

Prof. emer., Dr. biol. Valdis Ģirts Balodis

Dr. biol. Iluta Dauškane

4. LEKCIJA

NODALĪJUMS: SĒKLAUGI – SPERMATOPHYTA

DAŽI DERĪGI JĒDZIENI	2
SĒKLAUGU VISPĀRĒJAIS RAKSTUROJUMS	2
Sēklausiem dominē sporofīts.....	2
Visi sēklausgi ir heterospori augi	2
Mikrosporangijs ir putekšņu ligzda	3
Megasporangijs ir nucels	3
Sēklaugu gametofīti ir atkarīgi no sporofīta.....	4
Apaugļošanai nav vajadzīga ūdens vide	5
Sēklas – evolūcijas šedevrs.....	5
Sēklaugu daudzveidība	5
KAILSĒKĻI – <i>GYMNOSPERMAE</i> (=PINOPHYTINA)	6
GINKVEIDĪGIE – <i>GINKGOOPSIDA</i>	6
Ginks – “dzīva fosīlija”	6
Ginks ir divmāju augs.....	6
Ginka gametofīti	7
Appute un apaugļošanās	8
Sēklas atgādina aprikozes	8
CIKADEJVEIDĪGIE – <i>CYCADOPSIDA</i>	9
Cikadejveidīgo ēra bija mezozojs	9
Atgādina gan papardes, gan palmas.....	9
Strobili, sporofīli, sporas.....	10
Gametofīti.....	12
Appute, apaugļošanās	12
Sēklas ir primitīvas	13
SKUJKOKI – <i>PINOPSIDA</i>	14
Plaši izplatīti	14
Garākie, lielākie, vecākie.....	14
Strobili.....	15
Sporangiji, sporoģenēze, gametofīti	16
Appute, apaugļošanās	18
Sēkla	19
GNETVEIDĪGIE - <i>GNETOPSIDA</i>	19
Velvīcija – <i>Welwitschia</i>	19
Efedras – <i>Ephedra</i>	20
Gneti – <i>Gnetum</i>	20
Strobili – sastatos.....	21
Sastati	21
Mikrostrobili	21
Megastrobili	21
Gametofīti.....	21
Mikrogametofīti	21
Megagametofīti	22
Apaugļošanās	22

DAŽI DERĪGI JĒDZIENI

Visu sēklaugu galvenā iezīme, kas tos būtiski atšķir no iepriekš apskatītajiem embriofītu nodalījumiem – tie nevairojas ar sporām, bet gan **ar sēklām**. Līdz šim apskatītie nodalījumi – sūnaugi un paparžaugi, pretstatot sēklaugiem, veido **embriofīto sporaugu** grupu.

Visiem embriofītajiem sporaugiem sievišķās gametas veidojas arhegonijā. Tādēļ embriofītos sporaugus apzīmē arī par **arhegoniātiem** (*Archegoniatae*). Līdz ar to šī grupa tiek identificēta atšķirībā no alģēm, kam arhegoniju nav, un sēklaugiem, kam arhegoniji ir tikai taksonu daļai.

Sēklaugiem ir labi attīstīti **vadaudi**. Arī paparžaugiem ir vadaudi. Abus nodalījumus kopā sauc par **vaskulārajiem** augiem, norobežojot tos no sūnaugiem, kas ir nevaskulārie augi.

Visus līdz šim apskatītos zemāko augu un arhegoniātu nodalījumus **Linnejs** kopā apzīmēja ar nosaukumu *Cryptogamia*ⁱ, (maldīgi) norādot uz to neskaidrajiem dzimumvairošanās orgāniem. Sēklaugus vēlāk nosauca *Phanerogamae*ⁱⁱ ar mājieni uz to šķietamajiem dzimumvairošanās orgāniem, kas patiesībā vēlāk izrādījās sporu producētāji.

SĒKLAUGU VISPĀRĒJAIS RAKSTUROJUMS

Sēklaugiem dominē sporofīts

Sēklaugu sporofīts dominē tik izteikti, ka par gametofītu esamību uzzināja tikai 19. gs. vidū. Sēklaugu apslēpto paaudžu maiņu atklāja **Vilhelms Hofmeisters** 1851. gadā. Līdz ar to konstatēja sēklaugu līdzību ar sūnaugiem un paparžaugiem. Hofmeistera laikā sēklaugu vairošanās orgāniem jau bija savi īpaši nosaukumi, kas palika arī pēc tam, kad tika pierādīta šo orgānu homologija ar sūnaugu un paparžaugu vairošanās orgāniem.

Visi sēklaugi ir heterospori augi

Sēklaugi, tāpat kā heterosporie paparžaugi (*Selaginellales*, *Isoëtales*, *Marsileales*, *Salviniales*), veido mikrosporas un megasporas. Sēklaugu mikrospora ir **vienkodola puteksnis** jeb **putekšņa šūna**, bet sēklaugu megaspora ir **vienkodola dīgļsoma** jeb **vienkodola dīgļsomas šūna**.

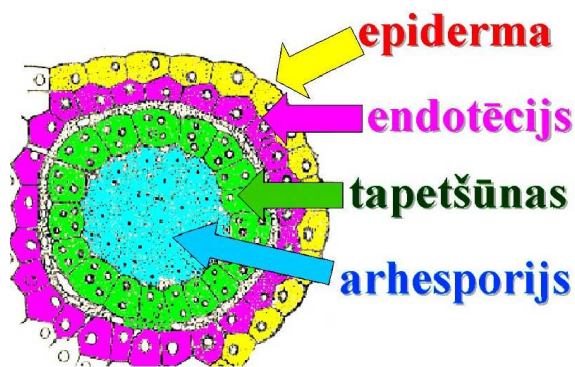
Heterosporajiem paparžaugiem megasporas ir izteikti lielākas par mikrosporām. Sēklaugiem turpretī megasporas un mikrosporas parasti ir vienādā lielumā. Dažām cikadejveidīgo sugām mikrosporas ir pat lielākas par megasporām. Savā laikā pat apstrīdēja terminu “mikrospora” un “megaspora” pielietojamība sēklaugiem. Ieteica attiecīgi izmantot terminus “androspora” un “ginospora”. Un tomēr, neskatoties uz neatbilstību sporu lielumam, parasti sēklaugiem lieto apzīmējumus “mikrospora” un “megaspora”.

Tāpat kā heterosporajiem paparžaugiem, sēklaugiem no megasporas attīstās sievišķais gametofīts – megagametofīts, bet no mikrosporas attīstās vīrišķais gametofīts – mikrogametofīts. Terminu

“mikrogametofīts” un “megagametofīts” pielietošana attiecībā uz sēklaugiem problēmas neizraisa, jo vīrišķie gametofīti sēklaugiem ir mazāki par sievišķajiem. Sēklauga mikrogametofīts tradicionāli tiek saukts par **puteksni**, bet megagametofīts – par **dīgļsomu**.

Mikrosporangijs ir putekšņu ligzda

Sēklaugu mikrosporangija jeb putekšņu ligzdas **apvalks** sastāv no vairākiem šūnu slāņiem, t.i. atbilst eisporangiāto paparžaugu sporangija tipam (1. att.). Dažādās sēklaugu sistemātiskajās grupās apvalka šūnu slāņu skaits ir atšķirīgs. Mazākais ir efedrām – tikai divi apvalka šūnu slāņi, bet ginkam un zānijām apvalku veido pieci līdz seši šūnu slāņi. Ārējais apvalka slānis mikrosporangijam ir epiderma, nākošais šūnu slānis – endotēcijs. Apvalks tāpat kā paparžaugiem izpilda aizsargfunkcijas, kā arī nodrošina sporangija atvēršanos, kad putekšņi ir nobrieduši apputei.



1. attēls. Sīpola putekšņu ligzda (mikrosporangijs).

Zem apvalka parasti atrodas **tapetšūnas**, bet mikrosporangija centrālajā daļā – **arhesporijs**. Arhesporija šūnas attīstības gaitā kļūst par **mikrosporocītiem** jeb **putekšņu mātšūnām**. Katram mikrosporocītam **meiotiski** daloties izveidojas haploidālu **mikrosporu tetrāde**.

Megasporangijs ir nucelsⁱⁱⁱ

Sēklaugu megasporangiju tradicionāli sauc par nucelu. Atšķirībā no sūnaugiem un paparžaugiem, sēklaugu megasporangiju vēl sedz papildus aizsargstruktūras – viens vai divi **integumenti**^{iv}. Dažās sēklaugu sistemātiskajās grupās var būt vēl arī citi, papildus apvalki.

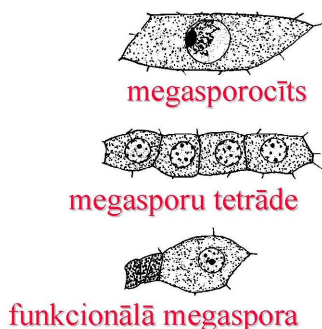
Nucela aizsargstruktūras pilnīgi ieslēdz sevī megasporangiju, atstājot atveri tikai pie nucela gala. Šo atveri sauc par **mikropili**^v. Mikropilei pretējā galā nucelam ir vairāk vai mazāk pamanāms **kātiņš – funiculus**^{vi}. Vietu, kur nucels pāriet kātiņā, sauc par **halazu**^{vii}.

Nucels, integumenti un kātiņš kopā veido **sēklaizmetni**.

Sēklaizmetņi attīstās no saviem veidotājiem – **placentas**. Placentu ar nucelu savieno kātiņš.

Kā minēts jau iepriekš, nucelā parasti ir **vairākas apvalka šūnu kārtas, tapetšūnas un arhesporijs**. No arhesporija veidojas **megasporocīti** jeb dīgļsomas mātšūnas. Parasti tikai viena megasporangija šūna kļūst par megasporocītu.

Megasporocītam meiotiski daloties izveidojas četras **vienkodola dīgļsomas šūnas** jeb **megasporas**. Parasti megasporas ir viena virs otras lineāri novietotas un trīs no tām deģenerējas; paliek viena, parasti halazālā megaspora (2. att.).

