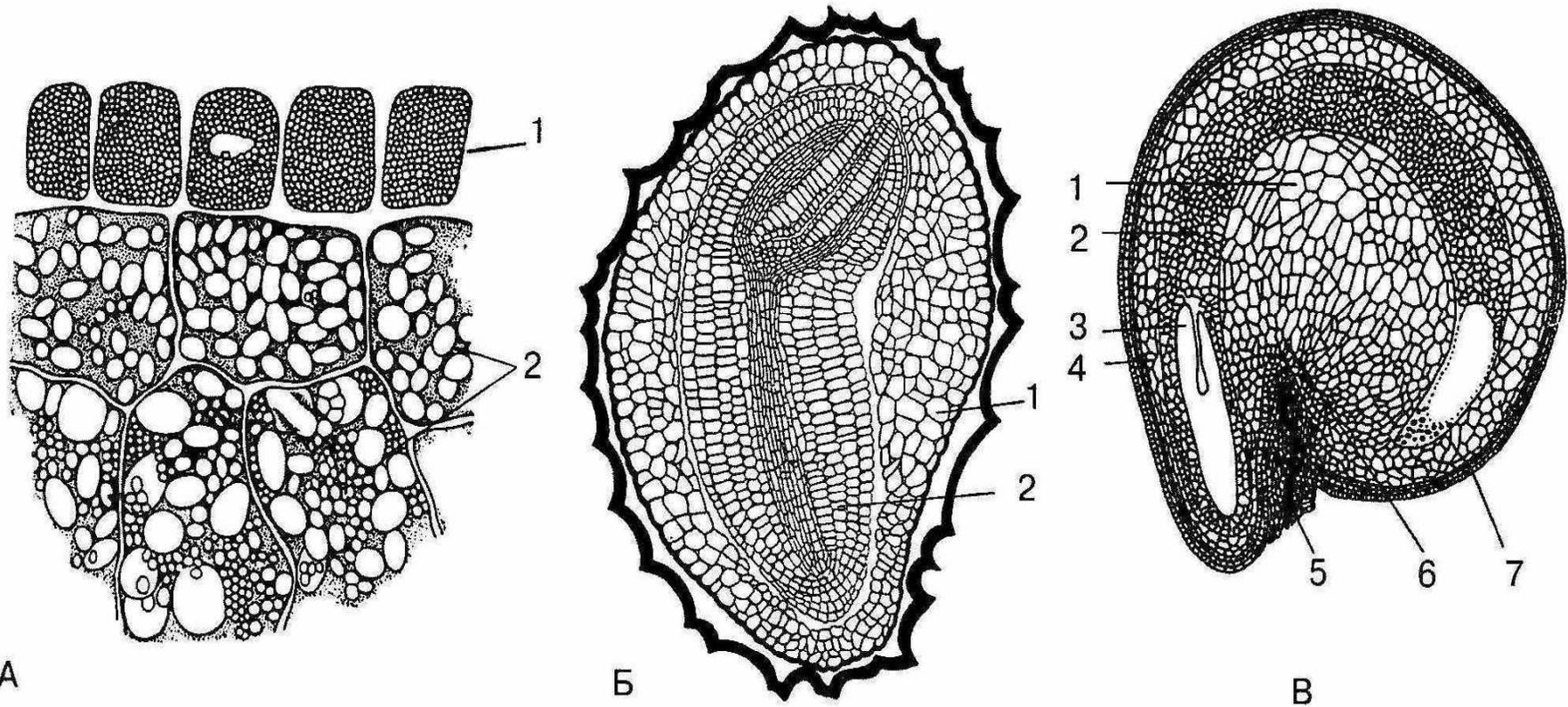


горох, фасоль
50% белков

соя 20% масло
И 40% белка

Запасаемые вещества

- Углеводы содержатся в виде простых и сложных крахмальных зерен в аминопластах.
- Запасные белки синтезируются во время развития семени одновременно с запасными углеводами или липидами. Запасные белки являются глобулинами и содержатся только в семенах. Они отличаются от метаболических белков, с которыми связана деятельность клеток. Белки запасаются в виде белковых телец (алеуроновых зерен) и накапливаются в вакуолях.
- Липиды накапливаются в цитоплазме клеток запасующих тканей в виде масляных телец. Липидные тельца называют липидными вакуолями или сферосомами. Запасные липиды семян – это триглицериды, которые липазой расщепляются на глицерин и жирные кислоты.



