

Dr. Bagi István

A magvas növények

Segédlet a BSc záróvizsgára való felkészüléshez

Jelen tananyag a Szegedi Tudományegyetemen
készült az Európai Unió támogatásával.

Projekt azonosító: EFOP-3.4.3-16-2016-00014

Magvas növények

Segédlet a BSc záróvizsgára való felkészüléshez

Készítette: Dr. Bagi István
SZTE, 2020

Államvizsga tétel címe: A magvas növények

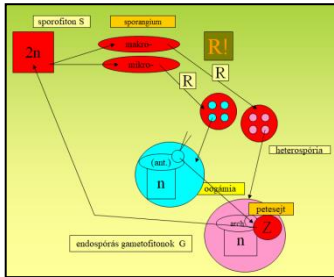
(A magvas növények eredete. A nyitvatermők és a zárvatermők összehasonlítása. A zárvatermők apomorfiái. A nyitvatermők fejlődési vonalai, a fontosabb taxonok jellemzése. A zárvatermők eredetének kérdései, főbb kládjainak áttekintése, fejlődési tendenciák.)

Spermatophyta – magvas növények [Plantae (Archaeplastida), Viridiplantae, Embryophyta, Tracheophyta] Monofiletikusak. A monilofitákkal legközelebbi közös ősük a Devon közepe táján élt, minegy 380 millió évvel ezelőtt. A magvas növények felé vezető ágon már a Devon közepén megjelentek a még magvatlan előnyitvatermők (Progymnospermae) ősibb csoportjai (Aneurophytales), majd a késő Devonban az előnyitvatermők fejlettebb képviselői (Archaeopteridales), illetve velük párhuzamosan az első magvas nyitvatermő csoportok (Pteridospermae – magvaspáfrányok), a mag megjelenése tehát 370 millió évvel ezelőttre tehető. A magvas növényeknek két csoportja van: Nyitvatermők (Gymnospermae), és zárvatermők (Angiospermae). Az első magvas növények egyértelműen nyitvatermők voltak, az első biztos zárvatermő maradványok 140 millió évesek (alsó Kréta), a magvas növényeket tehát mintegy 230 millió éven keresztül a nyitvatermők képviselték a Föld vegetációjában. Napjainkban a nyitvatermőknek mintegy 1000 faja él, a zárvatermők fajszáma 300 000 körüli, azaz csaknem háromszorosa az összes többi fotoszintetizáló eukarióta fajsámának.

A mag eredete

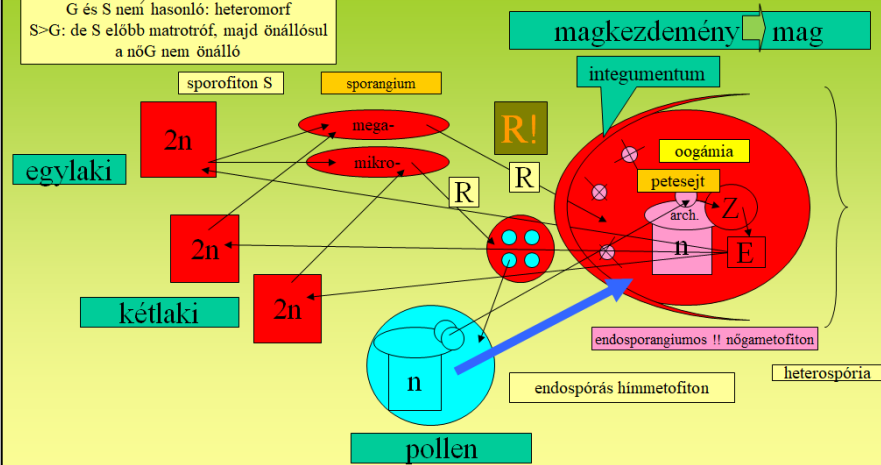
A mag – értelemszerűen a nyitvatermők magja – kialakulásának feltétele az előzetes heterospória. A harasztoknál megfigyelhető heterospória úgy vezet a mag kialakulásához, hogy a makrosporangiumonként létrejövő makrospóra anyasejtek száma csökken, majd csak 1 darab makrospóra-anyasejt marad, melynek redukciós osztódása után a 4 makrospórából 3 elpusztul, végül **makrosporangiumonként 1 db makrospóra** marad, amely nem hagyja el a makrosporangiumot (**megaspóra**), hanem benne alakítja ki a nőgametofiton nemzedéket. A sporofiton növény a megasporangiumot integumentummal védi, a megaspórából mitotikus osztódásokkal a megasporangiumban fejlődő nőgametofitont tápanyagokkal és vízzel ellátja. Így a nyitvatermők nőgametofitonja a heterospóras harasztok endospóras nőgametofitonjánál jóval méretesebb lehet. Az **integumentummal körbevett megasporangium** tehát a **magvas növények magkezdeménye**, melyet magnak akkortól nevezhetünk, ha benne a megtermékenyítés következtében már kialakult az embrió. Mivel a hímgamétáknak a petesejthez való eljutása akadályokba ütközik a nőgametofiton sporofitonon való fejlődése miatt, a magvas növények esetében nem a hímgaméták küzdik le a távolságot, hanem maguk a mikrospórák kerülnek a magkezdemények közelébe, magukban szállítva (nyitvatermőknél a fejlődése elején járó) hímgametofitont, kialakul a **pollen**, ezáltal a kétszakaszos életciklusnak ez a része is elválik a víztől. Szemben a heterospóras harasztokkal, nem szükséges vizes környezet, a magvas növények szárazabb, sőt extrém száraz élőhelyeken is megélnek. Meg kell tehát különböztetni a pollenek magkezdeményre (zárvatermőknél bibére) jutásának folyamatát (**megporzás**), a hímgamétáknak a petesejthez való kerülésétől (**megtermékenyítés**). A két esemény bekövetkezése között nyitvatermőknél akár hosszú idő (hónapok) is eltelhet a hímgametofiton lassú, de már jórészt a magkezdeményben lejátszódó fejlődése miatt. A magvas növények esetében alakul ki az **egylakiság – kétlakiság** lehetősége, amennyiben a sporofitonok mindegyike mikro- és megasporangiumokat is létrehoz egylakiságról, amennyiben csak az egyiket, kétlakiságról beszélünk.

heterospóras harasztok



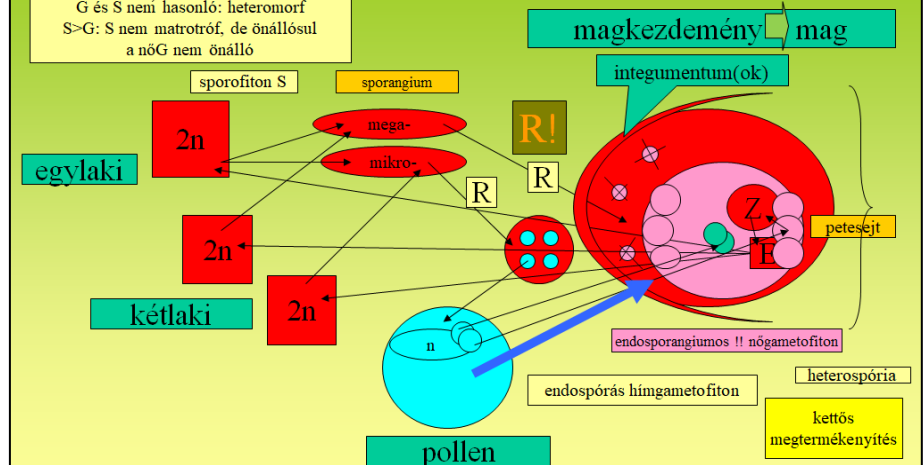
nemzedékváltakozás (=haplodiplonta életciklus) séma (nyitvatermők II.)

