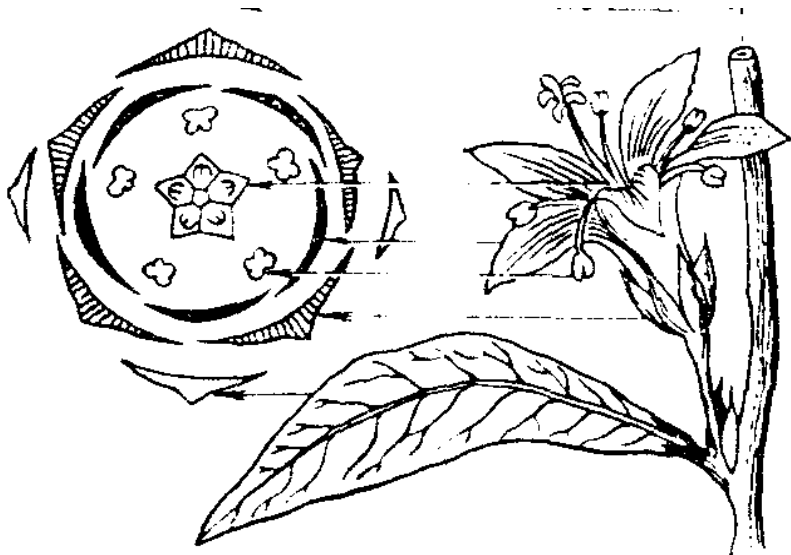


О.А. Шевчук

**БОТАНІКА.
МОРФОЛОГІЯ РОСЛИН**

Навчальний посібник

**для студентів природничо-географічного
факультету ОКР «бакалавр», напряму
підготовки: 6.040102 Біологія***



Ботаніка. Морфологія рослин: навчальний посібник для студентів природничо-географічного факультету ОКР «бакалавр», напряму підготовки: 6.040102 Біологія* / к.б.н., доцент кафедри біології Шевчук О.А. – Вінниця, 2014. – 132 с.

Рецензенти:

Доцент кафедри доцент кафедри медико-біологічних основ фізичного виховання та фізичної реабілітації Вінницького державного педагогічного університету ім. М. Коцюбинського, к.б.н. Бекас О.О.

Старший викладач кафедри фармації Вінницького національно медичного університету ім. М.І. Пирогова к.б.н., Криклива С.Д.

Друкується за рішенням кафедри біології
Вінницького державного
педагогічного університету
імені Михайла Коцюбинського

Передмова

В підготовці спеціалістів біологічного профілю вивчення морфології рослин має надзвичайно важливе значення для визначення властивостей і особливостей культурних та дикоростучих рослин. Вивчення морфології рослин необхідне не лише для засвоєння навчального матеріалу, але і при здійсненні наукових досліджень та в професійній роботі фахівців біологічного профілю.

Знання морфології рослин та особливо морфогенезу сільськогосподарських, декоративних культур, необхідні фахівцям для визначення морфологічних особливостей та відмінностей сортів культурних та різних видів дикоростучих рослин. Морфологія рослин є необхідною умовою визначення і пізнання видів бур'янів, сільськогосподарських культур, рослинності природних угідь, вивчення декоративної флори України тощо.

Курс морфології рослин, викладений в посібнику, опрацьований згідно з діючими програми курсу “Ботаніка”, орієнтованими на студентів педагогічних вузів природничо-географічного профілю, підготовку вчителів біології. Посібник являє собою керівництво для засвоєння теоретичного матеріалу з морфології рослин. Він включає ряд розділів теоретичного матеріалу з курсу морфології рослин.

Матеріал посібника подано в логічній послідовності для кращого його сприйняття. До створення посібника з морфології рослин для студентів природничо-географічного факультету ОКР «бакалавр», напряму підготовки: 6.040102 Біологія*, спонукало те, що самостійного аналогічного україномовного видання не було. Окремі розділи з морфології рослин були представлені лише в навчальних посібниках та підручниках із загального курсу ботаніки.

ВСТУП

Морфологія рослин – це наука, що вивчає зовнішню та внутрішню будову організмів та закономірності формоутворення в процесі історичного і індивідуального розвитку. Процес розвитку біологічних і морфологічних особливостей організмів у філогенезі або морфогенезі називається *біоморфогенезом*.

Основне завдання морфології полягає у вивченні закономірностей виникнення і розвитку форм рослин як в цілому, так і їх частин, тобто органів. Морфологія рослин вивчає форми на всіх рівнях від цілої рослини до клітинних органоїдів і макромолекул, у вузькому – лише макроструктури. В цьому випадку з неї виділяються як самостійні науки анатомія, ембріологія і цитологія рослин. Деякі розділи отримали свої назви від об'єктів їх вивчення – *палінологія* (вивчає будову і поширення спор і пилку рослин), *карпология* (вивчає еволюцію, морфологію і класифікацію плодів і насіння), *ризология* (вивчає кореневі системи), *флорология* (вивчає генезис, будову, різноманіття та видозміни квітки), *тератология* (вивчає спадкові та не спадкові відхилення від нормальної будови та виродливості окремих органів і рослин у цілому (наприклад, утворення пилкових гнізд на пелюстках тюльпана)) тощо.

Сучасна морфологія рослин вивчає структури організмів на різних рівнях організації: організовому, системному, тканинному, клітинному, ультраструктурному, використовуючи сучасні методи дослідження. Окрім звичайних експериментальних методів, використовуються біотехнологічні методи ізольованих тканин, клітин, протопластів тощо. Метод ізольованих тканин був розроблений Ф. Уайтом, П. Нобе і Р. Готре у 40-і роки ХХ століття.

Морфологія рослин сформувалась ще в давні часи. До наших часів збереглися зображення різних видів рослин на пам'ятках в Єгипті, Китаї, Індії та інших країнах. У давньогрецьких натурфілософів і поетів ми знаходимо відомості про рослини та їх морфологію. Ці праці містять відомості про репродуктивні та вегетативні органи рослин. Наприклад, у працях Аристотеля та його учня Теофраста вживаються терміни „листок”, „стебло”, „корінь”, „квітка”, „брунька”, а також наводяться способи розмноження рослин. Отже, Аристотеля можна вважати засновником морфології рослин.

Чимало відомостей про вегетативні та генетаривні органи рослин є у роботах древньоримських учених Галена і Діоскорида, які згрупували лікарські рослини в родини.

Значним поштовхом у вивченні морфології рослин було заснування ботанічних садів і організації травників. Це надало можливість проводити стаціонарні спостереження за розвитком рослин, їх різноманітністю.

Основоположником теоретичної морфології рослин є філософ Й.В. Гете, який сформулював вчення про метаморфоз (1790) і запропонував термін „морфологія” (1817).

Морфологія рослин до кінця XVIII століття була описовою наукою. Після видання праці К. Лінея „Філософія ботаніки” (1751) розпочався період широкого застосування морфології рослин, що відіграло важливу роль у її становленні. Цей шведський вчений вперше ввів латинську мову в термінологію і позначив нею органи рослин (наприклад, корінь – *radix*, стебло – *caulis*, брунька – *gemma*, тичинка – *stamen*, маточка – *pistillum*, плід – *fructus*, насінина – *semen*).

Значний вплив на розвиток морфології рослин відіграли праці Ч. Дарвіна. Саме вони покращили уявлення про незмінність форм рослинних організмів.

У XIX та на початку XX століть розвивалися дві основні порівняльно-морфологічні концепції будови тіла вищих рослин: фітоністичні теорії і вчення про три основні органи – корінь, стебло і листок. Встановлення гомологій органів розмноження вищих спорових і голонасінних рослин В. Гофмейстером (1851) поклало початок еволюційній морфології рослин, що отримала свій подальший розвиток у працях багатьох ботаніків XIX і XX століть, у тому числі і російських (І.М. Горожанкін, А.М. Бекетов, М.Г. Холодний тощо). Вирішення проблем походження вегетативних органів вищих рослин з використанням палеоботанічних даних призвело до формування теломної теорії (В. Ціммерман, 1930, 1965). Велику роль в еволюційній морфології рослин відіграли також столярна теорія еволюції провідних систем вищих рослин, евантова теорія і псевдантова теорія походження квітки.

У тісному зв'язку з еволюційною морфологією розвивались онтогенетична і експериментальна морфологія рослин. Великий вклад у цей розділ науки внесли А.М. Бекетов (виявив закономірності у будові вегетативних органів, 1858), М.П. Крекне (сформував теорію циклічного старіння і омолодження рослин, 1940) тощо.

Основоположниками екологічної морфології рослин вважають Й.Є. Вармінга (1902-1916) і К. Раункієра (1905-1907). Вони займалися вивченням життєвих форм (біоморф) рослин.

Великий внесок у розвиток порівняльної морфології рослин зробив В. Троль і його школа (1935-1969). Вирішенням проблем морфологічної

еволюції квіткових рослин займався А.Л. Тахтаджян (1940-1980), Дж. Л. Стеббінс (1967, 1974).

Об'єктом вивчення морфології рослин є рослинний організм, його вегетативні та генеративні органи, морфологічні та анатомічні ознаки, які виникають в процесі індивідуального та філогенетичного розвитку, а також під впливом екологічних факторів і господарської діяльності людей.

ОСНОВНІ НАПРЯМКИ МОРФОЛОГІЧНОЇ ЕВОЛЮЦІЇ

Існуючі види рослин залежно від рівня організації умовно поділяють на дві великі групи – вищі та нижчі рослини.

У нижчих рослин, сланевих або таломних (Thallobionta) тіло не диференційоване на корінь, стебло і листки, а також немає складної тканинної будови. Примітивні форми складаються із однієї клітини. Статевими органами нижчих рослин є гаметангії.

У вищих рослин (у більшості мохів (Bryophyta), плаунів (Lycopodiophyta), хвощів (Equisetophyta), папоротеподібних (Polypodiophyta), голонасінних (Pinophyta), квіткових (Magnoliophyta) тіло диференційоване на вегетативні органи — листкостеблові пагони і корені — та генеративні. Вони складаються з різних тканин.

Вихід організмів на сушу став одним із головних факторів, який обумовив прискорену диференціацію та еволюцію рослин. Під час водного способу життя всі частини тіла рослини знаходяться приблизно в однакових умовах забезпеченням водою, повітрям та світлом. Тому вони виконують одні і ті ж самі функції і мають однакову будову. На суходолі на рослину діє більша кількість факторів. На суходолі рослини відчувають недостаток у воді. Деякий більш або менш постійний запас води є лише у ґрунті. В таких умовах відносно краще пристосовані і переважно виживають рослини, у яких тіло частково знаходиться у ґрунті. Тому у процесі пристосування до умов життя на суходолі у вищих рослин відбувся поділ на надземну та підземну частини. Підземні частини рослин втратили здатність до фотосинтезу і служать для всмоктування води, тобто забезпечують ґрунтове живлення. У сучасних вищих рослин такими підземними органами є корені. Вони прикріплюють рослину до ґрунту, всмоктують воду і мінеральні речовини. Середовище існування і функції накладають характерний відбиток на зовнішню та внутрішню будову кореня.

У надземних частинах тіла – пагонах – відбувається процес фотосинтезу, утворюються і накопичуються органічні речовини. Пагони забезпечують повітряне живлення рослини. Між надземними та підземними органами відбувається енергетичний обмін органічними та

мінеральними речовинами. У зв'язку з посиленням відтоку цих речовин надземні органи диференціюються на стебла і листки. Листки – органи фотосинтезу. Для них характерна більша зовнішня поверхня, що сприяє газообміну.

Стебла виконують роль посередників між листками і коренями. Вони забезпечують рух речовин від листків до коренів і навпаки. За допомогою стебла листки розміщуються найбільш сприятливо по відношенню до світла. Збільшення площі контакту із зовнішнім середовищем відбувається у результаті видовження і галуження рослинного організму.

Рослинні одноклітинні організми втрачали рухливість і переходили до прикріпленого способу життя. Відсутність рухливих форм у вегетативному стані, лінійний ріст, галуження та прикріплений спосіб життя обумовили ще одну характерну особливість рослин, а саме здатність до необмеженого росту.

У нижчих рослин відбулася диференціація тіла у трьох напрямках:

- 1) без суттєвого збільшення розмірів одноклітинного рослинного організму;
- 2) збільшення розмірів організму відбувалося, однак, він залишався одноклітинним. У цьому випадку клітини містили велику кількість ядер та інших органодів. Це неклітинні організми. Їх форма різноманітна;
- 3) з'явилися багатоклітинні організми, у яких виникли неоднорідні структури з різними функціями.

Слід відмітити, що проміжне положення між багатоклітинними та одноклітинними організмами зайняли колоніальні форми, у яких клітини після поділу не розходяться, а залишаються зв'язаними між собою.

Фізіологічно та морфологічно відокремлені частини в системі цілісного організму називають органами рослин. Органи рослин виникли в процесі еволюції. Первинні примітивні нижчі рослини (водорості, гриби, лишайники, печіночники) ще не утворюють органів. Їх тіло представлене у вигляді талому. Отже, такі рослини називають таломними.

У вищих рослин існує дві групи органів: вегетативні та генеративні. До вегетативних органів відносять корінь і пагін. Пагін складається із стебла, бруньок та листків. Вегетативні органи виконують функцію живлення і забезпечують індивідуальний розвиток рослин.

У квіткових рослин генеративними органами є квітка, насіння та плід. Ці органи забезпечують статеве розмноження рослин.

Між вегетативними і генеративними органами існує тісний зв'язок і взаємозалежність. Діяльність вегетативних органів веде до накопичення органічних речовин, які є обов'язковою умовою утворення генеративних

органів. В свою чергу в результаті розвитку генеративних органів утворюється зародок, із якого розвиваються вегетативні органи нового покоління.

Корінь і стебло – осьові органи, які становлять єдину вісь рослини з протилежними полюсами. На осі симетрично розвиваються у вигляді бокових придатків листки і генеративні органи – квітки.

Органи складаються із тканин, а тканини в свою чергу – із клітин. Вегетативні і генеративні органи формуються у точках росту рослини. В основі їх розвитку лежать процеси клітинних поділів і диференціації клітин.

Вперше вегетативні органи виникли у перших наземних рослин-рініофітів. Рініофіти не утворювали листків і коренів, їх тіло складалося із безлистої підземної і надземної осей, тобто теломів. У вимерлих плауноподібних рослин (лепіфодендронів) на надземних теломіях з'явилися філоїди. Філоїди – це листоподібні утворення, або енації, як вирости зовнішніх шарів паренхіми кори. Вони не були справжніми листками, проте мали єдине походження із стеблом. Таким чином, можна висунути припущення, що у структурі вегетативних органів пагін з'явився першим.

Корінь рослин виник внаслідок морфологічної та функціональної диференціації ризомоїдів. Це гілочки-теломі, якими викопні рослини закріплювалися у ґрунті. На ризомоїдах були ризоїди, за допомогою яких рослини поглинали воду і мінеральні солі.

ОСНОВНІ ОРГАНИ ВИЩИХ РОСЛИН

По членування багатоклітинного тіла вищих рослин на вегетативні та генеративні органи є характерною ознакою.

Орган – це частина рослинного організму, що має специфічну будову, походження і пристосована до виконання однієї або кількох функцій.

Вегетативні органи – це органи, які функціонально підтримують індивідуальне життя рослини, забезпечують її функції живлення, росту, здійснюють взаємозв'язок із зовнішнім середовищем, а також приймають участь у вегетативному розмноженні (корінь, стебло, листок та їх метаморфози).

Генеративні органи – це органи, пов'язані із функцією статевого розмноження у рослин. Вони утворюються на вегетативних органах у певній фазі їх розвитку і забезпечують розмноження особин і репродукцію виду. У покритонасінних рослин генеративними органами є квітка, плід і

насінина. Разом із органами вегетативного розмноження належать до репродуктивних органів.

Репродуктивні органи – органи рослин, що виконують функцію розмноження. Окрім вище вказаних органів до них відносять бульби, цибулини, кореневища, кореневі бульби, бульбоцибулини, стеблові бульбочки тощо.

У вищих судинних рослин **осьовими органами** є стебло та корінь, які разом утримують єдину осьову систему рослинного організму. Коренева шийка є місцем переходу стебла в корінь, тобто розподіляє осьову систему на надземну висхідну та підземну низхідну частини.

Органогенез у рослин, тобто утворення органів з ділянок меристем, вивчає **фітоембріологія**, а морфологічним описом організмів займається **органографія**.

Процес формування органів зумовив певні закономірності. Однією з них є **полярність** – морфофізіологічна відмінність протилежних кінців клітини, тканин, органів і рослини в цілому. Наприклад, із морфологічно верхньої частини живця завжди утворюються пагони, а з нижньої – корені. Морфологічно нижня частина має позитивний геотропізм, а верхня – позитивний геліотропізм. Морфологічно верхня частина рослини називається **апикальною**, а нижня – **базальною**.

Фізіологічні відмінності між полюсами рослини проявляються у явищі тропізму. **Тропізмом** називають ростову реакцію, яка спричинює вигин органа або частини рослини в бік зовнішнього стимулу, що визначає напрям руху. Відповідно може бути позитивний і від'ємний тропізм. При позитивних тропізмах рух спрямований в бік подразника, при від'ємному – від нього. Залежно від природи подразника розрізняють гео-, фото-, тигмо-, гідро-, аеро-, трофо-, геліо-, травмотропізми тощо.

Геотропізм або **гравітропізм** – реакція на силу тяжіння, яка чітко проявляється у проростків (ріст головного кореня та головного стебла).

Фототропізм – ростові рухи, вигини органів рослин під впливом одностороннього освітлення. Рослина сприймає не напрямок світлового пучка, а різницю в освітленні (градієнт світла) між затіненою та освітленою сторонами (зміна положення суцвіття соняшника залежно від положення сонця).

Тигмотропізм – реакція на контакт з твердим предметом (наприклад, реакція видозмін листків або стебла – вусиків), які обвивають будь-який предмет як опору.

Гідротропізм – рух рослини або її органу у напрямку більш вологого середовища (характерний для кореневих систем).

Аеротропізм – орієнтування у просторі, обумовлене з нерівномірним розподілом кисню (характерний для кореневих систем).

Трофотропізм – згин рослини або її органів, спричинені впливом поживних речовин.

Геліотропізм – це орієнтування рослини або її органів перпендикулярно чи паралельно сонячних променів, протягом доби (наприклад, соняшник, люпин, соя).

Травмотропізм – згин рослини або її органу під впливом травмування.

Органам, які мають двобічну симетричну будову властиві настирні рухи. **Настії** – ростові рухи органів і частин рослин, що виникають під впливом різноманітної дії подразника (зміна інтенсивності освітлення, температури тощо). Якщо швидкий ріст спостерігається на морфологічно верхньому боці органа, то тут має місце **епінастія**, внаслідок чого розвиваються бруньки, бутони. В протилежному випадку, коли спостерігається швидкий ріст на нижньому боці, закриваються покриви квітки – явище **гіпонастії**. У деяких рослин квіти розкриваються вранці і закриваються на ніч. Аналогічна властивість характерна і для листків деяких рослин. Ці рухи дістали назву „сон рослин” – **ніктинастії**. „Сонні рухи” квітів та листків, коли вони відкриваються або закриваються, у відповідь на зміну світла (**фотонастії**, наприклад, квітки кульбаби на ніч закриваються, а вранці закриваються) чи температури (**термонастії**, наприклад, квіти тюльпана, шафрана розкриваються, якщо їх перенести з холоду в умови 20-25⁰С) належать до настирних тому, що зовнішні стимули лише запускають їх, напрямок руху залежить від внутрішніх факторів.

Наступною закономірністю формування органів рослин є **симетрія**. Це коли одна половина того чи іншого органа у рослин є дзеркальним відображенням другої. Симетрія властива як вегетативним, так і генеративним органам. Виділяють **радіальну**, або **багатосторонню** симетрію – можна провести три і більше площин перетину (стебло, актиноморфна квітка, корінь), **білатеральну**, або **двосторонню** симетрію, коли тіло рослини або її орган можна умовно поділити на дві половини (листок).

Коли через рослину або її частину можна провести тільки одну площину симетрії, то такий тип будови рослинного організму називають **моносиметричний**. Такий тип симетрії спостерігається при дорзовентральній будові. **Дорзовентральні органи** – органи, що мають **дорзальну** (спинну) і **вентральну** (черевну) сторони.

Через **асиметричні органи** і частини не можна провести жодної осі симетрії (листки бегонії, квітки канни тощо).

Третьою характерною закономірністю вегетативних органів є метамерія. **Поздовжня симетрія**, або **метамерія** – це повторення уздовж осі органа серії елементів, що складають даний орган (меживузля, листок і пазушна брунька пагона, вузол).

Наступними характерними закономірностями вегетативних органів є полімеризація та олігомеризація. **Полімеризація** – збільшення, а **олігомеризація** – зменшення числа однакових органів або їх частин у процесі еволюції.

У морфології рослин є поняття ортотропні та плагіотропні органи. **Ортотропними органами** називають органи, які розташовані вертикально до поверхні субстрату (наприклад, головний корінь, стовбур дерева тощо). Такі органи найчастіше мають радіальну симетрію.

Плагіотропними органами – органи, розташовані більш-менш горизонтально до поверхні землі (наприклад, пагони споришу, суніць, бічні корені, кореневища тощо). Вони відносяться до моно симетричних.

Латеральними або **бічними органами** – органи, що розташовані збоку головної осі (наприклад, бічні гілки, бічні корені тощо). Латеральні органи, що утворюються на поверхні тіла рослини із зовнішніх тканин осьового органа називають **екзогенними** (бічні пагони), а ті що утворюються із участю внутрішніх тканин осьових органів – **ендогенними** (бічні корені).

Морфологічно верхній кінець органу або його частина вважається **дистальним**. Морфологічно нижній кінець органу або частина органу вважається **проксимальним** (наприклад, на проксимальному кінці живця утворюються додаткові корені). **Базальна частина** – розміщена біля основи, тобто на морфологічно нижньому кінці. **Проксимальна частина** – розташована ближче до центру тіла або до його серединної площини.

Положення органу або її частини відносно осі пагона може бути адаксальним чи абаксальним. **Адаксальним** вважається бік органу, повернутий до осі пагона і **абаксальним** – від осі пагона.

Розвиток органів рослин або її частин може відбуватися по різному. **Акропетальний розвиток** – розвиток частин будь-якого органа від основи до верхівки, коли молоді елементи розміщені ближче до верхівки, а більш старші – до основи. Наприклад, так розвиваються квітки у ботричних суцвіттях (колос, щиток тощо), гілки і листки на стеблах більшості рослин. **Базипетальний розвиток** – закладання частин органів рослин або бічних гілок від верхівки до основи, коли молодші частини завжди розміщені ближче до основи. Наприклад, так розвиваються квітки у цимозних

суцвіттях, тичинки у рослин деяких родин. Такий тип розвитку спостерігається у деяких водоростей та у процесі диференціації тканин листка насінних рослин.

Слід відмітити, що до основних понять у еволюційній морфології відносять гомологічні та аналогічні органи.

Гомологічні органи – це органи рослин, які спільні за походженням, але відрізняються між собою за формою та функціями. Такі органи виникають із однотипних зародків. Наприклад, бульба картоплі, цибулина тюльпана, колючка глоду, кореневище купини, стрілка цибулі. Термін „гомологія” був введений англійським вченим-ботаніком Р. Оуеном (1843). Для доказу гомології органів у різних видів необхідна наявність трьох критеріїв: подібність морфологічного плану будови органів, їх положення в організмі по відношенню до інших органів і їх морфогенезу.

Аналогічні органи – це органи рослин, які подібні за зовнішніми ознаками, виконують однакову функцію, проте різні за походженням. Наприклад, колючки барбарису – це видозмінений листок, а колючки глоду – пагін. Отже, вони мають різне походження, однак, виконують подібну функцію захисту. Термін „аналогія”, введений Арістотелем, а у даному значенні вперше був використаний Р. Оуеном (1843).

Аналогічні органи з’явилися в результаті конвергентної еволюції, за якої організми, які належать до різних систематичних груп, внаслідок пристосування до схожих умов життя набувають схожих ознак будови та функцій. Досить часто поняття конвергенція застосовують до окремих органів або структур.

Конвергенція – подібність ознак у різних за походженням організмів внаслідок їх пристосування до однакових зовнішніх умов. Наприклад, подібність кактусів і деяких молочаїв, вегетативних органів (стебла з фотосинтезуючою тканиною, редуковані шиповидні листки). Термін „конвергенція” запровадив також Ч. Дарвін (1859).

Дивергенція – розходження ознак у організмів однієї систематичної групи в процесі еволюції, що зумовлюється їх пристосуванням до умов існування. Термін „дивергенція ознак” ввів англійський вчений Ч. Дарвін (1859), який вважав основною причиною дивергенції внутрішньовидову конкуренцію і природний добір.

У рослин часто спостерігається явище мімікрії.

Мімікрія – подібність органів до предметів навколишнього середовища. Мімікрія у рослин служить для привабливання або відлякування тварин і зазвичай торкається лише окремих органів, а не організму в цілому. Наприклад, у деяких зозуленцевих квітки подібні до самок тих видів комах, самці яких є спеціалізованими запилювачами цих

рослин, уловлюючи апарати комахоїдних рослин часто нагадують яскраві квітки інших рослин, цим вони приваблюють комах, які гинуть у їх „капканах”.

Неоднаковий ступінь просунутості різних органів в процесі еволюції називають **гетеробатмією**. Це явище зумовлює поєднання у одного виду, як примітивних, так і прогресивних ознак. Наприклад, різко виражене це явище в еволюції кореня, стебла і листків, з однієї сторони, і квітки, плоду і насіння – з другої сторони.