А — запасная ткань в эндосперме пшеницы (*Triticum vulgare*): 1 — алейроновый слой, 2 — ткань, содержащая крахмал; Б — семя табака (*Nicotiana*) в продольном срезе: 1 — эндосперм, 2 — зародыш; В — семя свеклы (*Beta vulgaris*): 1 — перисперм, 2 — эндосперм, 3 — зародыш, 4 — нуцеллярный перисперм, 5 — семяножка, 6 — халаза, 7 — кожура семени (А, Б — из В. Г. Александрова, 1966; В — из Н. С. Киселевой, Н. В. Шелухина, 1969).

Зародыш

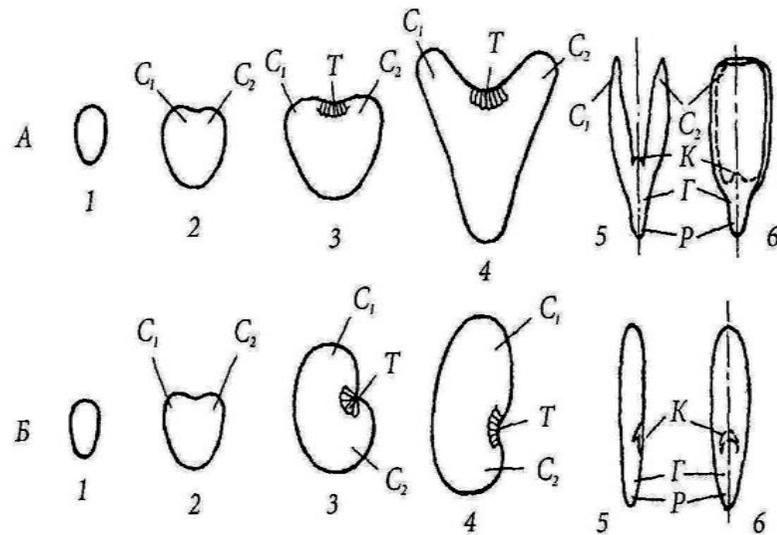
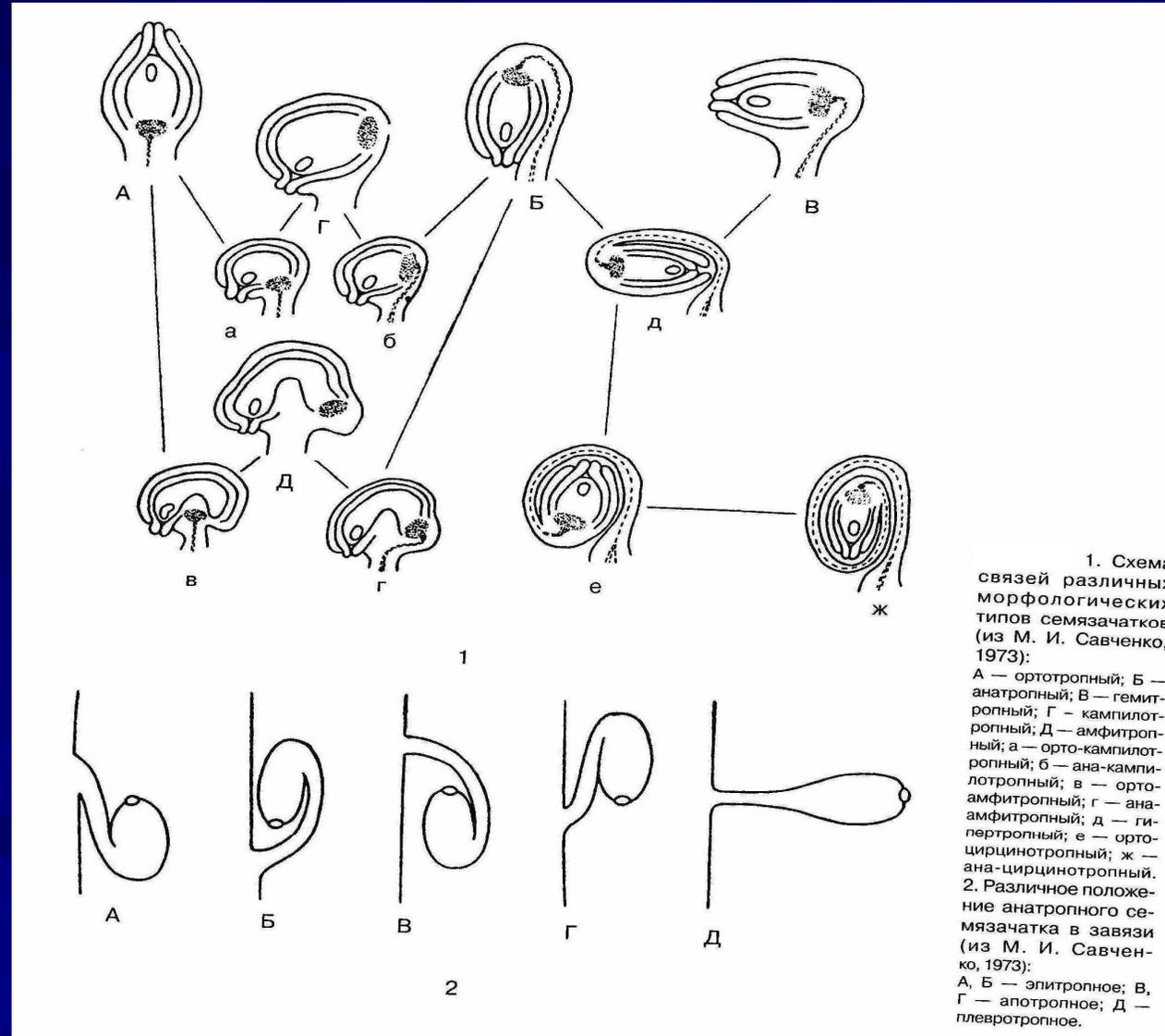