G és S nemi hasonló: heteromorf
S>G: de S előbb matrotrof, majd önállóul
a nőG nem önálló

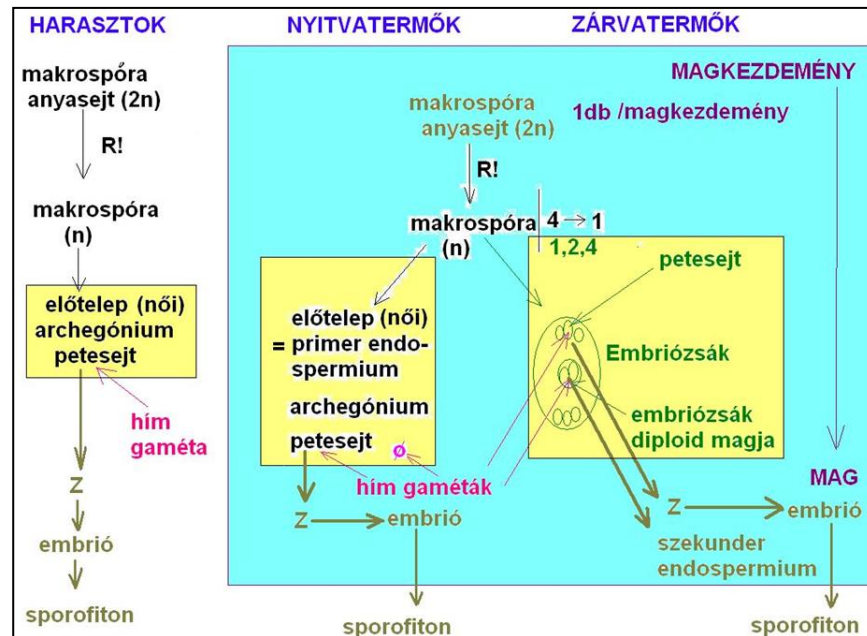
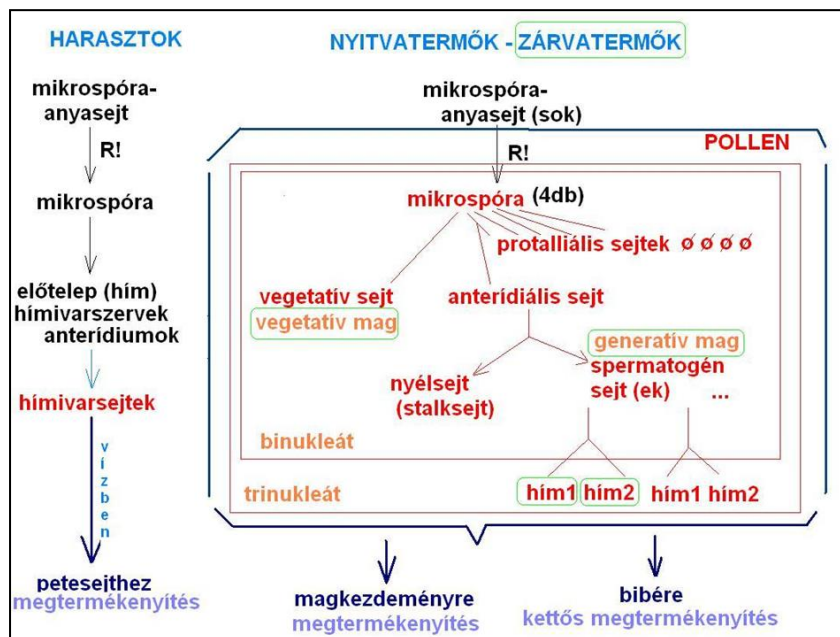


nemzedékváltakozás (=haplodiplonta életciklus) séma (zárvatermők)

G és S nemi hasonló: heteromorf
S>G: S nem matrotrof, de önállóul
a nőG nem önálló



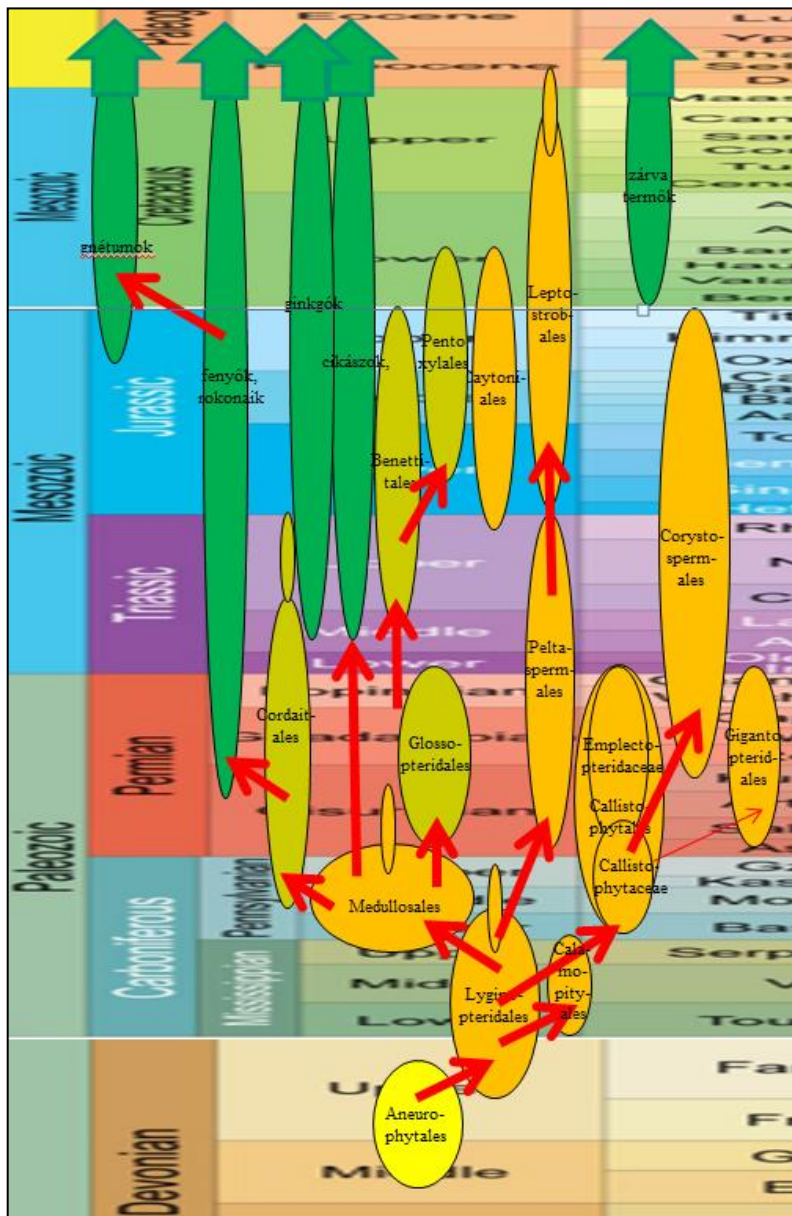
A nyitvatermők és a zárvatermők gametofitonjainak összehasonlítása evolúciós összefüggésben