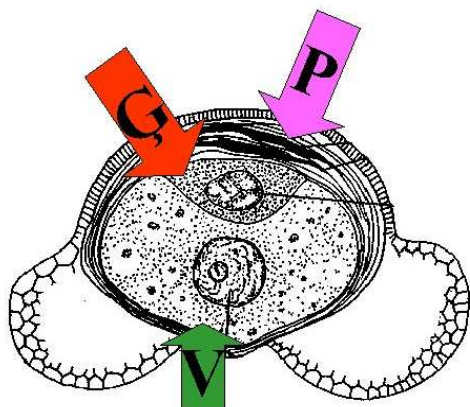


2. attēls. Naktssveces (*Oenothera* sp.) megasporoģenēze.

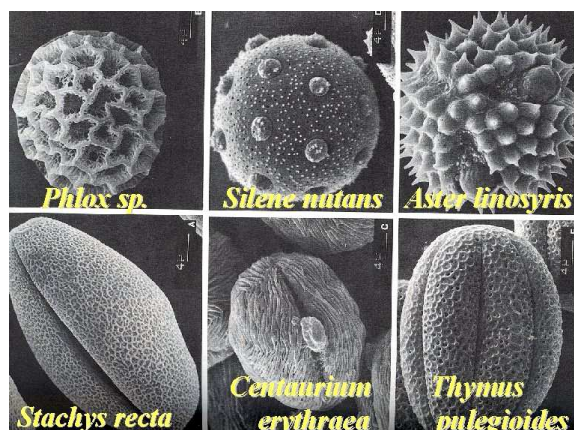
Sēklaugu gametofīti ir atkarīgi no sporofīta

Sēklaugu gametofīti ir reducēti un pilnīgi atkarīgi no sporofīta.

Mikrosporangijā (putekšņu ligzdā) izveidojas “gandrīz gatavs” vīrišķais gametofīts – **putekšnis** (mikrogametofīts jeb mikroprotalijs). Sēklaugu mikrogametofīts, tāpat kā heterosporajiem paparžaugiem, ir ļoti reducēts. Tas sastāv tikai no dažām šūnām – vienas vai vairākām **protalijs šūnām** un **anteridiālās šūnas**, kam daloties izveidojas **ģeneratīvā** un **veģetatīvā** šūna (3. att.). Sēklaugiem nekad nav anterīdiju.



3. attēls. Melnās priedes (*Pinus nigra*) putekšnis.



4. attēls. Sēklaugu putekšņi atšķiras pēc eksīnas strukturējuma.

Putekšņi, kad tie izbirst no putekšņnīcām, ir pakļauti ekstremāliem apstākļiem. Tos aizsargā **putekšņa sienīna** jeb **sporoderma**. Tā sastāv no diviem slāņiem – **eksīnas** un **intīnas**.

Sēklaugu putekšņu eksīna ir katram taksonam atšķirīgi strukturēta (4. att.). Tam liela nozīme gan sēklaugu sistemātikā, gan sēklaugu filoģenēzes izzināšanā.

Megagagametofīta (dīgļsomas) attīstība pilnībā noris megasporangijā (nucelā). Šeit notiek arī olšūnas apaugļošana un pilnībā izveidojas sēklaugu dīgļis.

Zināmā mērā šajā virzienā ir attīstījušies heterosporie paparžaugi. Atsevišķām selaginellu sugām megagametangiji ne tikai attīstās megasporangijā par megagametofītiem, bet šeit arī tiek apaugļota olšūna un attīstās dīglis. Tomēr sēklas attīstās tikai sēklaugiem.

Tā kā visa dīglšomas attīstība noris sēklaizmetņa aizsardzībā un apgādē, sievišķais gametofīts sēklaugu filoģenēzē ir reducējies. Tomēr sievišķais gametofīts ir mazāk reducēts par vīrišķo. Senākajiem kailsēkļiem var saskatīt izteiktu līdzību ar heterosporo paparžaugu sievišķo protaliju. Toties segsēkļiem šī līdzība ir jau visai grūti pamanāma.

Apaugļošanai nav vajadzīga ūdens vide

Apaugļošanai puteksnis tiek nogādāts vai nu uz mikropili, vai drīksnu. Tā ir appute. Atšķirībā no paparžaugiem, te ir nepieciešama daudz lielāka precizitāte un tādēļ putekšņu izbārstīšanai un pārnesšanai ir daudz īpašu pielāgojumu.

Reducētie vīrišķie sēklaugu gametofīti attīstību pabeidz uz megasporangija, parazitējot uz tā. Šajā ziņā tie būtiski atšķiras no visiem heterosporajiem paparžaugiem.

Pat primitīvākajiem sēklaugiem **apaugļošanai nav vajadzīga ūdens vide**, jo vīrišķās gametas nokļūst līdz olšūnai pa mikrogametofīta un megagametofīta veidotām struktūrām un vidi.

Sēklas – evolūcijas šedevrs

No sēklaizmetņa pēc olšūnas apaugļošanas izveidojas sēkla. Dažādas sēklaizmetņa daļas izveido noteiktas sēklas sastāvdaļas. No integumentiem normāli veidojas vairākslāņu sēklapvalks (*testa*). No dīglšomas attīstās dīglis. Sēklā izveidojas arī barības audi.

Sporaugi vairojoties producē milzīgu sporu daudzumu. Parasti – miljonus. Sēklas tiek producētas daudzārt mazākā skaitā. Sēkla ir daudz drošāks vairošanās veidojums. Ļoti labā, drošā iesaiņojumā sēklā ir dīglis – miniatūrs sporofīts ar saknīti, pumpuru un lapām, barības vielu krājumi un “maza bioķīmiskā laboratorija” jaunā audziņa attīstībai. Sēklu trāpīgi dēvē par miniatūru evolūcijas šedevru.

Sēklaugu daudzveidība

No **330000** embriofītu sugām vairāk nekā **300000** ir sēklaugi. Mūsdienu sēklaugu sistemātika:

1. apakšnodalījums: *Gymnospermae*^{viii} (= *Pinophytina*) – kailsēkļi
 1. klase: *Ginkgoopsida* – ginkveidīgie
 2. klase: *Pinopsida* – skujkoki
 3. klase: *Cycadopsida* – cikadejveidīgie
 4. klase: *Gnetopsida* – gnetveidīgie
2. apakšnodalījums: *Angiospermae*^{ix} (= *Magnoliophytina*) – segsēkļi
 1. klase: *Dicotyledoneae* (= *Magnoliopsida*) – divdīgļlapji
 2. klase: *Monocotyledoneae* (= *Liliopsida*) – viendīgļlapji

KAILSĒKĻI – *GYMNOSPERMAE* (=PINOPHYTINA)

GINKVEIDĪGIE – *GINKGOOPSIDA*

Ginks – “dzīva fosīlija”



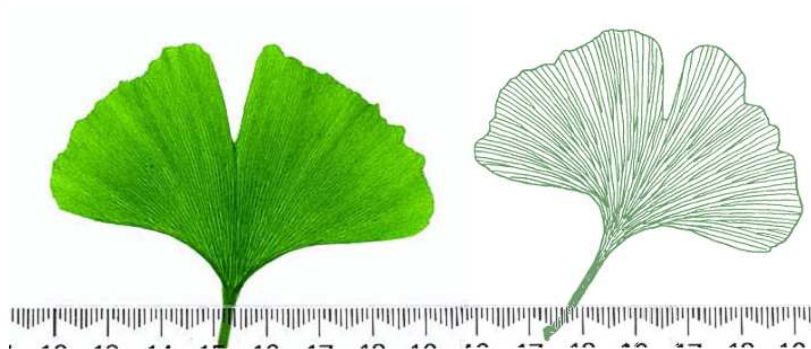
5. attēls. Divdaivu ginka (*Ginkgo biloba*) savvaļas atradne.

Ginkveidīgie Mezozojā no Triasa līdz Juras beigām bija plaši izplatīti visā pasaulē, bet Krīta periodā tie sāka izmirt. Mūsdienās ir tikai 1 suga – **divdaivu ginks** *Ginkgo biloba*. Tā ir viena no senākajām recentajām sugām. Darvins to nodēvēja par “dzīvu fosīliju”. Savvaļā ginks mūsdienās ir vairs tikai Austrumķīnā, dažu desmitu hektāru platībā Temusas kalnu nogāzēs (5. att.).

Tomēr ginku plaši kultivē Ķīnā un Japānas svētajās birzīs^x. Kopš 1727. gada ginku kultivē arī Eiropā, bet mūsdienās – visā pasaulē. Ginku vairākās vietās audzē arī Latvijā. Vecākais koks aug pie Latvijas Universitātes galvenās ēkas un labi pārcieš Latvijas klimatiskos apstākļus. Tam ir vairāk nekā 110 gadu, tā garums ir 14 m un diametrs ap 0,7 m. Ziemcietība laba.

Labvēlīgos apstākļos ginks spēj sasniegt 2000 gadu vecumu. Ķīnā, Japānā un Korejā ir daudz eksemplāru, kuru vecums pārsniedz 1000 gadus. Lielākie īpatņi sasniedz 40 m garumu un līdz 4,5 m apkārtmēru.

Ginks ir viens no nedaudziem vasarzaļajiem kailsēkļiem. Ginkam ir vēdekļveida, dihotomi dzīslotas lapas (6. att.).



6. attēls. Divdaivu ginka (*Ginkgo biloba*) lapas.

Ginks ir divmāju augs

Ginks ir divmāju augs. Individā dzimums tiek regulēts ģenētiski – atšķiras vīrišķo un sievišķo augu kariotips.

Vīrišķo augu īsvasu galos attīstās **mikrostrobili** (7. att.). Putekšņlapas jeb mikrosporofili tajos ir sakārtoti skrajās spurdzēs. Katrs atsevišķais mikrosporofils ir ļoti vienkārši veidots. Tas sastāv no tieva kātiņa, kā galā ir sors. Sors parasti ir saudzis no diviem mikrosporangijiem.