Схема развития зародыша двудольных (А) и однодольных (Б): 1-4 — начальные стадии развития зародыша, 5-6 — сформированный зародыш (вид в взаимно перпендикулярных плоскостях), $C_{1,2}$ — семядоля, Т — точка роста, К — конус нарастания (почечка), Г — гипокотиль, Р — корешок (по: Ботаника..., 1988)

- Число семядолей — одна у однодольных и две у двудольных — это основной признак по которому различаются два главных таксона покрытосеменных растений.
- Семядоли у двудольных возникают в онтогенезе как боковые органы на верхушке зародышевой оси и по положению относятся к апикальной меристеме, как вегетативные листья побега, развивающиеся позже.
- Относительно семядоли однодольных нет единого мнения. Однако, данные исследований подтверждают, что единственная семядоля возникает как боковой орган, который в процессе роста смещает апикальную меристему в положение, кажущееся латеральным.

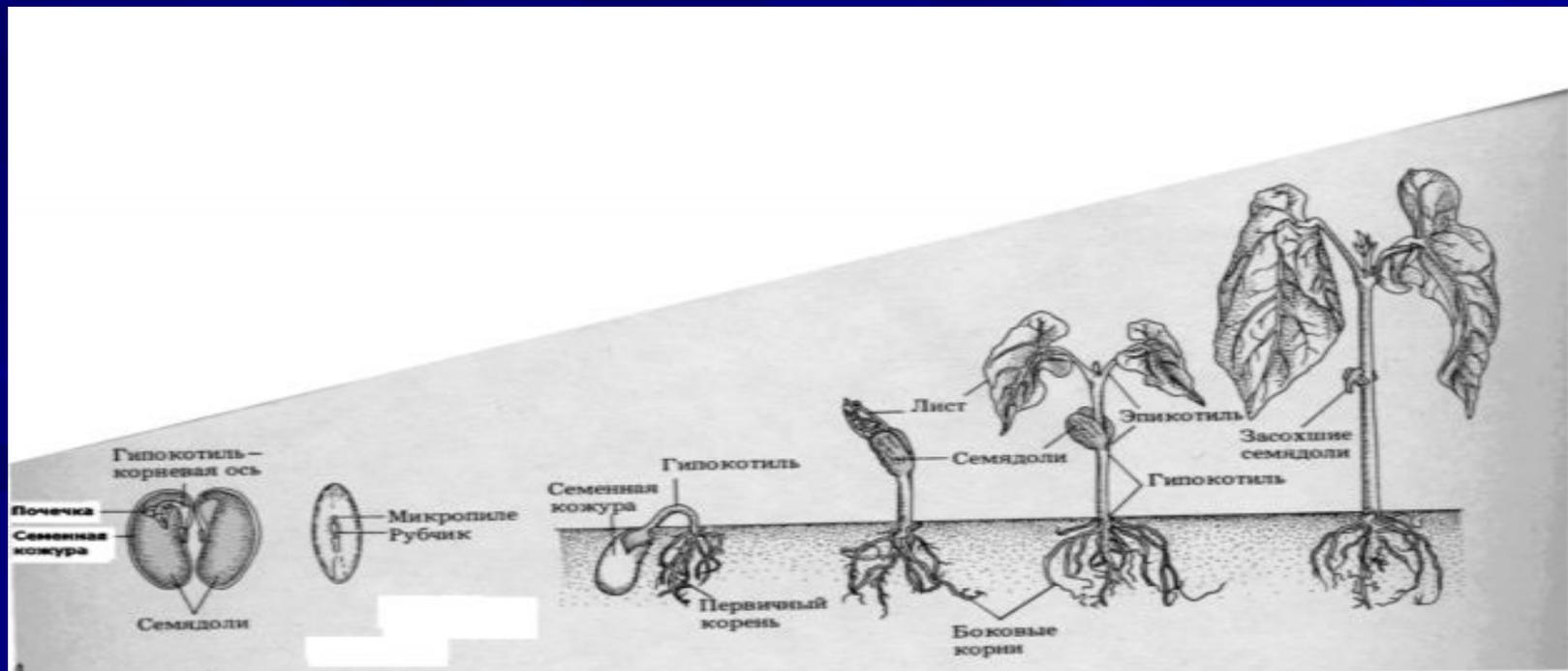
Разнообразие зародышей.