Поява гетеробатмії пояснюється тим, що органи і частини будь-якого організму функціонально пов'язані між собою неоднаково. Так, чіткий взаємозв'язок спостерігається між ознаками листків і стебла, від якого вони відходять, оскільки пристосувальна еволюція листків не може не викликати змін у стеблі, тому пагін розвивається як єдине ціле. Однак, слід відмітити, що пристосування еволюція квітки, плоду і насіння може йти незалежно від еволюції вегетативного пагона. Темпи розвитку цих органів можуть бути різними, тому в результаті один орган зберігає архаїчні риси, а інший значно вдосконалюється.

Термін „гетеробатмія” запропонував у 1954 році А.Л. Тахтаджян.

Атавізмом називають появу в окремих організмів ознак, характерних для далеких предків рослин. Наприклад, поява у деяких австралійських акацій складно пірчастих листків замість філодіїв. Термін „атавізм” вперше запропонував нідерландський ботанік Х. Де Фріз (1901).

Неотенія – передчасне статеве дозрівання (затримка онтогенезу), коли репродуктивні органи з'являються на ювенільній стадії розвитку рослин. Наприклад, затримка квіток і утворення плодів (жолудів) на однорічних саджанцях дуба.

У ряду рослин паралельно з процесами ускладнення і диференціації одних структур проходять процеси спрощення інших.

Редукція – недорозвиненість органа або його частини внаслідок втрати основних функцій. Недорозвинені органи називають **рудиментарними**. Наприклад, недорозвиненість листків у саксаула, коренів у під'ялинника, вічка на бульбах картоплі тощо.

В основі редукції структур лежить втрата ними тих функцій, які вони виконували раніше. У результаті зменшення, спрощення і недорозвинення орган може перетворитися в **рудимент**, що втратив своє значення. Наприклад, у квітках деяких рослин рудиментарні тичинки мають вигляд невеликих безплідних стамінодіїв.

У випадках, коли органи втрачені повністю, говорять що вони **абортовані**. **Абортування** – повна або часткова втрата органом своїх

функцій внаслідок редукції. Наприклад, у квітках ранникових замість п'яти розвивається лише дві.

Спрощення цілих систем тканин та органів буває пов'язане з **морфологічним регресом** у результаті переходу до інших умов існування чи паразитизму. Наприклад, у паразитів редукуються корені та листки, рослини, які занурені у воду, мають спрощену внутрішню будову.

МОРФОЛОГІЯ КОРЕНЯ

Визначення і функції кореня.

Корінь (*radix*) – здебільшого ортотропний, вегетативний, радіально-симетричний орган, з позитивним геотропізмом, негативним геліотропізмом, який закріплює рослину в ґрунті (субстраті), здатний до галуження та тривалого верхівкового росту.

Корені виконують різні фізіологічні і механічні функції:

- **ґрунтового живлення** рослин (поглинають з ґрунту і транспортують і мінеральні речовини);
- **механічну** або **якірну** (закріплюють рослини в субстраті);
- **запасаючу** (накопичують поживні речовини – морква, буряк, жоржини тощо);
- **провідну** (забезпечується провідними тканинами осевого циліндра);
- **синтетичну** (синтезують деякі органічні сполуки – амінокислоти, гормони росту, алкалоїди тощо);
- **видільну** (виділяють у навколишнє середовище **коліна** – слиз, органічні кислоти, амінокислоти, вуглекислий газ тощо, які сприяють розвитку мікрофлори та засвоєнню важкорозчинних сполук);
- **вегетативного розмноження** рослин (забезпечують вегетативне поновлення у разі наявності додаткових бруньок);
- **симбіотичну** (забезпечують взаємодію з коренями інших рослин, грибами та мікроорганізмами, за допомогою гормонів та фізіологічноактивних речовин);
- **ґрунтоутворюючу** (беруть участь у ґрунтоутворенні).

У процесі еволюції корінь виник як необхідне пристосування рослин до умов наземного існування. Філогенетично корінь найбільш молодий орган. Як підземний орган корінь сформувався в процесі еволюції пізніше за пагін у плауноподібних, однак лише у спорофіта. Найбільш ймовірно, що корінь виник від ризомоїдів, покритих ризоїдами, перших наземних рослин – риніофітів.

Коренів не було у псилофітів – предків більшості надземних рослин. Їх немає у мохоподібних.

До виникнення коренів функцію всмоктування виконували **ризоїди**. Це тонкі коренеподібні, безбарвні утвори, за допомогою яких рослини прикріплюються до субстрату і поглинають з нього воду та поживні речовини. Ризоїди утворюються у сучасних мохоподібних, лишайників, деяких водоростей тощо. Не дивлячись на відносну філогенетичну молодість, корінь – високоспеціалізований орган, який добре пристосований до умов існування і виконання своїх функцій. Найвищої диференціації і спеціалізації досягають справжні корені, властиві голонасінним і квітковим рослинам.

Корінь властивий всім сучасним вищим рослинам за винятком мохів, рослин-паразитів (повитиця, петрів хрест), напівпаразитів (омела) та деяких вищих рослин, пристосованих до життя у воді (пухирник, сальвінія).

Корінь відрізняється від пагона тим, що немає листків, вузлів і меживузлів; верхівка кореня (апекс) захищена кореневим чохлаком; інтеркалярний ріст відсутній.

Це осьовий орган. Разом із стеблом він утворює єдину вісь рослини. Корінь характеризується здатністю до галуження, завдяки чому при відносно невеликому об'ємі він має велику зовнішню поверхню. Це збільшує контакт кореня з ґрунтом і полегшує процес всмоктування води. Загальна поверхня кореня, як правило, набагато перевищує зовнішню поверхню надземних органів. Завдяки швидкому росту і галуженні корені переміщуються в глибину ґрунту, захоплюючи і освоюючи його нові ділянки.

Морфолого-генетичні зони молодого кореня

Якщо прослідкувати будову молодого кореня по всій його довжині від кінчика до основи, то можна помітити, що вона на різних рівнях змінюється, як змінюються і її функції. У будові молодого кореня виділяють такі морфолого-генетичні зони: зона ембріонального росту або поділу клітин, яка покрита кореневим чохлаком; зона росту і розтягування; зона кореневих волосків або зона всмоктування (зона поглинання або диференціації); зона бічних коренів або зона проведення.

Зона ембріонального росту (зона поділу клітин) кореня займає кінцеве положення. Її довжина становить приблизно 1 мм. Має жовтуватий колір, тому що клітини меристеми заповнені цитоплазмою і не мають постійних вакуолей. Складається з тонкостінних паренхіматичних клітин первинної меристеми – *ініціалей*. Довгий час вважали, що постійно діляться саме ініціалі. Однак, пізніше було з'ясовано, що велика кількість поділів відбувається на деякій відстані від ініціалей, які утворюють

відносно неактивну зону – *спочиваючий центр*. Спочиваючий центр здатний відновлювати периферійні зони меристеми при їх пошкодженні.

Зовні точка росту кореня захищена кореневим чохлаком.

Кореневий чохлак (*calyptra*) – ковпачкоподібне утворення з живих, пухких, тонкостінних паренхіматичних клітин, що вкриває молодий кінчик кореня (точку росту) і захищає його від механічних пошкоджень під час просування вглиб ґрунту. Наявність кореневого чохлака – одна із морфологічних ознак кореня як підземного органа рослини.

Довжина кореневого чохлака не перевищує 1 мм.

Паранхіматичні клітини кореневого чохлака продовгуватої форми, слабо зв'язані одна з одною. Така характеристика клітин чохлака ніби суперечить його захисній функції. Проте в основу захисної функції чохлака входить те, що його клітини постійно оновлюються, а зовнішні клітини, які доторкаються до ґрунту, відмирають і злущуються і ослизнюються. Слиз обгортає корінь і забезпечує просування ростучого кінчика кореня в ґрунті. Вважають, що слизиста речовина – це гідратований полісахарид (пектинової природи), що виділяється як секрет зовнішніми клітинами чохлака і на поверхні клітинної оболонки утворює дрібні краплини. Залежно від довжини чохлака та виду рослини, від утворення кожної клітини чохлака до її злущування проходить 4-9 днів.

Слід відмітити, що кореневий чохлак є структурою, яка сприймає дію сили тяжіння. Підтвердженням цього є наявність у центральних клітинах чохлака крохмальних зерен, які так зберігаються постійно.

Відновлення кореневого чохлака здійснюється групою клітин верхівкової меристеми, які лежать у самої основи точки росту кореня. Група ініціальних клітин, що дають початок кореневому чохлаку, називається *каліптрогеном*.

Багато рослин не мають кореневого чохлака. Зокрема, він відсутній у рослин-паразитів (повитиця, вовчки), напівпаразитів (омела), водних рослин. Проте в ряски та інших водних рослин кінчик кореня замість чохлака має спеціальну кишеньку, яка схожа на наперсток. Існує гіпотеза, що це пристосування виникло, мабуть, для захисту коренів від вилуговування під дією води та поїдання мешканцями водойм.

Над зоною поділу розміщується **зона розтягування**. Зовнішню, світлу частину цієї зони називають *періблемою*, а центральну, темну – *плеромою*. З плероми утворюється центральний циліндр, а розростання і диференціація періблеми дає початок первинній корі. Поверхневий шар клітин (*дерматоген*) перетворюється на *епіблему* – одношарова поверхнева покривна тканина наступної зони кореня. Саме в зоні

розтягування клітин збільшується довжина кореня. Клітини цієї зони утворюють великі вакуолі, а їх ядра займають бічне положення.

Зона поглинання розміщується за зоною розтягування. Її довжина становить 1,5-2 см. В цій зоні формується постійна тканина – епілема, з клітин якої утворюються численні кореневі волоски. Вони мають прозенхімну форму і вбирають з ґрунту воду і розчинені в ній мінеральні речовини. Кореневі волоски виникають екзогенно і густо вкривають корінець на відстані 0,1-10,0 мм від його кінчика.

Довжина корневих волосків варіює від 0,05 мм до 10,0 мм. У деревних рослин волоски коротші, а у трав'янистих – довші. Вони дуже швидко утворюються, проте функціонують недовго і на межі всисної та провідної зон руйнуються і відмирають. Нові кореневі волоски формуються на межі із зоною росту, тому складається враження, що всисна зона весь час переміщується і завжди знаходиться поблизу кінчика кореня.

Залежно від умов існування довжина, товщина і форма корневих волосків, а також їх кількість дуже варіюють. Встановлено, що при зменшенні вологи, однак до певної межі, довжина та кількість корневих волосків збільшується.

Поглинаюча поверхня коренів збільшується від 3 до 40 разів, саме завдяки корневим волоскам.

Кореневі волоски дають опору верхівці кореня і полегшують закріплення кореневої системи, тобто виконують механічну функцію.

Слід відмітити, що не у всіх рослин на коренях утворюються кореневі волоски. Їх немає у деяких водних та прибережних рослин (сусак, латаття біле тощо). Вони слабо розвинені або зовсім відсутні на коренях мікоризних рослин (бук, береза тощо). У цих рослин поглинання води та розчинів здійснюють гіфи гриба, що покривають корінь зовні.

У зоні поглинання знаходиться **зона диференціації** клітин, де клітини після розтягування спеціалізуються на клітини окремих тканин у зв'язку з виконанням ними певних функцій.

Зона проведення розміщується під зоною поглинання. Ця зона займає більшу частину кореня і простягається аж до кореневої шийки. Корневих волосків в ній немає. У зоні проведення на поверхні кореня знаходиться покривна тканина. Її ще називають **зоною бічних коренів**, оскільки в ній ендогенно, за рахунок первинної твірної тканини – перициклу, закладаються бічні корені. В ній сформовані провідні тканини ксилеми, по яких вода і мінеральні речовини потрапляють до стебла і листків, а до кореня надходять органічні речовини.

Типи коренів. В процесі онтогенезу корінь розвивається вже в зародку насінини, де він представлений зародковим корінцем.

За походженням виділяють такі типи коренів: головний, бічні та додаткові.

Головний корінь розвивається із зародкового корінця під час проростання насінини і росте донизу (позитивний геотропізм).

Бічні корені утворюються на головному, бічному або додатковому коренях в результаті їх галуження. Вони виникають ендогенно із перициклу, на деякій відстані від апекса в акропетальному порядку (в напрямку від основи кореня до його верхівки). Бічні корені більшості рослин формують *ортостихи* – правильні поздовжні ряди вздовж головного кореня, оскільки закладаються певним чином по відношенню до провідних тканини головного кореня (найчастіше – напроти груп ксилеми). Слід відмітити, що у плаунів верхівкове галуження кореня і має дихотомічний характер.

Бічні корені, що утворюються на головному корені, називаються *бічними коренями першого порядку*, від бічних коренів першого порядку відходять *бічні корені другого порядку* і т.д.

У головного кореня виявлений позитивний геотропізм і негативний фототропізм. Бічні корені другого порядку ростуть більше у горизонтальному напрямку, тобто вони поперечно (трансверзально) геотропічні, а бічні корені третього порядку ростуть в усіх напрямках, але з тяжінням до землі і не мають чітко виявленої геотропічності.

На стеблах, листках та їх метаморфозах із перициклу, паренхіми чи камбію можуть утворюватися **додаткові (адвентивні) корені**, яким теж властивий позитивний геотропізм. Адвентивні корені не кореневого походження, вони виникають на інших вегетативних органах. Однак, іноді можуть утворюватися на старих коренях. Закладаються вони ендогенно, але на відміну від бічних коренів не виявляють суворого акропетального порядку виникнення.

Додаткові корені обов'язково утворюються на підземних видозмінах пагона – бульбах, цибулинах, кореневищах. У однодольних рослин головний корінь рано припиняє свій ріст і вся коренева система складається із додаткових коренів. У багатьох рослин, як однодольних, так і дводольних, додаткові корені розвиваються із підсім'ядольного коліна і нижньої частини стебла. Цьому сприяє підгортання рослин ґрунтом. Додаткові корені забезпечують краще живлення та підвищують стійкість стебел. За їх участю забезпечується вегетативне розмноження. Таким чином, у більшості однодольних і дводольних рослин розвиваються додаткові корені, проте є рослини – дводольні однорічники (лобода біла,

грицики), хвойні (сосна) та листопадні (дуб) дерева, у яких за нормальних умов такі корені не розвиваються взагалі.

За **формою** корені найчастіше **циліндричні, довгі, товсті (шнуроподібні)** чи **тонкі (ниткоподібні)**, рідше – **конічні, веретеновидні** (морква, петрушка), **конусовидні, ріповидні** (ріпа, редиска), **шишкуваті, бульбочковидні** або іншої форми. В поперечнику корені мають **округлу** форму.

У рослин, які зростають в посушливих умовах, на час короткочасних дощів утворюються недовговічні **ефемероїдні додаткові корені**. Під час пересихання ґрунту вони гинуть.

У коренів рослин іноді спостерігається явище **окорковіння**. **Метакутинізація** – припинення росту коренів дерев чи трав, яке супроводжується окорковінням кореневих закінчень. При цьому утворюються захисні футляри, які навесні розриваються і звільняють апекси коренів.

У деяких рослин, які мешкають у більш-менш екстремальних умовах існування з сухим жарким кліматом або суворою зимою, зустрічаються **скоротливі**, або **контрактильні** корені. Найчастіше вони зустрічаються у багаторічних трав'янистих дводольних рослин (наприклад, конюшина, гречка, морква, цукровий буряк тощо). Такі корені втягують у ґрунт гіпокопиль і базальну частину пагонів з бруньками відновлення.

По відношенню до субстрату, у якому корені розміщуються і з якого всмоктують воду і мінеральні речовини, виділяють чотири типи коренів: підземні, водяні або плаваючі, повітряні та гаусторії (присоски рослин-паразитів).

Підземні – корені, які цілком або частково знаходяться у ґрунті. Такі корені мають біля 70 % рослин.

Водяні корені завжди розміщені у товщі води і ніколи не досягають дна водойми (наприклад, ряска тощо).

Повітряні корені формуються в атмосфері і ніколи не досягають ґрунту. Вони характерні для рослин-епіфітів і мешканців тропічних вологих лісів.

Гаусторії (корені-присоски) – одноклітинні або багатоклітинні утвори, за допомогою яких рослини-паразити та напівпаразити всмоктують поживні речовини з рослини-хазяїна (наприклад, повитиця, омела).

Типи кореневих систем.

Кореневою системою називають сукупність усіх коренів рослини. Тип кореневої системи є спадково закріпленою ознакою.

Виділяють три типи кореневих систем рослин **за морфологічною будовою**: система головного кореня або стрижнева, система додаткових коренів або мичкувата, змішана коренева система.

Стрижнева коренева система – це система, в якій головний корінь добре виділяється серед маси інших коренів за довжиною і товщиною та потужним розвитком. Вона утворена системою головного кореня. Стрижнева коренева система притаманна більшості дводольним і голонасінним рослинам. Слід відмітити, що у деяких дводольних рослин (конюшина, перстач) додаткові корені на своїх горизонтальних пагонах потовщуються, галузяться і здатні утворювати **вторинно-стрижневу кореневу систему**.

Мичкувата коренева система – це система, в якій головний корінь швидко відмирає або слаборозвинений і не виділяється своїм розвитком і потужністю серед великої кількості додаткових коренів, які сформувалися на нижній частині стебла. Вона утворена системою додаткових та бічних коренів. Мичкувата коренева система характерна зазвичай однодольним рослинам, проте у деяких дводольних рослин також зустрічається такий тип кореневої системи (наприклад, у жовтецевих та подорожникових).

У деяких рослин виділяють ще **змішану кореневу систему**. Така коренева система має добре розвинений головний корінь з численними бічними та додатковими коренями, що розвиваються на нижній частині стебла. Змішана коренева система властива деяким дводольним рослинам (наприклад, помідор, капуста, перець, огірки, квасоля, смородина тощо).

За походженням виділяють кілька типів кореневих систем: первинно-гоморизна, вторинно-гоморизна, алоризна.

У **первинно-гоморизній кореневої системи** головний корінь не утворюється, а формуються виключно додаткові корені. Це генетично первинна, найбільш примітивна система, яка характерна для плаунів, хвощів, папоротей. Оскільки ці рослини не мають насіння, а отже і зародкового корінця, вся їх коренева система утворена тільки додатковими коренями.

Вторинно-гоморизна коренева система також утворена тільки додатковими коренями, однак на відмінну від первинно-гоморизної кореневої системи, головний корінь у проростка утворюється, проте рано відмирає або взагалі не розвивається. Така коренева система характерна для однодольних (наприклад, злаки) та дводольних рослин, які розмножуються вегетативним шляхом (наприклад, картопля, суніці, мати-й мачуха).

Алоризна коренева система утворена головним, бічними і додатковими коренями. Така коренева система характерна для дводольних рослин (наприклад, помідор, капуста тощо).

На характер росту кореневої системи впливає тип ґрунту, його механічний склад, ступінь зволоження, вміст поживних речовин тощо. **За напрямком росту** розрізняють три типи кореневої системи: поверхневу горизонтальну, глибинну вертикальну, універсальну. Формування цих кореневих систем є відображенням еколого-фізіологічного пристосування рослин до умов ґрунтового забезпечення.

При **поверхнево горизонтальному типу кореневої системи**, головний корінь відмирає, а бічні і додаткові ростуть паралельно поверхні ґрунту (наприклад, ялина, опунція, тюльпан тощо).

При **глибинно вертикальному типу кореневої системи**, всі корені рослини ростуть вглиб ґрунту (наприклад, верблюжа колючка, саксаул тощо).

При **універсальному типу кореневої системи**, корені рівномірно розподіляються по горизонтах ґрунту, тобто розростаються у всі боки.

У межах кореневої системи однієї рослини (особливо багаторічної) **гетероризація** – морфологічна і функціональна диференціація коренів.

У листяних та плодових дерев утворюються **скелетні** та **напівскелетні** корені, на яких виникають недовговічні **обростаючі кореневі мички**. Кореневі мички формуються близько до поверхні ґрунту, що пов'язано із сезонними зволоженнями чи поливом.

Скелетні корені I-го порядку та **напівскелетні** корені II-го та III-го порядків видовжені, довговічні, мають вторинну будову і виконують провідну функцію. Корені IV-го та наступних порядків – **обростаючі кореневі мички**. Частина з них – **ростові корені** – видовжені, довговічні, мають вторинну будову, сприяють розширенню площі живлення. На їх верхівках утворюються бічні вкорочені **всмоктувальні корені**, які мають первинну будову, поглинають поживні речовини, наростають обмежено, швидко відмирають і замінюються новими. **Перехідні кореневі мички** можуть мати первинну чи вторинну будову.

Значення кореневих систем полягає в тому, що вони подрібнюють субстрат, збільшують площу мінерального живлення, змінюють його хімічний склад, збагачують ґрунт органічними речовинами після свого відмирання, закріплюють ґрунти від ерозії тощо.

Видозміна і спеціалізація коренів

Нормальне середовище існування типових коренів – ґрунт. Умови існування у ньому відносно однотипні, тому і порівняно мала різновидність у будові коренів. Однак, якщо змінюються умови існування,

корені проявляють високу пластичність. Вони виконують інші функції і набувають своєрідної будови. Зміна форми й будови органів рослин, які виникають в процесі історичного розвитку (філогенезу) в зв'язку із зміною функцій або умов функціонування і які передаються по спадковості називають **метаморфозом**. Вчення про метаморфоз сформулював Гете.

Метаморфоз кореня може бути пов'язаний з явищем симбіозу і паразитизму, з розвитком кореня у воді або повітряному середовищі. Метаморфізовані корені можуть виконувати опорну, дихальну, асимілюючу, запасуючу, симбіотичну, живильну та інші функції.

До метаморфозів кореня, які виконують функції запасу та вегетативного розмноження, належать коренеплоди, коренебульби і стеблокоренеплоди. Вони потовщені, у зв'язку із значним розвитком паренхімної тканини. У запасуючій паренхімі первинної кори, деревини або серцевини відкладаються такі запасуючі поживні речовини, як вуглеводи, особливо крохмаль і цукри.

Коренеплоди і **стеблокоренеплоди** складаються з трьох частин різного походження і форми: головки, шийки і власне кореня. **Головка** – вкорочений епикотиль (надсім'ядольне коліно), яке несе прикореневу розетку листків і пазушні бруньки. **Шийка**, або **гіпокотиль** (підсім'ядольне коліно) розміщується під головою. На шийці можуть відростати додаткові корені. **Власне корінь** – нижня частина коренеплоду. У різних рослин кожна із складових частин коренеплоду вкорочується або потовщується в більшій чи меншій мірі і набуває своєрідної форми. Це залежить від того, яка частина найбільш інтенсивно розростається та яка тканина (флоема чи ксилема) резервує поживні речовини.

Кореневі шишки, або **коренебульби** – потовщення бічних чи додаткових коренів, а іноді й певної частини стебла (наприклад, жоржини, любка, батат) або стеблових бруньок (зозулинці, пшінка). Досить часто на коренебульбах закладаються додаткові бруньки, що забезпечує рослині вегетативне розмноження.

Часто додаткові корені виконують не одну, а декілька функцій. Наприклад, **опорні корені** поєднують опорну та живильну функції і утворюються у різних рослин певним чином. Так, **ходульні корені** розвиваються на нижніх вузлах трав'янистого стебла (наприклад, у кукурудзи) або ростуть косо вниз від стовбура і гілок дерев, підтримуючи велику крону (наприклад, у тропічних мангрових дерев, пандануси, деякі пальми). Опорні додаткові корені, що розвиваються на надземних органах звисають у повітрі, називаються **повітряними**. Вони можуть бути тонкими (наприклад, монстера, філодендрон, епіфітні орхідеї) або досягати значної товщини (наприклад, **стовпоподібні корені** індійського баньяна або **якірні**

корені сосни). Повітряні корені покриває особлива багатошарова виснажана тканина, яка утворюється з протодерми – **веламен**.

Веламен вбирає вологу з повітря капілярним шляхом, захищає кору і навіть здатний фотосинтезувати.

До опорних коренів належать і бічні **дошкоподібні корені**, які відростають від основи стовбура косо в ґрунт у вигляді плескатих 1-3-метрових завширшки перегородок (наприклад, в'яз, тополя, бук та деякі дерева вологих тропічних лісів). Дошкоподібні опорні корені характерні для дерев найвищого ярусу тропічного дощового лісу. Це бічні корені, а не додаткові.

Дихальні корені, або **пневматофори** – корені деяких болотних і водних рослин, які піднімаються своїми верхівками над поверхнею ґрунту або води, забезпечуючи підземні органи киснем (наприклад, у кипариса болотяного, авіценії тощо). За походженням це додаткові корені. Крізь сочевички, які розташовані на них, повітря надходить до повітряних порожнин кореня. Дихальні корені мають добре розвинену аеренхіму, між клітинами якої знаходяться ці повітряні порожнини. Вони завжди заповнені повітрям, яке необхідне для дихання занурених у воду частин рослин. Близько до поверхні ґрунту на дихальних коренях утворюються тонкі корені, саме вони є основною поглинаючою частиною кореневої системи багатьох мангрових рослин. Дихальні корені іноді мають отвори на кінчиках коренів – дихальні пори, через які здійснюється аерація.

Втягуючі або **контрактильні (скоротливі) корені** – бокові або додаткові корені, які у процесі розвитку здатні скорочуватися у поздовжньому напрямку, завдяки чому надземна частина рослини, тобто розетка, втягується у ґрунт. Такі корені характерні для багаторічних трав'янистих рослин, наприклад, деяких видів амарилісових, лілійних тощо. Поздовжнє скорочення контрактильних коренів здійснюється завдяки певним анатомічним та фізіологічним особливостям. Це здійснює заглиблення в ґрунт цибулин, кореневищ, бульб або притиснення до ґрунту листових розеток, що цим самим захищає зимуючі підземні органи від різних температурних коливань і сприяє формуванню додаткових коренів.