A **hímgametofitonok** esetében a harasztok-nyitvatermők-zárvatermők sorrendjében a hímgametofiton folyamatos redukciója figyelhető meg: az izospóras harasztok exospóras gametofitonja a heterospóras harasztoknál endospórássá válik, fejlődése a hímgaméták kialakulásáig a mikrospórán belül játszódik le, miközben sejtjei funkciójuk szerint előtelepsejtekre (prothallialis), majd himivarszerv funkciójú, ivarsejteket létrehozó sejtekre (antheridiális) osztható. A nyitvatermőknél a hímgametofiton az ősbib típusoknál a harasztokéhoz hasonló fejlettségű, a leszármaztatottabbaknál kevesebb sejtű, de ugyanúgy vannak prothallialis sejtek, antheridiális sejtek, viszont a himivarsejteket olyan spermatogén sejtek hozzák létre, amelyek mindig kettéosztódnak, azaz egy spermatogén sejt két himivarsejttel eredményez. Ősbib típusú nyitvatermőknél számos spermatogén sejt képződik, leszármaztatottabbaknál csak egy (pollenenként). A zárvatermőknél a hímgametofiton redukciója oda vezet, hogy 2 sejt(mag) marad meg, az egyik a tömlőhajtást végző vegetatív sejt, a másik a hímgamétákat kettősével létrehozó generatív sejt. Utóbbi megoszthat a pollen szállítása előtt (trinukleát pollen), vagy csak a pollentömlőben (binukleát pollen). Elég egyértelmű, hogy a generatív sejt a nyitvatermők spermatogén sejtjével homológ. Az a körülmény, hogy a nyitvatermők spermatogén sejtje mindig kétfelé oszlik, alapot ad a zárvatermők kettős megtermékenyítésének lehetőségére. (Nyitvatermőknél „csak” biztonsági tartalék funkciója van, mivel a nyitvatermők nőgametofitonján az archegóniumok minimum kettősével helyezkednek el.)

A **nőgametofitonok**nál a harasztok és a nyitvatermők esetében elvi különbségek nincsenek, a megspórá a magkezdeményben kialakítja a nőgametofiton testét, melyen archegóniumok jönnek létre, bennük petesejt. Megtermékenyítés után a fiatal embrió a nőgametofiton testéből táplálkozik, azaz matrotrof (ahogy az összes eddigi embriophyta), ezen funkciója alapján tekinthetjük a mag táplálósövetének, azaz endospermiumának. A zárvatermőktől való megkülönböztetés érdekében primer endospermiumnak, mert kialakulása megelőzi a megtermékenyítést. (Értelemszerűen, hiszen ő maga a nőgametofiton, petesejt pedig nem alakulhat ki nőgametofiton nélkül.) A zárvatermőknél a matrotrofia megszakad, ugyanis a mag táplálósövet a kettős megtermékenyítés következtében jön létre, amely egyszerre hozza létre a petesejt megtermékenyítésével a zigótát és az embriózsák két sejtjéből összeolvadt központi sejtjének megtermékenyítésével a másodlagos endospermiumot. A zárvatermőknek ugyanis nagyon redukált, általában 8 sejtmagvas, 7 sejtjé cellularizálódó embriózsákja van (ld. szervezetten), amely talán az embriófiták nőivarszervével homológ, viszont a kettős megtermékenyítésnek az a formája, amely egyben létrehozza a mag táplálósövetét is, előzmény nélküli az embriófiták között. Adaptív jelentősége abban áll, hogy a mag táplálósövet nem veszik el, a megporzás esetleges elmaradása miatt, hiszen ki sem alakul a megtermékenyítésig, szemben a nyitvatermőkével, mely viszonylag hosszú fejlődésű is. Ezért a nyitvatermők reproduktív eredményessége csak a legrobosztusabb megporzási mód, a szélmegporzás esetében biztosított. A zárvatermők viszont hatékonyabb, kevesebb pollentermeléssel jár, megporzási módokat is alkalmazhatnak (rovarmegporzás), így olyan szelekciós mechanizmusok indulnak meg, amelyek a darwini ivari szelekciós folyamatokra emlékeztetnek, rovarok csalogatása vizuális (virágtakaró), kémiai ingerekkel (nektáriumok).