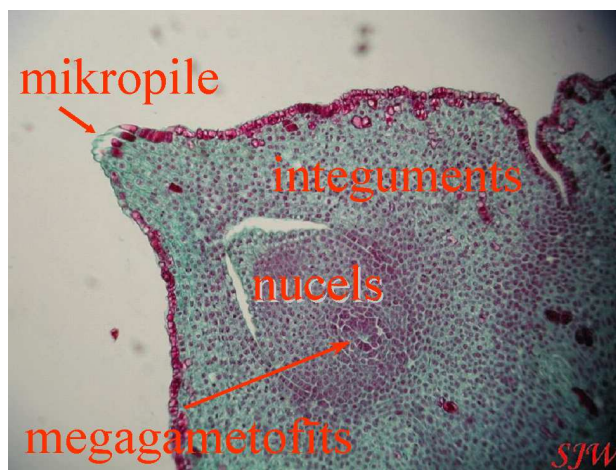


7. attēls. Divdaivu ginka (*Ginkgo biloba*) mikrostrobili.

Sievišķie strobili ir reducēti (8. att.). Strobilā ir tikai 2 sēklaizmetņi, kas atrodas dihotoma kāta galā. Nucelu apņem viens, biezs integuments (9. att.). Sēklaizmetņa galā ir gara, šaura mikropile. Nucelā, tā pamatnes tuvumā, attīstās viena megasporu mātšūna. Tai reduktīvi daloties izveidojas lineāri sakārtotu šūnu tetrāde – četras megasporas. Pilnīgi attīstās tikai viena, apakšējā (halazālā) megaspora. Tā kļūst par funkcionējošo megasporu. Šūnu tetrādes trīs pārējās megasporas iznīkst jau attīstības sākumā.



8. attēls. Divdaivu ginka (*Ginkgo biloba*) megastrobils.



9. attēls. Divdaivu ginka (*Ginkgo biloba*) sēklaizmetnis.

Ginka gametofīti

Vīrišķo gametofītu – putekšņu, attīstība iesākas mikrosporangijā (putekšņu ligzdā). Sākumā no mikrosporas vienīgās šūnas nodalās pirmā, tad – otrā **protalija šūna**. Abas protalija šūnas ir sīkas. Atlikusī, lielākā izejas šūnas daļa ir **anteridialā šūna**. Tā sadalās divās šūnās – **ģeneratīvajā** šūnā un **veģetatīvajā** šūnā. Šajā stādijā putekšņu attīstība mikrosporangijā ir

beigusies un putekšņi no putekšņu ligzdas izbirst. Vīrišķā gametofīta tālākā attīstība norisinās pēc apputes – uz apputeksnētā sievišķā auga.

Sievišķais gametofīts ginkam attīstās no funkcionējošās megasporas. Gandrīz mēnesi zem megasporas apvalka norisinās kodolu dalīšanās. Pēc šīs, brīvās kodolu dalīšanās seko citokinēze. Rezultātā ir izveidojies sievišķais gametofīts (megaprotalijs), kurā ir vairāk nekā 8000 šūnu. Megagametofīta mikropilārajā galā ir izveidojušies **2 arhegoniji**. Megasporas apvalks virs tiem izzūd un izveidojas īpašs dobums – **putekšņu** (arhegoniālā) **kamera**.

Appute un apaugļošanās

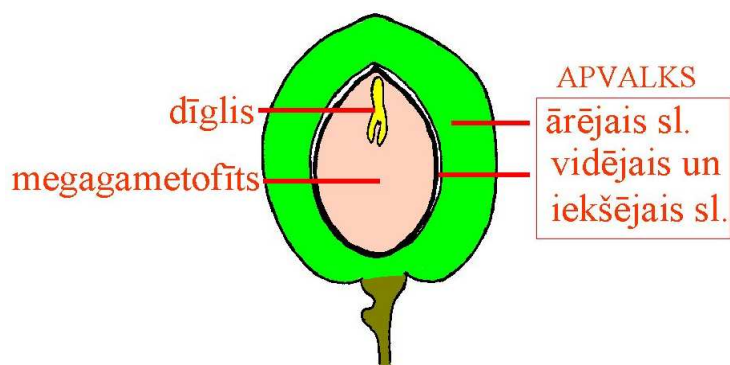
Vēja nesto putekšņu uztveršanai virs sēklaizmetņa izdalās apputes piliens. Pa to putekšņi nokļūst putekšņu kamerā un peld tās šķidrumā. Te putekšņa apvalks uzplīst, veģetatīvā šūna attīstās par zarainu **haustoriju**. Haustorijs iespiežas nucela audos un uzņem no tā barības vielas putekšņa tālākās attīstības nodrošināšanai. **Ģeneratīvā šūna** dalās, veidojot **sterilo šūnu** un **spermatogēno šūnu**. No spermatogēnās šūnas, savukārt, izveidojas divi ar daudzām skropstiņām apgādāti **spermatozoīdi**. Tie ir ļoti lieli – lielākas vīrišķās gametas ir vienīgi cikadejveidīgajiem. Spermatozoīdi pa haustorija atveri izpeld putekšņu kameras šķidrumā. Viens no spermatozoīdiem apaugļo olšūnu. Apaugļošanās norisinās tikai apmēram trīs mēnešus pēc apputes.

Sēklas atgādina aprikozes^{xi}

Ginka sēklas ārēji tiešām ir līdzīgas kauleņu (aprikožu vai plūmju) augļiem (10. att.). Arī šķērsgriezumā ginku sēklas ir līdzīgas minētajiem augļiem (11. att.).



10. attēls. Divdaivu ginka (*Ginkgo biloba*) sēklas.



11. attēls. Divdaivu ginka (*Ginkgo biloba*) sēklas shēma.

Sēklas ārējais apvalks (sarkotesta) ir sulīgs, bet iekšējais (sklerotesta) – ciets, kauliņveida. Ginka sēklas izplata dzīvnieki (sēklas izplatās endozoohori), neskatoties uz to, ka ārējais apvalks nepatīkami smird. Sarkotestas smaka ir tik spēcīga, ka atsevišķiem cilvēkiem var izsaukt galvassāpes un ādas izsitumus. Šī iemesla dēļ parkos parasti kultivē vienīgi vīrišķos eksemplārus

un ginkus pavairo veģetatīvi. Dienvidaustrumāzijā ginka sēklas skaitās delikatese. Protams, smirdīgo sēklas apvalku uzturā nelieto; ēdams ir dīglis un endosperma.

CIKADEJVEIDĪGIE – *CYCADOPSIDA*

Cikadejveidīgo ēra bija mezozojs

Mezozoja ērā augu valstī dominēja cikadejveidīgie, bet dzīvnieku valstī – dinosauro. Tādēļ Mezozojū mēdz saukt par cikadeju un dinosauro ēru. Cikadejveidīgo “ziedu laiki” ir sen pagājuši un uzskata, ka šie augi ne pārāk tālā nākotnē var izzust pavisam. Piemēram, ļoti strauji izmirst Kubas endēmā – **sikcikadeju** – *Microcycas* ģints. Cikadejveidīgos ir **jāaizsargā**.

Pašlaik pasaulē eksistē tikai 9 (vai 10) cikadejveidīgo ģintis ar kādām 100 sugām.



12. attēls. Cikadejveidīgo areāli.

Savukārt Austrālijā aug *Bowenia*, *Macrozamia*, *Lepidozamia* un *Cycas* ģints sugas. *Cycas* ģintij ir plašākais cikadejveidīgo izplatības areāls, kas sniedzas no Austrālijas līdz pat Japānai. Kā krāšņumaugu ļoti bieži audzē atritušo cikadeju – *Cycas revoluta*. Tās areāls ir Dienvidjapānā.

Vairākus cikadejveidīgos izmanto kā **istabas augus**.

Atgādina gan papardes, gan palmas

Cikadejveidīgie savā vairumā ir samērā lieli augi, kas pēc izskata atgādina palmas. Atsevišķas sugas pārsniedz **15 m** garumu. Stumbrs ir klāts ar lapu pamatņu paliekām. Lapas (kā daudzām palmu sugām) ir sakārtotas pušķī, stumbra galā.

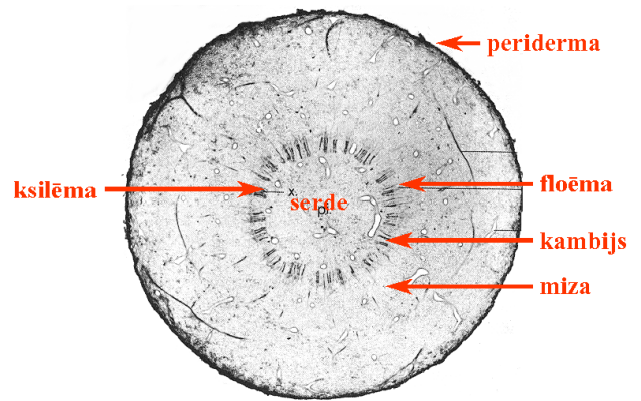
No visiem mūsdienu kailsēkļiem tikai cikadejveidīgie ir saglabājuši **paparžu lapu** tipu (13. att.). Šī iemesla dēļ cikadejveidīgo *Stangeria eriopus* sākotnēji aprakstīja kā vienu no paparžu sugām. Kļūdu atklāja tikai pēc tam, kad izpētīja šīs sugas dzimumvairošanos.

Cikadejveidīgo stumbrā ir kambijs, tātad notiek sekundāro vadaudu veidošana. Tomēr producētās koksnes daudzums cikadejveidīgajiem ir ļoti mazs. **Stumbra** lielāko daļu aizņem **serde** un plaša **miza**, kur uzkrājas rezerves barības vielas, galvenokārt ciete (14. att.). Serdes un mizas cieti izsenis lieto pārtikā (“sago”)^{xii}. Tajā pašā laikā labi ir zināms, ka cikadejveidīgie satur iedarbīgas toksiskas vielas un pārtikai nekaitīgu sago ir jāprot sagatavot.

Cikadejveidīgie galvenokārt aug **tropos un subtropos** (12. att.). Amerikā un Rietumindijā aug *Zamia*, *Dioon*, *Ceratozamia* un *Microcycas* ģints sugas. Dienvidāfrikas ģintis ir *Stangeria* un *Encephalartos*.



13. attēls. Atritušās cikadejas (*Cycas revoluta*) jaunas lapas.



14. attēls. Floridas zāmijas (*Zamia floridana*) stumbra šķērsgriezums.