Чіпкі ліани, а також деякі лазячі рослини (наприклад, іпомеї, фікуси, плющі, дикий виноград тощо) мають додаткові **корені-причіпки**. Такі корені присмоктуються до поверхні стовбурів, стін будівель, скель тощо, цим самим піднімають рослину і закріплюють на них. Корені-причіпки властиві рослинам, що мають слабе, витке стебло. Дрібні додаткові корені формуються на нижній стороні стебла, проникають у тріщини опори і утримують стебло з листками на вертикальних опорах.

Зеленуваті *асиміляційні корені* утворюються у деяких епіфітів, у окремих гідрофітів (наприклад, водяний горіх) та напівпаразитів (наприклад, омела). Асиміляційні корені – корені, в тканинах яких міститься хлорофіл і які виконують функцію фотосинтезу. У епіфіт них орхідей такі корені плоскі, стрічковидні. Їх нижня сторона вкрита волосками і поглинає розчини, а верхня – фотосинтезує. Слід відмітити, що асиміляційні корені закладаються на підсім'ядольному коліні і на відміну від звичайних коренів мають вигляд розсічених утворів.

Корені-присоски або *гаусторії* – це видозмінені корені, які розвиваються у тканинах вищої рослини-господаря і висмоктують з них поживні речовини. Такі метаморфози кореня характерні рослинам паразитичним (наприклад, петрів хрест, вовчок, повитиця) і напівпаразитичним (наприклад, омела, дзвінець, філодендрон, перестріч). Гаусторії на кінцях цих коренів переходять у присоски – довгі волосковидні ряди клітин, які проникають до деревини або до судин пучка рослини-господаря.

Кореневі паростки. У деяких рослин на коренях утворюються додаткові бруньки, які здатні утворювати надземні пагони – кореневі паростки. Вони властиві таким рослинам, як бузок, малина, смородина, слива, вишня, осот польовий, осот жовтий, суріпиця звичайна, барбарис, осика, берізка польова тощо. Такі рослини називають коренепаростковими. Ці пагони служать для вегетативного розмноження. Кореневі паростки особливо характерні для бур'янів, які швидко розмножуються.

Мікориза. Зміна зовнішньої і внутрішньої будови може бути викликана симбіозом. *Симбіоз* – співжиття організмів різних видів, з якого вони мають взаємну вигоду. Для коренів вищих рослин характерний симбіоз з грибами і бактеріями. *Мікориза (грибокорінь)* – співжиття міцелію гриба з коренями деяких вищих рослин. Мікоризу утворюють гриби з класів зигоміцети, аскоміцети та базидіоміцети. Відповідно до глибини проникнення гіфів гриба до тканин кореня розрізняють *ектотрофну, ендотрофну і екто-ендотрофну мікоризу*.

Гриби – це гетеротрофні організми, тобто вони живляться готовими органічними речовинами, всмоктуючи їх всією поверхнею тіла із зовнішнього середовища. Тіло гриба – грибниця складається з тонких довгих переплетених ниток – гіфів. У випадку *ектотрофної мікоризи* гіфи гриба обплітають кінчики молодих бічних коренів. На коренях вони утворюють щільний футляр або чохол, який обволікає кореневі закінчення. Будова таких коренів спрощується: кореневий чохлик відсутній або дуже слабо розвинений, не розвиваються кореневі волоски, не відбувається вторинний ріст і в зв'язку з цим зберігається первинна кора. Грибниця, яка

розвивається на коренях, стимулює процес галуження. Ектотрофна мікориза характерна для багатьох дерев та кущів. Наприклад, для сосни, берези, осики, клена, липи, ліщини тощо. Такі мікоризи утворюють гриби з класу базидіоміцети (гіменоміцети та гастероміцети) і деякі аскоміцети.

При *ендотрофній мікоризі* грибниця розвивається всередині клітин первинної кори і забезпечує поглинання поживних речовин. Кореневі волоски при цьому не відмирають. Така мікориза характерна для орхідей, цибулі, півників, конюшини, суниць, буркуна, яблуні, груші, томатів тощо. В утворенні цієї мікоризи беруть участь гриби з класів ооміцети та зигоміцети. Найбільш високо спеціалізованою формою ендотрофної мікоризи є мікориза зозуленцевих.

Зустрічається мікориза змішаного типу – *екто-ендотрофна*. Такий тип характерний для вільхи, дуба. Гіфи грибів як частково проникають в клітини корової паренхіми, так і можуть знаходитися на поверхні кореня.

При мікоризі між грибами і вищими рослинами виникають складні біологічні відносини. Гриби знаходять на коренях і в коренях сприятливе середовище для розвитку і джерело органічного живлення. В свою чергу для вищих рослин ектотрофна мікориза виконує роль корневих волосків.

За допомогою грибних ниток рослина всмоктує з ґрунту поживні речовини і в першу чергу азотисті сполуки. У випадку ендотрофної мікоризи грибниця бере участь, у первинній переробці деяких речовин, які надходять з ґрунту.

Слід відмітити, що мікоризні шапкові гриби (наприклад, боровики, дубовики, підберезовики, грузді, рижики тощо) не можуть рости поза кореневою системою дерев, але й дерева здебільшого гинуть, якщо в них на коренях не утворюється мікориза.

Рослини, які одержують поживні речовини за участю міцелію гриба, називають *мікотрофними (мікотрофи)*. Розрізняють облігатні та факультативні мікотрофи. *Облігатними мікотрофними рослинами* називають вищі рослини, які нормально розвиваються лише при зараженні грибом-симбіонтом. Наприклад, види родини зозуленцевих, дуб, бук, сосна, граб, ялина тощо. *Факультативні мікотрофні рослини* – рослини, які розвиваються при зараженні грибом-симбіонтом, але можуть нормально жити без нього.

Бактеріориза – співжиття коренів вищих рослин з бактеріями, які зв'язують атмосферний азот і переводять його у розчинні сполуки, збагачуючи при цьому ґрунт. Між бактеріями та клітинами кореня існує тісна взаємодія, внаслідок якої у вищих рослин синтезуються органічні речовини, такі як вітаміни, ферменти тощо, а бактерії використовують органічні речовини кореня.

Симбіоз кореня з бактеріями характерний для рослин родини бобових. Бактерії проникають у кору кореня з ґрунту, розмножуються і викликають посилене розмноження клітин кори. В результаті такого інтенсивного розростання кори на поверхні кореня утворюється клубочок. Всередині нього знаходиться бактеріальне гніздо. До цього гнізда зі сторони центрального циліндру кореня підходять розгалуження провідних пуків, що забезпечує надходження до нього поживних речовин і води. Отже, бульбочка складається з бактеріального гнізда, зв'язаного провідними тканинами з флоемою і ксилемою кореня. Скупчення азотфіксуючих бактерій на коренях вищих рослин характерні для бобових, розоцвітих, гінкгових, березових, хрестоцвітих, жостерових, маслинкових та злаків.

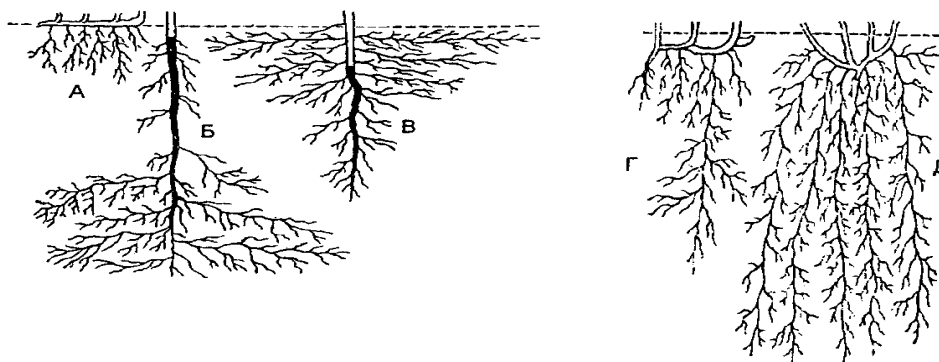


Рис. 1. Кореневі системи: А - первинно- гоморизна; Б – Г- алоризні; Д – вторинно-гоморизна; Б – В - стрижневі; А,Г,Д- мичкуваті; Б-глибинна; А,В –поверхневі; Д- універсальна. Головний корінь затемнений.

МОРФОЛОГІЯ ПАГОНА ПАГІН ТА ЙОГО ЧАСТИНИ

Визначення, функції, будова. *Пагін (лат. blastos)* – осьовий орган вищих рослин, який складається з осі – стебла та листків і бруньок, які від нього відходять, що здатний до верхівкового росту. У філогенезі пагони виникли як пристосування до наземного способу життя в результаті перетворення системи безлистих циліндричних органів – теломів – у риніюфітів. В онтогенезі пагін розвивається із бруньки зародка або з пазушної чи додаткової (адвентивної) бруньки.

Пагін забезпечує повітряне живлення, вегетативне розмноження і здатний до метаморфозів.

Складовими елементами пагона є *стебло* з вузлами і меживузлями, *бруньки* і *листки*. Брунька – це зачатковий пагін. Стебло і листки – структурні елементи (органи другого порядку) пагона, які формуються із загального масиву меристеми (конуса наростання пагона) і мають єдину

провідну систему. Стебло забезпечує розміщення листків, квіток і плодів у просторі, що сприяє найкращому виконанню їх функцій. По стеблі здійснюється транспорт речовин висхідного і низхідного потоків, тобто виконує функції посередника між коренями і листками. Листок – плоский бічний орган, який відходить від стебла, має обмежений ріст і виконує функції фотосинтезу, газообміну і транспірації. Бруньки забезпечують тривале наростання пагона і його галуження, тобто утворення системи пагонів. Пагін відрізняється від кореня наявністю листків.

Характерними ознаками пагона є:

- *необмежене наростання і закладання нових органів* завдяки діяльності меристем;
- *метамерія, або поздовжня симетрія* – розчленування органа на подібні частини – *метамери* – вузол, листок, пазушної бруньки і нижче розміщеного меживузля;
- *радіальна симетрія* (можна провести кілька площин, спрямованих по радіусу).

Частина стебла, де розвивається листок чи кілька листків, називається *вузлом*. Зустрічаються *відкриті (неповні)* і *закриті (повні)* вузли. *Відкритим, або неповним вузлом* називають вузол, в якому основа листка захоплює лише частину обводу стебла. Наприклад, такі вузли властиві клену, дубу, тополі тощо. *Закритим, або повним вузлом* називають вузол, в якому основа листка цілком охоплює стебло. Наприклад, у гвоздичних, зонтичних, тонконогових тощо.

У вузлах можуть формуватися бічні корені. Кожен вузол стебла має потенційну здатність до утворення бічного пагона з бруньки і бічних коренів. Ділянка стебла між двома суміжними вузлами – *меживузлям*. Зовнішній кут між листком і стеблом – *пазухою листка*. У пазухах розвиваються *пазушні бруньки*. Після опадання листка на стеблі залишається *лишковий рубець* зі слідами провідних пучків. У разі редукції листків розвиваються *безлисті пагони*.

Класифікація пагонів. *За походженням* виділяють такі структурно-морфологічні типи пагонів: головний та бічний.

Головний пагін або *пагін першого порядку* – пагін, який формується з апікальної меристеми стеблової осі зародка. Головний пагін є першим за походженням. Він складається з гіпокотилія, сім'ядоль, які відходять від сім'ядольного вузла і бруньки. Брунька формує складові частини головного вегетативного пагона – епикотиль, стебло з листками та бруньками. *Гіпокотиль, або підсім'ядольне коліно* – ділянка стебла проростків рослин між кореневою шийкою і сім'ядолями. Пагони, що закладаються на гіпокотильній ділянці стебла називають *гіпокотильними*

пагонами (наприклад, пнева поросль у тополі, граба тощо). *Епикотиль*, або *надсімядольне коліно* – частина стебла у проростків рослин між сім'ядолями й першими листками, тобто перше меживузля. Пагони, що закладаються на епикотильній ділянці стебла називають *епикотильними пагонами* (наприклад, частина низових пагонів і столони у багна звичайного).

Бічний пагін – пагін, який розвивається з бічної бруньки і обумовлює галуження, збільшення розмірів та площі вегетативного тіла рослини.

За наявністю репродуктивних органів зустрічаються такі типи пагонів: вегетативний, репродуктивний і вегетативно-репродуктивний.

Вегетативний, або неплідний пагін – пагін, який несе листки та бруньки. Він складається з осі стебла, яка має радіальну симетрію, на якому розташовані вузли та меживузля, листків, що розміщуються на його осі та бруньок. Фотосинтез, як основу функцію пагона, виконують листки. Стебло є частиною пагона, яка несе на собі інші органи і виконує провідну, механічну та іноді запасуючу функції. Вегетативні пагони в основному виконують функцію повітряного живлення, а також здатні до різних метаморфозів. Вегетативні пагони та їх метаморфози підтримують індивідуальне життя рослини, забезпечують вегетативне розмноження, захист тощо.

Вегетативні пагони діляться на надземні та підземні. Серед *надземних вегетативних пагонів* виділяють *однорічні трав'янисті асимілюючі пагони*, які розвиваються протягом одного вегетаційного періоду та *багаторічні здерев'янілі пагони*, або *гілки*. До надземних видозмін вегетативних пагонів відносять колючки, вусики, вуса, філокладії, кладонії.

До *підземних вегетативних пагонів* належать столони, кореневища, цибулини, бульби, тощо. Вони забезпечують накопичення поживних речовин і вегетативне розмноження рослин.

Генеративний, або спороносний пагін – пагін, на якому формуються репродуктивні органи, що забезпечують розмноження. На таких пагонах утворюються спороносні колоски або стробіли зі спорами. Звідси у походить їх назва. Спорозносні пагони притаманні вищим споровим рослинам таким, як хвощеподібні, папоротеподібні і плауноподібні, голонасінні.

Репродуктивний, або квітконосний (плодоносний) пагін – пагін рослини, на якому утворюються квітки або суцвіття із яких потім дозрівають плоди чи супліддя з насінням. Такі пагони утворюють покритонасінні рослини.

У деяких рослин зустрічається *змішаний тип пагонів*, або *вегетативно-репродуктивний*.

За довжиною міжвузлів пагони класифікують на: видовжений, вкорочений, нормальний, розетковий, напіврозетковий та безрозетковий.

У типового пагона міжвузля розтягуються під час його розвитку. Отже, пагін з міжвузлями, довжина яких перевищує ширину стебла у тій же ділянці стебла називають *видовженим*. Видовжені пагони ще називають *доліхообластами*, або *ауксибластами*. Міжвузля таких пагонів надмірно видовжені, безлишкові та безквіткові. Характерні для ліан, айланта. Видовжені міжвузля можуть утворювати *вовчки* або *водяні пагони*. Вони розвиваються із додаткових бруньок у кроні плодкових дерев, після зрізування верхівки дерев, бічних гілок тощо. У рослин деревних порід такі пагони називають *ростовими*.

Якщо міжвузля не розвинені, а вузли лежать щільно один до одного, то такий пагін називають *вкороченим*, або *брахібластом*. Стеблова частина брахібласта практично складається із вузлів, які несуть тісно зближені листки. Щорічний їх приріст складає лише декілька міліметрів. Розвиток вкорочених пагонів збільшує облиствленість крон і кількість квіток та суцвіть. Слід відмітити, що такі пагони добре виражені у осики, берези, тополі, груші, яблуні. А у таких рослин, як сосна, барбарис, модрина, листки розвиваються тільки на вкорочених пагонах. У груші та яблуні квітки та плоди переважно утворюються також на таких пагонах, їх називають *плодушками*.

Нормальним пагоном називають пагін з нормальними, або середніми за довжиною міжвузлями. Такі пагони властиві багатьом дикорослим та сільськогосподарським рослинам (наприклад, слива, липа, ліщина, горох тощо).

У трав'янистих рослин вкорочені пагони – прикореневі розетки, рідше верхівкові. Тому у них розрізняють такі типи пагонів: безрозеткові, розеткові та напіврозеткові.

Безрозетковим пагоном називають пагін, у якого всі міжвузля подовжені, а листки серединні і верхівкові (наприклад, соняшник, жоржини, флокси тощо).

Розетковий пагін – пагін, у якого базальна частина міжвузля вкорочена (розетка), а вище формується одне видовжене міжвузля – стрілка, яка несе квітку або суцвіття (наприклад, нарцис, тюльпан, гіацинт, кульбаба тощо).

Напіврозетковий пагін – пагін, у якого у базальній частині розетка, а вище формуються декілька метамерів з видовженими міжвузлями і

серединними та верхівковими листками (наприклад, дельфініум, люпин тощо).

За напрямком росту та положенням у просторі виділяють такі типи пагонів: ортотропний (вертикальний), плагіотропний (горизонтальний) та гетеротропний (змішаний).

Ортотропний пагін – пагін, який розташований вертикально до поверхні субстрату. Наприклад, пагони дуба звичайного, сосни звичайної. Серед ортотропних пагонів переважають *прямостоячі*. Наприклад, пагони соняшника, фікуса, жита тощо.

У рослин, які не здатні утримувати вертикальний напрямок у просторі (ліан), пагони *виткі* – обплетені навколо опори (наприклад, хміль, березка польова, квасоля тощо) або *лазячі, чіпкі* з різними пристосуваннями до утримання у просторі. Наприклад, вусики – у винограду та гарбуза, гачки – у підмаренника, додаткові корені-причіпки – у плюща, присоски – у дикого винограду тощо.

Плагіотропний пагін – пагін, який розташований більш-менш горизонтально до поверхні субстрату. Наприклад, повзучі пагони суниці, лежачі – кавуна, дині, огірка тощо.

Плагіотропні пагони можуть бути *сланкими*, або *лежачими* – пагони, які не вкорінюються (наприклад, спориш, остудник, мокрець, традесканція) та *повзучими* – вкорінюються (наприклад, барвінок, суниця, полуниця, портулак тощо). Повзучі пагони, у яких міжвузля порівняно невеликі називають *батогами*, а якщо видовжені – *столонами*, або *вусами*.

Гетеротропний, або анізотропний пагін – пагін, який має змішаний напрямок росту, тобто найчастіше росте як плагіотропний підземний, а потім як ортотропний надземний. Наприклад, пагони чебрецю, вересу тощо.

До анізотропних пагонів належать *підведені, піднесені, або висхідні*. Іноді зустрічаються *плакучі* форми, які формуються внаслідок росту гілок вниз (наприклад, береза, горобина, верба).

За розташуванням відносно поверхні ґрунту пагони бувають *надземні та підземні*.

За тривалістю розвитку виділяють такі типи пагонів: однорічні та багаторічні.

Однорічним називають пагін, розвиток якого завершується за один рік. Наприклад, пагони трав'янистих рослин або річний приріст дерев'янистих рослин.

Багаторічним називають пагін, який формується декілька років у складі скелетних осей дерев'янистих рослин.

За ритмом розвитку виділяють такі типи пагонів: скелетний, пагін заміщення, пагін відновлення, пагін збагачення.

Скелетним пагоном називають дерев'яниючий, багаторічний пагін, що вкритий вторинними покривними тканинами та характеризується інтенсивним ростом і великими розмірами. Наприклад, стовбур дерева чи чагарника.

Пагін заміщення – дочірний пагін, який переростає материнський і разом із останнім входить до складу скелетного пагона. Такий пагін формується у дерев при симподіальному галуженні. У трав'янистих рослин, такий пагін є однорічним і його називають *пагоном відновлення*.

Пагін відновлення – пагін трав'янистих, багаторічних рослин, який формується з бруньки відновлення після періоду спокою.

Пагін збагачення – однорічний бічний пагін, який розростається і не перебуває у стані спокою, за рахунок галуження збільшує загальну поверхню рослини.

За спеціалізацією апексу виділяють такі типи пагонів: монокарпічний і полікарпічний.

Монокарпічний пагін – пагін, який має малий життєвий цикл, за який він формує квітку або суцвіття, проте після плодоношення він цілком відмирає (у однорічників) або частково (у багаторічників). У багаторічних рослин ріст відновлюється за рахунок бруньок відновлення. Виділяють такі види монокарпічних пагонів – *моноциклічний* (плодоносить у перший рік); *дициклічний* (формується за два роки, у перший рік є вегетативним, а на другий – репродуктивним, або змішаним); *поліциклічний* (формується більше двох років).

Полікарпічний пагін – багаторічний пагін, верхівковий ріст якого не припиняється утворенням репродуктивних органів, що займають тільки бічне положення. Такі пагони плодоносять багато разів.

Розвиток та ріст пагона. Зачатковим станом пагона є брунька. Основна частина бруньки – конус наростання. Він займає верхівкове положення у рослини, складається із первинної меристеми і формує всі первинні постійні тканини рослини і всі її органи. У бруньці конус наростання оточений зачатковими листками у різній стадії розвитку і видозміненими листками – бруньковими лусочками, які виконують захисну роль.

Клітини конуса наростання інтенсивно діляться, їх кількість зростає і стебло видовжується. Паралельно з'являються первинні і вторинні зачаткові меристематичні горбочки, які перетворюються у нові зачаткові листочки та пазушні бруньки.

Листки у конусі наростання закладаються як бічні вирости у вигляді валиків. Зачатки листків називають *примордіями*. У різних рослин кількість листків на пагоні, їх розміщення і швидкість формування різна і є постійною ознакою даного виду.

Час, який необхідний для розвитку кожного наступного листка, називається *пластохроном* і для кожного виду рослин є постійним. Наприклад, інтервал між закладанням двох останніх листків у ялини становить 4,3 години, а у клена – 12,5 діб.

У бруньці листки закладаються щільно одна до одної, так як її стеблова частина вкорочена. При розпусканні бруньки міжвузля стебла розтягується і листки розсовуються.

Вкорочені вузли досягають нормальної величини, а листки – належної форми та розмірів. Інтенсивніше і постійно наростають клітини верхівкової бруньки, а ніж конуси наростання бічних бруньок і пагонів. Тому головне стебло виділяється своєю потужністю і швидкістю росту серед великого масиву гілок.

Наростання та типи галуження пагонів

Верхівковий ріст пагона здійснюється за рахунок *апикальної бруньки*. Він забезпечує ріст пагона в довжину з формуванням нових метамерів. Деяким рослинам (наприклад, кукурудза, жито тощо) характерний *інтеркалярний*, або *вставний ріст*, який забезпечує *інтеркалярна меристема*, що знаходиться при основі міжвузлів.

Верхівковий ріст може бути моноподіальним і симподіальним.

Галуження пагона – утворення на материнській осі осей підлеглих порядків. Це важливий біологічний процес, завдяки якому збільшується зовнішня поверхня, а отже, і продуктивність рослини. Галуження пагона здійснюється за рахунок одночасного розгортання багатьох бічних бруньок. Під час верхівкового галуження брунька може дати початок одночасно як двом, так і багатьом осям. Це явище називається *політомія*. Розвиток та закладання бічних бруньок може здійснюватися від основи до верхівки – *акропетально*, і від верхівки до основи – *базипетально*.

Розрізняють галуження верхівкове та бічне.

Верхівкове галуження – галуження, при якому точка росту материнського пагона ділиться на два рівних або нерівних елементи, що займають термінальне положення. При такому галуженні в момент закладання бічних осей ріст материнської осі припиняється.

Дихотомічне, або *вилчасте галуження* – це тип верхівкового галуження, при якому апекс головної осі роздвоюється, при цьому дає початок двом осям підлеглому порядку, кожна з яких в свою чергу дає початок двом наступним осям і т.д. Це архаїчний, примітивний тип, який

характерний для давніх груп і в наш час трапляється у водоростей, мохів, плаунів, багатьох папоротей та деяких голонасінних рослин. Вилчасте галуження в свою чергу буває: *рівновилчастим (ізотомічна дихотомія)* – пагони, що формуються, мають однакові розміри (наприклад, плаун баранець) та *нерівновилчастим (анізотомічна дихотомія)* – один пагін розвивається сильніше за другий (наприклад, селягінела).

Бічне галуження – галуження, при якому осі підлеглих порядків формуються із бічних бруньок, які виникають нижче апекса материнської осі. Розрізняють два типи бічного галуження: моноподіальне та симподіальне.

Моноподіальне галуження – тип бічного галуження, при якому верхівкова брунька забезпечує постійне, поступове наростання головної осі, а бічні осі формуються нижче точки росту, вони розвинені слабше і не перевищують головну вісь. Отже, при такому типі галуження головна вісь – *моноподій* має необмежений верхівковий ріст. Від моноподія відходять осі підлеглих порядків. Моноподіальне галуження характерні для папоротей, всім голонасінним і багатьом квітковим рослинам, наприклад, дубові, черемсі, конвалії, деяких видів роду тополя тощо.

Моноподіальне галуження немає недоліків, властивих дихотомічному: воно забезпечує надійну опору для рослини і є інтенсивнішим. Інтенсивність пояснюється тим, що точка росту представлена не однією ініціальною клітиною, а багатоклітинною верхівковою меристемою. Бокові пагони утворюються не по 1-2 за вегетаційний період, а у великій кількості.

У деревних рослин такий спосіб галуження сприяє утворенню полісиметричних крон з прямими рівномірно потовщеними стовбурами, які високо цінуються у будівництві, кораблебудуванні тощо.