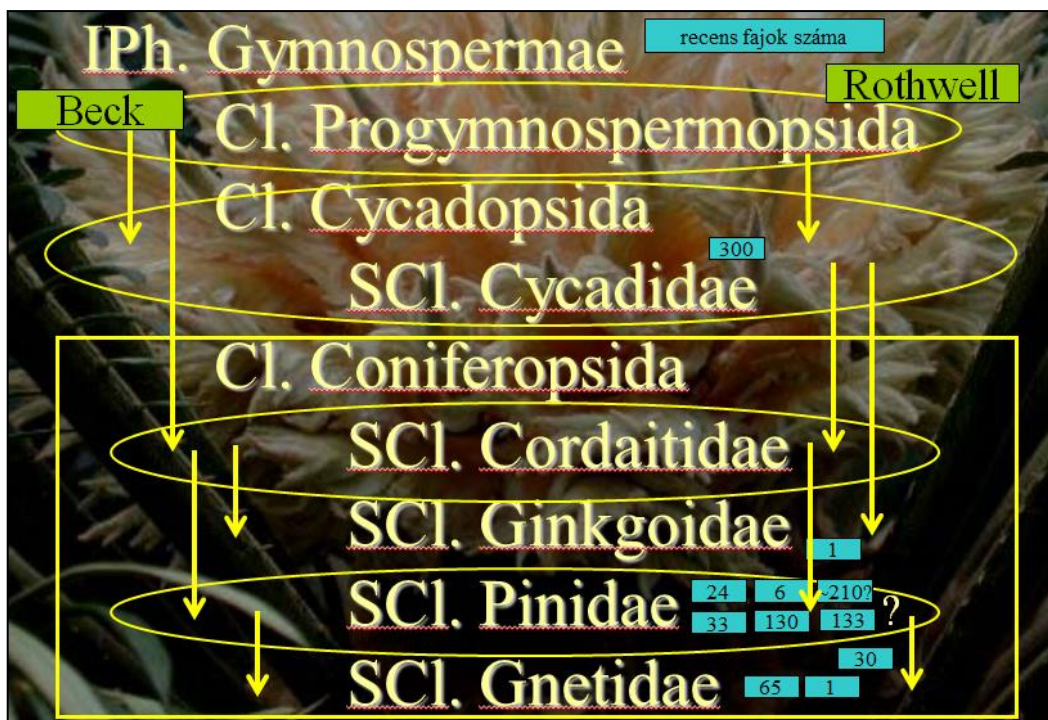
A magvas növények főbb fejlődési vonalai



A nyitvatermőknek hagyományosan két fő fejlődési vonalát különítették el, amelyek fejlődése fosszilis adatokkal alátámasztottan igen korán, már a Karbon közepe táján (320-330 millió év) elvált egymástól. Ez a két fejlődési vonal a fillospermiás nyitvatermők csoportja (a magkezdemények levélszerű struktúrákon fejlődnek), illetve a stachiospermiás nyitvatermők csoportja (a magkezdemények tengelyszerű struktúrákhoz kötődnek). Előbbi ma élő képviselői a cikászok, utóbbiaké a tobozosok, a leplesmagvúak, és némi bizonytalansággal a páfrányfenyő. Ha a páfrányfenyőket a cikászokhoz vonjuk a két fejlődési vonal elnevezése módosul: radiospermiás nyitvatermők, magjuk keresztmetszete kör (cikászok és a páfrányfenyő), illetve platispermiás nyitvatermők, magjuk keresztmetszete lapos. A stachiospermiás nyitvatermők legkorábbi biztos képviselői a nyitvatermő ősfák (Cordaites) a késői Karbonban (320-300) erdőalkotó jelentőségűek voltak. A fillospermiás nyitvatermők legkorábbi képviselőinek a magvaspáfrányokat (Pteridospermae) tartották, amelyek már a késő Devonban megjelentek (370 millió év). Minden időben közbenső magvasnövénycsoportot e két fő fejlődési vonalról való leágazásnak tekintettek, így a 140 millió évvel ezelőtt megjelent zárvatermőkét is. (ld. később) A két fejlődési vonal eredete kapcsán két elmélet említhető meg, a Beck-hipotézis szerint a fillospermiás nyitvatermők az előnyitvatermők (Progymnospermae) Aneurophyton-szerű csoportjából, míg a stachiospermiás nyitvatermők az Archaeopteris-szerű csoportjából erednek (azaz a mag kialakulása a nyitvatermőkön belül is bifiletikus), a Rothwell-hipotézis szerint viszont a mag csak egyszer alakult ki (monofiletikus), az Aneurophyton – Pteridospermae vonalon, az Archaeopterisek viszont leszármazottak nélkül kihaltak, a stachiospermiás (platispermiás) nyitvatermők pedig már a magvaspáfrányokból divergálódtak. A molekuláris filogenetikai vizsgálatok azonban erősen megkérdőjelezték, hogy csak két fő fejlődési vonala lett volna a nyitvatermőknek, ugyanis a ma élő magvas növények filogenetikai törzsfáján a nyitvatermők monofiletikus kládot alkotnak, a zárvatermők nem teszik parafiletikussá őket, vagyis a nem testvérei a sem fillospermiás, sem a stachiospermiás nyitvatermőknek, hanem a ma élő nyitvatermők egészéé. Ebből az következik, hogy a minimálisan létezett a nyitvatermőknek egy harmadik fejlődési vonalai is, amelyen a mai zárvatermők 140 millió éve kialakultak, és ez a fejlődési vonal azelőtt elvált a magvas növények evolúciója során a többitől, mielőtt a ma élő nyitvatermők legközelebbi közös őse kialakult volna. Magyarán a ma élő nyitvatermők és a ma élő zárvatermők legközelebbi közös őse korábban élt, mint a ma élő nyitvatermők legközelebbi közös őse. Ennek következménye, hogy a Beck-hipotézis szerint a magnak ezen a fejlődési vonalon is ki kellett alakulnia (minimum trifiletikus), így inkább a Rothwell-hipotézis a valószínűbb, vagyis ez a zárvatermőkhöz vezető fejlődési vonal is a magvaspáfrányokból eredeztethető. Mivel molekuláris taxonómiai vizsgálatokkal nem ellenőrizhető, tekintettel arra, hogy minden nem zárvatermő leszármazott kihalt, akár több párhuzamos fejlődési vonal (ld. paralelizmus) is kialakulhatott a magvaspáfrányokon belül, amely körülmény különösen megnehezíti a zárvatermőkhöz filogenetikailag legközelebbi nyitvatermő csoport tisztázását.

Az ábrán zöld szín jelzi a ma is élő képviselőkkel bíró taxonokat, a sárgás színek a kihaltakra utalnak, a narancs szín a tág értelemben vett Pteridospermae csoporthoz való tartozásra utal.

A nyitvatermők rendszere (egyszerűsített)



Recens taxonok jellemzése

Cycadales (Cycadidae)

Kb. 300 faj, sok faj a kihalás szélén, trópusi, déli félgömbön szubtrópusi területek. Fatermetűek, olykor elágazóak, a magasabb fajok törzsét lehullott levelek elfásodott levélalapja védi, a törzs belsejét bélszövet tölti ki, mely keményítőben gazdag anyagot raktároz, manoxilikus fa, gyökere egy központi gyökérből és oldalgyökerekből áll, a koralloid gyökérágakban cianobaktérium szimbióták. A törzs csúcsán levélkoszorú, levelei több méterese is lehetnek, levele lehet hosszában eres, szárnyas erezetű és egyetlen főerű, szárazságtűrők, levelüket kutikula borítja.