Зародыши различаются по своим размерам, по положению в семени, по форме: прямой, скрученный, изогнутый и др.



Разнообразии зародышей

- Зародыши неодинаковы по степени своего развития: имеют гипокотили длинные или короткие; семядоли толстые, мясистые или тонкие. Мясистые семядоли являются местом хранения запасных питательных веществ (бобовые).
- Эпикотиль может состоять только из меристемы или имеет один, два настоящих листа.
- Корень может быть представлен только меристемой или иметь радикулу (зародышевый корешок).
- В зародыше закладывается прокамбий – зачаток будущей проводящей системы.



Зародыш злаковых

- Очень сложное строение имеет зародыш злаковых, характерна высокая степень дифференциации. (Подробнее рассмотрим на лаб.занятиях).

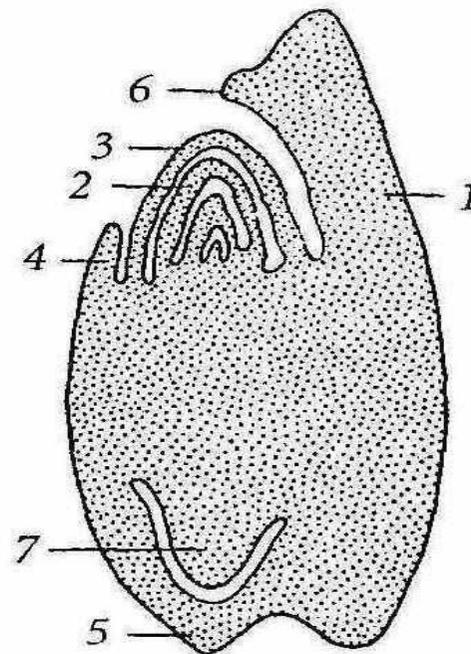


Схема строения зародыша злаков: 1 — циток, 2 — почечка, 3 — колеоптиль, 4 — эпибласт, 5 — колеориза, 6 — лигула, 7 — зародышевый корень (по: Цвелев, 1976)

Зародыш злаковых

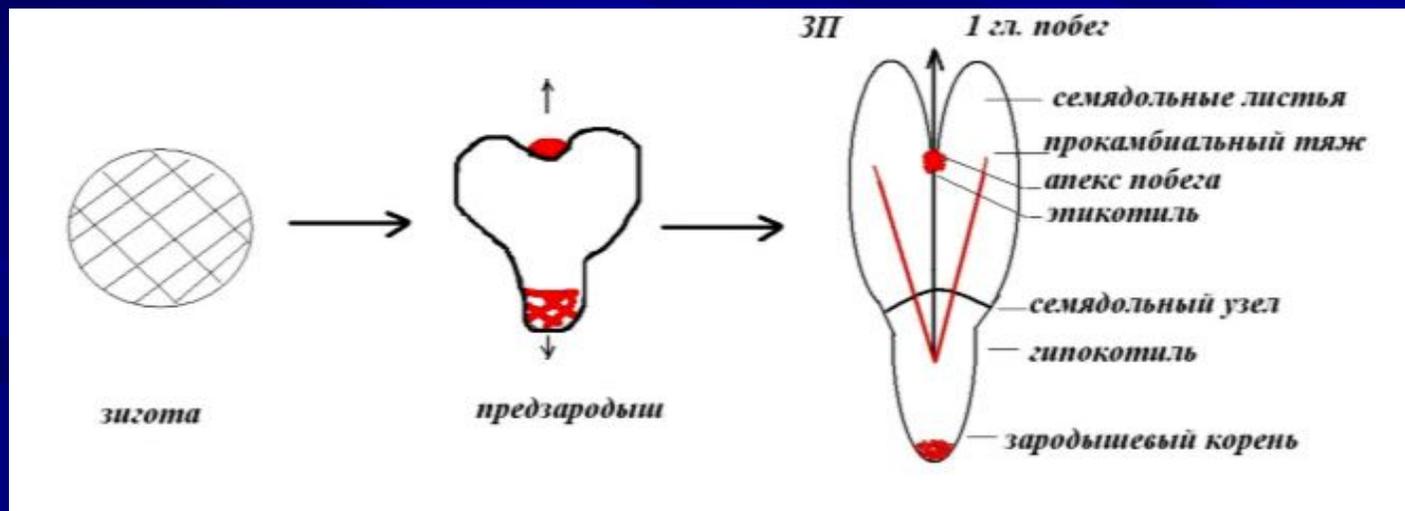
- Различные взгляды на природу частей зародыша злаков даны в сводке Брауном (1965).
- По Гиньяру и Местре (1970) – щиток является новым типом органа, который развился из единственной семядоли. Колеоптиль представляет собой первый лист, модифицированный как защитная структура. Колеоризу интерпретируют как дегенерировавший первичный корень, а нормальный корень, развившийся выше колеоризы относят к адвентативным корням. Эпибласт – небольшое образование напротив щитка в зародыше некоторых злаков, считается выростом колеоризы. Мезокотиль – первое междоузлие, расположенное между щитком и колеоптилем.
- По Брауну – щиток – это семядоля, эпибласт – вырост колеоризы, колеоптиль и мезокотиль – новообразования, не имеющие аналогов, колеориза – часть основания зародыша, остающаяся после дифференциации настоящего первичного корня.