Симподіальне галуження – тип бічного галуження, при якому верхівкова брунька головної осі відмирає або відстає у рості, а з бічної бруньки, яка розміщена під нею або нижче неї, розвивається пагін. Головний пагін – *симподій* розвивається у результаті діяльності різних меристем. В його основу входить дихотомічне та моноподіальне галуження. Симподіальне галуження характерне для квіткових рослин, особливо серед трав'янистих форм. Наприклад, береза, липа, ліщина, купина, злаки, осоки, помідор тощо.

У порівнянні з моноподіальним симподіальне галуження є більш інтенсивним, утворює більш густу крону. Це пояснюється тим, що відмирання верхівкової бруньки стимулює розвиток багаточисельних бічних бруньок. В результаті цього утворюється багато квіток, плодів і насіння, що відіграє позитивну роль в еволюції квіткових, сприяючи

збільшенню чисельності потомства. Проте слід відмітити, що цей тип галуження не сприяє інтенсивному росту рослини у довжину.

Виділяють три різновиди симподіального галуження: акросимподіальне, мезосимподіальне, базисимподіальне.

Акросимподіальне галуження – галуження, при якому вісь пагона наступного порядку формується виключно з верхівкової бруньки попередньої осі.

Мезосимподіальним називають галуження, при якому ріст і галуження пагона продовжується із бруньок, що розміщені на середній частині осі (наприклад, у жимолості, таволги).

Базисимподіальне галуження – галуження, коли до складу симподію входить лише основа осі пагона кожного порядку (наприклад, кореневище купини).

Особливим типом симподіального галуження є несправжньодихотомічне галуження.

Несправжньодихотомічним галуженням називають галуження, при якому точка росту головної осі витрачається на формування квітки або відмирає, а галуження стебла здійснюється за допомогою розміщених нижче бічних супротивних бруньок. В результаті осі нижчих порядків послідовно зупиняють свій ріст, заміщуючись осями більш високих порядків, які розміщені супротивно. Такий тип галуження спостерігається у представників родини гвоздичних, омели, бузку, зірочника, каштана.

Кущіння – особливий тип галуження, який зустрічається у трав'янистих та дерев'янистих рослин. При кущінні бічні пагони (пагони кущіння) розвиваються лише з приземних або підземних бруньок материнського пагона. Міжвузля у основи пагона вкорочені, відповідно, переважна більшість бічних бруньок розміщені близько одна від одної. Ділянка вкорочених міжвузлів, де відбувається утворення пагонів кущіння, називають *зоною кущіння*, або *вузлом кущіння*. Досить добре розвинена зона кущіння у злаків. На пагонах кущіння розвиваються додаткові корені. Головний корінь у злаків рано відмирає, а сукупність додаткових коренів утворює мичкувату кореневу систему.

Кожен пагін у кущі при кущінні закінчується квіткою або суцвіттям.

Внутрішньопіхвовим називають пагін, який розвивається всередині піхви покривного листка. *Позапіхвовим* називають пагін, який прориває піхву і росте в бік від материнського стебла.

В залежності від довжини плагіотропних пагонів та форми вузла кущіння злаки поділяють на: щільнокущові, нещільнокущові та кореневищні.

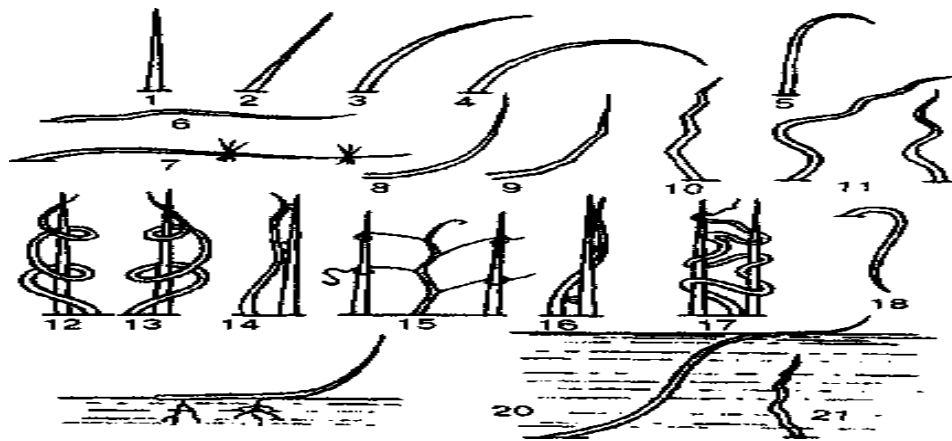


Рис. 2. Типи стебел і пагонів по розташуванню в просторі: 1 — прямостояче, 2 — нахилене, 3 — зігнуте, 4 — дуговидне, 5 — поникаюче, 6 — лежаче, 7 — повзуче, 8 — висхідне, 9 — колінчасте висхідне, 10 — зламане, 11 — звивисте, 12 — витке (за годинниковою стрілкою), 13 — витке (проти годинникової стрілки), 14 — чіпке, 15 — лазяче, 16 — вповзаюче, 17 — вплітається, 18 — звисаюче, 19 — плаваюче, 20 — спливаюче, 21 — занурене

СТЕБЛО

Загальна характеристика стебла, його функції. *Стебло (caulis)* — осьова, вегетативна, переважно надземна, радіально-симетрична опорна частина пагона, яка має необмежений верхівковий ріст, позитивний геліотропізм і негативний геотропізм, несе листки, бруньки та їх видозміни і приймає участь у транспорті речовин. Стебло складається з *вузлів* і *міжвузлів*. В залежності від ступеня витягування стебла можуть бути *вкороченими* і *видовженими*. Стебла, які можуть утворюватися лише одними вузлами називають *вкороченими*.

Стебло росте у довжину за рахунок верхівкових (в конусі наростання) і вставних, або інтеркалярних меристем. Несе на собі листки, бруньки і органи спороношення, а у покритонасінних рослин — квітки.

Основними функціями стебла — провідна і опорна. *Провідна* — стебло зв'язує надземні та підземні органи (корінь та листки), забезпечує низхідну та висхідну течії речовин. *Опорна*, або *механічна функція* полягає в тому, що стебло утримує у просторі всю надземну масу (листки, бруньки та бічні пагони).

До додаткових функцій стебла відносять: метамерну, асимілюючу, запасуючу, захисну, відновлення і розмноження.

Стебло *метамірне*, оскільки воно складається з частин, що повторюються: *вузли* з листками, бруньками, пагонами і *меживузля* — ділянки стебла між двома сусідніми вузлами. Отже, *метамерна функція* стебла пов'язана з формуванням однойменних органів (гілок і листків), що сприяє збільшенню сфери повітряного живлення рослини.

У первинній корі, молодих стебл, розвинена хлоренхіма і здійснюється фотосинтез, тобто вони певний час виконують *асимілюючу функцію* (наприклад, молоді стебла, кладонії, стебла сукулентів). *Запасаюча функція* – у паренхімі серцевини багаторічних рослин відбувається накопичення запасних поживних речовин (наприклад, стебла капусти кольрабі та цукрової тростини, бульби картоплі), а у сукулентів – вода (наприклад, у кактусів). Деякі рослини утворюють різні вирости (колючки, шипи), які захищають рослини від поїдання тварин, тобто виконують *захисну функцію*.

Функція розмноження та відновлення – стебла беруть участь у вегетативному розмноженні рослини, що пов'язано з наявністю бруньок відновлення (наприклад, кореневища, столони)

Форма стебла. Форма стебл зазвичай *циліндрична*, тобто характеризується радіальною симетрією, *округла* у поперечному перетині (наприклад, у більшості видів, злаки, ситники, деревні рослини тощо). Окрім того, *за формою поперечного перетину* стебла бувають: *тригранні* (наприклад, види роду осока), *чотиригранні* (наприклад, у видів родини губоцвітих), *багатогранні* (наприклад, у видів роду щавель), *сплюснуте* (наприклад, у опунції), *крилате* (наприклад, у чини), *ребристе* (наприклад, у селерових), *порожнисте* у міжвузлях (наприклад у злаків) тощо.

Зустрічаються стебла ребристі, борозенчасті, вузлуваті членисті, чотковидні. *Ребристим* називають стебло, якщо на його поверхні паралельно до поздовжньої осі проходять вузькі ребра, що чергуються з широкими заглибинами. У *борозенчастого стебла*, поздовжні борозенки не глибокі. У *чотковидного стебла*, сильно потовщенні ділянки розділені глибокими перетяжками (наприклад, у зигокактусів), а у *членистого* – слабо виражені перетяжки (наприклад, у солероса) Стебло вважають *вузлуватим*, якщо його діаметр у вузлах більший, ніж у міжвузлях (наприклад, у злаків). *Крилатим* називають стебло, у якого сильно розростаються два протилежних ребра.

У багатьох рослин форма стебла є їх систематичною ознакою.

За положенням у просторі стебла бувають: *пряmostоячі, висхідні, виткі, чіткі, повзучі, лежачі, сланкі* тощо. Серед великого різноманіття стебл виділяють *безлисті стебла*, які зазвичай мають зелений колір і виконують функції листків (наприклад, у роду кактусів). Якщо безлисте стебло закінчується квіткою, або суцвіттям, то його називають стрілкою (наприклад, у кульбаби, цибулі). *Стрілка* – це сильно розвинене верхівкове міжвузля вкороченого пагона.

За ступенем розгалуження стебла поділяють на *розгалужені* та *нерозгалужені*.

За консистенцією стебла бувають: *трав'янисті* (наприклад, трав'янисті рослини), *дерев'янисті* (наприклад, дерева, чагарники, чагарнички), *напівдерев'янисті* (наприклад, деякі види полинів).

За наявністю опушення стебла бувають *опушені* та *голі*.

Голим, або *гладким* називають стебло, на якому немає ніяких виростів і на ньому зазвичай добре виражений *восковий наліт* (наприклад, молодило, товстянки тощо).

У багатьох рослин на поверхні стебла або його частини розвиваються різні придатки та вирости – *шипи, волоски, виїмки, луски* тощо.

Трихомами, або *волосками* називають різноманітні за формою, будовою та функціями вирости клітин епідерми рослин (наприклад, прості і залозисті волоски, лусочки, шипи тощо).

Емергенци – поверхневі вирости на стеблі, які утворюються епідермою і розміщеними під нею тканинами (наприклад, жалкі волоски кропиви, шипи троянд, малини, агрусу та шипшини, гачки хмелю).

Лусочки та *волоски* різняться за будовою. Волоски можуть бути простими, розгалуженими, одноклітинними та багатоклітинними. Їх форма різноманітна. Наприклад, у кропиви, картоплі *волоски прості*, одноклітинні, загострені, а у дивини – розгалуженні, складаються з кількох одноклітинних ярусів, що розміщуються кільцями. Волоски виконують захисну функцію, тобто відбивають сонячні промені і цим оберігають рослину від надмірного перегріву та випаровування. Клітини волосків на ранніх стадіях живі, а потім відмирають і утворюють біло-сіровате опушення.

До багатоклітинних волосків епідерми відносять *зірчасті волоски*. У таких волосків численні осі однакової довжини відходять з однієї точки і розміщуються у одній площині.

Клітини *залозистих волосків* виробляють секрет, який при певних умовах виходить назовні. Кінець залозистого волоска розширений – *головка*. У м'яти головка багатоклітинна, а у герані, кропиви – одноклітинна.

Лусочки – різноманітні за розміром, багатоклітинні пластинки, які кріпляться до органу широкою основою за допомогою ніжки (наприклад, лусочки обліпихи та маслинок).

Волоски можуть відпадати при старінні органа, а можуть зберігатися протягом усього життя.

Опушеним – стебло, на якому міститься сукупність волосків. Опушення може бути *рівномірним* і *нерівномірним*. Виділяють декілька *типів опушення* в залежності від розмірів, форми, орієнтації по

відношенню до поверхні органа та щільності розміщення волосків: оксамитове, павутинисте, повстисте, шовковисте, вовнисте, щетинисте, в'їчасте, лускоподібне та залозисте.

М'які, короткі волоски формують *оксамитове опушення*. Довгі, звивисті, тонкі, притиснуті до поверхні волоски утворюють *павутинясте опушення*. Розгалужені або прості, густо переплетені волоски формують *повстисте опушення*. М'які, довгі, притиснуті до поверхні волоски утворюють *шовковисте опушення*. *Вовнисте* – утворюють зігнуті, довгі волоски крізь які добре проглядається поверхня стебла. *Щетинисте опушення* утворюють рідкі, грубі і довгі волоски. Якщо довгі, прямі волоски розміщуються одним рядом по гранях стебла, то таке опушення називають *в'їчасте*. *Лускоподібне опушення* утворюють лусочки, а *залозисте* – залозисті головчасті волоски.

Розміри та тривалість життя стебла. Стебла рослин варіюють за розміром та віком.

Максимальну довжину (200...300 м) мають стебла пальм-ліан ротангів. У переважної більшості трав стебла невисокі (кілька десятків сантиметрів), проте є трави з висота стебла яких досягає 2 м і більше (наприклад, у кукурудзи, соняшника очерету звичайного тощо).

Багаторічне стебло дерев'янистих рослин, яке вкрите товстим шаром вторинних покривних тканин і утворює головну скелетну вісь називають *стовбуром*. Стовбур у дерев зберігається протягом всього життя, а у чагарників – значну кількість років.

За висотою стовбура виділяють дерева: *першої величини* (вище 25 м), *другої величини* (16-25 м) та *третьої величини* (5-15 м). *Найвищими деревами* землі є мамонтове дерево (80-100 (135) м), північноамериканські псевдо тсуги (100 м), секвоя вічнозелене (110-112 м), австралійські евкаліпти (біля 150 м).

Різним є діаметр стовбура у дерев. Наприклад, у баобаба та мамонтового дерева він становить 10-12 м, у дуба звичайного – 4 м, у тополі сріблястої – 2 м тощо.

Тривалість життя стебл різна. Виділяють два основних типи стебла: *трав'янистий*, який існує зазвичай один вегетаційний період, має слабе здерев'яніння і потовщення, сильно паренхіматезований і не має перидерми; *дерев'янистий* – зазвичай багаторічний, потовщений невизначено довго і утворений здерев'янілими тканинами.

Вік стебла рослин-ефемероїдів становить 30...45 днів, у більшості трав – 120...150 днів, а у дерев – декілька сотень років (наприклад, яблуня – до 200, сосна – до 500 тощо). Стовбури деяких дерев живуть більше 1 тис. років (наприклад, секвої, тису, кипарису – 3...5 тис. років).

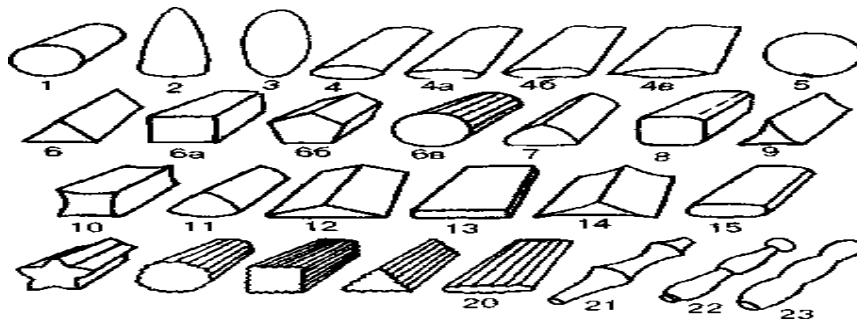


Рис. 3. Форма стебла: 1 - циліндричне, 2 - конічне, 3 - веретеновидне (валькувате), 4 - сплюснуте (еліптичне), 4а - сплюснуте (лінзовидне), 4б - сплюснуте (з виїмкою посередині), 4в - сплюснуте (двогостре), 5 - кулясте (сферичне), 6 - кутасте тригранне, 6а - чотиригранне, 6б - п'ятигранне, 6в - багатогранне, 7 - тупотрикутне, 8 - тупочотирикутне, 9 — увігнутотрикутне, 10 - увігнуточотирикутне, 11- — опуклотрикутне, 12 - сплюснутотрикутне, 13 - сплюснуточотирикутне, 14 - сплюснутоувігнуточотирикутне, 15 - сплюснутоопуклочотирикутне, 16 - ребристе, 17-20 - борознисте, 21 - вузлувате, 22 - членисте, 23 - чотковидне

БРУНЬКА

Брунька (*gemma*) – зачатковий пагін, який має вкорочені міжвузля, виникає у певній послідовності на осі і забезпечує його верхівкове наростання і галуження.

Брунька перебуває у стані відносного спокою. Вона складається із мекристематичної зародкової осі (*зачаткового стебла*) з конусом наростання на верхівці, а також з серії зародкових метамерів – *зачаткових листків* різного віку (*листяних примордіїв*), у пазухах яких знаходяться *зачаткові бічні бруньки*. Вузли в бруньки дуже зближені, тому що міжвузля ще не встигли витягнутися. Зовні брунька вкрита молодими листками або бруньковими лусочками, які просочені кутином та смолоподібними речовинами.

За розмірами бруньки бувають – великі, дрібні та середні; **за формою** – круглі, яйцеподібні, конічні, еліптичні, видовжені, вузькі, веретеновидні; за формою верхівки (тупа, гостра, загострена, притуплена); **за кольором і особливостями поверхні** (гола чи опушена, блискуча, глянцева, клейка, смолиста). Ці показники слід враховувати при морфологічному описі бруньок.

За структурою бруньки бувають: закритими та відкритими, або голими.

Брунька, яка має брунькові лусочки, що захищають конус наростання від перепадів температур та висихання називається *закритою*. Такі бруньки різняться розміщенням, кількістю, характером зімкнутості лусок, їх забарвленням, опушенням, клейкістю тощо. Закриті бруньки часто зустрічаються у рослин помірної та помірно-холодної зон.

Бруньки, які не мають захисних *покривних лусок* – *катафілів* називають *голими*, або *відкритими* (наприклад, у горлянки, зеленчука, барбарису, крушини, калини цілолистої, у тропічних рослин та однорічних трав'янистих рослин). Розвиток покривних лусок досить характерний для зимуючих бруньок. У відкритих бруньках захисну роль відіграють прилистки, волоски, листкові піхви тощо.

За походженням бруньки бувають ендогенні та екзогенні.

До екзогенних належать *верхівкові* та *бічні* бруньки, а до ендогенних – *адвентивні* бруньки.

За розміщенням на стеблі бруньки діляться на: *верхівкові* та *бічні*.

Верхівкова, *апикальна*, або *термінальна* – брунька, яка розміщена на верхівці головного та бічних пагонів і забезпечує їх ріст у довжину (наприклад, у більшості рослин). Зародкова брунька є першою верхівковою брунькою.

Бічна, або *латеральна* – брунька, яка сидить збоку стебла в пазухах листків чи біля листкових рубців і забезпечує галуження пагона. Формується екзогенно з апікальної меристем і зазвичай спостерігається у пазусі третього-п'ятого листкового примордія. Якщо верхівкова брунька відмирає, то латеральна сприяє наростанню пагона. Виділяють декілька типів бічних бруньок: *пазушні*, *стеблові*, *додаткові виводкові*.

Пазушна брунька розміщена у пазухах листків. Такі бруньки характерні для більшості рослин. Серед пазушних бруньок виділяють *поодинокі* і *групові*. Групові бруньки поділяють на *серіальні*, якщо бруньки розміщені у пазусі листка вертикально одна над другою (наприклад, у жимолості, мімози сором'язливої), *кільчасті* – бруньки розташовані по колу (наприклад, у деяких видів сливи) та *колатеральні* – бруньки розташовані горизонталі одна біля одної (наприклад, у часнику, бамбуку, цибулі).

Стеблова брунька розміщена поза пазухою листка, збоку стебла.

Додаткова, або *адвентивна брунька* виникає ендогенно із внутрішніх тканин (пери циклу, паренхіми кори та серцевинних променів), тобто без участі апікальної меристеми пагона і розміщена поза пазухою листка. Такі бруньки розвиваються на пагоні, стеблі, листках, коренях. Наприклад, з адвентивних бруньок, які розвиваються на коренях, формуються кореневі паростки у бузку, малини, ожини, кульбаби, щавлю тощо.

За призначенням розрізняють бруньки вегетативні, генеративні, вегетативно-генеративні, регуляторного відновлення, виводкові, збагачення та сплячі.

Вегетативна, або *листяна брунька*, з якої формується пагін з листками. Такі бруньки утворюються у більшості рослин.

Генеративна, *репродуктивна*, або *квіткова брунька*, з якої утворюються квітка або суцвіття (наприклад, у форзиції, вишні, верби тощо). Генеративну бруньку з однією зародковою квіткою називають *бутоном* (наприклад, у підсніжника, нарциса, тюльпана тощо).

Вегетативно-генеративна, або *вегетативно-репродуктивна (змішана) брунька*, з якої утворюється кілька метамерів пагона, а також квітка або суцвіття (наприклад, у бузку, бузини, горіха грецького, копитняка, яблуні, груші, сливи, злаків тощо).

Брунька регуляторного відновлення після певного періоду спокою дає нові пагони, за рахунок яких після перерви відбувається регуляторне періодичне наростання системи пагонів (наприклад у більшості деревних рослин та багаторічних трав'янистих рослин). До них відносять *зимуючі* або *сплячі бруньки*. *Сплячою* називають бічну бруньку, яка тривалий час перебуває у стані спокою. Вона пробуджується після завмирання верхівкової бруньки і активного притоку ауксинів до їх місць розташування. При обрізуванні або обмерзанні гілок у деревних порід сплячі бруньки проростають і дають нові пагони. Такі пагони у багаторічних дерев називають *вовчками*, або *водяними пагонами* (наприклад, у осики, тополі, яблуні тощо).

У разі щільного сукупного залягання сплячих бруньок на стовбурах дерев утворюються *капи*, які мають масивні вирости у вигляді мітли (наприклад, у берези, граба, дуба, робінії тощо).

Бруньки відновлення за призначенням можуть бути вегетативними, генеративними та змішаними, а за походженням екзогенними (бічними) та ендогенними (адвентивними). Брунька відновлення може перебувати в стані спокою не лише в зимовий період, але і у період несприятливих умов.

Кауліфлорія – явище, при якому із сплячих бруньок формуються вкорочені безлисті квіткові пагони (наприклад, у багатьох тропічних дерев – фікуса, динного дерева, шоколадного дерева тощо).

Виводкова брунька є додатковою спеціалізованою брунькою вегетативного розмноження. Такі бруньки закладаються у пазухах листків або в суцвіттях деяких рослин, при відпаданні, дають початок новій рослині. Це метаморфізовані бруньки зі зачатками додаткових коренів. Виводкові бруньки можуть бути представлені: *цибулинами (бульбилами)*, які утворюються в пазухах листків наземних пагонів (наприклад, у деяких родів лілії), і в суцвіттях (наприклад, у деяких родів цибулі); *бульбоцибулинами* (наприклад, у гладіолуса); *бульбочками* у пазухах листків (наприклад, у деяких діоскорей, горіцвіту); *бруньками*, які

формується у заглибинах зубчиків листкової пластинки (наприклад, у каланхое, бріюфілюма); *вічками* – бруньки відновлення бульб з частиною стебла (наприклад, картопля, топінамбур).

Брунькою збагачення називають бруньку, якій не властивий період ростового спокою, тобто вона перебуває у функціональній активності разом з ростом материнського пагона, на якому закладається (наприклад, красолі, квасолі, деяких видів волошки та верби тощо). З таких бруньок формуються *пагони збагачення*, що збільшують листову поверхню та кількість суцвіть і насіння.

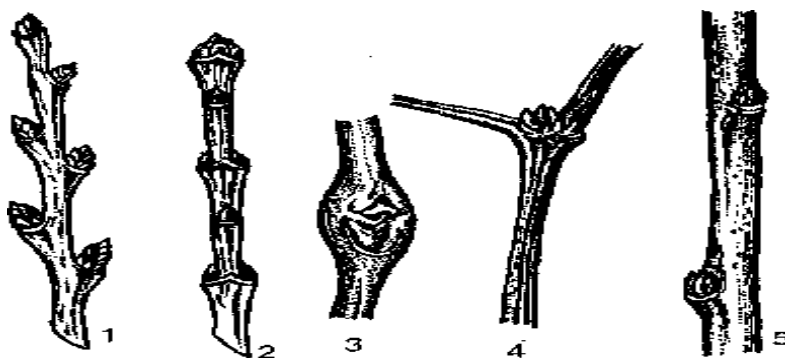


Рис. 4. Розташування бруньок на стеблі: 1 - почергове, 2 - супротивне у клена, 3 - спіральне, 4 - біколатеральне; 5 - колатеральне.

ЛИСТОК

Загальна характеристика листка. Листок (*folium*) – один із основних вегетативних органів вищих рослин, який займає бічне положення на стеблі (осі пагона), має більш-менш плоску форму, дорзовентральну будову і пристосований до здійснення фотосинтезу, газообміну та транспірації.

Листок є тимчасовим, моносиметричним (має одну площину симетрії), зазвичай сплющеним, двостороннім (біфаційним) елементом пагона. Він здатний до необмеженого росту (наприклад, у папоротей) і обмежено – у насінних рослин. Обмеженість росту листка пов'язана з тим, що у насінних рослин він досить швидко втрачає здатність до верхівкового наростання і не зберігає власного меристематичного апексу. Окрім того, ріст листка, який відбувається зазвичай за рахунок краєвої і площинної вставних меристем, обмежений в часі. Після досягнення своїх певних розмірів, листок залишається без змін до кінця свого життя.

Дорзовентральність листка визначається тим, що у нього є морфологічно верхня, або внутрішня (вентральна, черевна, абаксіальна) і морфологічно нижня (дорзальна, спинна, абаксіальна) сторони. Морфологічно верхня сторона листка повернена до стебла. Сторони листка

зазвичай відрізняються характером жилкування, опушенням, забарвленням, анатомічною будовою тощо.