Kétlakiak, magjuk nagy, vagy levélszerű képletek oldalán (Cycadaceae), vagy terminális részén (Zamiaceae). A megkezdeményeket vastag integumentum borítja, mikropiléje alatti bemélyedés a pollenkamra. Mikrosporangiumok hármásával csoportosulva, több ezer egy-egy levélen, spermatozoidok vannak (a legnagyobbak a növényvilágban, 0,3 mm körüli átmérővel, spirálisan tekeredően sokostorosak). A megporzás és megtermékenyítés között több hónap is eltelhet. Fontosabb nemzetségek: *Cycas* (K-DK-Ázsia, É-Ausztrália), *Macrozamia* (Ausztrália), *Encephalartos* (Afrika), *Dioon* (Közép-Amerika), *Ceratozamia* (D-Amerika).

Kihalt rokon taxonok: Cycadeoidales (Benettitales), kétivarú reproduktív struktúrákkal, „virág” takaró-levelekkel, *Glossopteridales*, nyelv alakú egyszerű levelek közepéből eredő egyivarú reproduktív struktúrákkal. Eredet: *Pteridospermae*, *Medullosales*.

Osztályok

Progymnospermopsida: Nincs magjuk, izospórák (Aneorophytales), olykor széles mérettartományba eső spórákkal (*Tetraxylopteris*), vagy heterospórák (*Arhaeopteridales*).

Aneurophytales: fatermetű (2-3 m), páfrányszerű, keskeny levélsallangokból felépülő, térben kiterülő levél, sporangiumok csoportosan külön ágakon, némiképp a mai kígyónyelvekre emlékeztetően, gyakran párosával.

Archaeopteridales: fatermetű (10-20 m), fejlett oldalágakkal, leveleik páfrányszerűek, a mai páfrányfenyők levelére emlékeztető sallangokból állnak, síkba rendezettek, a sporangiumok külön levélkéken, a levéltengely közelében csoportosulnak.

Cycadopsida: levélszerű struktúrákon fejlődő magkezdemények, kör keresztmetszetű magvakkal, többnyire manoxil fa (homoxil fa, melyben a tracheidák átmérője változatos nagyságú, sok a farost, a faparenchima, a bélsugarak több sejtsor szélesek), kiv. pl. *Glossopteridales*, spermatozoidok.

Coniferopsida: tengelyszerű képleteken elhelyezkedő magkezdemények, lapos magvakkal (kiv. *Ginkgo*), piknoxil-fa (egyforma szűküregű tracheidákból felépülő homoxil fa, kevés faparenchimával és farosttal, egy sejtsor széles bélsugarak), spermáciumok (kiv. *Ginkgo*).

Ginkgoales (Ginkgoideae)

1 recens faj (Ginkgo biloba - páfrányfenyő), K-Kína, legtöbb faja a mezozoikumban élt, a kihaltakat tagoltabb levelek jellemezték, tengelyenként a magkezdemények száma több volt. A Ginkgo biloba lombhullató, akár 50 m magasra is megnövő fa, levelei villás erezetűek, gyakran két karéjosak. Őszi lombszíneződése látványos, élénksárga. Kétlaki: a pollentermelő és a magvas egyedek alkata eltérő.

A magkezdemények párosával állnak egy tengelyszerű képződményen, de legtöbbször csak az egyik fejlődik ki, a magvak integumentuma elhúsosodik, vajsavat tartalmaz, szagos. Mikrosporangiumok barkaszerű tengelyen fejlődnek, a pollenek nem légzsákosak, spermatozoidok vannak, a megtermékenyítés a talajra hullott magkezdeményben történik.

Gyógynövény, értágító hatás.

Eredet: Cordaitales

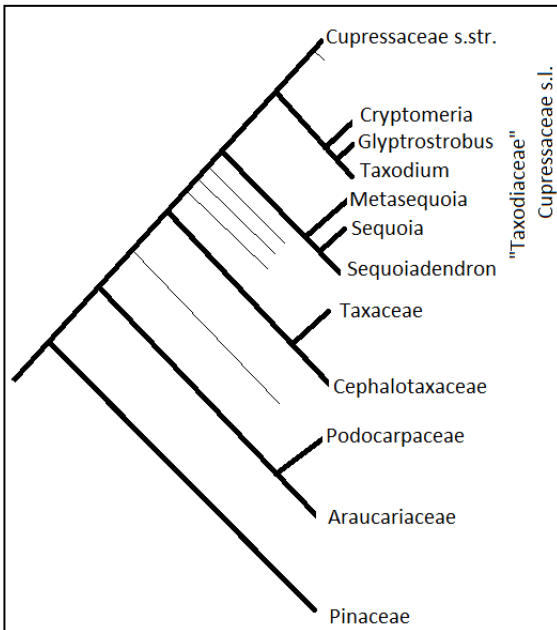
Cordaitales (Cordaitidae): Akár 30 m magas fák, araukarioid gödörkézettséggel, tórusz nélküli udvaros gödörkéekkel, piknoxil fával, ágvégeken csoportosuló (akár 1 m hosszú, 20 cm széles) levelekkel. A magkezdemények levélhónalji tengelyeken helyezkedtek el, mikrosporofillum, illetve makrosporofillum füzérek alkotva. A magkezdemény visszafordulása, kezdeti stádiumban ugyan, de megfigyelhető. A pollen 4 légzsákos. Karbon-Perm-Triász. Az Archaeopteridaleshez hasonló faszervezet ellenére, Pteridospermae (valószínűleg Medullosales) eredet.

Coniferales (Pinidae)

Termetes, főleg örökzöld, egylaki, ritkábban kétlaki fák, csökkent levélfelszín (tű vagy pikkely alakú levelek), számos recens család.

Mikrosporangiumok mikrosporofillumfűzér-csoportokban, vagy barkaszerűen, a pollen gyakran légzsákos (2 db), ostor nélküli hímgaméták, spermáciumok. A megasporangiumok, egyszerű megasporangiumfüzérekben, elfásodó sporofillumok (termő és meddőpikkelyek) → toboz, olykor hiányzik (pl Taxaceae). A magvak laposak, gyakran szárnyaltak → anemochoria. Több sziklevél. Eredet: Voltziales - ősfenyők

Voltziales (Pinidae): Késő Karbon – Perm, a mai araukáriákra emlékeztető tobozos fatermetű növények (Lebachiaceae, Voltziaceae), Eredet: Cordaitales



Pinaceae - fenyőfélék: 10-15 nemzetség, 210-700 faj, főleg északi mérsékelt, boreális és alpin örökzöld erdők, tűlevél: magányosan (Abies, Picea, Tsuga, Pseudotsuga), rövidhajtásonként kettesével, hármassával, ötösével (Pinus), rövidhajtásonként >10 (Cedrus, Larix), Főleg örökzöld, ritkán lombhullató, egylaki, 20-40 m magasra megnövő fák, gyantajáratokkal. Felálló (széteső), lelógó (egészben leeső) tobozok, főleg 2 légzsákos pollenek.