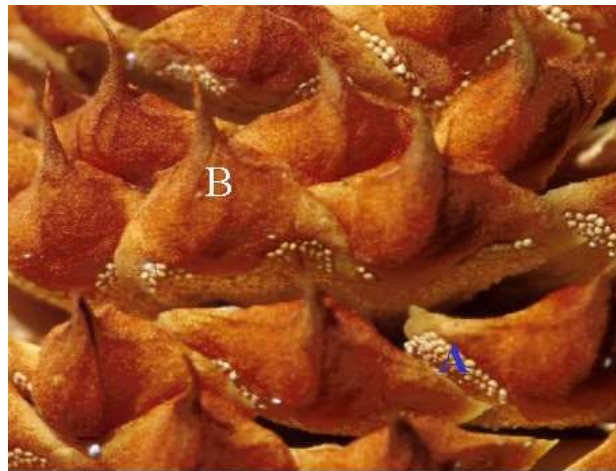
Strobili, sporofili, sporas

Cikadejveidīgie, tāpat kā ginks, ir divmāju augi. Tāpat kā ginkam, cikadejveidīgo dzimums ir ģenētiski noteikts. Piemēram, *Cycas revoluta* sievišķajiem augiem ir 20 somātiskās hromosomas un **XX** hromosomu pāris, vīrišķajiem organismiem – 20 somātiskās hromosomas un **XY** dzimumhromosomas.

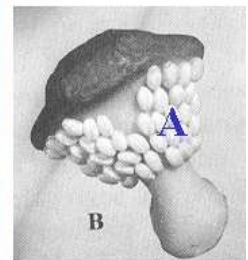
Vīrišķie strobili cikadejveidīgajiem veidojas starp lapām stumbra galotnē (15. att.). Uz strobila ass spirāliski ir novietoti **mikrosporofili** (16. att.). To apakšpusē atrodas mikrosporangiji, kas pa 2-3 apkopoti **soros**. Cikadejveidīgajiem ir lielākais (līdz 1000 un vairāk) zināmais mikrosporangiju skaits uz 1 mikrosporofila. Mikrosporangiji vienmērīgi noklāj visu mikrosporofila apakšpusi.



15. attēls. Atritušās cikadejas (*Cycas revoluta*) mikrostrombils.

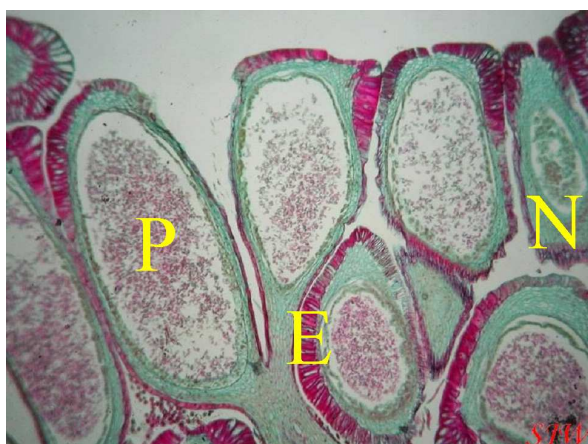


16. attēls. *Cycas affrumpffii* mikrosporofili (B) ar mikrosporangijiem (A).



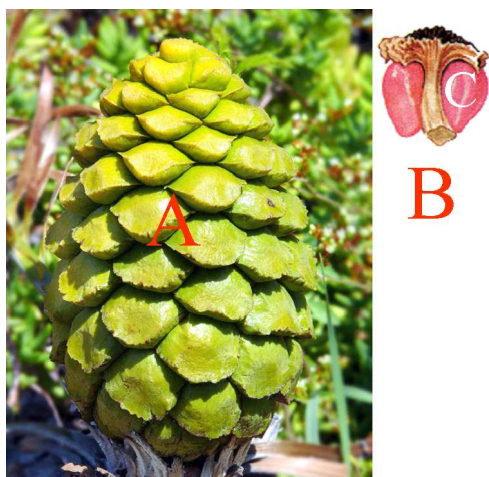
Sēklaugu vairumam mikrosporangiju epidermas šūnu sienīgas ir plānas un sporangija atvēršanos putekšņu izkaisīšanai nodrošina endotēcijs (17. att.). Vienīgi mūsdienu cikadejveidīgajiem mikrosporangija atvēršanos nodrošina mikrosporangija epiderma, kuras šūnu sienīgas ir

nevienmērīgi uzbiezinātas. Pārējiem sēklaugiem nevienmērīgi uzbiezinātas ir endotēcija šūnu sienīņas.

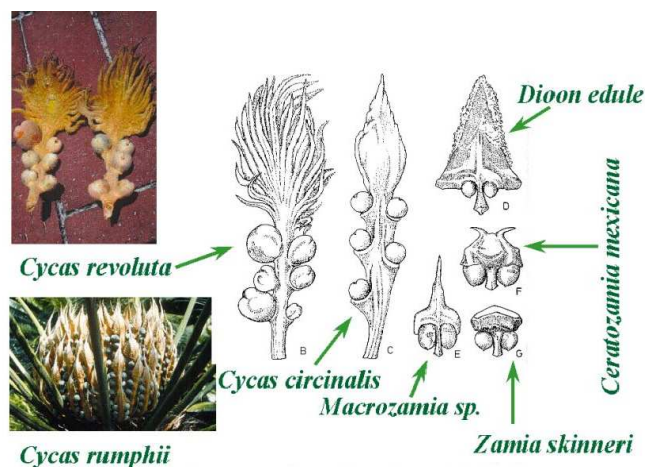


17. attēls. Cikadeju putekšņi mikrosporangijos (putekšņu ligzdās).
P – putekšņi; E – epiderma; N – endotēcija.

Sievišķie strobili cikadejveidīgajiem (tāpat kā mikrospobili) attīstās stumbra galotnē. Megastrobili ir masīvi, dažām sugām pat milzīgi. Piemēram, *Encephalartos caffer* sievišķie strobili sasniedz 1 m garumu (18. att.).



18. attēls. *Encephalartos caffer* megastrobils (A), megasporofils (B) un sēklaizmetnis (C).



19. attēls. Megasporofilu evolūcija cikadejveidīgo klasē.

Cikadejveidīgo klasē var izsekot megasporofilu evolūcijai (19. att.). Primitīvākie megasporofili ir atrodami *Cycas* ģintī. *Cycas* ģints augu megasporofili pēc formas ir ļoti līdzīgi sterilajām lapām. Atšķirībā no sterilajām lapām, megasporofilos nenotiek fotosintēze un gar sporofila lapas plātnes malu ir izvietoti megasporangiji. Salīdzinot dažādas cikadejveidīgo ģintis, var atrast visas pārejas no primitīvajiem *Cycas* megasporofiliem līdz evolūcijas gaitā tapušajiem vienkāršākajiem megasporofiliem, kas pilnībā zaudējuši līdzību ar lapām.

Cikadejveidīgo sēklaizmetņi ir dažāda lieluma, bet dažām *Cycas* sugām tie var sasniegt pat 5-6 cm garumu

Cikadejveidīgo megasporas, tāpat kā sūnaugu un paparžaugu sporas, ir ar apvalku. Cikadejveidīgo megasporu apvalkā ir labi izšķirami divi slāņi – eksosporas un endosporas. Eksosporas ir piesūcināts ar kutīnu, kas līdzību ar embriofīto sporaugu sporām pastiprina vēl vairāk. Šāds apvalks cikadejveidīgo megasporām pēc būtības ir tikai mantojums no senčiem, kam nav īpašas funkcionālas nozīmes – cikadejveidīgo megasporas nekad neatstāj megasporangiju un apvalks nekalpo aizsardzībai pret nelabvēlīgiem vides apstākļiem.

Gametofīti

Vīrišķie gametofīti – putekšņi cikadejveidīgajiem, tāpat kā pārējiem sēklaugiem, savu attīstību iesāk mikrosporangijā – putekšņu ligzdā. Mikrosporas šūnai daloties, izveidojas sīka protalija šūna un liela anteridiālā šūna. Atšķirībā no ginka, cikadejveidīgajiem otrā protalija šūna neveidojas. Tāpat kā ginkam, cikadejveidīgajiem anteridiālā šūna daloties veido ģeneratīvo un veģetatīvo šūnu. Kad puteksnis izbirst no mikrosporangija, tajā ir šīs trīs šūnas. Vīrišķā gametofīta tālākā attīstība norisinās pēc apputes – uz apputeksnētā sievišķā auga.

Nucelā izveidotā megaspora turpat arī turpina attīstību, kļūstot par **sievišķo** gametofītu. Megasporā dalās kodols, pēc tam seko daudzas atkārtotas kodolu dalīšanās bez citokinēzes. Citokinēze, tāpat kā ginkam, norisinās gametofīta attīstības nobeigumā.

Sievišķie gametofīti cikadejveidīgajiem ir spēcīgi attīstīti. Tie tilpuma un šūnu skaita ziņā neatpaliek pat no lielākajiem brīvi dzīvojošiem paparžaugu protalijiem. Cikadejveidīgo sievišķo gametofītu lielāko daļu aizņem barības audi – primārā endosperma. Tajā galvenokārt uzkrājas ciete. Cikadejveidīgo sievišķie gametofīti, kas nekad neatstāj megasporangiju, dīvainā kārtā ir saglabājuši spēju gaismā veidot hlorofilu.

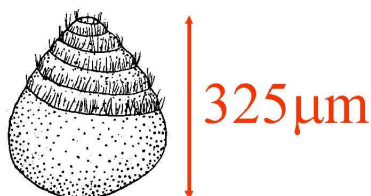
Sievišķo gametofītu augšējā daļā, zem mikropiles, attīstās **arhegoniji**. Tie aizmetas lielā skaitā un tā ir vēl viena cikadeju arhaiska iezīme. Katrā gametofītā attīstās ne vairāk kā 10 arhegoniji. Izņēmums ir *Microcyas*, kam attīstās vairāki arhegoniju desmiti. Tāpat kā ginkam, cikadejveidīgajiem virs arhegonijiem izveidojas putekšņu (arhegoniālā) kamera.

Cikadejveidīgo olšūnas parasti ir ļoti lielas. Piemēram, *Zamia* ģintī olšūnas var sasniegt 3 mm garumu un 1,5 mm platumu, tātad, saskatāmas ar neapbruņotu aci. Olšūnas kodols sasniedz 550 mikronu diametru. **Olšūnas** arhegonijā ir milzīgas (*Microcyas* garumā līdz **6 mm!**). Neparasti lieli ir arī olšūnu **kodoli**; dažkārt to diameters sasniedz **0,5 mm** un tie ir redzami ar neapbruņotu aci.