У однодольних рослин, у яких листок орієнтований вертикально, утворюються *уніфаціальні листки* з однією стороною. Це відбувається за рахунок своєрідного вклинювання верхньої сторони листка, у результаті чого вся поверхня листкової пластинки є лише нижньою. Уніфаціальні листки можуть бути по перетину округлими (наприклад, у ситника, цибулі) або потовщеними, але не в спинно-черевній площині, а з боків (наприклад, у ірисів). Серед усіх органів рослин листок відрізняється найбільшою пластичністю.

Характерні особливості листка:

- виникає екзогенно – із зовнішніх шарів меристеми конуса наростання стебла у вигляді листкового горбика;
- обмежений верхівковий ріст;
- значно розвинена асиміляційна паренхіма (хлоренхіма);
- незначна тривалість періоду росту.

У трав'янистих і листопадних дерев'янистих рослин тривалість життя листка всього декілька місяців; у вічнозелених дводольних – зазвичай два-три роки, однак у самшиту, лавра – п'ять-шість років; у хвойних – від трьох до десяти років.

В ході еволюції у різних груп рослин листок виник неоднаково. Тому існує дві лінії еволюції – макрофільна та мікрофільна. *Макрофільна лінія еволюції* сприяла розвитку листків у більшості вищих рослин (папоротеподібних, голонасінних, покритонасінних). У них листок формувався в результаті потовщення і наступного зростання систем кінцевих бічних осей (теломів) галузистого вегетативного тіла первинних наземних рослин – риніофітів. При цьому була втрачена здатність до тривалого верхівкового росту і галуження. Однак, лише у папоротей листки, які називають *вайями*, здатні до більш тривалого, чим у інших рослин, росту в довжину.

Мікрофільна лінія еволюції сприяла розвитку листків у сучасних і викопних плауноподібних. Їх листки виникли як екзогенні вирости осьових органів (енації).

Функції листка. Основними функціями листка є фотосинтез, транспірація та газообмін, які виконує найчастіше його пластинка.

Головна функція листка – *фотосинтез* – процес утворення органічних речовин з мінеральних за рахунок сонячної енергії. Вихідними речовинами у цьому синтезі є вода і вуглекислий газ, тому розмір зовнішньої поверхні листка, який здійснює поглинання вуглекислого газу, має важливе значення для успішного здійснення фотосинтезу. Ще більше

значення має зовнішня поверхня для сприйняття світла. Вся еволюція листка, як вегетативного органа, проходила шляхом розвитку пристосувань для найкращого використання світла. В цьому напрямку листки досягли високого ступеня спеціалізації. Пристосування листка до здійснення фотосинтезу проявляються в його морфологічних і анатомічних особливостях.

Листок є органом *транспірації (випаровування) і газообміну*.

У листку можуть відкладатися запасні поживні речовини та воду, тобто він виконує *запасаючу та вологозберігаючу* функції (наприклад, колючки). Соковиті луски сукулентів виконують *водонакопичувальну* функцію, вусики – *опорну*, лускоподібні видозміни листка – *захисну*, ловильні апарати – *травну*. Окрім цього, листок може бути *органом вегетативного розмноження* (наприклад, каланхое, бегонія тощо).

Морфологічне розчленування. Типовий дорослий листок зазвичай розчленований на пластинку, або декілька пластинок (у складних листків), черешок основу листка і прилистки (парні бічні вирости).

Парними листочками переважної більшості рослин є сім'ядолі зародка. При проростанні насінини вони виносяться на поверхню ґрунту і зеленіють. *Зачатки справжніх листків – примордії* закладаються в конусі наростання бруньок у вигляді меристематичних горбків чи валиків. Певний час їх збільшення відбувається за участі апікальної меристеми, а потім – завдяки діяльності вставної і крайових меристем. У процесі диференціації примордіїв та формування справжнього листка із верхньої частини горбика розвивається листкова пластинка, а в багатьох випадках – черешок або піхва.

Листковою пластинкою називають розширену плоску частину листка, що виконує його основні функції. У різних рослин має різну форму. У листкової пластинки розрізняють *основу* – місце з'єднання з черешком та *верхівку*, яка розміщена на протилежному боці. Пластинка листка розвивається базипетально, тобто верхівка формується раніше.

Основні ознаки листкової пластинки:

- товщина та структура (тонка, товста, соковита, півчаста, шкіряста, тверда, ламка, пухка тощо);
- форма пластинки – співвідношення довжини та ширини, подібністю з геометричними фігурами чи предметами;
- форма частин пластинки – основи, краю, верхівки;
- характер поверхні (гладенька, матова, глянцева, волосиста, бархатиста, повстиста, щетиниста тощо);
- тип жилкування.

Черешок – стеблоподібна звужена частина листка, яка з'єднує листову пластинку із стеблом, бере участь у вставному наростанні, виконує механічну та провідну функції і за допомогою якої листок орієнтується у просторі і розміщується найбільш сприятливо по відношенню до світла. Крім вище згаданих функцій, черешок створює листову мозаїку, послаблює удари по пластинці дощу, снігу, граду тощо.

Кут між черешком і стеблом, зазвичай у якому розміщується пазушна брунька називають *пазухою листка*.

Листковою мозаїкою називають розташування однакових або рівновеликих листків в одній площині (наприклад, у клена, в'яза тощо).

Листок, який має черешок називають *черешковим* (наприклад, у клена, дуба, граба, тополі тощо). Якщо черешок відсутній, то листок називають *сидячим* (наприклад, у маку, кульбаби тощо).

Відносно довжини черешок може бути довшим за листову пластинку чи дорівнювати їй – це *довгочерешкові* листки, або бути зовсім маленьким – у *короткочерешкових* листків.

Щитоподібним називають листок, у якого черешок прикріплений до центру основи (наприклад, у настурції), *збіжним* – якщо листова пластинка продовжується вниз по стеблу. При збіжному листку стебло називають *крилатим* (наприклад, у чортополоха). Коли основа пластинки обгортає стебло, листок називають *стеблообгортним* (наприклад, у капусти польової), а *пронизанолистий* листок цілком охоплює стебло з усіх боків. У деяких рослин черешок має *калус* – різке потовщення у верхній чи нижній частині (наприклад, у тополі), а у деяких розростається у *піхву* (наприклад, у обхідних, селерових, лілійних, осокових, злаків), такі листки називають *піхвовими*. Піхва захищає стебло, інтеркалярну меристему та бруньки, які дають початок пагонам чи суцвіттям, а також служить опорою стебла та бере участь у фотосинтезі. У більшості злаків є *язичок* – лусочка або волоски між піхвою і пластинкою. *Листковою подушечкою* називають потовщену частину основи черешка, за допомогою якої листок прикріплюється до стебла, яка відіграє певну роль при рухах (наприклад, у тополі).

Прилистки – парні бічні плівчасті або зелені вирости при основі, а зрідка в пазусі листка, які зазвичай менші за листок і захищають його в бруньках і на ранніх стадіях розвитку. У багатьох рослин вони служать додатковою асимілюючою площею. Вони можуть існувати протягом усього періоду листка або відпадають після розгортанні його на пагоні. Прилистки можуть бути вільними (наприклад, у глоду), прирослими до черешка (наприклад, у конюшини, шипшини), пазушними (коли вони зміщені на внутрішню сторону листка) (наприклад, у рдесника),

оппадаючими (тоді листки вважаються без прилистків) (наприклад, у липи, берези), лусковидними (наприклад, у дуба, липи), можуть перетворюватися у колючки (наприклад, у білої акації), шкірястими, розрослими у великі чи маленькі фотосинтезуючі листові пластинки (наприклад, у розоцвітих та бобових, а у чини вони навіть замінюють редувану листову пластинку). У гречкових прилистки зростаються і утворюють ще одну листову частину піхви – *розтруб*.

Жилкування листків. *Нервація, або жилкування листка* – це характер походження та розташування жилок (провідних пучків) на листових пластинках рослин.

Жилки листка – система провідних пучків, у листових пластинках рослин, по яких здійснюється переміщення поживних речовин, слугує опорою і поєднує мезофіл листка у єдине ціле. Вони досить добре помітні на нижній стороні листка. Жилки листка, які входять в пластинку із стебла через основу і черешок називаються *головними*. Від них беруть початок *бічні жилки другого і наступних порядків*. Між собою жилки з'єднуються сіткою дрібних поперечних жилок – *анастомозів*. Жилкування є важливою ознакою у систематиці рослин, так як воно дає можливість судити про те, на якому шаблі еволюції знаходиться рослина.

Жилкування буває *відкритим* – жилки не з'єднуються між собою і доходять до краю пластинки та *закритим* – жилки багаторазово з'єднуються між собою. У представників класу дводольних переважає закрите перисте і пальчасте жилкування, а у класу однодольних – відкрите дугове і паралельне.

За характером походження провідних пучків у листку і способом їх галузження виділяють декілька типів жилкування: просте, дихотомічне, сітчасте (пальчасте та перисте), паралельне і дугове.

Просте жилкування - через листову пластинку може проходити лише одна жилка, яка не галузиться (наприклад, у плаунів, хвощів, більшості хвойних).

Дихотомічне, або вилчасте жилкування – кожна з жилок поділяється на дві рівноцінні бічні жилки, тобто дихотомічно (наприклад, у гінкго дволопатевого, деяких папоротей). При цьому анастомози відсутні, а закінчення жилок проходять до краю листової пластинки.

Сітчасте жилкування – одна або декілька великих жилок створюють бічні відгалуження, що формують густу мережу. Найбільш поширений тип жилкування у рослин. При такому жилкуванні жилки другого і наступних порядків відходять від головної, сполучаються між собою і утворюють складну мережу, яка густо вкриває всю пластинку. Сітка утворена комірками, які називають *ареолами*. Сітчасте жилкування

ділиться на *перисте* та *пальчасте*. При *перистому жилкуванні* від однієї головної жилки (середньої) відходять тонкі бічні жилки (наприклад, у дуба, граба, кропиви тощо), а при *пальчастому* – кілька добре виражених жилок сходяться в одній точці біля черешка (наприклад, у калини, герані, клену тощо).

В залежності від характеру жилок розрізняють: перистокрайове, перистопетлеве та перистосітчасте жилкування.

При *перистокрайовому жилкуванні* бічні жилки доходять до краю пластинки і можуть закінчуватися в лопатях, зубцях або щетинистих виступах (наприклад, бук, ліщина, береза тощо). При *перистопетлевому* – бічні жилки направлені до краю пластинки, проте не доходять до нього, а дуговидно вигинаються і з'єднуються з жилками, які знаходяться вище (наприклад, камелія, лавр, магнолія тощо). При *перистосітчастому* – багаторазово галузяться, утворюючи густу мережу жилок з анастомозами (наприклад, яблуня, груша, верба тощо).

Пальчасте жилкування представлено такими типами: пальчаторайове, пальчаторпетлеве, пальчаторсітчасте.

При *пальчаторрайовому жилкуванні* жилки доходять до краю, не зливаються і закінчуються в лопатях, зубцях або щетинистих виступах (наприклад, виноград, платан, клен тощо). При *пальчаторпетлевому* – бічні жилки перед краєм листка піднімаються вгору дугою і сполучаються з наступною бічною жилкою у вигляді петлі (наприклад, багряник), а при *пальчаторсітчастому* – жилки утворюють густу мережу (наприклад, церцис).

Паралельне жилкування – від основи до верхівки листову пластинку пронизує кілька однакових паралельних нерозгалужених жилок і з'єднуються вони лише на верхівці (наприклад, злаки, осоки, ситник, цибуля тощо).

Дугове жилкування – бічні жилки відходять від головної паралельно краю листка і дугою піднімаються до верхівки, де сходяться (наприклад, конвалія, подорожник, частуха, банан, канна тощо).

Іноді зустрічаються сполучення двох типів жилкування, наприклад, пальчатор дугове, перистодугове, пальчаторперисте.

Типи листків. *За типом, або за кількістю листових пластинок на черешку* листки бувають прості та складні.

Простим називають листок, який складається з однієї листової пластинки і черешка, що опадають цілком та прилистків. Цей тип є досить поширеним у рослин. Такі листки на кінець вегетації повністю опадають, відділяючись від стебла.

Складним називають листок, який складається з кількох черешкових листкових пластинок (*простих листочків*) чи без них, розміщених на загальному черешку (*рахісі*), або *стрижні* (*хребті*) листка, що є продовженням загального черешка і опадають кожна окремо.

Прості листки. В період листопаду прості листки цілком відокремлюються від вузла.

Листопад – явище масового опадання лисків у деревних та трав'янистих рослин, пов'язане із зміною екологічних умов.

Можуть мати одну суцільну не надрізану або більш-менш надрізану пластинку.

Прості листки досить різноманітні за своєю будовою, структурою, складом тощо. *Цілісним* вважається простий листок, якщо надрізаність краю не перевищує $1/3$ половини пластинки, а *розрізаним*, або *розчленованим* – якщо перевищує. При морфологічному описі цілісного листка враховують такі морфологічні ознаки, як форма пластинки, її основа, верхівка, край та тип жилкування. У розчленованих листків обриси основи та верхівки не завжди визначається, а характеристика краю відноситься до її вільних частин – долей, сегментів, лопатей, а не до пластинки.

За формою пластинки, розміщенням та кількістю вільних частин розчленовані листки ділять на:

- *перисті* – коли вільні частини розміщені з обох боків жилки;
- *трійчасті* і *пальчасті* – коли вільні частки розміщені радіально.

За відносними розмірами вільних частин та ступенем розчленування прості розчленовані листки ділять на:

- *роздільні*, або *розділені* – розділені на *долі*, довжина яких перевищує $1/2$ півпластинки;
- *лопатеві* – вільні частини – *лопати*, розчленування складає більше $1/3$, але менше $1/2$ пів пластинки;
- *розсічені* – почленовані на *сегменти* до основи пластинки (наприклад, у трійчастих і пальчастих листків) або до головної жилки (наприклад, у перистих листків).

Окрім того, **за розчленуванням** зустрічаються ще такі типи простого листка: *двічірозділені*, *розділено-розсічені* (коли розчленування подвійне); *тричірозсічені*, *розсічено-роздільно-лопатеві* (коли розчленування потрійне); *багаторазоворозсічені* (коли розчленування багаторазове). У цьому випадку при описі листкової пластинки характеризують такі ознаки, як форма, верхівка та край або сегментів (пір'їнок) другого і наступних порядків.

За формою, або за загальним обрисом листкової пластинки прості цілісні листки бувають:

- *лінійні* – довжина листка в 5 разів перевищує ширину (наприклад, злаки, осоки);
- *довгасті* – довжина листка в 3-4 рази перевищує ширину, а форма верхівки та основи однакова (наприклад, кропива);
- *ланцетні* – ширина основи листка в 4 рази менша за його довжину (наприклад, плаун, олеандр, деякі види верби);
- *оберненоланцетні* – ширина верхівки листка в 3 рази менша за його довжину (наприклад, королиця звичайна);
- *еліптичні* – листкова пластинка має форму еліпса, форма верхівки та основи однакова (наприклад, чорниця);
- *округлі* – довжина й ширина приблизно однакові (наприклад, осика, настурція);
- *яйцевидні* – довжина листка майже у 2 рази більша за ширину основи (наприклад, бузок, подорожник, граб);
- *оберненояйцевидні* – довжина листка майже у 2 рази більша за ширину верхівки (наприклад, вільха, барбарис);
- *широкояйцевидні* – довжина листка приблизно однакова ширині основи (наприклад, яблуня);
- *оберненоширокояйцевидні* – довжина листка приблизно однакова ширині верхівки (наприклад, ліщина);
- *овальні* – довжина листка приблизно у 2 рази більша за його ширину (наприклад, черемха, груша);
- *серцевидні* – верхівка листка загострена, а основа – серцеподібна (наприклад, фіалка, липа);
- *видовжені* – довжина листка більше ніж у 3 рази перевищує його ширину (наприклад, повій);
- *нирковидні* – верхівка листка тупа, а основа – ниркоподібна (наприклад, копитняк, розхідник);
- *мечовидні* – довжина листка у багато разів перевищує його ширину (наприклад, півники);
- *списовидні* – основа листка списоподібна (наприклад, щавель горобинний);
- *стріловидні* – у основі листка глибока трикутна виїмка (наприклад, срілолист);
- *лопатовидні* – листкова пластинка може бути округлою, довгастою, овальною, яка потім переходить у широкий черешок (наприклад, горлянка);

- *голчасті* – форма листкової пластинки нагадує голку (наприклад, сосна, ялина);
- *трикутні* – листки з трикутною основою (наприклад, лобода);
- *ромбічні* – листки з клиноподібною основою (наприклад, осокір).

Форма верхівки листкової пластинки буває: *тупа, гостра, загострена, гострокінцева, виїмчаста*.

За формою краю листкової пластинки листки бувають:

- *цілокраї* – листкова пластинка не розчленована (наприклад, береза, бузок, жито, дуб тощо);
- *виїмчасті* – край листкової пластинки має різної форми виїмки, які чергуються між собою (наприклад, осика, лобода, мати-й-мачуха);
- *зубчасті* – край листкової пластинки має зубці, тобто виступи, що утворюються прямими кутами (наприклад, кропива, ліщина);
- *пилчасті* – край листкової пластинки з зубцями, які нахилені в один бік, тобто виступи, що утворюються гострими кутами (наприклад, липа, груша, фіалка, шовковиця);
- *городчасті, або зарубчасті* - край листкової пластинки з округлими на верхівці зубцями (наприклад, розхідник) тощо.

Складні листки. Якщо у простих розсічених листків, які зовні схожі на складні, від стебла листок відокремлюється цілком, а не його сегменти, то у складних листків, під час листопаду, кожна листкова пластинка відділяється сама по собі. При цьому на місці зчленування листочків з рахісом залишаються листкові рубці. Рахіс відпадає окремо.

За розміщенням листочків на рахісі складного листка розрізняють *трійчастоскладні, перистоскладні, пальчастоскладні* листки.

Трійчастоскладний листок – складається з трьох листочків, які за допомогою коротких черешків кріпляться до рахісу (наприклад, суніці, конюшина, соя).

Пальчастоскладний листок – має більше трьох листочків, які кріпляться не по довжині головного черешка, а на його верхівці – в одній площині (наприклад, кінський каштан).

Перистоскладний листок – складається з декількох, або багатьох листочків, які кріпляться з обох боків головного черешка. Цей тип листків ділиться на парноперистоскладні та непарноперистоскладні. У *парноперистоскладного листка* на головному черешку розташовується парна кількість листочків, на верхівці листка два листочки і між ними шилоподібне загострення, шипик або вусик, або ж верхівка тупа (наприклад, боби, жовта акація, горох). У *непарноперистоскладного листка* на рахісі непарна кількість листочків, тобто на верхівці

поодинокий непарний листочок (наприклад, жовта акація, горобина звичайна).

Процес формування складного листка нагадує галуження, яке може відбуватися до другого-третього порядку, тоді формуються листки двічіперистоскладні (наприклад, акація срібляста), тричіперистоскладні, тричіпальчастоскладні, багатотрійчасті і т.д – багаторазовоскладні.

Багаторазовоскладним – листок, який має розгалужений загальний черешок – рахіс.

Типи формування листкової пластинки. Виділяють три типи формування листкової пластинки: акропетальний, базипетальний та дивергентний.

При *акропетальному типу* сегменти, лопаті і зубці простого листка та листочки складного листка закладаються знизу вгору. Таким чином, молоді частини листка знаходяться вище (наприклад, астрагал, бегонія, морква тощо). Протилежним акропетальному є *базипетальний тип*, при якому частини листкової пластинки закладаються від верхівки до основи, отже молоді частини знаходяться нижче (наприклад, злаки, осоки, шипшина тощо). А при *дивергентному типу* елементи листкової пластинки закладаються від центру (середину) одночасно і вгору, і донизу, тому молоді частини знаходяться по краям, а старіші – всередині (наприклад, види айстрових).

Розміри листків. Розміри листків найчастіше коливаються в межах 3-10 см, але у деяких рослин можуть сягати декількох десятків метрів. Наприклад, у бразильської пальми – рафії смолистої листок має такі розміри: довжина черешка 4-5 м, довжина листкової пластинки 20 м, ширина 12 м.

Мегафілія – наявність великих листків у рослини (наприклад, борщівник, монстера). *Мікрофілія* – явище дрібнолистості у рослин (наприклад, мохи, хвощі, плауни).

Загальна листова поверхня рослин досить велика, наприклад у конюшини лучної 7000 см². один гектар поля кукурудзи має листову поверхню 12 га, пшениці і конюшини лучної – біля 25 га, картоплі – 40 га.

Листкові серії та формації. Досить часто, розміри листків можуть сильно варіювати, навіть, у межах однієї рослини. Першими листками є сім'ядолі, які дуже відрізняються за розмірами, формою і особливо функціями від справжніх листків рослини. Сім'ядолі формуються, задовго до появи апекса і верхівкової бруньки головного пагона. Справжні листки виникають у вигляді екзогенних опуклостей апекса і утворюють листкову серію.

Листковою серією називають послідовні листки проростка та молоді рослини, які формуються одразу після сім'ядолей. Саме листкові серії надають нам уяву про поступове ускладнення листків, зміну їх форми та збільшення їх розмірів. У рослин зі складними листками ми можемо прослідкувати листкову серію, яка включає висхідний листковий ряд листків – від простіших до складних.

На одному пагоні можуть формуватися листки різні за формою, величиною та забарвленням. В межах річного пагона розрізняють *категорії, або формації листків*.

Листкова формація – це сукупність листків однієї рослини, яка має однотипний морфогенез і функціональну спеціалізацію

Виділяють такі формації листків: *прикореневі, стеблові низові, серединні та верхівкові*.

До *стеблових низових листків (катафілів)* відносять листки, які формуються одразу після сім'ядолів. Вони недорозвинені, або видозмінені і знаходяться при основі пагона. До них належать недорозвинені захисні лусковидні листки, лусочки наземних і підземних бруньок, нижні дрібні не диференційовані, буруваті листочки пагона (наприклад, у конвалії), луски на кореневищах (наприклад, у пирію), луски на черепитчастих цибулинах (наприклад, у лілії), вусах (наприклад, у суниці), бульбах (наприклад, у картоплі), а також асимілюючі сім'ядолі проростків. Низові листки часто виконують захисну або запасуючу функції і не містять хлорофілу. Такі листки спочатку мають білий колір, але під час старіння стають коричневими, а при відмиранні – чорними.

Серединні листки – типові для даного виду асимілюючі листки з добре вираженою листковою пластинкою. Вони становлять основну масу листків, іноді досить різноманітних за формою та величиною. Характеризуються найбільшими розмірами і ступенем розчленування листка – на основу з прилистками, черешок і листкову пластинку. Це хлорофілоносні листки, які виконують функції – фотосинтезу, транспірації та газообміну.

Верхівкові, верхові, або приквіткові листки (гіпсофіли) – розвиваються у області суцвіття. Бувають розвиненими чи найчастіше недорозвиненими, іноді – забарвленими листочками суцвіття (*приквітники* – нарцис, підсніжник; *обгортки* – цибуля; *обгорточки* – представники селерових; *брактелі* – бузок, черемха, конвалія). Досить часто верхівкові листки виконують додаткові функції – привабливання комах-запилювачів, тоді їх забарвлення яскраво-біле, рожеве, червоне тощо (наприклад, яскраво-фіолетові верхові листки івана-та-марії).

Різностроковість. Описані вище формації листків – це явище гетерофілії.

Гетерофілія, або *різностроковість*, полягає в тому, що різні за місцем розташування на пагоні серединні листки відрізняються ступенем розвитку складових частин, розмірами, формою, розчленуванням, що пов'язано, як правило, з різними умовами розвитку та життя рослин і різностроковою появою їх на пагоні. Це явище особливо добре виражене у водних рослин (наприклад, стрілолист, сальвінія плаваюча, жовтець водяний). Підводні листки у них вузькі, стрічковидні або багатократно нитковидно розсічені, а надводні (плаваючі) – цілісні або лопатеві. У інжиру листки, які розміщені на дереві вище, більш розсічені і тому пропускають світло на нижні листки.

Різновидом гетерофілії є *анізотрофія* – наявність на нижньому і верхньому боках плагіотропних пагонів однієї і тієї ж рослини різних за розмірами листків (наприклад, у гірко каштана, жимолості, клена тощо). Дія сили тяжіння та неоднакове освітлення верхнього і нижнього боків пагона викликають різницю у розмірах листків.

Явище редукції листків у вищих рослин або повної їх втрати називають *афілією* (наприклад, у саксаула тощо).

Листкорозміщення. *Фітотаксисом*, або *листкорозміщенням* називають порядок розташування листків на стеблі, який відображає його радіальну симетрію. Фітотаксис залежить в першу чергу від порядку закладання листкових зачатків на конусі наростання і зазвичай є систематичною ознакою.

Листкорозміщення буває кількох типів: спіральне, дворядне, мутовчасте, супротивне.

Спіральне, або *чергове листкорозміщення* – від кожного вузла стебла відходить один листок, а умовна лінія, яка з'єднує місця прикріплення послідовно розміщених листків, утворює спіраль (наприклад, яблуня, верба, береза, злаки, зонтичні тощо). Оскільки ця лінія відображає послідовність закладання листків, то її називають *основною генетичною спіраллю*.