Araucariaceae - délifenyőfélék: 3 nemzetség (Araucaria, Agathis, Wollemia), 33 faj, D-Amerika, Ausztrália, Indonézia, főleg trópusi-szubtrópusi hegyi esőerdők, örökzöld, szélesebb, magányos tűlevelek. Kétlaki, vagy egylaki (Wollemia), 30-60 m magas fák, gyantajáratokkal, természetes tobozokkal.

Podocarpaceae (incl. Phyllocladaceae): 18 nemzetség, ~ 130 faj, pántrópusi, D-i mérsékelt, hegyi esőerdők. Tűlevelekkel, vagy ellaposodó levélszerű hajtásrészekkel, magányos magkezdemények epimáciumokkal (húsos arillusz a magok alatt), barkaszerű mikrosporofillum-füzérek, 2 légzsákos pollenek.

Taxaceae+Cephalotaxaceae - tiszafafélék: 6 nemzetség, 30 faj, É-i mérsékelt, lombhullató erdők elegyfái, 10-15 m, kétlakiak. Örökzöld, egyesével álló tűlevelekkel, gyantajáratok nélkül. Fájuk nehéz, ellenálló, lassú növekedésűek. Magányos magkezdemények, levéleredetű (piros) arillusz: Kehelyszerű, nyitott (Taxus), magot teljesen körbenövő (Torreya, Cephalotaxus). Légzsák nélküli pollenek. Magyarországon Szentgáli Őstiszafás t.t. Mérgező alkaloidok, cianogén glükozidok.

Taxodiaceae - mocsárciprusfélék: Parafiletikus, ezért a Cupressaceae s.l. taxonba vonják. ~10 nemzetség, 50 faj, főleg É-i mérsékelt, hegyi erdők, mocsári erdők. Termetes egylaki fák, 30-70 m, Sequoiadendron >100 m. Magányosan álló, vagy rövidhajtásokkal együtt lehulló tűlevelek, pikkelyszerű levelek és a kettő közti átmenetek. Örökzöldek vagy lombhullatók. Viszonylag kicsi, gömbös tobozok, kevés maggal, barkaszerű mikrosporofillum-füzérek.

Cupressaceae s.str. - ciprusfélék: 20 nemzetség, ~100 faj, kozmopolita, főleg É-i mérsékelt, nyíltabb erdő társulások, sziklai cserjések. Magyarországon borókás-fehérvirágos a Duna-Tisza közén. Főleg kisebb termetű örökzöld egy- vagy kétlakiak, gömbös tobozokkal, vagy elhúsosodó tobozpikkelyű tobozbogyókkal (Juniperus), pikkelyszerű, ritkábban tűlevelekkel.

Gnetales (Gnetidae)

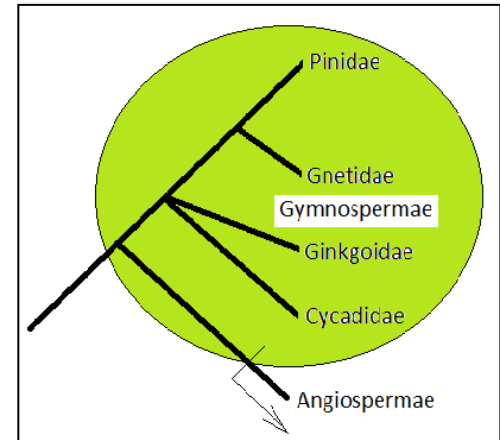
A magkezdemény alatt két pikkelyszerű fellelél → leplesmagvúak. Kétlakiak. Három, nagyon különböző testfelépítésű család. Az embriónak 2 sziklevele van, a pollenek nem légzsákosak. Eredet: Voltziales vagy Cordaitales.

Ephedraceae – csikófarkfélék, 1 nemzetslg (Ephedra), 65 faj, meleg mérsékelt területek, száraz puszták, félsivatagos területek, vesszős, mélyengyökerező szárazságtűrő cserjék, pikkelyszerű, alapjainál összenőtt levelekkel, a magot érése során elhúsosodó, pirosodó fellelél veszi körül, a magvak magányosan vagy kis csoportokban fejlődnek, a mikrosporofillumfüzerek tobozszerűek, szabályos archegónium van. Ephedrin. Magyarország őshonos védett faja az *Ephedra distachya*, főleg a Duna-Tisza köze nyílt homoki gyepeiben.

Welwitschiaceae: 1 nemzetség, 1 faj (W. mirabilis), Kalahári sivatag, DNy-Afrika, törzse vastag, alig emelkedik ki a földből, két levele bazális állandó növekedésű, széles szalagszerű, több méteresek lehetnek, mind a mikro- mind a megasporangium-füzerek tobozszerűek, szabad nukleáris embriózsákja van, de nem képződik másodlagos endospermium.

Gnetaceae – gnétumfélék, 1 nemzetség, 30 faj, trópusi esőerdők, liánszerű fás szár, levelek átellenesek, zárvatermőszerűek, hálózatos erezetűek, tojásdadok. A magkezdemények tengelyen örvösen, a mikrosporangiumok elhelyezkedése is hasonló, meddő magkezdeményekkel. Az integumentum külső része húsos, a belső része fás (a mag csonthéjastermésre emlékeztető), szilva nagyságú, piros. Szabad nukleáris, embriózsák szerű része van a nőgametofitonnak, de szekunder endospermium nem képződik.

A zárvatermők eredetének kérdései



A Kréta elején megjelenő zárvatermők eredetét sokáig két elmélet versengése magyarázta, melyek szerint a zárvatermők vagy a fillospermiás nyitvatermőkből (euanthium-elmélet), vagy a stachiospermiás nyitvatermőkből származnak (pseudanthium-elmélet). Molekuláris taxonómiai eredmények alapján eredeti formájában mindkét elmélet hibás, ugyanis a zárvatermők a nyitvatermők egy olyan fejlődési vonalán alakultak ki, amelynek legkorábbi ősei már a mai fillospermiás, illetve stachiospermiás nyitvatermők legközelebbi őseinek kialakulása előtt elvált a többitől. Mivel ezen a vonalon ma élő nyitvatermő nem maradt, nem lehet tárgya molekuláris filogenetikai analízisnek, így a ma élő nyitvatermők monofiletikusnak mutatkoznak, miközben a nyitvatermők nyilvánvalóan egy parafiletikus taxont alkotnak, mert a zárvatermők ősei csak nyitvatermők lehettek (ld. fenti ábra).

A két versengő elmélet lényege, hogy a zárvatermők (kétivarú) virágának kialakulását levélhez, illetve tengelyhez kötött magkezdeményekkel magyarázza. Következésképp a legősibb zárvatermő virág egymástól eltér: Az euanthium elméletben a legősibb zárvatermő virága a mai magnoliákéhoz hasonló (apokarp termőtáj, marginális placentációjú magkezdemények, megnyúlt virágtengely, spirálisan elhelyezkedő ivarlevelek és virágtakaró levelek, meghatározatlan számban, nagy méretben), a pseudanthium elmélet ezzel szemben a polifiletikusnak bizonyult Hamamelididae alosztály virágaihoz hasonló legősibb zárvatermő virágot feltételez (cönokarp termőtáj, bazális placentáció, körben elhelyezkedő porzók és virágtakaró, meghatározott számban, kicsi méretben).