Appute, apaugļošanās

Tāpat kā ginks, cikadejveidīgie putekšņus uztver ar apputes pilienu, kas izdalās pie sēklaizmetņa mikropiles. Putekšņi nonāk putekšņu kamerā, kur dīgst. Bet tas notiek tikai kādu pus gadu pēc apputes. Tūlīt pēc apputes sākas sēklaizmetņa palielināšanās. Sēklaizmetnis sasniedz sēklas

lielumu, kaut arī apaugļošanās nemaz vēl nav notikusi. Kad sēklaizmetnis ir izaudzis, putekšņi dīgstot izveido haustoriju, kas iespiežas nucelā. No nucela dīgstošais puteksnis saņem barības vielas. Putekšņa ģeneratīvajai šūnai daloties izveidojas divas šūnas. Viena no tām ir spermatogēnā šūna. Dažus mēnešus pēc rašanās spermatogēnā šūna dalās, izveidojot divus spermatozoīdus^{xiii}.



20. attēls. Floridas zāmiņas (*Zamia floridana*) spermatozoīds.

Tāpat kā ginkam, cikadejveidīgo spermatozoīdiem ir daudzas skropstiņas^{xiv}. Spermatozoīdi ir milzīgi: līdz 0,3 mm garumā^{xv} – lielākās zinātnei zināmās vīrišķās gametas (20. att.)!

Ginkgo biloba un *Cycas revoluta* spermatozoīdus tikai 1896. gadā atklāja japāņi Sakugoro Hirase un Seiichiro Ikeno, respektīvi. Šim atklājumam bija ļoti liela nozīme, jo līdz tam kailsēkļiem bija zināmi tikai nekustīgas vīrišķās gametas.

Spermatozoīdi no putekšņa tiek izlaisti arhegoniālajā kamerā. Tie brīvi un aktīvi peld pa mātes auga izdalīto šķidrumu uz arhegoniju un nonāk olšūnā. Notiek apaugļošanās.

Sēklas ir primitīvas

Lielum lielajam sēklaugu vairumam sēklas pilnībā izmanto mātes auga radīto labvēlīgo vidi un mātes auga barības vielas un pabeidz savu attīstību pirms atdalīšanās no mātes auga. Cikadejveidīgajiem (un ginkam) no mātes auga var atdalīties pat sēklaizmetņi vēl pirms apputes un pirms apaugļošanas un appute un apaugļošana dažkārt notiek sēklaizmetnim atrodoties uz zemes. Arī apaugļotās sēklas atdalās no mātes auga ļoti agrīnā attīstības stādijā. Tikko nokritušām sēklām dīglis ir pašā savas attīstības sākumā un, esot uz zemes, tas nevien nobriest, bet arī vairākkārt palielina savu masu un lielumu. Šo ārkārtīgi primitīvo iezīmju dēļ cikadejveidīgos un ginku mēdz dēvēt par “olas dējošiem augiem”, pretstatot visiem pārējiem sēklaugiem, kas tiek raksturoti kā “dzīvdzemdētāji”.

Cikadejveidīgo un ginka sēklu veidošanas stratēģija salīdzinājumā ar citiem, augstāk attīstītiem sēklaugiem, ir ļoti neracionāla. Lai nodrošinātu sēklu attīstību bez mātes auga atbalsta, sēklas ir apgādātas ar lieliem barības vielu krājumiem – cikadejveidīgo un ginka sēklām ir masīva endosperma. Līdz ar to sēklas ir lielas – dažu makrozāmiņu un cikadeju sēklas var sasniegt 8 cm garumu. Endosperma cikadejveidīgajiem un ginkam attīstās pirms apputes un pirms apaugļošanas, kādēļ lieki tiek izšķiestas prāvas barības vielas sēklaizmetņiem, kuru liela daļa netiks apputeksnēta un sēklas neveidos.

Cikadejveidīgo un ginka sēklas nepārtraukti attīstās un tām, atšķirībā no vairuma citu sēklaugu sēklām, nav miera perioda. Bet miera periods ir bioloģiski ļoti nozīmīgs. Tas dod iespēju pārciest nelabvēlīgu apstākļu periodus un veicina sēklu tālāku izplatīšanos.

SKUJKOKI – *PINOPSIDA*

Plaši izplatīti

Skujkoki ir plaši izplatīti pēdējo 250 miljonu gadu ilgumā. Kaut arī mūsdienās ir tikai apmēram 550 sugas, skujkoki dominē plašos ziemeļu puslodes reģionos – skujkoku mežu josla pārklāj lielas Ziemeļeirāzijas un Ziemeļamerikas teritorijas un uz dienvidiem iestiepjas kalnainajos reģionos.

Gandrīz visi skujkoki ir mūžzaļi. Daudzu skujkoku sugu skujuas ir piemērojušās gan zemai temperatūrai gan sausumam – tās pārklāj bieza kutikula, atvārsnītes ir izvietotas aušu padziļinājumos. Ir pierādīts, ka pat ziemā, saulainās dienās skujās notiek zināma fotosintēze.

Garākie, lielākie, vecākie

Pinopsida klasē ietilpst tikai kokaugi un atsevišķas to sugas ir garuma, masivitātes un ilgmūžības rekordistes.

Vieni no **garākajiem** kokiem ir mūžzaļās sekvojas – *Sequoia*^{xvi} *sempervirens*. Mūsdienās tās veido samērā plašus meža masīvus Klusā okeāna šaurā piekrastes joslā Ziemeļamerikā no Oregonas dienvidrietumiem līdz Santa Lusijas kalnu grēdai Kalifornijā. Vecākie koki spēj pārsniegt 100 m garumu, bet garākās pašreiz dzīvās sekvojas – Hiperiona^{xvii} – garums ir 115,6 metri.

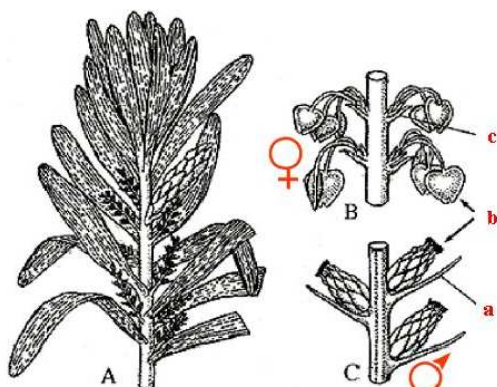
Masīvākie organismi ir gigantiskās sekvojas radinieki – milzu mamutkoki (*Sequoiadendron giganteum*). Masīvākais mūsdienu koks ir “Ģenerāis Šermans”. Tā koksnes daudzums ir ap 1500 m³. Šīs koksnes daudzuma transportēšanai vajadzētu 20—25 dzelzceļa vagonus.

Gan *Sequoia sempervirens*, gan *Sequoiadendron giganteum* bija plaši izplatīti visā ziemeļu puslodē krīta beigās un terciārā. Izturīgās, netrupējošās koksnes dēļ mamutkokus masveidā izcirta jau pirmie ieceļotāji un zelta meklētāji. Milzu mamutkoki mūsdienās ir atrodamā tikai kādās 30 birzīs Sjerra Nevada rietumu nogāzēs Kalifornijā un kādi 500 atlikušie koki ir ar likumu aizsargāti.

Gan sekvojas, gan mamutkoki spēj sasniegt ievērojamu – līdz 3000 gadu – vecumu. Tomēr vecākos kokus, Kalifornijā augošās ilgmūža priedes (*Pinus longaeva*), atklāja tikai 20.gadsimta piecdesmitajos gados. Ilgmūža priežu mūža garums sasniedz 4500 gadus, bet vecākā no tām – “Metuzāls” – ir vairāk nekā 4600 gadus veca.

Strobili

Skujkokiem ir vienīgi viendzimuma strobili – vīrišķie mikrostrombili un sievišķie megastrobili. Ir gan vienmājas, gan divmāju skujkoku sugas.



21. attēls. Kordaītu reprodūktīvās struktūras.

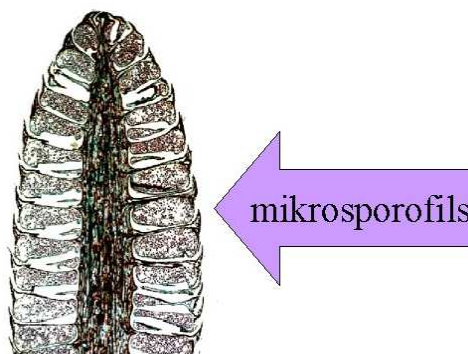
Mūsdienu skujkoku reprodūktīvās struktūras ir atvasināmas no izmirušo kordaītu struktūrām (21. att.). Kordaītiem strobili bija sakārtoti spurdzveida sastatos. Katrs mikrostrombils atradās cietas segzvīņas žāklē. Katrs mikrostrombils sastāvēja no ass, uz kuras bazālo daļu spirāliski apņēma sterilas augšlapas, bet augšējo – spirāliski sakārtoti mikrosporofili.

Megastrobila asi spirāliski sedza sterilas augšlapas. Augšējo augšlapu žāklē atradās daži megasporofili ar vienu sēklaizmetni (dihotomijas rezultātā arī ar diviem).

Relatīvi primitīvi, gandrīz kordaītveidīgi **mikrostrombili** sastati ir saglabājušies divām *Podocarpus* sugām – Jaunzēlandē augošajam vārpainajam podokarpam (*Podocarpus spicatus*) un Dienvidčīles *Podocarpus andinus*. Nelieli mikrostrombili tiem izvietoti uz galvenās “spurdzes” ass segzvīņu padusēs, gluži kā kordaītiem. Asi parasti noslēdz gala mikrostrombils. Pārējām podokarpu sugām var vērot papkāpenisku sānu mikrostrombilu skaita samazināšanos, līdz paliek tikai gala mikrostrombils. Dažām podokarpu sugām^{xviii} tādām vienuļam strobilam pie pamatnes ir sterilas segzvīņas – dzīvas kādreizējā lielākā mikrostrombilu skaita liecinieces. Vēl dažās ģintīs^{xix} ir saglabājušās sterilās segzvīņas, bet tajās segzvīņas ir modificētākas nekā *Podocarpus*. Visiem pārējiem skujkokiem redukcijas rezultātā ir atrodami tikai vienuļi mikrostrombili. Tie morfoloģiski atbilst pieminēto *Podocarpus* un kordaītu salikto strobilu gala strobiliem. Mūsdienu skujkoku vairuma mikrostrombils – saīsināta ass, uz kuras ir izvietoti stipri reducēti mikrosporofili (22. att., 23. att.). Skujkoku vairumam mikrostrombili ir spirāliski izvietoti, bet ciprešu rindā (*Cupressales*) tie vienmēr ir pretēji vai mieturos pa 3.