Загальною закономірністю всіх типів листкорозміщення є рівна кутова відстань між листками, які сидять на одному вузлі або на послідовних вузлах основної генетичної спіралі. Для супротивного і мутовчастого листкорозміщення характерне листків сусідніх пар або мутовок, при цьому на стеблі утворюються вертикальні ряди листків – *ортостихи*. При спіральному листкорозміщенні також утворюються ортостихи із листків, які розміщуються чітко один над одним через певну кількість вузлів. Сукупність листків, що розташовані на генетичній спіралі

називається *листяним циклом*. Кількість листків у листковому циклі залежить від ширини кута розходження між медіанами (середніми лініями) суміжних листків.

Спіральне листкорозміщення по кількості ортостих і величині кутів дивергенції (розходження) між послідовними листками виражається формулою – дробом, що відповідає значенню кута розходження у долях окружності. Тому листкорозміщення зображають дробовим числом (наприклад, $1/3$, $2/5$ тощо). Числівник відображає кількість обертів генетичної спіралі, а знаменник – кількість листків в листковому циклі та кількість ортостих. Позначення листкорозміщення у вигляді дроби називається *формулою листкорозміщення*.

Слід відмітити, що чим більший знаменник, тим менше листки затіняють один одного.

У спіральному листкорозміщенні найчастіше зустрічається дворядне (з формулою $1/2$), трьохрядне ($1/3$) та п'ятирядне ($2/5$). Будь-яке спіральне листкорозміщення можна описати не лише по листковим циклам і ортостихам, але й по парастихам. *Парастихи* – косі ряди тісно розміщених листків (наприклад, у суцвітті соняшника). Вони спіралью закручуються, з різним ступенем нахилу, вліво чи вправо і йдуть від центру до периферії. Число ортостих та парастих чітко визначене.

Дворядне листкорозміщення – окремий випадок спірального, коли у вузлі формується один листок, який охоплює своєю основою стебло в зоні вузла. Таке листкорозміщення досить часто зустрічається у однодольних рослин (наприклад, жито, пшениця, кукурудза, овес тощо). Виражається формулою $1/2$, тобто генетична спіраль утворює лише один оберт, листковий цикл включає два листка, а число ортостих складає два.

Мутовчасте, або кільчасте листкорозміщення – розвивається три або більше листків, які формують вузол (наприклад, елодея, олеандр, підмаренник вербозілля, вороняче око). По утворенню пазушних бруньок виділяють *справжнє* та *несправжнє мутовчасте листкорозміщення*. У обох випадках пазушні бруньки не закладаються в пазухах прилистків, а тільки – в пазухах листків. *Несправжнє мутовчасте листкорозміщення* утворюється внаслідок розростання чи розщеплення прилистків. Воно характерне для представників родини маренових. Наприклад, у підмаренників формується несправжня лутовка з двох листків та 2-4 прилистків. При кільчастому листкорозміщенні в проміжках між листками першої лутовки закладаються листки нової лутовки і утворюють тут прямі вертикальні ряди. Число ортостих завжди вдвічі більше, ніж числа листків у лутовці.

Супротивне листкорозміщення виникає як різновид кільчастого, коли у вузлі закладається два листки, розташовані один проти одного (наприклад, кропива, бузок, жасмин, шавлія, гвоздика, кленів, зірочник тощо). При такому типі листкорозміщення листки утворюють чотири ортостихи.

У разі значного зближення вузлів на вкороченому пагоні формується прикоренева розетка листків.

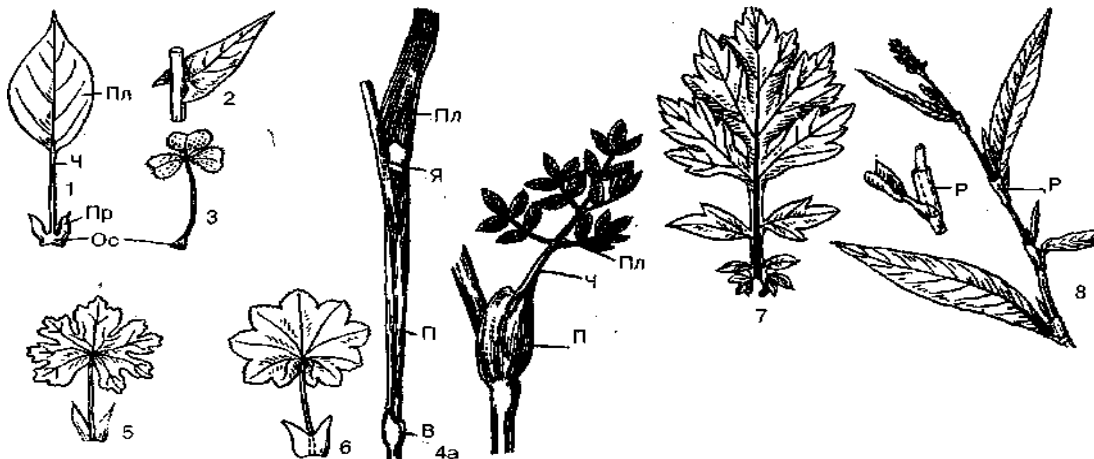


Рис. 5. Частини листка: 1 — черешковий листок; 2 — сидячий; 3 — з подушечкою в основі; 4 (а і б) — з півхвою; 5—з вільними прилистками; 6 — із прирослими прилистками; 7 — листок з вушками у полину; 8 — з розтрубом (Р) у гірчака; Пл — пластинка, Ч — черешок, Пр — прилистки, Ос — основа, Л — листок, П — півхва, Я — язичок, В — вузол.

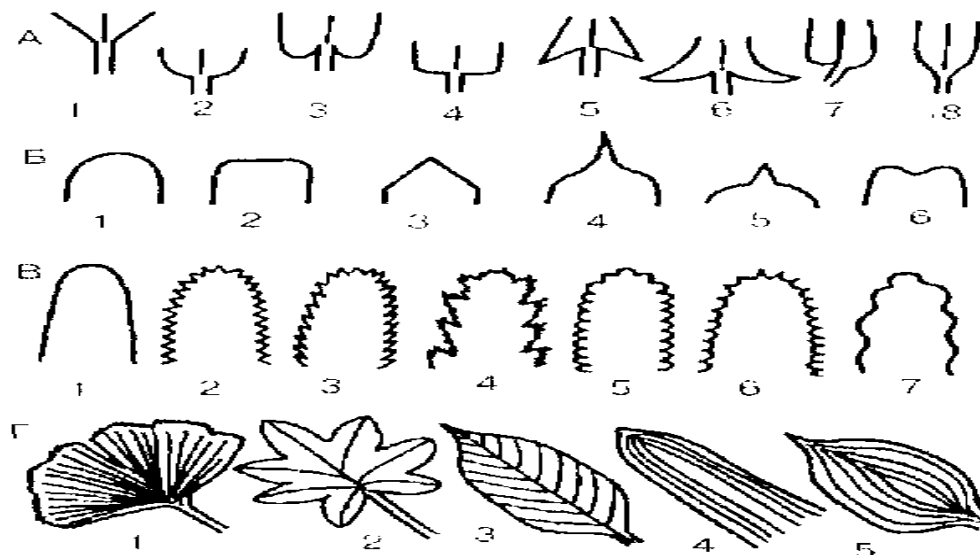


Рис. 6. Морфологічні ознаки: А — форма основи листової пластинки: 1 - клиновидна, 2 - округла, 3 - серцевидна, 4 - зрізана, 5 - стріловидна, 6 - списовидю, 7 - нерівнобока, 8 - звужена; Б — форма верхівки листової пластинки: 1 - тупа, 2 - зрізана, 3 - гостра, 4 - загострена, 5 - гострокінцева, 6 - виїмчата; В — форма краю листової пластинки: 1 - цілокрай, 2 - зубчастий, 3 - пилчастий, 4 - двічіпилчастий, 5 - городчастий, 6 - виїмчастий, 7 - хвилястий; Г — жилкування листової пластинки: 1 - дихотомічне, 2 - пальчасте, 3 - перисте, 4 - паралельне, 5 - дугове.

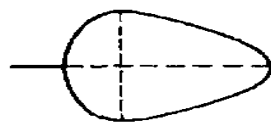
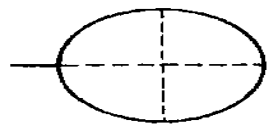
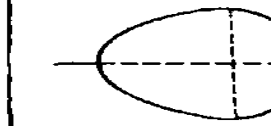


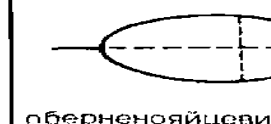



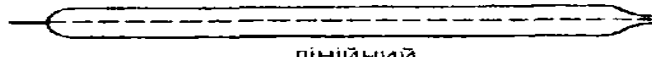
	найбільша ширина знаходиться ближче до основи листка	найбільша ширина знаходиться посередині листка	найбільша ширина знаходиться ближче до вершини листка
довжина дорівнює ширині або перевищує її небагато	 широкояйцевидний	 округлий	 оберненояйцевидний
довжина перевищує ширину в 1,5-2 рази	 яйцевидний	 еліптичний	 оберненояйцевидний
довжина перевищує ширину в 3-4 рази	 вужкояйцевидний	 ланцетний	 оберненовужкояйцевидний
довжина перевищує ширину більш ніж в 5 разів	 лінійний		

Рис 7. Узагальнена схема форми листкової пластинки.

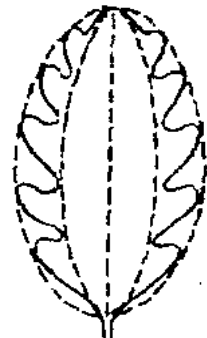
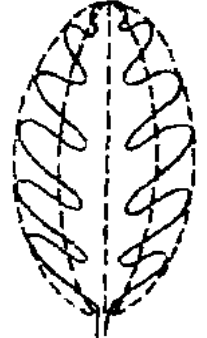
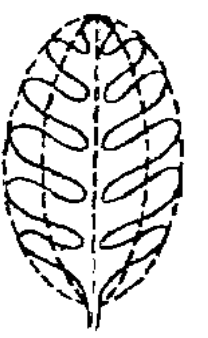
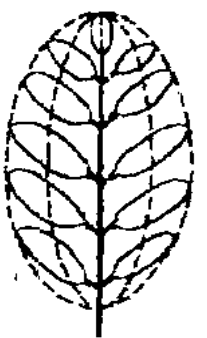

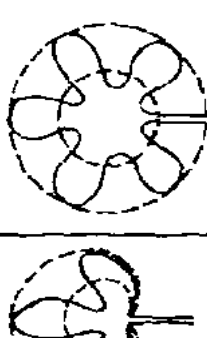
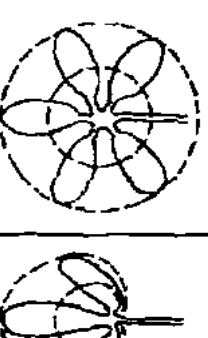
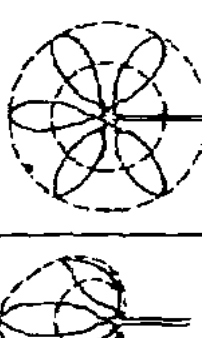
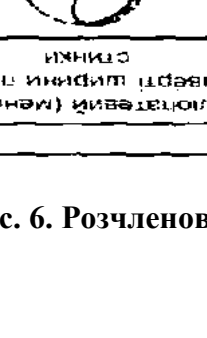
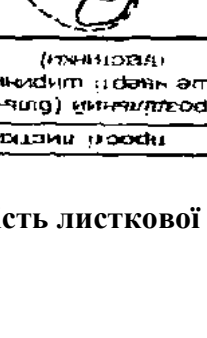
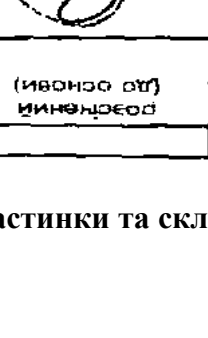
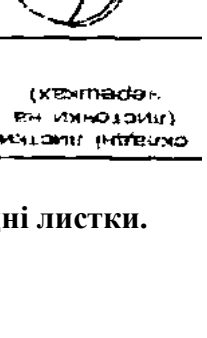
				
перисте				
пальчасте				
грібчасте	прості листки	розчленний (більше м'якоти ширини) (перистий)	розчленний (до основи) (перистий)	складні листки (листочкові) (перистий)
	листяний (менше м'якоти ширини) (листяний)			

Рис 6. Розчленованість листкової пластинки та складні листки.

СПЕЦІАЛІЗАЦІЇ ТА МЕТАМОРФОЗИ ПАГОНІВ

У типовому випадку вегетативний пагін виконує функцію повітряного живлення. Однак іноді, в процесі пристосування до умов навколишнього середовища, змінюється його функція. Це призводить до видозміни пагона, тобто метаморфозу. В природі, у трав'янистих багаторічників метаморфози пагона часто пов'язані з функцією запасання поживних речовин, а також служать, в більшості випадків, для вегетативного розмноження. Метаморфози (видозміни) пагона бувають **підземні** та **надземні**. Підземні видозміни пагонів. Ці видозміни виконують дуже важливі функції: вони є органами накопичення поживних речовин, забезпечують вегетативне розмноження рослин, а також зберігають рослини при несприятливих умовах оточуючого середовища (низькі температури, довготривала нестача вологи). Весною з них розвиваються нові надземні пагони.

Кореневище — підземний пагін, який зовні нагадує корінь, але, на відміну від нього, має добре виражену метамерну структуру (принаймні, в молодій частині): міжвузля, вузли та лусковидні листки, в пазухах яких розміщуються бруньки (пирій повзучий, хвощі, конвалія). З цих бруньок формуються бічні відгалуження кореневища (вороняче око) або надземні пагони (купина). Додаткові корені розвиваються на вузлах кореневища, замінюючи кореневу систему. У стеблі кореневища (а іноді і в листках) відкладаються запасні поживні речовини.

За напрямком росту розрізняють **горизонтальне**, **косе** або **вертикальне кореневище**, а за способом виникнення — **епігеогенне** та **гіпогеогенне**. **Епігеогенне кореневище** формується у процесі поступового перетворення осей надземних пагонів на підземні, завдяки їх засипанню і втягуванню в ґрунт. У складі **гіпогеогенного кореневища** залишаються лише ті ділянки пагона, які ніколи не росли надземно. Воно виконує функції відкладання запасних речовин, закладання бруньок відновлення, а також вегетативного розмноження. Остання функція кореневища спостерігається в багаторічних рослин, котрі, як правило, не мають у дорослому стані головного кореня.

Анатомічна будова кореневища типово стеблова. Однак під впливом підземного способу життя в кореневищі іноді розвиваються структурні елементи, характерні для кореня, а саме: між корою та центральним циліндром з'являється двошарова ендодерма з клітинами, оболонки яких підковоподібно потовщені.

Враховуючи довжину міжвузлів кореневища, величину приросту за рік, розрізняють **довгі** (пирій, куничник, китник), **короткі** та **вкорочені кореневища** (півники, купина). За цією ознакою серед кореневищних видів

виділяють короткокореневищні, середньокореневищні та довгокореневищні життєві форми рослин. Рослини з горизонтальними довгими кореневищами, що формують багато надземних пагонів, швидко займають великі площі. Якщо це бур'яни (пирій), то боротьба з ними досить складна. Такі рослини використовують для закріплення пісків (осока). В лукивництві злаки з довгими горизонтальними кореневищами називають *кореневищними* (тонконіг, мітлиця), а з коротким — *кущовими* (тимофіївка, біловус). Кореневища властиві, головним чином, для багаторічних трав'янистих рослин, але іноді розвиваються і у кущів (бересклет) та кущиків (брусниця, чорниця).

Каудекс — багаторічний орган пагонового походження. Разом з коренем він служить місцем відкладання запасних речовин, несе на собі безліч бруньок відновлення, частина яких може бути сплячими. Каудекс буває підземним, рідше — надземним. Він утворюється з коротких основ відмерлих напіврозеткових квітконосних пагонів або укорочених осей розеткових пагонів, які занурюються в ґрунт.

Від кореневища каудекс відрізняється способом відмирання. Зокрема, каудекс не відмирає з нижнього кінця, а розростаючись і потовщуючись за рахунок камбію, поступово переходить в багаторічний корінь, котрий теж потовщується. Каудекс та потовщений корінь поступово відмирають, руйнуються в напрямку від центра до периферії, за рахунок розпаду паренхімних тканин серцевини та деревини. В центрі каудекса утворюється порожнина. Пізніше каудекс разом з коренем може розділитися поздовжньо на окремі ділянки — *партикули*. Каудексових рослин багато серед представників родини бобових, зонтичних та айстрових.

Бульби — потовщені підземні видозмінені пагони з одним або декількома зближеними міжвузлями. Вони утворюються на кінцях видовжених підземних пагонів, які називаються *еталонами*. Верхівкова брунька столона потовщується, його вісь розростається і перетворюється на бульбу, а від лусковидних листків залишаються лише *брівки*. В пазухах кожної брівки сидять групи *бруньок вічка*, одна з яких, за сприятливих умов, проростає в новий пагін. Столони з часом руйнуються, а бульби служать органами вегетативного розмноження.

Внутрішня структура бульби картоплі свідчить про її пагонову природу. В молодому стані зовні бульба вкрита епідермісом, який з часом заміщується перидермою. Основну масу бульби становить серцевинна паренхіма. Як у коровій, так і в серцевинній паренхімі накопичується багато крохмальних зерен. По камбіальному кільцю на великій відстані один від одного розміщуються слабозвинуті провідні пучки. Бульби

пагонового походження характерні не лише для картоплі, а й для деяких інших рослин, наприклад топінамбура — земляної груші, де вони утворюються на вкорочених підземних пагонах.

Цибулина — видозмінений підземний, дуже вкорочений пагін, який за будовою нагадує бруньку. Зовні вся цибулина покрита сухими буруватими лусками. Вкорочена стеблова частина називається *денцем*. До нього прикріплюються тісно розміщені м'ясисті видозмінені листки, в яких накопичуються запасні поживні речовини. Від денця розвиваються численні додаткові корені. Цибулини характерні для рослин — **ефемероїдів**, котрі мають короткий період вегетації і зростають переважно в умовах аридного клімату. Розрізняють цибулини з кореневищами і без них. Цибулини з кореневищами розмножуються за допомогою відкидків, що розвиваються із дінця, вони видовжуються і утворюють нову цибулинку, котра вкорінюється на якійсь відстані від материнської цибулини. Такий спосіб розмноження властивий для тюльпана Біберштейна. Цибулини різних рослин різняться як за біологічними, так і за морфологічними особливостями. Так, у деяких рослин (цибуля, гіацинт, тюльпан) вони покриті цілісними плівчастими лусками. Такі цибулини називаються *плівчастими*. В інших рослин, наприклад у лілії, вони вкриті маленькими лусками. Такі цибулини називаються *лусковидними*. У більшості цибулин зовнішні сухі луски відіграють захисну роль для внутрішніх – соковитих і м'ясистих. У пазусі останнього листка виникає заміщуюча брунька, з якої наступного року розвивається стрілка, а на ній – квітка. У пазухах решти листків закладаються дочірні цибулинки, які в народі називають “зубки” або “дітки”. Багато їх утворюється у часнику, формуючи *складну цибулину*, з простих дочірніх цибулинок.

Бульбоцибулина — підземний видозмінений орган, який зовні нагадує цибулину, а в розрізі — бульбу. На відміну від цибулини, в бульбоцибулині запасні речовини накопичуються в стебловій частині — денці (шафран, косарики).

Підземними столонами та підземними бульбами. називають недовговічні горизонтальні слабкі підземні пагони з лусковидними безбарвними листками та бульбами на верхівці. Вони, на відміну від кореневища, не виконують функції запасання поживних речовин, а верхівкові їх бруньки потовщуються, перетворюючись в бульби. Підземні столони утворюються у картоплі. На батьківщині — це багаторічна рослина, яка відновлюється та розмножується бульбами. У нас щорічно штучно висаджується бульбами заради одержання урожаю нових бульб. Весною з вічок виростають квіткові пагони, а з пазух підземних лусковидних листків, частково і надземних, засипаних ґрунтом, на цих

пагонах утворюються білі столони, трохи товстіші від численних придаткових коренів. Після утворення бульб столони руйнуються, а бульби стають органами вегетативного розмноження. Бульби відрізняються від кореневищ підземного походження кулястою або овальною формою, більшою товщиною і подальшою редуцією листків, які стають лише брівками. Однак, в природі є багато перехідних форм між бульбами та товстими кореневищами, як у ранника вузлуватого, чистецю болотного, м'яти польової тощо.

Надземні видозміни пагонів. Ці видозміни виникають в результаті пристосування рослин до режиму зволоження і спрямовані на збереження води в надземній частині рослин впродовж посушливого періоду.

Філокладії формуються в пазухах видозмінених лусковидних листочків і мають обмежений ріст. Це — плоскі листкоподібно розширені пагони, які виконують функції листків. На філокладіях утворюються лусковидні листки, а в їх пазухах на квітконіжках — квітки або суцвіття і плоди, що свідчить про їхню пагонову природу (рускус та філантус). Анатомія філокладіїв також підтверджує їх стеблову будову.

Кладодії, як і філокладії — листкоподібно сплющені стебла, котрі виконують функцію листків, але, на відміну від філокладіїв, вони здатні до необмеженого наростання. Кладодії зустрічаються в спаржі, австралійської мюленбекії.

Філодії — це сплющені листкоподібно розширені черешки листка з ксероморфною структурою, які беруть на себе функцію фотосинтезу через редуцію листкової пластинки. Такі видозміни характерні для рослин, що зростають в умовах посушливого клімату, наприклад у багатьох австралійських акацій.

Колючки поширені у дводольних деревних рослин, їх мають також деякі трав'янисті рослини. Вони бувають листового (кактус, барбарис) та стеблового (глід, дикі яблуня, груша, терен) походження. Колючки замість листочків звичайно з'являються у рослин посушливих місць зростання. Це, в першу чергу, пов'язано із пристосуванням до економного використання води шляхом зниження транспірації. Типовим прикладом такої видозміни є колючки кактуса. Вони виконують і захисну функцію, захищаючи соковиті стебла кактуса від поїдання тваринами. Колючки з'являються і у рослин, що зростають в умовах достатнього зволоження, вони мають виключно захисне значення (барбарис).

Про пагонову природу колючок свідчить їх здатність до галуження (гледичія), утворення листків, квіток, плодів (терен), вони мають дуже розвинену деревину та механічні тканини, завдяки чому набувають міцності.

Надземні столони — це недовговічні повзучі пагони, які утворюються, головним чином, для поширення і вегетативного розмноження. Вони мають довгі міжвузля і зелені листки. На вузлах з нижнього боку утворюються додаткові корені, а з верхівкової бруньки — вкорочений пагін (розетка), який після відмирання столона продовжує самостійне існування. Надземні столони, які втратили функцію фотосинтезу і виконують, в основному, функцію вегетативного розмноження, іноді називають вусами (суниці).

Вусики — видозміни пагонів або листків, які в процесі тривалого верхівкового росту здатні закручуватися навколо опори. Вусики пагонового походження характерні для різних видів винограду, страстоцвіту та інших рослин. У багатьох бобових у вусики перетворюється верхня частина складного листка (спільна вісь, або рахіс, та декілька листочків), як наприклад, у горошку. У чини вся листкова пластинка видозмінена у розгалужений вусик, а фотосинтезуючу функцію беруть на себе великі зелені прилистки. У вусик може перетворюватися і черешок листка (настурція, ломиніс, непентес), а також прилистки (сассапарель) або верхівка простого листка (рябчик).

Надземні бульби — являють собою потовщення головного стебла (кольрабі, сукулентні рослини), або бічних пагонів у епіфітних тропічних орхідей. У деяких орхідей одне чи декілька міжвузлів у основі пагона потовщуються і утворюють *туберидії* — надземні бульби з вмістом поживних речовин. Дрібні *цибулинки*, що являють собою метаморфози листків або квіткових бруньок і утворюються в суцвіттях (цибуля, часник) та в пазухах листків (лілії), називаються *бульбилами*.

Пагони сукулентів. *Сукулентами* — називають рослини із соковитими тканинами, спеціалізованими на запасання води. Більшість з них росте в аридних регіонах або просто в умовах тривалої нестачі вологи. Водозапасаючими органами можуть слугувати стебла, листки, бруньки.

Стеблові сукуленти зустрічаються серед представників американських кактусів, африканських молочаїв та ластівневих. У цих рослин листки метаморфізуються в колючки або зникають зовсім, соковиті стебла запасують воду і здійснюють фотосинтез. Стебла у них стають колоновидними або кулястими, в результаті конвергентної еволюції в подібних умовах абсолютно схожими зовні, хоча рослини відносяться до різних родин, тобто не є родичами.

У стеблових сукулентів метаморфізовані цілі системи пагонів, а не лише складові їх частини, що і бачимо на прикладі вище розглянутих рослин. Такі ж видозмінені системи пагонів є у представників родини

лободових. Окремі соковиті членики стебла солянок — це метамерії пагона.

Листкові сукуленти характерні для родини товстолистих, представники якої мають соковиті листки, що запасують воду. Сюди відносяться молодило, очитки, родіола рожева та інші рослини пісків та гірських районів. Листковими сукулентами є ряд рослин пустель, що культивуються в кімнатах: агава, алое, гастерія та ін. До листкових сукулентів можна віднести каланхое Дегремона, що походить з Мадагаскару та вирощується в кімнатах під назвою “бріофілюм”, або “дерево Гете”.

Качан — метаморфізована велика брунька капусти, яка накопичує протягом першого року життя багато вологи та запасних речовин, переважно цукрів. Такий видозмінений пагін виник як пристосувальна форма у середземноморському кліматі, де запас води в качані дозволяє рослині пережити сухе жарке літо.