A mai zárvatermők filogenetikai törzsfájának elemzése alapján a legősibb zárvatermő virág az euanthium elmélet által jósolthoz hasonló lehetett, noha nyilvánvalóan nem Cycas-szerű őskötektől származott: kétivarú, aktinomorf, apokarp termőtáj, felső állású magház, spirális elhelyezkedés, ötnél több termő, a porzók több körben, esetleg hármassával, hatnál nagyobb számban helyezkedtek el, a virágtakaró egynemű (lepel, esetleg szírszerű lepel), szabad, nagy valószínűséggel hármassal körben, virágként 10-nél több.

Hogy melyik lehet az a nyitvatermő csoport, amelyik a zárvatermők közvetlen őse, vita tárgyát képezi, legtöbb szóba kerülő esetében (Caytoniales, Peltaspermales, Leptostrobales) a feltételezett ősi virágfelépítés nehezen vezethető le. Egyik legvalószínűbb potenciális ős, a magvas páfrányok Corystospermales csoportja, melyből a „mostly male” hipotézis alapján az első biztosan zárvatermő fossziliákhoz (Archaeofructus) hasonló kétivarú füzerszerű struktúrák vezethetők le, amelyek kezdetleges kétivarú virágoknak tekinthetők. Az elmélet lényege, hogy a porzós egyedeken ektopikus magkezdemények jelennek meg a mikrosporofillum füzerek terminális részén, majd ezek állandósulnak, az eredetileg magokat termő egyedek eltűnnek a populációból.

A nyitvatermők és a zárvatermők összehasonlítása.

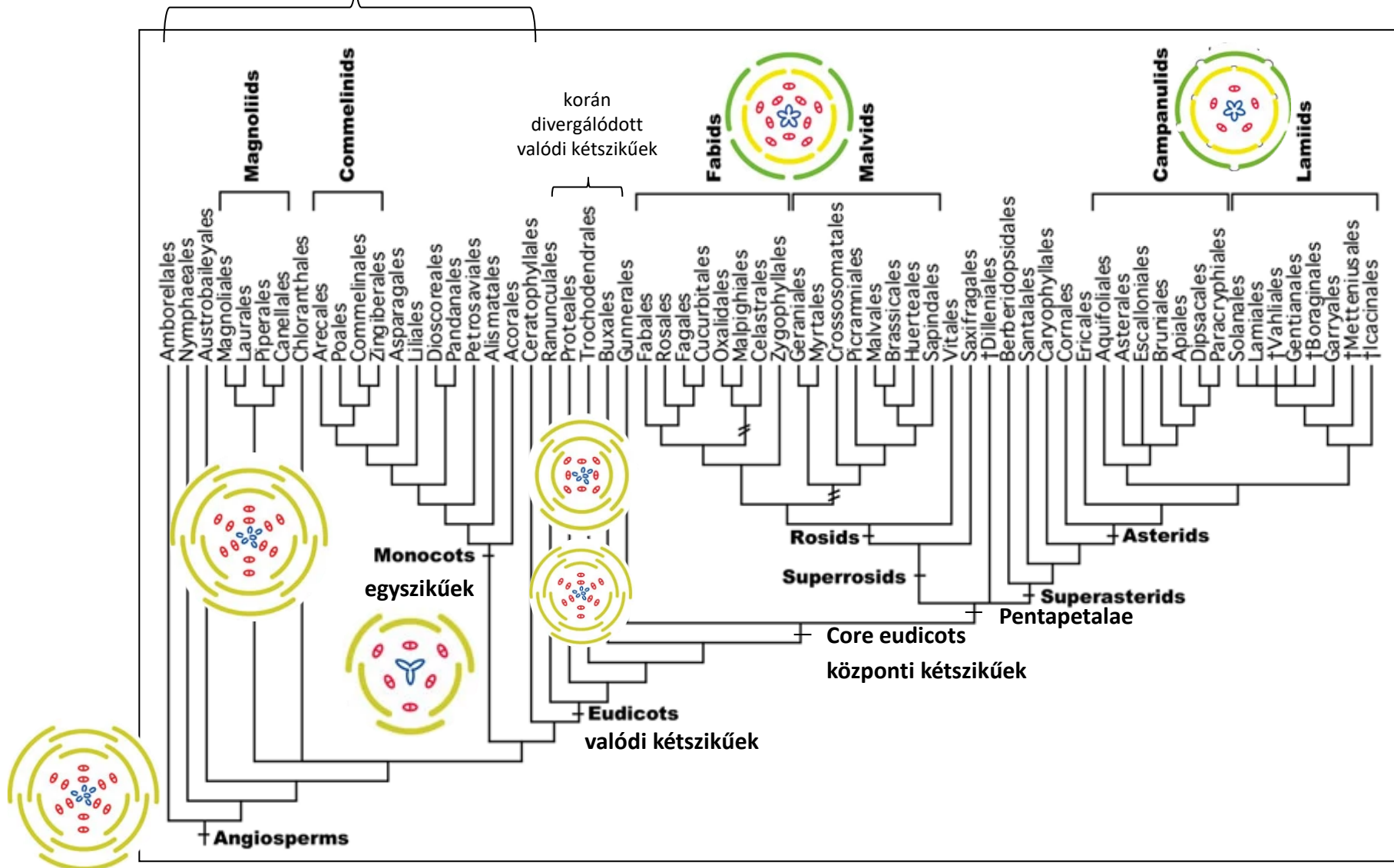
A zárvatermők apomorfiái.