Развитие зародыша

- Яйцеклетка и зигота обладают осевой симметрией, т.к. в семязачатке между халазальным и микропилярным полюсами в клетках наблюдается цитологическое различие. Собственно зародыш формируется из клеток, сформированных на халазальном полюсе.
- Микропилярный полюс выполняет вегетативную функцию. На нем образуется суспензор – удлиненный вырост у основания зародыша, который прикрепляет зародыш к зародышевому мешку и продвигает его в эндосперм. Суспензор способствует также переносу питательных веществ из окружающих тканей к зародышу.

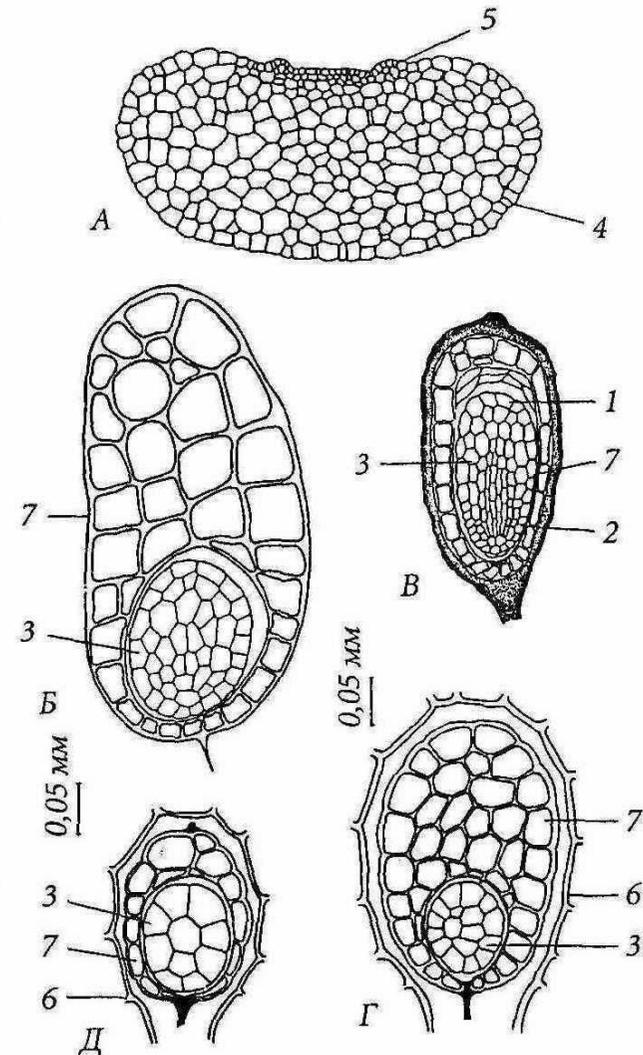
Развитие зародыша

- На ранних стадиях дифференциации зародыша идут активные процессы деления клеток зиготы. Формируется проэмбрио, затем в результате делений зародыш дифференцируется на собственно зародыш и суспензор.
- Позже, появляются признаки образования двух семядолей и осевая симметрия сменяется билатеральной.
- Из проэмбрио в результате процессов дифференциации зародыша формируются различные типы зародышей, вариаций много у однодольных и двудольных.



Отклоняющиеся формы эмбриогенеза

- Редуцированные и аномальные зародыши по своему развитию не соответствуют нормальному типу и встречаются в разных таксонах, чаще у растений паразитов и сапрофитов.