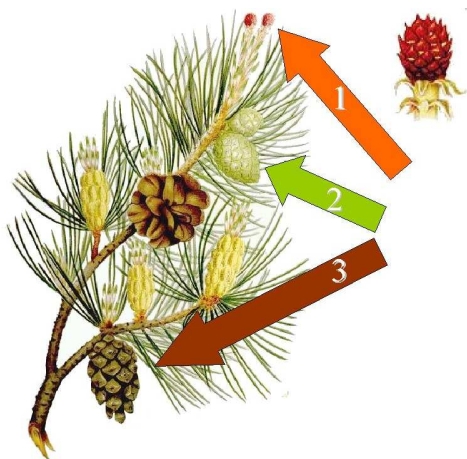
22. attēls. Parastās priedes (*Pinus sylvestris*) mikrostrombili.



23. attēls. Priedes mikrostrombila garengriezums.

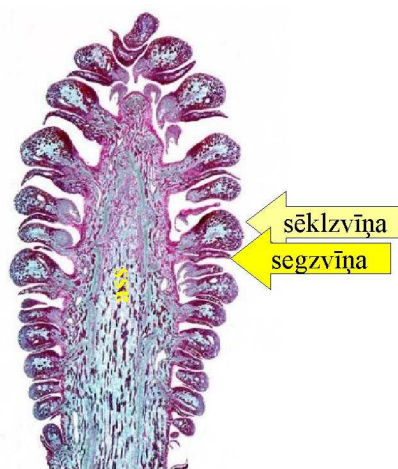
Primitīvākais **megastrobilu** izvietoējums arī ir jau pieminētajām divām podokarpu sugām (*Podocarpus spicatus* un *Podocarpus andinus*). Tām uz spurdžveida zara atrodas sīkas, spirāliski novietotas segzvīņas, bet to padusēs (zara augšdaļā) – pa vienam ļoti reducētam megastrobilam. Pārējām podokarpu sugām strobilu redukcijas rezultātā uz “spurdzes” ass ir palicis tikai viens – gala megastrobils.

Megastrobilu skaita samazināšanās līdz vienam nav vienīgais evolūcijas virziens. Podokarpiem ir vērojams arī cits virziens, kad ne tik daudz samazinās atsevišķu megastrobilu skaits, cik vērojama galvenās ass posmu sarūkšana un veidojas kompakta megastrobilu kopa, ko sauc par čiekuru.



24. attēls. Parastās priedes (*Pinus sylvestris*) čiekuri.

Čiekuri – kompakta megastrobilu kopa.
Priedēm vienlaikus var redzēt trīs dažāda vecuma – viengadīgus (1), divgadīgus (2) un trīsgadīgus (3) čiekurus.



25. attēls. Parastās priedes (*Pinus sylvestris*) čiekura garengriezums.

Skujkoku vairuma evolūcija ir izpaudusies kompaktu megastrobilu kopu veidošanā, bet sastāvdaļu skaita samazināšanai ir bijusi pakārtota nozīme. Rezultātā ir izveidojušies kompakti čiekuri. Tādi kā priedēm (24. att.), eglēm, araukārijām un lielam citu skujkoku vairumam.

Šo sugu čiekuriem ir centrālā ass, uz tās ir segzvīņas, bet segzvīņu padusēs “sēklzvīņas” (25. att.). Sēklzvīņu augšpusē atrodas sēklaizmetņi. Sēklzvīņas atgādina megasporofilus, bet patiesībā ir **īvasu pārveidnes**, kas atbilst veseram megastrobilam. Virzienā no priežu rindas uz ciprešu rindu sēklzvīņas pakāpeniski saaug ar segzvīņām. Šī evolūcijas procesa gala rezultāts ir sēklzvīņu dominēšana un gandrīz pilnīga segzvīņu izzušana.

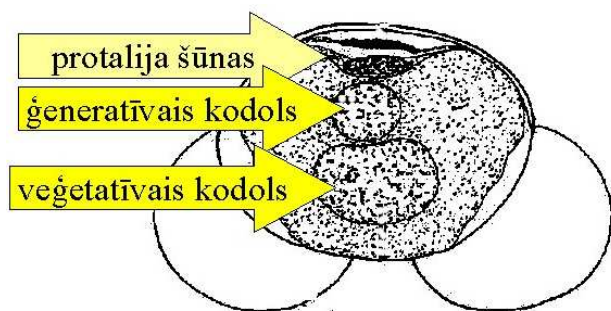
Sporangiji, sporogēnēze, gametofīti

Nobrieduša **mikrosporangija** sienīņu veido viens vai vairāki šūnu slāņi. Ārējā šūnu slāņa apvalks bieži ir ar uzbiezījumiem, kas veicina nobrieduša mikrosporangija atvēršanos ar gareniskas plaisas palīdzību.

Mikrosporangija centrālajā daļā ir sporogēnie audi, ko no visām pusēm ietver tapetšūnas. Tapetšūnas piegādā barības vielas mikrosporu mātšūnām un pašām mikrosporām. Dažādās skujkoku grupās tapetšūnu izcelšanās ir dažāda. Vienos gadījumos (piemēram, pacipresēm *Chamaecyparis*) tās veidojas no mikrosporangija sieniņas iekšējā šūnu slāņa, citos (piemēram, īvēm *Taxus*) – no sporogēnajiem audiem. Jebkurā gadījumā tapetšūnas tiek izlietas mikrosporu veidošanai.

Katra funkcionējošā mikrosporu mātšūna (mikrosporocīts) izveido 4 haploidālas mikrosporas, kas kādu laiku ir ietvertas mikrosporocīta apvalkā. Mikrosporu daudzums parasti ir ļoti liels, dažkārt pat ārkārtīgi liels. Mikrosporas ir ļoti vieglas, kas palīdz to izplatīšanai ar vēju.

Skujkoku vairumam **vīrišķais gametofīts** sāk veidoties mikrosporangijā. Bet īvju rindā (*Taxales*), un ciprešu rindā (*Cupressales*) izplatās vienkodola mikrosporas, t.i. nevis gametofīti kā citiem, bet gan sporas. Šo augu vīrišķo gametofītu veidošanās sākas tikai mikrospori nonākot uz sēklaizmetņa.



26. attēls. Virdžīnijas priedes (*Pinis virginiana*) puteksnis (mikrogametofīts).

Vīrišķā gametofīta attīstība īpaši labi ir izpētīta priedei. Divu secīgu mitožu rezultātā no mikrosporas izveidojas divas mazas **protalija** šūnas un viena liela **anteridiālā** šūna (26. att.). Atšķirībā no ginka, abas protalija šūnas drīz atmirst (to saturs tiek izmantots putekšņa apvalka veidošanā) un pārvēršas par

nedzīviem diskveida ķermenīšiem, kas pieguļ mikrosporas apvalkam. Tā tas notiek arī citām priežu rindās (*Pinales*) sugām. Toties araukāriju rindās (*Araucariales*), un podokarpu rindās (*Podocarpaceles*) sugu vairumam protalija šūnas neatmirst, bet gan turpina dalīties. Rezultātā *Podocarpaceles* izveidojas līdz pat 40 protalija šūnas. Šī īpatnība varētu būt primitīvisma iezīme. Toties *Taxales* un *Cupressales* protalija šūnas nerodas vispār, kas liecina par tālu aizgājušu vīrišķā gametofīta redukciju.

Anteridiālā šūna daloties, veido mazu **ģeneratīvo šūnu** un lielāku **veģetatīvo šūnu**.

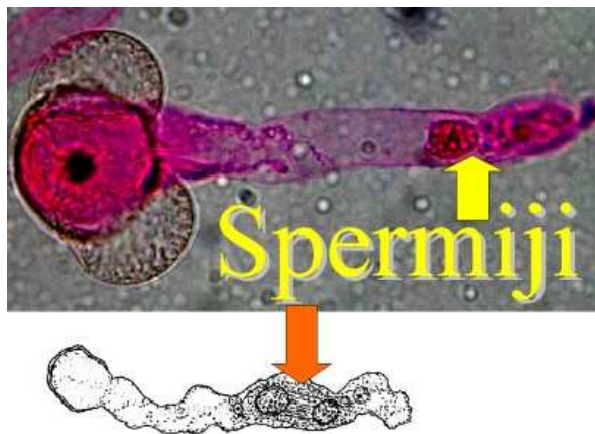
Priežu sēklaizmetņiem ir masīvs integuments, bet **megasporangijs** (nucels) – neliels.

Tāpat kā pārējiem kailsēkļiem, skujkoku sievišķais gametofīts attīstās megasporas iekšienē. Megaspore savukārt paliek ieslēgta megasporangijā. Kā vairumam, tikai viena megasporangija šūna kļūst par megasporocītu. Megasporangijā izveidojas arī tapetšūnām līdzīgas barotājšūnas (tādas ir arī ginkam).

Megasporocīts paaugas, seko mejoze. Tās iznākums – četru potenciālo megasporu rinda. No tām funkcionē tikai apakšējā, halazālā. Funkcionējošā megaspore palielinās un tajā sākas sievišķā

gametofīta attīstība. Sākumā notiek kodolu brīva dalīšanās. Izveidojas kādi 2000 kodoli. Kad kodolu dalīšanās ir beigusies, notiek citokinēze. Gametofīta augšgalā izveidojas vairāki arhegoniji. Megagametofīta augšdaļā izveidojas arī neliels, putekšņu kamerai līdzīgs padziļinājums.