	Gymnospermae – nyitvatermők	Angiospermae – zárvatermők
magkezdemény	szabadon fejlődik, a pollen magára a magkezdeményre (vagy függelékére) kerül, az integumentum egyrétegű	a termőlevélbe zárva fejlődik (fejlődnek), a pollen a termőlevél érzékeny részére (bibe) kerül. Az integumentumok száma elsődlegesen kettő.
mag terjedése	legtöbbször önmagában, ritkán egyéb struktúrákhoz kötötten (pl. tobozbogyó)	önmagában is, és a termés be zártan is
nőgametofiton	kifejlődik a magkezdeményben, szabályos archegóniumok képződnek rajta (kiv. Gnetum, Welwitsia), a magkezdeményben a mag táplálószeretét alkotja	az embriózsák sejtjeire korlátozódik
embrió	matrotróf, a magban kifejlődött nőgametofiton testéből (primer endospermium) táplálkozik	nem matrotróf, a kettős megtermékenyítést követően, az embriózsák központi (többnyire diploid) sejtjének megtermékenyítése nyomán létrejött triploid szövetből (szekunder endospermium) táplálkozik
„virág”	mikrosporofillum füzérek, makrosporofillum füzérek. Kétivarú reproduktív hajtások takarólevelekkel csak a kihaltaknál ismertek (Cycadeoidales)	Elsődlegesen kétivarú, korlátozott növekedő reproduktív hajtások, szó szoros értelemben vett virágok, legtöbbször virágtakaró levelekkel
megporzás	mindig szél	elsődlegesen rovar, (szél, víz, egyéb)
sporofiton habitusa	a ma élők mindig fásszárúak, leggyakrabban termetes (örökzöld) fák	gyakoriak a lágyszárú életformák, a fásszárúak változatosabb megjelenésűek, lombhullatók és örökzöldek egyaránt
levél	xeromorf jelleg, gyakran csökkent levélfelszín, tű- illetve pikkelylevelek (kihaltakkal változatosabb a csoport!)	elsődlegesen levél alakra, levélnyélre, levél lemezre tagolódó levelek (kétszikűek), gyakran mezomorf, higromorf jelleggel.
fatest	homoxil, csak tracheidák a szállítóelemek	tipikusan heteroxil, a tracheidák mellett megjelennek a tracheák is
hancstest	csak rostasejtek, külön iniciaisból eredő hancsparenchimával	csak rostacsövek, azonos iniciaisból eredő kísérősejtekkel (1 rostacső + 1 kísérősejt)

A zárvatermők főbb kládjainak áttekintése, fejlődési tendenciák (APG-2016 alapján)

bazális zárvatermők



A zárvatermők főbb kládjainak áttekintése, fejlődési tendenciák

A zárvatermők kialakulását követő 10 millió (140-130) évben váltak el egymástól (divergálódtak) a bazális zárvatermő kládok, köztük az egyszikűek fejlődése az ősi alismatoid, aroid megjelenésű típusok őseinek divergálódásáig jutott. Az időszak második felében megjelentek a valódi kétszikűek ősi képviselői is, és elkezdődött a valódi kétszikűek (eudicots) korán divergáló kládjainak elkülönülése. A 10 millió év alatt a virág felépítése sokat megőrzött a legősibbnak tartott típus jellemzőiből: A virágtakaró alapvetően perigóniális (lepelszerű) maradt, száma gyakran a hármas mintázatot követte, körökbe rendeződött, amely olykor spirálisba ment át pl. a magnoliidek vonalán. A porzók száma helyenként megsokszorozódott, egyes vonalakon maradt a 2-3 körben hármasával elhelyezkedő porzótáj. A termőtáj zömmel apokarp maradt. Az egyszikűek vonalán viszont korán stabilizálódott a tisztán hármas, körökbe rendezett virágfelépítés, 3+3 lepel, 3+3 porzó, illetve hamar cönokarppá vált a termőtáj a 3 termőlevél összenövésével (3). A korán divergáló valódi kétszikűek virágjainak is hasonló maradt a virágfelépítése a bazális zárvatermőkéhez, többnyire maradt az apokarp termőtáj, a meghatározatlan számú porzó, lepelszerű (csészére és pártára nem tisztán elkülönülő) virágtakaró. Két fontos klád divergálódása játszódik le ez alatt az időtartam alatt: elválnak az egyszikűek ősei, amelyeket filogenetikai helyzetüknek megfelelően generatív pleziomorfiák (pl. hármas virágfelépítés, uniaperturált pollen, kettős integumentum, lepelszerű virágtakaró), és vegetatív apomorfiák jellemeznek, amelyek főleg a szár szállítószövetrendszere és a levél alkata tekintetében jelentkeznek. Ezek a jelenségek visszavezethetők részben az ősök vízi életmódjára (Acorales, Alismatales), részben a fotoszintézis részleges elvesztésére (lilioid típusok), ami a mikoheterotrófiára való hajlamban nyilvánul meg. (A mikoheterotróf taxonok erősen csoportosulnak az egyszikűek központi kládjaiban.) A másik fontos apomorfia a valódi kétszikűek kládját jelzi, megjelenik és általánossá válik a triaperturált, azon belül is a trikolpát pollen, az eudikot kládon belül majd ennek változatai és az ebből levezethető típusok lesznek jellemzőek.

A következő 10 millió évben (130-120) az egyszikűek vonalán divergálódnak egymástól a mai lilioid kládok: Petrosaviales, Pandanales + Dioscoreales, Liliales, Asparagales. A valódi kétszikűek vonalán megjelenik a virágtakaró heteroklamideussá válása, azaz csészére-pártára való elkülönülése, központi kétszikűek (Core eudicots), illetve általánossá válik az ötös szám (Pentapetalae). Az időszak vége felé a klád két fő ágra szakad, az egyik a szuperasteridek, másik a szuperrosidok kládja, illetve ekkor különül el a Dilleniales rend is. Mindkét fő fejlődési vonalon divergálódik egy-két klád nagyjából 120 millió évvel ezelőttig (korán divergálódott központi kétszikű kládok, szuperrosid vonalon Saxifragales, szuperasterid vonalon pl. Santalales, Caryophyllales). Nagyjából 120 millió évvel ezelőtől mindkét fő központi kétszikű kládnak az a szakasza kezdődik, amelyet rosid, illetve asterid kládnak nevezünk.

A következő 20 millió év (120-100) során az egyszikűeknél megjelennek a commelinid egyszikűek ősei és a fontosabb csoportjaik divergálódása is lejátsszódik (Arecales, Poales, Commelinales, Zingiberales). A központi kétszikűeken belül néhány klád divergálódása után, mind a rosid, mind az asterid klád két-két ágra bomlik a rosid klád korábban, az asterid későbbben, de 100 millió évnél régebben. A rosid a fabid és malvid kládokra, az asterid a lamiid és campanulid kládokra. A rosid kládon belül a jellegzetes virágfelépítés a szabadszirmú, kettős porzókörű marad az ágak végéig (koripetal, pentaciklikus), míg az asteridek fejlődési vonalán előbb a belső porzókör redukciója miatt egy episzipál porzókör marad csak meg (koripetal tetraciklikus), majd a lamiidek, campanulidok elsőprő többségénél a párta összeforr (szünpetál tetraciklikus), párhuzamosan az integumentum tenuinucellárisá válik és egyrétegű lesz.

A fentiekből adódik, hogy a zárvatermők törzsfájának a mai rendekig menő alaptopológiája, már megjelenésük után 40 millió évvel, azaz 100 millió éve kialakult. (Az előző dián az ágak nem időarányosak, időarányosan lásd: <https://www.nature.com/articles/ncomms16047>)