Здерев'янілі стебла (стовбури та сучки дерев). Після втрати асиміляційної функції частина пагонів дерев залишається як основні скелетні осі, які виконують механічну, провідну та запасуючу функції протягом десятків років. Весь пагін видозмінюється: потовщується вісь за рахунок діяльності камбію, утворюється лігніфікована вторинна деревина, перидерма, кірка. Бруньки перетворюються в сплячі.

Надземні столони та вуса. Надземними столонами називають недовговічні повзучі пагони, які здійснюють фотосинтез і служать для захоплення території та вегетативного розмноження. Їх можна побачити у багатьох рослин: перстача гусячого, костяниці, зеленчука жовтого, мітлиці повзучої та ін. Надземні столони називають ще *батогами*. Вони вкриті невеликими зеленими листками. Пагін у горлянки живе 3-4 роки і завершується цвітінням. А сам батіг захоплює нові території, фотосинтезує і, утворюючи нові розетки, слугує розселенню та вегетативному розмноженню. До початку цвітіння він руйнується і, відігравши свою роль, гине.

У суниць надземні столони називають *вусами*. Ці столони, як і у інших згаданих вище рослин, не накопичують поживних речовин. Вони ще більш спеціалізовані для вегетативного розмноження, тонкі, слабкі, з дуже довгими міжвузлями, без зелених листків, а лише з лусковидними, з пазах яких можуть виростати бічні столони — вуса з дочірніми розетками. Майже одразу після вкорінення верхівкової бруньки вуса висихають і руйнуються, розетки відокремлюються в тому ж році або весною наступного року. Розеткові пагони багаторічні, у суниць цвітуть і плодоносять багато років підряд. У культурі на старих розетках урожай

знижується, тому ділянку постійно обновлюють, розріджують і насаджують молоді розетки.

Ловильні апарати — це видозмінені листки комахоїдних рослин, які пристосувались до уловлювання дрібних комах, що забезпечує їм додаткове азотне живлення (росичка, непентес). Вони мають форму глечиків, урнчок, пухирців, або пластинок, що згортаються. Невеликі комахи, потрапляючи в них, гинуть, розчиняються за допомогою ферментів і поглинаються рослиною.

У деяких рослин відмічається повна **редукція листків** у зв'язку із переходом до паразитичного способу життя (повитиця, петрів хрест).

ВІДТВОРЕННЯ ТА РОЗМНОЖЕННЯ РОСЛИН

Відтворенням називають здатність організмів давати подібне до себе потомство.

Розмноженням називають процес, за якого утворення потомства спричиняється до збільшення числа особин даного виду. Завдяки розмноженню забезпечується тривале існування виду в просторі і часі. Втрата здатності як до відтворення, так і до розмноження призводить до вимирання виду. Загалом потенційна здатність до розмноження у рослин дуже висока. Звичайно вони утворюють багато насіння і спор, з яких розвиваються нові покоління рослин, а отже, продовжується існування виду. Нових особин може бути більше, ніж батьківських, стільки ж або й менше. Чисельність дочірніх особин значною мірою залежить від зовнішніх умов.

При розмноженні рослин частинками тіла (наприклад, суниць вусами чи верби живцями) відбувається і розмноження, і відтворення. Дочірні особини за такого способу розмноження абсолютно подібні до батьківських. В результаті ж статевого процесу з'являються нові особини, які відрізняються від батьківських форм, а кількість їх, як правило, збільшується. Слід відзначити, що утворення потомства не завжди веде до збільшення чисельності виду, тобто до розмноження. Зокрема, якщо кількість дочірніх особин дорівнює кількості батьківських форм або ще менша за останню, то відбувається заміщення старих особин новими, а не розмноження. На заростку папороті, наприклад, після запліднення яйцеклітини утворюється один проросток (спорофіт), а сам гаметофіт (заросток) швидко гине. В цьому разі немає ані розмноження (збільшення кількості особин), ані відтворення (дочірні особини не схожі на батьківські), однак існування виду добре забезпечене.

Типи розмноження

Нові особини можуть виникати від батьківських форм нестатевим

шляхом (без участі гамет і статевого процесу) і статевим (в результаті статевого процесу). Відповідно до цього розрізняють **нестатеве і статеве розмноження**. При **нестатевому розмноженні** в широкому розумінні батьківська форма розділяється на частини поділом одноклітинних організмів (наприклад, водоростей) або вегетативного тіла чи окремих органів (стебел, коренів, листків) на живці або утворенням вегетативних зачатків (бруньок, бульб, цибулин). Така форма нестатевого розмноження називається **вегетативним розмноженням**. Нестатевим також є спорове розмноження — за допомогою спеціалізованих клітин — спор. Це найдавніший спосіб розмноження одноклітинних організмів (водоростей), однак воно має місце і в багатоклітинних. У вищих рослин при утворенні спор зменшується кількість хромосом, тому дочірні і батьківські особини не тотожні і хоч частково, але різняться між собою.

В онтогенезі рослин розмноження може бути одноразовим або багаторазовим, відповідно до цього й організми називають **моноциклічними** або **поліциклічними**.

Один і той же організм може розмножуватись і нестатевим, і статевим шляхом. **Статевим** називають такий тип розмноження, за якого нові особини утворюються в результаті статевого процесу, тобто внаслідок злиття (**копуляції**) двох статевих клітин (**гамет**) і формування **зиготи**. Ядро зиготи має подвійний набір хромосом від двох генетично різних батьків. Це спричиняється до підвищення генетичної мінливості потомків і створює, сприятливі умови для природного добору.

Вегетативне розмноження. В основі вегетативного розмноження, тобто утворення нових особин з частин батьківської форми, лежить **регенерація**, за якої відділена від батьківського організму життєздатна частина вегетативного тіла утворює всі органи і живе як самостійний організм. Вегетативне розмноження відбувається в рослин різних рівнів організації від водоростей до покритонасінних, а в деяких з них (наприклад, в елодеї) є єдиним способом розмноження або чергується з іншими способами. Потомство, яке утворюється з однієї батьківської особини вегетативним шляхом, називається **клоном**. Таке розмноження має важливе значення в селекції рослин, оскільки при цьому зберігаються без відхилень сортові ознаки рослин (відбувається відтворення). Проте інколи при значній тривалості може знизитися стійкість рослин, або можуть постаріти ферментативні системи, може скоротитися загальний вік рослин.

Розрізняють природне та штучне вегетативне розмноження, але між ними важко провести межу.

Природне вегетативне розмноження відбувається без втручання

людини. Це поділ клітини або талому (слані) в нижчих рослин і печіночників, поділ частин тіла у інших вищих рослин, зокрема розмноження кореневищами (більшість багаторічних трав), цибулинами (цибуля, тюльпан, проліска тощо), бульбами (ряст, цикламен, топінамбур), кореневими паростками (багато які багаторічники, наприклад хрін, осот, жовтий осот тощо: кущі і дерева (бузок, терен, малина, осика тощо), відсадками (липа, агрус, ялиця тощо), надземними повзучими пагонами (столонами) (суніці, перстач гусячий, косяниця, розхідник тощо).

В природі рослини часто розмножуються виводковими бруньками. В нижчих рослин і мохоподібних їх краще називати виводковими тільцями (маршанція, тетрафіс, брій тощо). Виводкові бруньки у вищих рослин утворюються по краях листків (каланхое), на жилках листків (аспленій) та в пазухах листків (зубниця бульбиста, лілія цибулинконоспа, пшінка весняна), у суцвіттях (часник, гірчак) (рис. 90). Часто виводкові бруньки перетворюються зразу ж на пагони, які після опадання відразу вкорінюються. Це явище властиве рослинам полярних областей, степів, високогір'я (деякі очитки, костриці, тонконіг бульбистий тощо). Однак, не варто називати ці рослини живородними. Справжнє живородіння характерне для мангрових рослин, у яких насіння проростає ще на материнській особині, і в мул зони припливу падає вже готовий проросток (ризофора). Різновидом виводкових є зимуючі бруньки водних рослин *гібернакули*. Такі бруньки формуються восени в стрілолиста, жабурника, тілоріза, пухирника тощо. Весною вони розвиваються в нові особини.

Деякі рослини надзвичайно інтенсивно розмножуються вегетативним шляхом. Так, ряски товстим шаром вкривають всю поверхню водойм зі стоячою водою, а хвощ польовий та пирій повзучий буйно розростаються на полях.

Штучне вегетативне розмноження. Штучно людина розмножує рослини бульбами, цибулинами, кореневищами, поділом дернинних рослин і куща, кореневими паростками, повзучими стеблами, відсадками.

Дуже часто для вегетативного розмноження використовують живці — штучно відокремлені від материнської рослини пагони, які потім вкорінюють. Живці можуть бути стеблові, кореневі, листові. Зимові стеблові живці (без листків) завдовжки 20-30 см надрізають у період зимового спокою, зберігають у вологому піску і весною висаджують у субстрат. У літніх стеблових живців (завдовжки 2-4 см) укорочують наполовину листки створивши вологу камеру в парнику або теплиці, вкорінюють їх у нахиленому стані. На таких живцях вниз утворюється калюс, на ньому завдяки дії індолилоцтової кислоти з'являються додаткові корені. Живцями розмножують тополі і верби, смородину, троянди, фікуси

та багато інших. Листковими живцями розмножується бегонія, колеус, узамбарська фіалка (сенполія фіалкоцвіта), глоксинія тощо. Кореневі живці завдовжки 10-20 см заготовляють восени, зберігають у піску, а навесні висаджують у субстрат. Так, розмножують сливу, вишню, малину, цикорій тощо.

Щеплення, або **трансплантація** є типовим штучним вегетативним розмноженням. Воно зовсім не зустрічається в природі і полягає в пересаджуванні частин однієї рослини на іншу з наступним зростанням їх. Найбільш ефективним є щеплення при розмноженні потрібного сорту з максимальним збереженням усіх його якостей. Найчастіше щеплення застосовують, коли треба розмножити сорти плодових, кісточкових, винограду тощо. Для цього використовують стебло і кореневу систему дички, яку називають **підщепою**. До не прищеплюють живець сортової рослини (**прищепу**), яку хочуть розмножити. Є різні способи щеплення, зближення, або аблакткування (щільно притискають обидва пагони сусідніх рослин з однаковими смужками зрізів); копулювання (складають щільно навкис зрізані живець прищепи і пагін підщепи які повинні бути однакового діаметра); під кору (при меншому діаметрі прищепи її вставляють під добре відстаючу кору підщепи); в розщип; окулірування, або щеплення вічком (в Т-подібний розріз на підщепі поміщають бруньку зі щитком — шматком кори, деревини і частиною черешка листка). Щеплення роблять наприкінці літа і весною.

Клональне мікророзмноження рослин. Одним з найефективніших і економічно вигідних способів вегетативного розмноження є клональне, мікророзмноження рослин у культурі *in vitro*. Методом культури тканин і клітин (з однієї або з групи клітин) у стерильних умовах вирощують цілі рослини господарських цінних культур і безвірусних форм цукрового буряка, картоплі, винограду, декоративних та лікарських рослин тощо. Цей метод досить трудомісткий і вимагає дотримання суворої стерильності технологічного процесу, але він дозволяє швидко одержати масовий і до того ж безвірусний високосортний однорідний посадковий матеріал, скоротити строки одержання товарної продукції і забезпечує високі врожаї культивованих рослин. Особливо перспективний цей метод для біотехнології та селекції рослин, збереження біорозмаїття.

Спорове розмноження рослин. Розмноження спорами характерне і для нижчих рослин (водоростей), і для грибів, і для вищих спорових рослин (мохоподібних, плауноподібних, хвощів, псилютоподібних, папоротеподібних), на відміну від голонасінних і покритонасінних, котрі розмножуються насінням і тому називаються насінними рослинами. Формування спор на рослині називають *спороношенням*.

Спори — це спеціалізовані клітини, які забезпечують і розмноження, і розселення рослин. Вони гаплоїдні, виникають шляхом мітозу в деяких грибів і водоростей (це *мітоспори*) або шляхом мейозу у вищих рослин (це *мейоспори*). В багатьох рослин всі спори однакового розміру і мають однакові фізіологічні властивості. Такі спори називають *ізоспорами*, а рослини — *рівноспоровими*. У різноспорових рослин утворюються спори різного розміру: дрібніші — *мікроспори* (при проростанні вони дають чоловічі особини) та більші — *мегаспори* (при проростанні вони дають жіночі особини).

Утворюються спори в спеціальних органах нестатевого розмноження — *спорангіях*. В нижчих рослин спорангії одноклітинні, у вищих — багатоклітинні з археспоріальною тканиною всередині. З клітин археспорію формується спорогенна тканина, а з неї — спори. В нижчих рослин спори мають джгутики. Це рухомі *зооспори*. У вищих рослин спори нерухомі, розносяться вітром, мають двошарову оболонку, її зовнішній шар (*екзина*) товстий, а внутрішній (*інтина*) тонкий безбарвний.

Статеве розмноження. *Статевим* називають *розмноження*, за якого нові особини утворюються внаслідок статевого процесу, тобто злиття двох *гамет* — статевих клітин. У типовому випадку зливаються дві гамети протилежної статі: чоловіча гамета — рухомий *сперматозоїд* або нерухомий *спермій* та жіноча гамета — *яйцеклітина*. Злиття таких гамет називають *заплідненням*, або *сингамією*. В результаті утворюється— *зигота*, яка має диплоїдний набір хромосом, внаслідок рекомбінації яких потомство стає різноріднішим, ніж батьківські форми.

Варто розрізнити два поняття: статевий процес і статеве розмноження. Внаслідок *статевого процесу* від двох батьків народжується лише одна особина, а внаслідок *статевого розмноження* кількість особин збільшується за рахунок злиття великої кількості гамет, які продукуються батьківськими організмами.

Статеве розмноження характерне для всіх еукаріотичних організмів, які мають *гаметангії* — органи для формування гамет. Статевий процес за найпростішим типом — *хологамією* відбувається в деяких одноклітинних водоростей. У дуналієли зливаються цілі одноклітинні організми, які не

відрізняються за зовнішнім виглядом і в яких відсутні гаметангії. В решти нижчих рослин є одноклітинні гаметангії, а у вищих рослин — багатоклітинні. Чоловічі гаметангії у всіх рослин називаються **антеридіями**. Жіночі гаметангії в нижчих рослин називають **оогоніями**, у вищих — **архегоніями**. Гамети завжди голі, без твердої оболонки, часто мають джгутики.

Якщо зливаються гамети однакового розміру та форми, які відрізняються лише фізіологічно, то такий процес називають **ізогамією**. Вона притаманна деяким нижчим рослинам (зокрема, багатьом водоростям) і грибам. Гамети при цьому рухомі. Якщо ж зливаються гамети, які різняться розмірами (евдорина, ектокарпус), формою та поведінкою, то такий статевий процес називають **гетерогамією** — проміжна форма між ізогамією та оогамією. **Оогамія** — вища форма статевого процесу. Вона характерна для всіх вищих рослин і більшості нижчих. Жіноча гамета — яйцеклітина, нерухома, без джгутиків, з чималим запасом поживних речовин. Цей процес краще пристосований до наземних умов, оскільки зигота, що утворилася в результаті злиття двох гамет, захищена. Вищі форми рослин при заплідненні не потребують зовнішньої води. Все це свідчить про значну еволюційну просунутість вищих рослин, зокрема насінних.

Чергування поколінь та цикли відтворення у рослин

Чергування поколінь.

Для всіх організмів, які розмножуються статевим шляхом, характерне чергування ядерних фаз — диплоїдної та гаплоїдної. При статевому процесі відбувається подвоєння числа хромосом у ядрі зиготи. Щоб запобігти прогресуючому подвоєнню числа хромосом у ряді наступних поколінь, у результаті тривалої еволюції виробився протилежний процес — **мейоз** (редукційний поділ), внаслідок якого утворюються клітини з одинарним (гаплоїдним) набором хромосом в ядрі. Отже, запліднення дає початок диплоїдній фазі, мейоз — гаплоїдній. Ці два процеси тісно пов'язані між собою і фактично є частинами одного життєвого циклу. Організм, що утворився у результаті запліднення з диплоїдної зиготи (це диплоїдна ядерна фаза, або диплофаза), називається **диплобіонтом**. Організм, що утворився після мейозу і подальшого мітозу (це гаплоїдна ядерна фаза, або гаплофаза), називається **гапобіонтом**.

На відміну від вищих тварин і людини, в статевих клітинах яких мейоз відбувається безпосередньо перед утворенням гамет, у різних груп рослин мейоз відбувається в різні періоди їхнього життя, а також існує багато варіантів зміни ядерних фаз.

У бурої водорості фукуса, наприклад, кожна особина є

диплобіонтом, тобто всі її клітини мають подвійний набір хромосом. У статевозрілих особин утворюються *оогонії та антеридії*, в яких у результаті мейозу виникають гамети — гаплоїдні яйцеклітини та сперматозоїди. Після запліднення у воді диплоїдні зиготи покриваються оболонкою і дають початок новим диплобіонтам.

У багатьох водоростей (зелена водорість улотрикса) кожна особа є гапобіонтом, тобто всі її клітини, на відміну від фукуса, мають одинарний (не парний) набір хромосом. Спеціалізованих гаметангіїв в улотрикса немає, тому в кожній клітині нитчастого тіла статевозрілих особин у результаті мітозу можуть утворюватись *ізогамети*, що попарно зливаються у воді. Диплоїдна зигота покривається оболонкою і після періоду спокою мейотично ділиться, утворюючи чотири *мейоспори*. Отже, з диплоїдної зиготи утворюється не одна диплоїдна особина, як це відбувається у фукуса, а чотири гаплоїдних. Крім мейоспор, в клітинах тіла улотрикса можуть утворюватись і *мітоспори*. В улотрикса диплофаза представлена лише зиготою, тобто і в нього змінюються ядерні фази, але інакше, ніж у фукуса. Перехід від гаплоїдної фази до диплофази відбувається при заплідненні, а від диплофази до гаплофази — при утворенні мейоспор, а не гамет.

Таким чином, в обох варіантах зміни ядерних фаз є або диплобіонт (всі особини фукуса), або гапобіонт (всі особини улотрикса). В першому варіанті відсутній гапобіонт, а є лише гаплофаза у вигляді гамет; у другому — відсутній диплобіонт, а є лише диплофаза у вигляді зиготи.

У багатьох рослин в життєвому циклі може утворюватись і диплобіонт, і гапобіонт, які представлені різними поколіннями, що чергуються. *Чергуванням поколінь* називають закономірну зміну в життєвому циклі генерацій (поколінь, або біонтів), котрі відрізняються способом розмноження. *Диплобіонт* — це нестатеве (спорове) покоління, спорофіт, який розвивається із зиготи в результаті злиття двох гамет і продукує спори. *Гапобіонт* — це статеве покоління, гаметофіт, який розвивається із мегаспори і продукує гамети. *Органи нестатевого розмноження* (спорангії, зооспорангії) розвиваються на спорофіті; в результаті мейозу в них утворюються гаплоїдні спори, котрі проростають у нові статеві покоління. *Статеві органи* утворюються на гаметофіті, причому він може бути *одностатевим* (політрихум, маршанція, сальвінія) або *двостатевим* (плаун, орляк, чоловіча папороть). Гаметофіт та спорофіт можуть бути однакові морфологічно і за віком (ізоморфне чергування поколінь) або різко відрізнятися (гетероморфне чергування поколінь).

У водоростей зустрічаються обидві форми чергування поколінь.

Ізоморфна зміна поколінь притаманна більшості червоних, деяким бурим та деяким зеленим водоростям. У гаплоїдній фазі такі водорості розмножуються статевим шляхом, тобто утворюють гамети, котрі при заплідненні зливаються в зиготу. При проростанні зигота дає нову водорість з диплоїдним числом хромосом, яка може бути цілком схожа на гапобіонт або більш-менш (у деяких навіть дуже різко) різнитися від нього. Ця диплоїдна форма розмножується нестатевим шляхом, спорами, при утворенні яких відбувається редуційний поділ. Зі спор розвивається гаплоїдна водорість, котра продукує гамети; зигота знову дає диплоїдну особину, яка розмножується нестатевим шляхом тощо. Таким чином, тут має місце не лише зміна гаплоїдної та диплоїдної фаз, а й відповідне чергування статевого і нестатевого поколінь, котрі розмножуються статевим і споровим способами. Така зміна поколінь притаманна батрахоспермуму з червоних водоростей, ектокарпусу з бурих, кладофорі скупченій із зелених.

При **гетероморфній зміні поколінь** обидва покоління розвиваються або незалежно одне від одного (ламінарія, рівноспорові папороті, плауни, хвощі), або одне з поколінь, яке не може самостійно розвиватися, існує за рахунок іншого (мохи і всі насінні рослини). При цьому в циклі розвитку переважає лише одне з поколінь (гаметофіт або спорофіт). У вищих рослин до **гаметофітної лінії еволюції** відносяться лише мохоподібні, в яких спорофіт (спорогон) розвивається на гаметофіті, тобто на зеленій рослині, а до спорофітної — решта вищих рослин. **Спорофіт** (він же диплобіонт) — це листкостеблова рослина, на якій розвиваються спорангії. **Гаметофіт** (заросток) розвинутий слабше, недовговічний (за винятком плаунів) і представлений двостатевим або одностатевим таломом, який живе самостійно (папороті, плауни, хвощі). В голонасінних і квіткових рослин гаметофіти являють собою дрібні мікроскопічні утвори, котрі розвиваються частково або повністю на спорофіті, причому за його рахунок.

Цикли відтворення

Поняття про цикли відтворення. В часі життя кожного виду відбувається у формі безперервної зміни послідовних поколінь особин, обумовленої здатністю кожної особини давати потомство. Потомство виникає різними шляхами.

Статевий процес та мейоз закономірно чергуються, спостерігається правильна зміна ядерних фаз, процесів утворення спорангіїв, гаметангіїв і гамет, сингамія, зміна морфологічних та фізіологічних станів особини. Інколи все це повторюється в кожному поколінні. Якщо особини всіх поколінь однакові (лише диплобіонти чи лише гапобіонти), відтворення

здійснюється без зміни поколінь. У папороті, плауна, хвоща чергуються два різних покоління, між якими розподілені функції утворення гамет і мейоспор. Дочірні особини при цьому не подібні до батьківських: поява їх не є відтворенням, воно здійснюється лише через одне покоління. Спорофіт утворює лише гаметофіти (зі спор), гаметофіт утворює лише спорофіт (через статевий процес).

Отже, в житті виду (послідовній зміні поколінь особин) чітко виділяються цикли відтворення, які часто називають циклами розвитку. **Цикл відтворення** — це відрізок життя виду, обмежений двома однойменними етапами: від гапlobіонта до гапlobіонта, від спорофіта до спорофіта, від зиготи до зиготи, від мейоспори до мейоспори. В ході циклу відтворення обов'язково відбувається зміна ядерних фаз.

У природі існує багато циклів відтворення, особливо вони різноманітні в нижчих рослин. Подібні між собою цикли відтворення у хвощів, плаунів, рівноспорових папоротей. Дещо відмінне, але явне чергування поколінь мають різноспорові папоротеподібні (сальвінії) та різноспорові плауноподібні (плаунки). І зовсім специфічним чергуванням поколінь, навіть прихованим, а не явним, характеризуються насінні рослини, в яких гаметофіти дуже редуковані.

Мохоподібні. Розглянемо на прикладі рунянки звичайної чергування поколінь у мохоподібних.

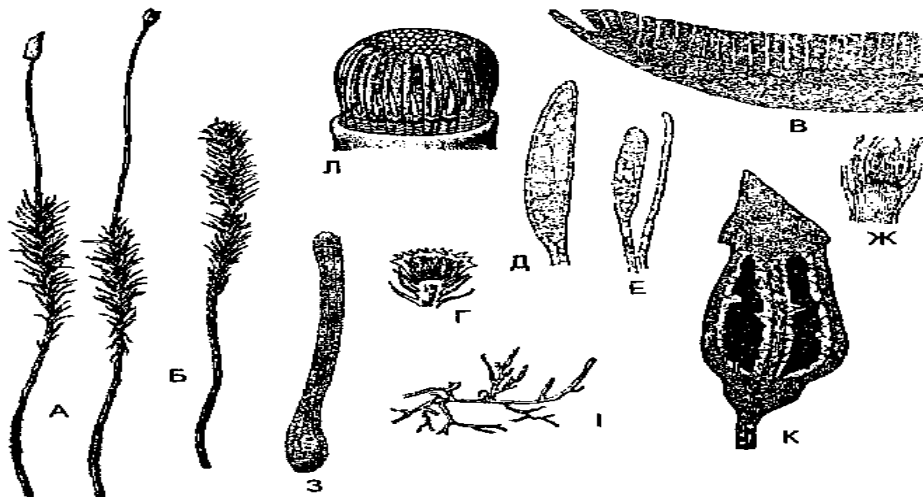


Рис. 7. Зозулин льон (*Polytrichum commune*): А — жіноча рослина зі спорогоном (з ковпачком і без нього); Б — чоловіча рослина з розеткою на верхівці; В — поперечний зріз листка з асиміляторами; Г — верхівка чоловічої рослини з антеридіями і парафізами; Д — антеридій: ніжка, оболонка і спермагенна тканина; Е — форми парафіз; Ж — верхівка жіночої рослини: архегонії оточені листками; З — архегоній: у його шийці каналцеві клітини, в черевці — яйцеклітина, над нею черевцева каналцева клітина; І — протонема моху з ризоїдами і бруньками; К — поздовжній зріз спорогона: всередині спорангій, що оточує колонку, нагорі кришечка; Л — перистом з епіфрагмою.