Appute, apaugļošanās



Putekšņus uztver īpašs “apputes piliens”, kas tiek izvadīts virs mikropiles. Pēc apputes piliens ātri (apmēram 10 minūtēs) reabsorbējas, iesūcot putekšņus līdz nucela virsai. Te tie sāk dīgt (27. att.). Izveidojas un aug dīgstobrs. Dīgstobru veido veģetatīvā (dīgstobra) šūna. Dīgstobrā nonāk ģeneratīvā šūna, kas dalās, veidojot sterilo šūnu un spermatogēno šūnu.

27. attēls. Dīgstošs priedes puteksnis.

Apmēram nedēļu pirms apaugļošanas spermatogēnās šūnas kodols dalās, veidojot 2 vīrišķās gametas. Atšķirībā no cikadejveidīgajiem un ginka, gametas ir bez viciņām, un ir spējīgas tikai uz vājām ameboīdām kustībām. Viciņu pazaudēšana ir saistīta ar to, ka evolūcijas gaitā gametu nogādāšanu līdz olšūnai ir pārņēmis dīgstobrs. Šis paņēmiens ir nevien efektīvāks, bet arī vienkāršojušās ir pašas gametas. Šādas, nekustīgas vīrišķās gametas sauc par **spermijiem**. Tātad, neskatoties uz to, ka dīgstobrs, līdzīgi kā cikadejveidīgo vai ginka haustorijs, izaug sazarots, tas pilda jaunu uzdevumu – vīrišķo gametu nogādāšanu līdz arhegonijam.

Noteiktu laiku pēc apputeksnēšanās notiek apaugļošana. Parasti sezonā, kad ir notikusi appute. Bet priedēm olšūna tiek apaugļota tikai 12—14 mēnešus pēc apputes.

Īsi pirms apaugļošanas dīgstobra gals ir sasniedzis olšūnu. Sterilā šūna uzbriest un pārrauj ne tikai savu, bet arī spermatogēnās šūnas apvalku, tādējādi atbrīvojot spermijus. Spermiji nonāk olšūnas citoplazmā. Viena spermija kodols saplūst ar olšūnas kodolu, otrs spermijš atmirst. Spermija un olšūnas kodolu saplūšana norit ļoti lēni, bet beigu beigās rodas zigota. Apaugļotas parasti tiek visu arhegoniju olšūnas, bet parasti pilnībā izveidojas tikai 1 dīgļis.

Tātad, primitīvākajās sēklaugu klasēs (*Cycadopsida*, *Ginkgoopsida*) dīgstoša putekšņa veģetatīvā šūna veido **haustoriju**. Haustorijs kalpo tikai vīrišķā gametofīta **piestiprināšanai un barošanai**.

Vīrišķie gametofīti savu attīstību beidz uz megasporangija, parazitējot uz tā. Augstāk attīstīto sēklaugu (*Pinopsida*, *Gnetopsida*, *Angiospermae*) putekšņa veģetatīvā šūna veido **dīgstobru**. Tā galvenais uzdevums ir nekustīgo **vīrišķo gametu – spermiju – novadišana līdz olšūnai**.

Sēkla

Zigota kļūst par sēklas dīgli, bet viss sēklaizmetnis – par sēklu. Dīglis sastāv no dīgļsaknes, stumbra (hipokotila), dīgļlapām un dīgļpumpura. Skujkokiem ir dažāds dīgļlapu skaits. Piemēram, priedēm ir 3-15, araukārijām 2-4, cipresēm 2-6 dīgļlapas. Ap dīgli sēklā atrodas barības audi – primārā endosperma. Primārā endosperma ir haploidāla, jo tā attīstās no megagametofīta audiem.

GNETVEIDĪGIE – *GNETOPSIDA*

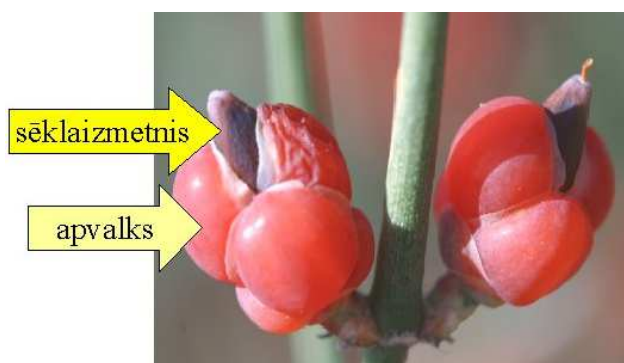
Ietilpst 3 ļoti atšķirīgas ģintis: *Welwitschia*, *Gnetum*, un *Ephedra*.

Neskatoties uz būtisku atšķirību lielu daudzumu, šīm ģintīm ir vairākas ne mazāk svarīgas kopīgas pazīmes:

- 1) mūsdienu kailsēkļiem pilnīgi neraksturīgs **strobilu sastatu dihaziāls zarojums** (28. att.);
- 2) apziednim līdzīgs **apvalks pie strobiliem** (29. att.), kas arī nav citiem kailsēkļiem; interesantas ir to pazīmes, kas tos **tuvina segsēkļiem**: strobilu līdzība dažām ziedkopām;
- 3) kādreizējās **strobilu divdzimumu uzbūves izpausmes**, sevišķi tās ir manāmas velvīcijai;
- 4) **trahejas** sekundārajā koksne, kas šos augus krasi atšķir no visiem pārējiem kailsēkļiem.



28. attēls. Velvīcijas (*Welwitschia mirabilis*) mikrostrombilu sastats.



29. attēls. Efedras (*Ephedra* sp.) megastobili.

Velvīcija – *Welwitschia*

Portugāļu botāniķis F.Velvičs, kas viens no pirmajiem ievāca šo augu, atzinās, ka sākotnēji pat neuzdrošinājies tam pieskarties, jo baidījies, ka “rēgs” izzudīs. Tās dažkārt kultivē, bet tam ir vajadzīga liela prasme.

Velvīciju nereti salīdzina ar “lielu dīgstu”. Stumbrs atgādina celmu (diametrs līdz 1,2 m). Stumbra virszemes daļu augstums reti pārsniedz **50 cm**. Stumbrs augšdaļā ir sadalīts divās daivās. Katrai daivai ir viena lapa. Abas lapas saglabājas visu velvīcijas mūžu, kas var sasniegt

2000 gadus un, varbūt, pat vairāk. Lapu augšana nav ierobežota, jo tajās (tāpat kā graudzālēm) pie lapas pamata ir interkalārā meristēma. Katru gadu lapas garumā pieaug par 8—15 cm. Lielākās uzmērītās lapas ir **6,2 m** garas un **1,8 m** platas. Šādu lapu virsmas laukums ir **21 m²**.

Velvīcija aug neauglīgos tropiskās Āfrikas dienvidrietumu tuksnešos, galvenokārt – **Namībijas** tuksnesī. Šie ir reģioni ar īpaši karstu un sausu klimatu. Dažviet te gada nokrišņi nepārsniedz **25 mm**. Dabiski, ka velvīcija ir spilgti izteikts **kserofīts**.

Velvīcijas galvenā **sakne** nav garāka par **3 m** un augs nespēj iegūt ūdeni no pazemes ūdens slāņiem. Vietējiem apstākļiem īpaši ir piemērojušās lapas. Biezā migla, kas velvīciju tuksnešos ir ap 300 dienas gadā, kondensējas uz lapām. Kondensāts pa atvārsnītēm nonāk augā. Atvārsnīšu daudzums ir ārkārtīgi liels – **22200 atvārsnīšu uz 1 cm²**.

Velvīcijai ir CAM (Crassulacean Acid Metabolism) fotosintēzes tips, kas ir raksturīgs kaktusiem un citiem sukulentiem, tajā skaitā biežlapju (*Crassulaceae*) dzimtas pārstāvjiem (no kā cēlies nosaukums). Vēsajā diennakts laikā (naktī) atvārsnītes ir atvērtas un CO₂ iekļūst lapas šūnās. Tur tas ar fosfofenola piruvātu veido 4C orgāniskās skābes. Tās nonāk fotosintezējošo šūnu vakuolās. Karstajā dienas laikā atvārsnītes ir cieši slēgtas, tomēr fotosintēze notiek, jo 4C skābes sadalās, atbrīvojot CO₂ un nodrošinot fotosintēzi.

Efedras – *Ephedra*

Efedru ģintī ietilpst vairāk nekā **40** sugu, kas ir samērā plaši izplatītas **sausa klimata** apgabalos. Efedras ir vairāk vai mazāk **kserofili** augi, kas aug tuksnešos, pustuksnešos, stepēs un smilšainās un klinšainās vietās.

Ārēji efedras atgādina **Austrālijas** divdīgļlapju kokus no **kazuarīnu** ģints vai **kosas**. Lielākoties efedras ir nelieli, zaraini **krūmi**. Retāk 6-8 m gari krūmi vai pat nelieli koki. Efedru lapas ir **sīkas, zvīņveida, pretējas vai** sakārtotas **mieturos** pa 3-4. Lielākoties tās agri nobirst. Fotosintēze notiek jaunajos, zaļajos zaros.

Jau izsenis ir zināmas efedru dažu sugu ārstnieciskās īpašības. Efedras satur alkaloidu **efedrīnu** – sirds un pretastmas līdzekli.

Gneti – *Gnetum*

Gnetu ģintī ir kādas 30 sugas. Gneti aug mitros tropu mežos. Lielākoties tie ir **liānas**, kas augstu uzvijas pa kokiem Tikai **2** sugas – *Gnetum gnemon* un *Gnetum costatum* ir **koki**.

Gnetiem ir lielas, platas, veselas, ādainas, plūksnaini dzīslotas mūžzaļas lapas. Tādēļ gneti ārēji atgādina daudzus tropu divdīgļlapjus.

Gnetus izmanto kā **šķiedraugus**. Tos kultivē arī **pārtikai**. Pārtikā izmanto gan lapas, gan strobilus, gan dīgļus. No *Gnetum ula* iegūst pārtikas **eļļu**.

STROBILI – SASTATOS

Sastati

Gnetveidīgajiem ir viendzimuma strobili. Velvīčija ir divmāju augs. Arī gnetiem un efedrām raksturīgāki ir divmāju, bet atrodami arī vienmājas augi.