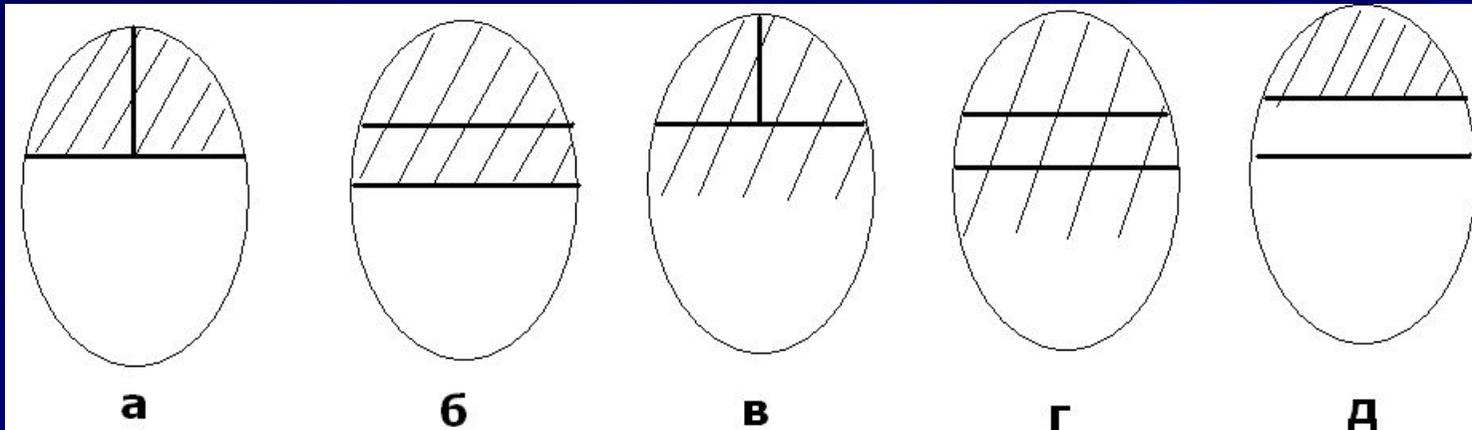
Редуцированные зародыши *Utricularia vulgaris* (А), *Harveya coccinea* (Б), *Stiga gesnerioides* (В), *Orobanche hederiae* (Г), *Aeginetia indica* (Д): 1 — апикальный полюс, 2 — базальный полюс зародыша, 3 — зародыш, 4 — запасяющая зона, 5 — меристематическая зона, 6 — семенная кожура, 7 — эндосперм (по: Терехин, 1996)

- Зародыши могут отклоняться и по происхождению. Некоторые формируются апомиктично, т.е. без участия полового процесса, например из неоплодотворенной яйцеклетки (гаплоидный партеногенез) или из любой другой клетки гаметофита (гаплоидной апогамия). Если мейоз не происходит и формируется диплоидный гаметофит, то происходит диплоидный партеногенез или диплоидная апогамия. Возможны и другие варианты формирования ненормальных зародышей. В природе существует и полиэмбриония, когда образуются семена с двумя и несколькими зародышами.

Онтогенез изолированных зародышей

- Онтогенез изолированных зародышей, культивируемых в искусственной среде, может идти нормально или отклоняться от нормы в зависимости от физических и химических факторов среды. Если зародыш развивается из клеток каллуса (ткань, состоящая из крупных тонкостенных клеток, образующихся в результате повреждения на заживающих ранах), из изолированных соматических клеток или из пыльцевых зерен, то в начале формируется комплекс меристематических клеток (проэмбриональная масса), а затем развивается зародышеподобная структура – эмбриоид.
- Некоторые виды растений имеют заторможенный эмбриогенез, у них в начале развивается эмбриоид, а затем формируется зародыш нормального типа.