Gnetveidīgo strobili ir izvietoti sastatos. Gnetveidīgajiem ir mūsdienu kailsēkļiem pilnīgi neraksturīgs **strobilu sastatu dihaziāls zarojums**. Zarojums ir labi izteikts velvīčijai. Arī gnetu un efedru strobilu sastati bieži ir dihaziāli sazaroti.

Velvīčijai katrs atsevišķais **strobilu sastata zariņš** atgādina čiekuru, ko veido krusteniski izvietoti pretēju segzviņņu pāri. Katras (izņemot dažu apakšējo) seglapas padusē ir viens strobils. Strobili ir līdzīgi izvietoti arī efedrām. Gnetiem seglapas pa pāriem ir saaugušas kausā, kura iekšpusē ir vairāki mikrostrombilu apļi. Megastrobili kausa iekšpusē ir mieturī pa 3-8.

Mikrostrobili

Velvīčijas mikrostrombilam ir divi pretēji novietotu seglapu pāri, cikliski izvietoti un pie pamatnes saauguši mikrosporofili un rudimentārs sēklaizmetnis centrā. Katram mikrosporofilam ir viens mikrosinangijs, kas saudzis no trim mikrosporangijiem.

Arī **efedru** mikrostrombils ir vienkārši veidots. Atšķirībā no velvīčijas, tam nav divi seglapu pāri, bet gan apvalks, ko veido divas pie pamata saaugušas seglapas (“apziednis”). Zem apvalka ir kātiņš (“anterofors”), kam galā ir 2-8 mikrosinangi. Katrs mikrosinangijs ir veidojies saaugot 2-3 mikrosporangijiem.

Gnetu mikrostrombilam arī ir apvalks, kas veidojies stobriņā saaugot divām seglapām. Apvalks ietver vienīgo mikrosporofilu. Mikrosporofila galā ir divi mikrosporangiji. Abi mikrosporangiji ir vairāk vai mazāk saauguši.

Megastrobili

Gnetveidīgo megastobilā ir tikai viens sēklaizmetnis. Velvīčijas sēklaizmetni ietver seglapu pāris. Efedru vienīgo sēklaizmetni ietver īpaši biezs un gaļīgs maisveida apvalks (apziednis), ko bieži nepareizi sauc par ārējo integumentu. Šis apvalks atbilst mikrostrombila apvalkam, bet ir vairāk saudzis. Gnetu sēklaizmetnim ir divi apvalki. Ārējais apvalks ir ļoti biezs. Visiem gnetveidīgajiem integuments ir izstiepts vairāk vai mazāk garā mikropilārā caurulītē.

Gametofīti

Mikrogametofīti

Velvīčijas mikrosporas kodolam daloties, vispirms izveidojas protaliālais un anteridiālais kodols. Citokinēze nenotiek! Tālāk, daloties anteridiālajam kodolam, izveidojas veģetatīvais kodols un ģeneratīvais kodols. Šādā trīskodolu fāzē putekšņi piedalās apputē.

Efedru mikrosporai attīstoties par mikrogametofītu, vispirms nodalās pirmā protalija šūna un anteridiālā šūna. Otrās dalīšanās reizē izveidojas otrās protalija šūnas kodols, bet tas neatdalās ar šķērssienu no anteridiālās šūnas. Tālāk anteridiālais kodols dalās, veidojot ģeneratīvās šūnas kodolu un veģetatīvās šūnas kodolu. Abi šie kodoli atrodas kopējās citoplazmas masā un nekad nenodalās atsevišķās šūnās.

Gnetu mikrosporai dīgstot izveidojas maza protalija šūna un liela anteridiālā šūna. Anteridiālās šūnas kodols dalās veidojot veģetatīvo kodolu un ģeneratīvo kodolu. Nobriedis puteksnis, tātad, sastāv no protaliālās šūnas un ģeneratīvā šūnas un veģetatīvā kodola. Protaliālā šūna attīstības gaitā izzūd.

Megagametofīti

Efedru megagametofīta veidošanās un uzbūve ir līdzīga agrāk apskatītajiem kailsēkļiem. Megasporā sākumā notiek brīva kodolu dalīšanās, bet citokinēze norisinās vēlāk. Izveidojas masīvs sievišķais gametofīts. Tajā parasti ir **2 arhegoniji**. Arhegonija **kakls** ir vismasīvākais no kailsēkļiem; to var veidot **40 un vairāk šūnas**. Gametofīta mikropilārajā galā izveidojas dziļa **putekšņu kamera**.

Velvičijai brīvas kodolu dalīšanās rezultātā megasporangijā izveidojas savdabīgs megagametofīts. Tam **nav arhegoniju!** Daudzie (vairāk par 1000) brīvie kodoli sākumā vienmērīgi ir izvietoti pa visu gametofīta citoplazmu. Tālāk diferencējas fertīlā (augšējā $\frac{1}{4}$) un sterilā gametofīta daļa. Abās daļās beidzot notiek citokinēze, bet **katrā šūnā nonāk vairāki kodoli**. Gametofīta sterilās daļas šūnās var būt pat pa 12 un vairāk kodoli, bet ferīlās daļas atsevišķās šūnās reti ir vairāk par 2-3 kodoliem. Kodoli šūnā saplūst. Mikropilārā gala šūnas veido stobriņus, kuros pāriet citoplazma un kodoli. (Daudzi) uzskata, ka **protaliālie stobriņi ir daudzkodolu olšūnas**.

Gnetiem, tāpat kā citiem sēklaugiem, megagametangijā attīstās 1 megasporocīts. Bet, atšķirībā no pārējiem, mejozē nenotiek citokinēze un izveidojas **spora ar 4 kodoliem**. Visi **4 megasporas kodoli veidojot megagametofītu** brīvi dalās. Gneti starp kailsēkļiem ir vienīgie, kam četri megasporas kodoli iesaistās megagametofīta veidošanā. Kariokinēzes rezultātā izveidojas 250-1500 (atkarībā no sugas) brīvi kodoli. Halazālajā daļā nodalās šūnas, tāpat kā velvičijai nepareizi veidojot šūnapvalkus – vienā šūnā nonāk vairāki kodoli. Apikālajā galā sākotnēji saglabājas brīvi kodoli, izņemot izolētas 3-8 šūnu grupas. Viena vai 2 šūnas katrā grupā funkcionē kā olšūna. **Arhegoniju gnetiem nav**.

Apaugļošanās

Visiem gnetveidīgajiem putekšņus uztver cukuraina šķidrums, kas izdalās mikropiles galā. Šķidrumam žūstot, puteksnis nonāk līdz nucelem.

Velvīcijas putekšņiem dīgstobrs var sākt attīstīties jau mikropilārajā caurulītē. Ģeneratīvais kodols dalās, izveidojot 2 spermija kodolus, kas atrodas kopējā citoplazmas masā.

Kad dīgstobrs saskaras ar protaliālo stobriņu, to apvalki saskares vietās izzūd. Viens no protaliālā stobriņa kodoliem ieiet dīgstobra citoplazmā un saplūst ar vienu no spermijiem. Tātad, notiek kas pretējs citiem sēklaugiem, kam spermijš ieiet olšūnā. Zigota pēc apaugļošanās pa protaliālo stobriņu pārvietojas uz sievišķo gametofītu.

Efedrām, pateicoties dziļajai putekšņu kamerai, putekšņi nokļūst tieši uz sievišķā gametofīta. Tādēļ putekšņi dīgstot veido pavisam īsu dīgstobru. Spermatogēnās šūnas kodols daloties izveido divus spermijus. Viens no tiem saplūst ar olšūnu un veido zigotu. Efedrām apaugļošanā piedalās arī otrs spermijš, t.i., gluži kā segsēkļiem, notiek divkārsā apaugļošanās.

Gnetu putekšņiem dīgstot, ģeneratīvā šūna dalās 2 nevienādās vīrišķās šūnās, no kurām mazākā deģenerē. Kad dīgstobrs pieskaras megagametofītam, tā augšējā daļā 2-3 šūnas nodalās no pārējās masas, kļūstot par olšūnām. Sievišķajā gametofītā iekļūst abi spermijš. Viens no spermijiem saplūst ar olšūnu. Pēc apaugļošanās augšējā gametofīta daļā beidzot notiek citokinēze.

ⁱ No *κρυπτω* [*krýptō*] – paslēpt un *γαμος* [*gámos*] – precības, laulība.

ⁱⁱ No *φανερως* [*phanerós*] – redzams (notikums).

ⁱⁱⁱ No latīņu *nux* → *nucis* – rieksts → rieksta.

^{iv} No latīņu *tegumen* – sega, pārklājs

^v No *πυλη* [*pýlē*] – vārti; atvere.

^{vi} No latīņu *funis* – aukla.

^{vii} No *χалаζα* [*chalaza*] – pauguriņš.

^{viii} No *γυμνος* [*gymnós*] – kails.

^{ix} No *αγγειον* [*angeíon*] – trauks.

^x Japāņi ticēja, ka ginks ierobežo ugunsgrēkus, jo izdala ūdeni ugunsgrēka laikā un pret uguni ir izturīgāks par citiem kokiem.

^{xi} Ginka nosaukums cēlies no tā, sēklas pēc izskata ir līdzīgas aprikozēm. “*Ginkgo*” veidots no ķīniešu *yin* – sudrabs un *hing* – aprikoze.

^{xii} Ne velti *Encephalartos* ģints zinātnisko nosaukumu burtiski tulkojot iegūstam “smadzeņu maize” – *enkefal’ē*] – smadzenes un [*artos*] – maize.

^{xiii} Izņēmums ir *Mycrocycas* ģints augi, kam spermatogēnā šūna dalās vairākkārt, radot 16-32 spermatozoīdus.

^{xiv} Viena spermatozoīda skropstiņu skaits dažkārt sasniedz 20000!

^{xv} Florīdas zārijai spermatozoīdu garums ir **325 μm**; šie spermatozoīdi ir redzami ar aci.

^{xvi} Ģints nosaukums godina Čeroku cilts vadoni Sequo-Ya, kas izveidoja pirmo indiāņu rakstību.

^{xvii} Īpaši izciliem dižkokiem daudzās valstīs (arī Latvijā) piešķir vārdu.

^{xviii} Arī *Torreya* ģints sugām.

^{xix} *Sciadopitys*, *Austrotaxus*, *Cephalotaxus* un *Amentotaxus* ģintīs.