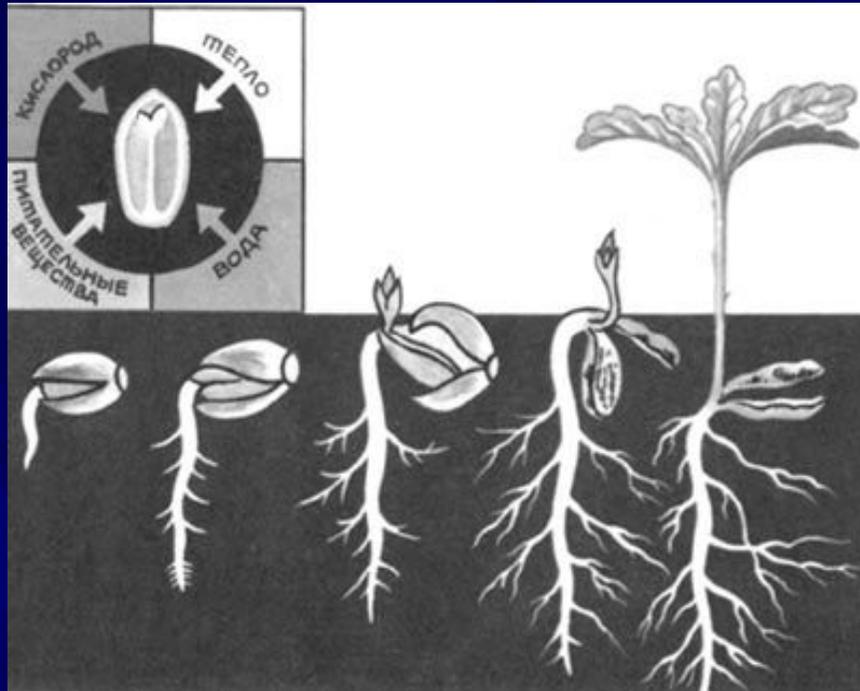
Классификация зародышей



- Исследования эмбриогенеза показали, что существует большое разнообразие зародышей. Категории зародыша устанавливаются по происхождению частей зародыша в онтогенезе, т.е. части зародыша возникают из ярусов клеток, которые образуются при первоначальных делениях зиготы.
- Главным признаком при выделении типа зародыша является количество клеточного материала зиготы, которое участвует в образовании собственно зародыша (заштрихованные зоны) и суспензора.
- Это количество меняется в зависимости от того происходит зародыш только:
 - 1. От апикальной клетки (а,б);
 - 2. От апикальной и частично от базальной части (в,г);
 - 3. От части апикальной клетки.
- Вторым отличительным признаком – это положение первой стенки в апикальной клетке, т.к. стенка может быть вертикальной (а,в) или горизонтальной (б, г,д).

Классификация зародышей

- Перечисленные выше признаки дают пять категорий зародыша, соответствующих пяти типам эмбриогенеза, обозначения зародышей даны от названий семейств, которым они соответствуют:
- А – Onagrad
- Б - Asterad
- В - Caryophyllad
- Г - Solanad
- Д - Chenopodiad
- Эти пять категорий подразделяются дальше, т.к. существует много отклонений от основного типа даже в пределах одного вида.



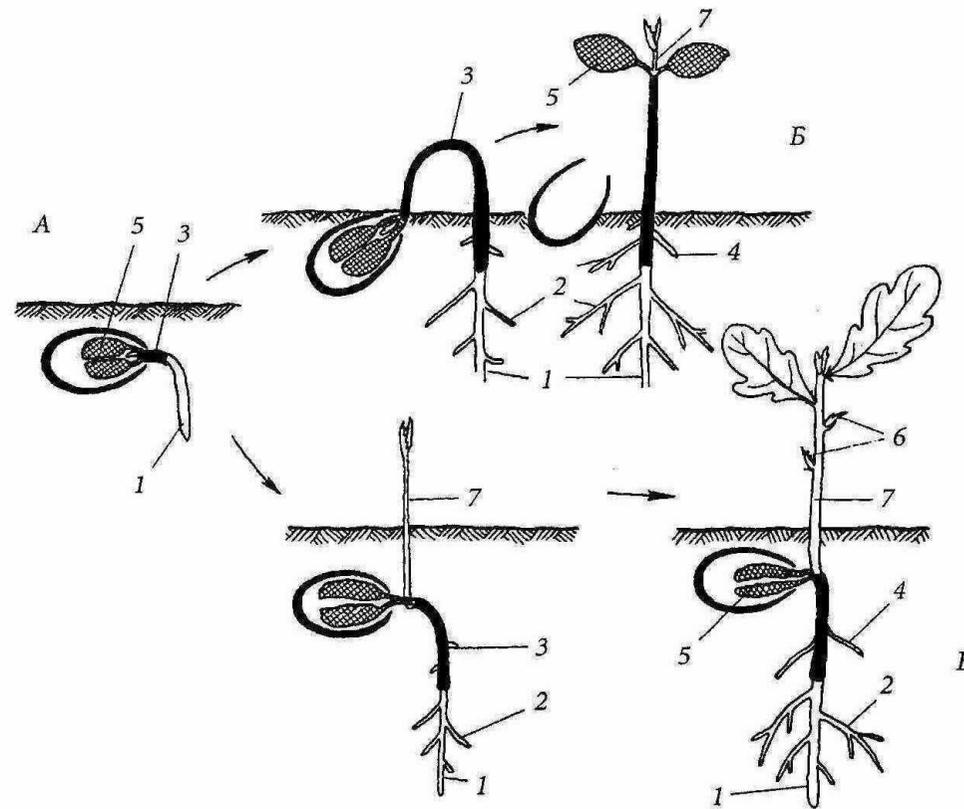
Прорастание

- При прорастании семян формируются проростки. Семя обычно прорастает при определенных условиях после периода покоя.
- Прорастание является в сущности возобновлением роста зародыша в результате поглощения им воды и набухания. Прежде, чем зародыш становится автотрофным проростком, он использует запасные вещества эндосперма и собственные запасы питательных веществ.



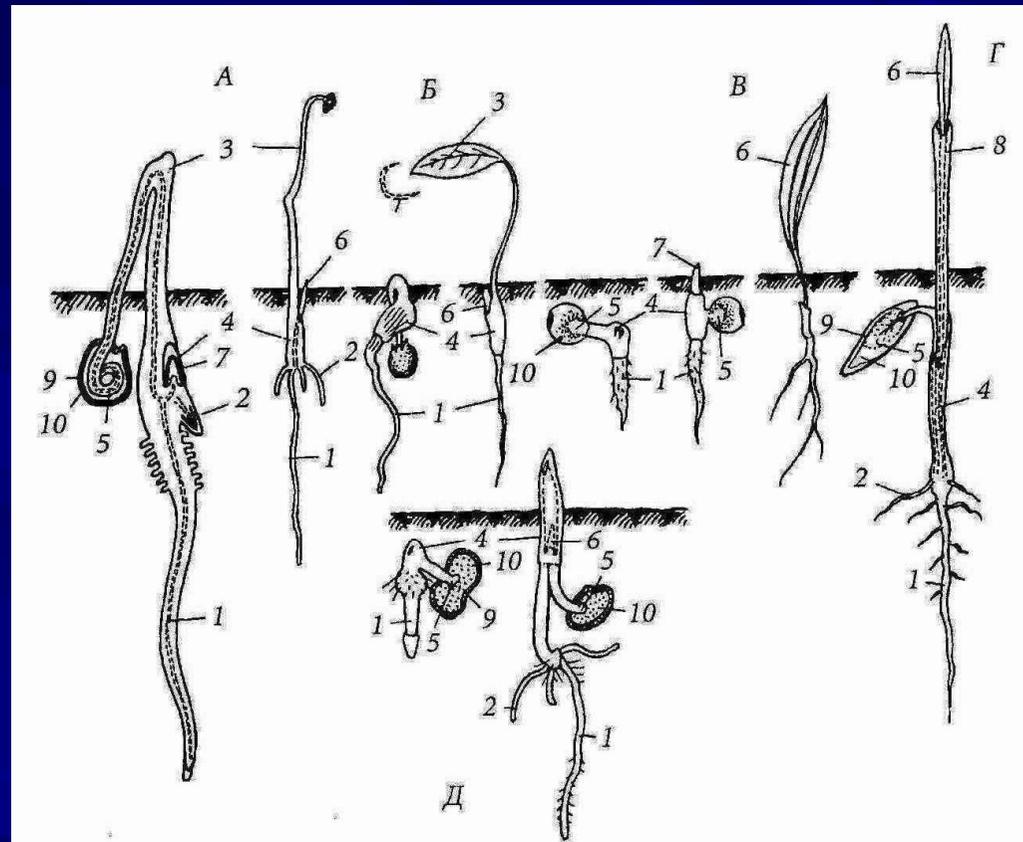
Прорастающий кокос

Прорастание двудольных



Надземное (А, Б) и подземное (А, В) прорастание двудольных: А — начало прорастания, 1 — главный корень 2 — боковые корни, 3 — гипокотиль, 4 — придаточные корни, 5 — семядоля, 6 — чешуевидный лист, 7 — эпикотиль (по: Ботаника..., 1988)

Прорастание однодольных



Надземное (А-Б), подземное (В-Г) и полуподземное (Д) прорастание однодольных: А — лук репчатый, Б — ворожий глаз, В — ландыш, Г — финиковая пальма, Д — традесканция (1 — главный корень, 2 — придаточный корень, 3 — семядоля, 4 — влагалище семядоли, 5 — гаусторий, 6 — лист, 7 — почка, 8 — чешуевидный лист, 9 — семенная кожура, 10 — эндосперм) (по: Ботаника..., 1988)

Это интересно!!!

- Самые тяжелые семена у сейшельской веерной пальмы: вес ее семени (ореха) достигает 18 кг. Самые тяжелые шишки – до 42 кг – у *Encerphalartus coffes* – древесного растения из группы саговников. Наибольшее количество семян выбрасывает тополь черный, или осокорь (*Populus nigra*): одно дерево – 28 млн семян за год. Орхидея *Cusporches* производит рекордное количество семян – 3 751 000.