На верхівках стебла цієї рослини та багатьох інших мохів утворюються чоловічі (антеридії) та жіночі (архегонії) органи статевого

розмноження. Вони оточені листками і розміщені на різних особинах. **Антеридії** має вигляд продовгуватого або округлого мішечка з одношаровою стінкою, що оточує дрібні сперматогенні клітини. Із кожної **сперматогенної клітини** утворюються один або два спіральні зігнуті сперматозоїди (сперматозоони) з двома довгими джгутиками на передньому кінці.

Архегонія завжди багатоклітинний і схожий на колбу з довгим горлом. У нижній здутій частині архегонія (в черевці) розташовується не вкрита оболонкою жіноча статеві клітина (**яйцеклітина**), а над нею — маленька **черевцева каналцева клітина**. У вузькій верхній частині архегонія (**шийці**) утворюється канал, який містить дрібні **каналцеві клітини**. Ці клітини розпливаються в слиз, який заповнює канал шийки і частково виходить назовні крізь розкриті на верхівці шийку. Одночасно на верхівці розкриваються антеридії, і звільнюються численні сперматозоїди. Рухаючись у воді (без якої запліднення неможливе), сперматозоїди за допомогою джгутиків направляються до архегоніїв, оскільки їх приваблюють речовини, що містяться в слизі каналу шийки архегоніїв. Один із сперматозоїдів проникає в шийку архегонія, направляється до яйцеклітини і зливається з нею. Запліднена яйцеклітина покривається оболонкою, одразу починає ділитись і утворює спорофіт, який у мохоподібних називають **спорогоном**. Він дуже редукований і являє собою коробочку на ніжці, яка закінчується гаусторієм у стеблі моху. Всі клітини спорогонія утворились із зиготи і мають подвійний набір хромосом. У коробочці з клітин археспорія після редукційного поділу їхніх клітинних ядер утворюються мікроскопічне дрібні одноклітинні гаплоїдні спори, котрі служать для нестатевого розмноження, бо виникли нестатевим шляхом.

У вищих спорових рослин утворенню спор передують редукційний поділ, і зі спор розвивається інше покоління (гаметофіт) з іншим числом хромосом, відмінне від рослини, яка утворила спори.

Після дозрівання спор у коробочці з неї опадає кришечка, спори висіваються, разносяться вітром і, потрапивши в сприятливі умови, проростають. Із проростаючої спори утворюється **протонема** — дихотомічно розгалужена нитка, на якій формуються бруньки. З них розвиваються листкостеблові різностатеві рослини моху, які далі утворюють на верхівках статеві органи — антеридії та архегонії. Клітини протонемі і утворені на них типові рослини моху із статевими органами мають ядра з гаплоїдним числом хромосом. Диплоїдна фаза починається із запліднення і закінчується під час поділу клітин археспорія перед утворенням спор. Отже, коробочка на ніжці з гаусторієм (спорогон) є

диплоїдом.

Таким чином, у циклі розвитку мохів відбувається правильне чергування статевого і нестатевого способів розмноження. Органи статевого розмноження утворюються на листкостебловій або таломній рослині, яка разом з протоневою є статевим поколінням, або гаметофітом, адже його клітини мають ядра з гаплоїдним числом хромосом. Клітини, які служать для нестатевого розмноження (спори), утворюються в спорогоні, котрий є нестатевим поколінням, або спорофітом; його клітини, за винятком спор, мають ядра з диплоїдним числом хромосом. Спорофіт, хоча й відмежований морфологічно й анатомічно від гаметофіта, ніколи не відокремлюється від нього і живиться або повністю за рахунок останнього, або, маючи хлорофіл, утворює органічні речовини і бере з гаметофіта воду та неорганічні солі. Після розсіювання спор спорофіт відмирає.

Отже, в циклі розвитку мохів чергуються два покоління, причому домінує статеве покоління (гаметофіт), а нестатеве (спорофіт) — має менший вік і повністю залежить від гаметофіта.

Рівноспорові плауни. Розглянемо на прикладі плауна булавовидного чергування поколінь у плаунів. На верхівках вертикальних пагонів рослин утворюються спороносні колоски (*стробіли*), до осі яких прикріплюються *спорофіли* з нирковидними *спорангіями*. Зі спорогенної тканини в спорангіях шляхом мейозу утворюються однакові *мейоспори*. Після дозрівання їх спорангії розкриваються поперечною щілиною, спори висипаються, підхоплюються вітром і розносяться.

За сприятливих умов спори дуже повільно проростають у безбарвний підземний *заросток* (гаметофіт), що веде сапрофітний спосіб життя. У плауна булавовидного гаметофіт двостатевий, на ньому утворюються архегонії та антеридії типової будови. Запліднення можливе лише при наявності води, в якій рухаються дводжгутикові сперматозоїди від антеридія до шийки архегонія.

Після злиття гамет, утворених шляхом мітозу, виникає диплоїдна зигота, з якої бере початок *диплобонт*, тобто нестатеве покоління (спорофіт). Спершу утворюється *зародок*, котрий живиться за рахунок гаметофіта, а далі, з появою листків і кореня, він переходить до самостійного життя. Отже, в плауна чергуються два незалежних самостійних покоління, які виконують різні функції.

Спорофіт — це багаторічна рослина з добре розвинутими вегетативними органами, пристосована до умов наземного життя, а гаметофіт — маленька дзигоподібна рослина, яка здійснює статевий процес. Зміну поколінь плауна булавовидного називають *гетероморфною і антитетичною*. Спорофіт тут утворює мільйони спор, які забезпечують

розмноження виду.

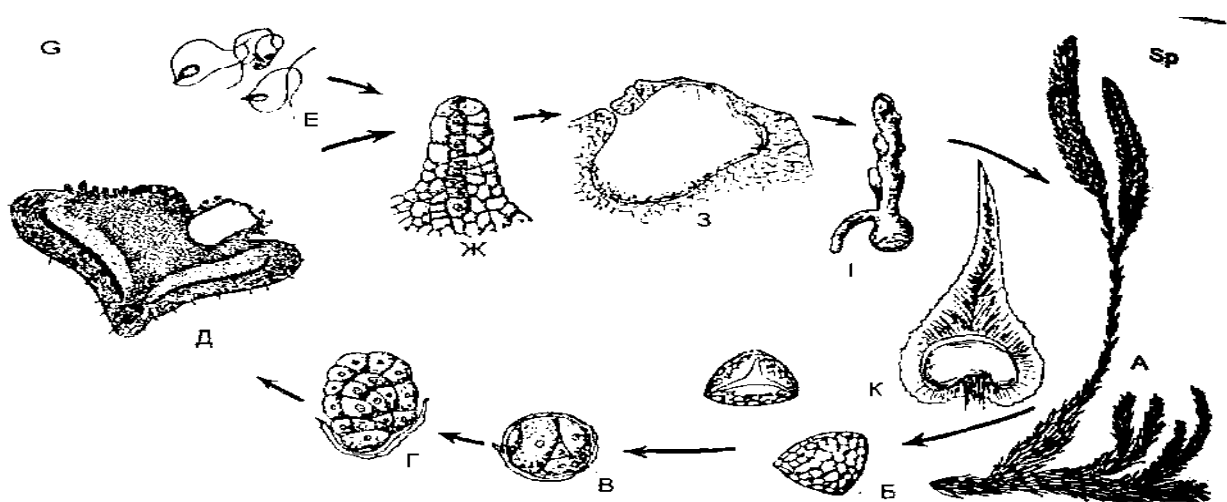


Рис. 8. Цикл розвитку плауна булавовидного (*Lycopodium clavatum*): А — загальний вигляд рослини (спорофіт); Б - Г — розвиток заростка із спори; Д — заросток (гаметофіт); Е — сперматозоїди; Ж — архегоній; З — зародок; І — молода рослина; К — спорофіл із спорангієм.

Хвоцеподібні. Розглянемо на прикладі хвоща польового чергування поколінь хвоцеподібних. На верхівках спороносних пагонів цієї рослини утворюються стробіли, котрі складаються з особливих шестикутних спороносних щитків (*спорангієфорів*), які прикріплені центральною ніжкою до стробіла. На внутрішньому боці щитка, повернутому до стебла, розташовуються 8-15 спорангіїв, які мають вигляд мішків. У археспоріальній тканині спорангіїв відбувається редукційний поділ клітинних ядер і утворюються численні однакові кулясті зелені спори, котрі служать для розмноження та розселення рослин. Кожна спора має тришарову оболонку. Зовнішній шар її розривається на дві спіральні закручені гігроскопічні стрічки (елатери), котрі у вологому середовищі щільно прилягають до спор, а при висиханні розкручуються. Такі стрічки скріплюють спори в нещільні клубочки, які разносяться вітром або водою при висіванні із спорангіїв. За сприятливих умов спори проростають, формуючи заростки (гаметофіт). Заростки мають вигляд маленьких зелених пластинок, розсічених на стрічковидні лопаті. На кінцях лопатей розвиваються антеридії, а в них багатоджгутикові сперматозоїди. Колбовидні архегонії розвиваються в основі стрічковидних лопатей гаметофіта і черевцем занурені в його тканину. Рухаючись в краплях води, сперматозоїди проникають крізь шийку

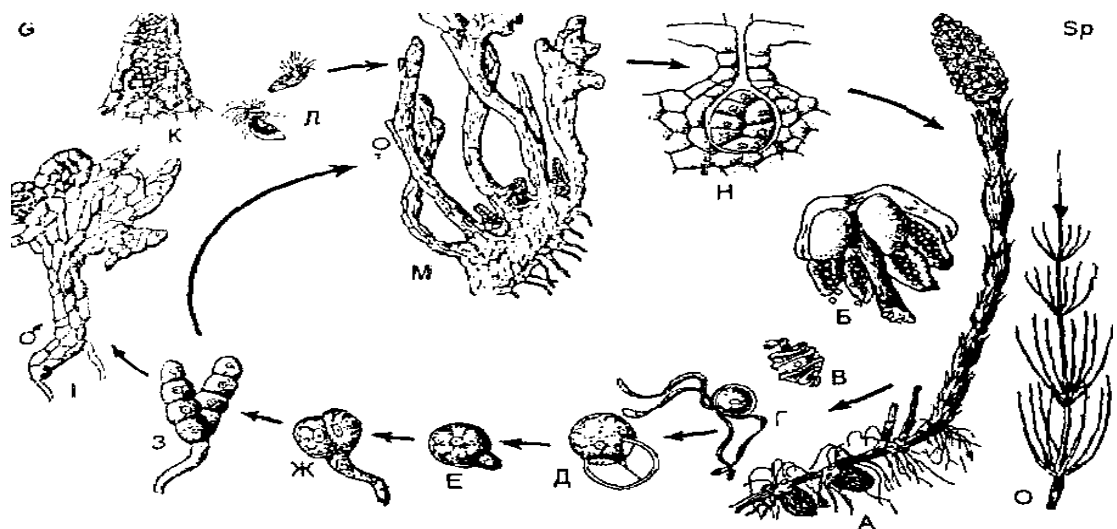


Рис. 9. Цикл розвитку хвоща польового (*Equisetum arvense*): А— спороносний пагін; Б — спорофіл із спорангіями; В - 3 — розвиток заростка (гаметофіта) зі спори; І — заросток з антеридіями; К — антеридій; Л — сперматозоїди; М — заросток з архегоніями; Н — архегоній; О — асимілюючий пагін.

архегонію до яйцеклітини, і один з них зливається з нею. Після запліднення із зиготи розвивається нове нестатеве покоління, що представляє власне хвощ.

Отже, власне хвощ — це диглобонт, спорофіт, нестатеве покоління. Гаглобонт — це заростки хвоща, гаметофіт, статеве покоління, незалежне у своєму живленні від диглобонта. Гаметофіти можуть бути *одностатеві* (чоловічі та жіночі) і *двостатеві* (тобто такі, що несуть одночасно архегонії і антеридії).

Таким чином, у циклі розвитку хвощів відбувається таке ж, як і в плаунів, чергування поколінь; диглобонта (спорофіта) і гаглобонта (гаметофіта), так само за ступенем морфологічного розвитку і за тривалістю життя домінує спорофіт. Як і в плаунів, тут відбувається гетероморфна й антитетична зміна поколінь. Кожна зигота так само виростає у великий спорофіт, який утворює багато мейоспор.

Рівноспорові папороті. Розглянемо на прикладі щитника чоловічого, або чоловічої папороті чергування поколінь у рівноспорових папоротей. На листках цієї рослини з нижнього боку утворюються *соруси* (зібрання спорангіїв). Спороносні листки, на яких формуються спорангії, називають *спорофілами*.

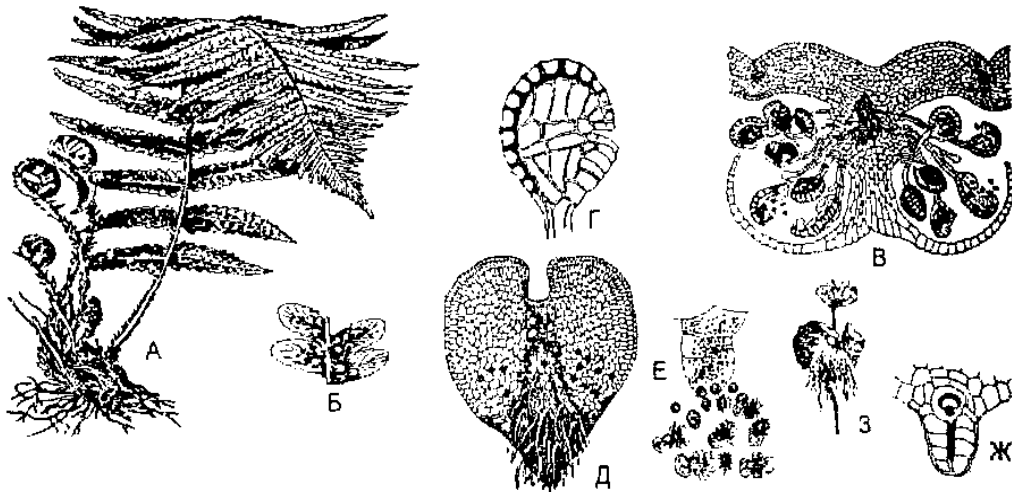


Рис. 10. Щитник чоловічий (*Dryopteris filix-mas*): А — загальний вигляд; Б — частинки листка з сорусами на нижньому боці; В — розріз листка та соруса: плацента, індузій, спорангії; Г — спорангій з кільцем; Д — заросток (гаметофіт); Е — антеридії в момент виходу сперматозоїдів; Ж—архегоній з яйцеклітиною; З — молодий спорофіт на гаметофіті.

Кожен спорангій закладається на нижньому боці листка як меристематичний горбик. Зовнішні його клітини утворюють стінку спорангія, а внутрішня клітина при поділі — археспоріальну тканину. Із частини її клітин утворюється вистилаючий шар, або *тапетум*, а з решти

після кількох мітотичних поділів формується спорогенна тканина, клітини якої є материнськими клітинами спор. Вони діляться шляхом мейозу і дають тетради гаплоїдних мейоспор. Клітини тапетума використовуються для живлення спор і формування їхньої зовнішньої оболонки. Дозрілі спори покриті подвійною оболонкою. Зовнішня (екзина) — товста, горбкувата, добре захищає вміст спори від висихання. Після розкриття спорангія спори висипаються і розносяться вітром.

Таким чином, забезпечується розмноження і розселення папороті. Це нестатеве покоління щитника чоловічого. За сприятливих умов спори проростають і в результаті мітотичного поділу клітин утворюють *заросток*. Він є гапlobіонтом, який формою та розмірами дуже відрізняється від папороті — дипlobіонта. Заросток являє собою зелену багатоклітинну пластинку серцевидної форми завдовжки до 1 см, не розчленований на стебло та листки, не має коренів і схожий на пластинчасті водорості. Ця пластинка дуже чутлива до вологи; на її нижньому боці є ризоїди — однорядні нитки, якими вона прикріплюється до ґрунту. Всі клітини пластинки зелені, хлорофілоносні, епідерма не виражена. На нижньому боці заростка виникають гаметангії, причому спершу антеридії, а пізніше архегонії, в яких мітотичним шляхом утворюються гамети — сперматозоїди та яйцеклітини. Отже, заросток виконує статеву функцію: формує гамети, а тому є гаметофітом, або

статевим поколінням. Антеридії папороті мають одношарову стінку і заповнені сперматогенними клітинами, які дають багато-джгутикові сперматозоїди штопороподібної форми. При наявності води між нижнім боком заростка і ґрунтом антеридії відкриваються, сперматозоїди виходять у воду і підпливають до архегоніїв. Архегонії колбовидної форми з розширеним черевцем, яким вони занурюються в тканину заростка, та вузькою шийкою. В черевці формується яйцеклітина і черевцева каналцева клітина, в шийці — кілька шийкових каналцевих клітин. При дозріванні архегонія шийка відкривається, всі каналцеві клітини ослизнюються, слиз виходить у воду. Речовини, які утворилися в слизу, приваблюють сперматозоїди, і один із них запліднює яйцеклітину. Зигота в архегонії ділиться шляхом мітозу і утворює зародок нового спорофіта. Спочатку він розвивається за рахунок заростка, а пізніше, коли утворюються листки і додатковий корінь, переходить до самостійного живлення. Заросток, виконавши свою функцію, гине.

Отже, в папороті закономірно змінюються не лише ядерні фази, межами яких є утворення мейоспор (перехід від диплофази до гаплофази) і статевий процес (перехід від гаплофази до диплофази), а й два різних за габітусом і функціями самостійних покоління рослин: нестатеве (диплоїдний спорофіт) і статеве (гаплоїдний гаметофіт). Відтворення собі подібних відбувається через одне покоління.

Спорофіт папороті — це багаторічна рослина з добре розвинутими органами, яка пристосувалась до умов наземного життя; гаметофіт — маленька недовговічна рослина зі слабо диференційованим таломом, пристосована здійснювати статевий процес у приземному шарі води, без якої не відбувається запліднення. Спорофіт дає потомство через мейоспори, гаметофіт — через гамети. Таку зміну поколінь називають гетероморфною і антитетичною. На відміну від улотрикса, де зигота дає лише чотири мейоспори, а не організм (диплобонт), у папороті кожна зигота виростає в спорофіт, який утворює багато мейоспор.

Різноспорові плауни. Серед вищих спорових є такі рослини, в яких утворюються два типи спор і відповідно два типи заростків. Розглянемо цикл відтворення селазинели (плаунка). Листкостеблова рослина плаунка — це спорофіт, диплобонт. На кінцях пагонів у плаунка формуються спороносні колоски, або стробіли, утворені віссю і сидячими на ній лусковидними спорофілами. Спорангії прикріплені короткою ніжкою до основи верхнього боку листка — спорофіла. Спорангії неоднакові: в одному стробілі є мікроспорангії з мікроспорами та мегаспорангії з мегаспорами. В спорангіях є стінка, вистилаючий шар і спорогенна тканина. В *мікроспорангіях* всі спорогенні клітини діляться

шляхом мейозу і утворюють дуже багато *мікроспор*. У *мегаспорангіях* материнською клітиною мегаспор стає лише одна клітина спорогенної тканини, яка розростається і займає майже всю порожнину спорангія, а інші клітини відмирають і використовуються на її живлення. Материнська клітина ділиться шляхом мейозу і утворює тетраду мегаспор, покритих товстою горбкуватою чорною оболонкою. Ці спори добре помітні навіть неозброєним оком. При дозріванні спори обох типів висипаються зі спорангіїв або ж, як у деяких видів плаунків, мегаспори залишаються в мегаспорангіях. За сприятливих умов спори проростають і утворюють заростки різних типів. З мікроспор утворюються дуже маленькі редуковані чоловічі заростки, з мегаспор — дещо більшого розміру, жіночі. Мікро-або мегаспори залишаються в оболонці. В деяких видів плаунків проростання спор починається всередині спорангіїв.

Чоловічий заросток (гаметофіт) утворений однією вегетативною клітиною (її називають ризоїдальною) і одним антеридієм, в якому формуються дводжгутикові сперматозоїди. За наявності води антеридій розкривається, сперматозоїди виходять з нього і підпливають до жіночих заростків. Після виходу сперматозоїдів чоловічий гаметофіт, відігравши свою роль в статевому процесі, гине.

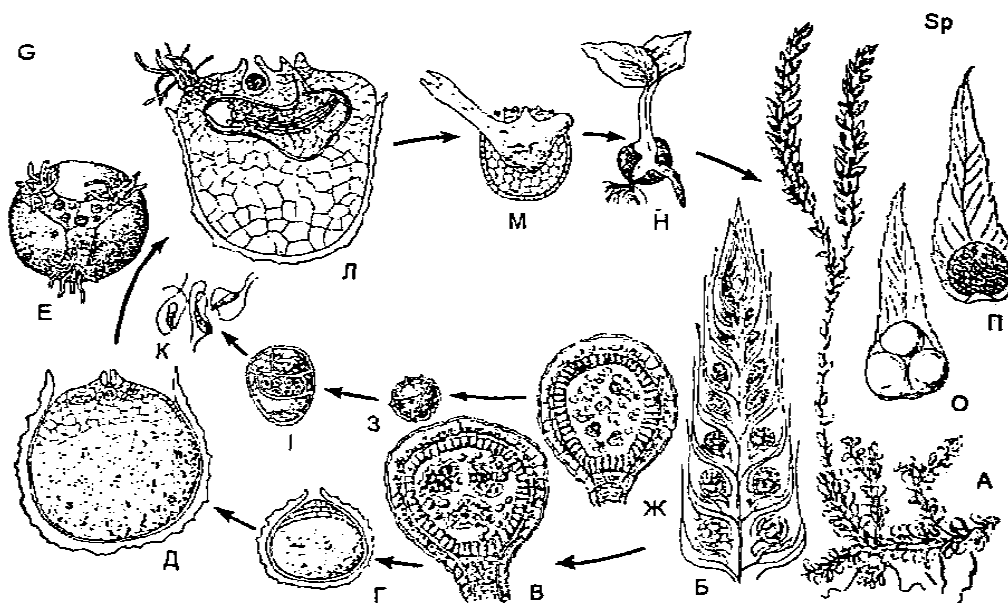


Рис. 11. Цикл розвитку селазинели (*Selaginella* sp.): А — загальний вигляд рослини (спорофіт); Б — стробіл; В — мегаспорангій; Г - Е — розвиток жіночого заростка з мегаспори; Ж — мікроспорангій; З, І — розвиток мікроспори; К — сперматозоїди; Л — жіночий заросток із зародком; М - Н — проростаюча рослина; О — спорофіл з мегаспорангієм; П — спорофіл з мікроспорангієм.

Дозрілий жіночий заросток (гаметофіт) утворений багатьма клітинами в оболонці мегаспори і частково висувається назовні крізь трипроменеку тріщину в оболонці. Тут утворюються пучки ризоїдів і формується кілька архегоніїв, занурених у тканину заростка. Після

проникнення сперматозоїдів в архегоній і запліднення яйцеклітини зигота в одному з архегоніїв починає розвиватися в заросток нового спорофіта, який незабаром розвиває зелений пагін і додатковий корінь. Жіночий гаметофіт після цього гине.

Біологічне значення різноспоровості полягає в тому, що чоловічий та жіночий гаметофіти і молодий заросток спорофіта краще захищені від висихання порівняно з гаметофітами чоловічої папороті, хвощів, плаунів (у них гаметофіти залишаються в оболонках мікро- та мегаспори). Утворення гаметофітів усередині оболонки спор супроводжується зменшенням розмірів гаметофітів, їх редукцією, особливо в чоловічого заростка, який потрібний лише для утворення сперматозоїдів. Малі розміри гаметофітів компенсуються великою кількістю численних мікроспор. Різностатевість заростків забезпечує перехресне запліднення, а рання фіксація різностатевості виражається в різноспоровості.

Отже, на прикладі селлагіneli можна простежити важливу тенденцію в еволюції зелених наземних рослин: сховати і краще захистити вологолюбні гаметофіти від небезпеки наземного життя. Однак, у різноспорових рослин (селлагіnel) спорофіт і гаметофіт представлені самостійними особинами, які живуть на субстраті, хоча й з редукованою здатністю до самостійного живлення в гаметофіта, особливо чоловічого. Статевий процес залишається повністю залежним від наявності води. Функцію розмноження і розселення виконують спори, причому мегаспори відіграють основну роль, бо забезпечують захист і живлення заростка і зародка.

Різноспорові папороті. До різноспорових рослин відноситься також водяна папороть — сальвінія плаваюча, яка зрідка зустрічається на поверхні водойм. Ця маленька (завдовжки 5-15 см) рослина занесена до Червоної книги України. Біля основи підводних листків у неї утворюються зібрання дрібних мікроспорангіїв і більших мегаспорангіїв. На одній рослині утворюються окремі *соруси* з мікро- та мегаспорангіями. Соруси оточені з усіх боків *індузієм* — оболонкою, котра захищає спорангії від загнивання у воді. В мікроспорангіях зі спорогенної тканини, шляхом мейозу, утворюється багато мікроспор. В мегаспорангіях з однієї материнської клітини мегаспор утворюється чотири мегаспори, однак, розвивається лише одна, а три — рано відмирають. Мікро- і мегаспори, не висипаючись зі спорангіїв, проростають і після відмирання рослини розносяться водою. З мікроспор весною розвиваються чоловічі заростки (гаметофіти), які проривають стінку мікроспорангія і висуваються назовні. Чоловічий заросток (гапlobіонт) безбарвний, коротенький (до 0,5 мм). Вегетативна частина його має дві клітини. Крім них, у верхній частині є

два антеридії, які мають стінки з двох клітин. У кожному антеридії є чотири злегка заокруглених, багатоджгутикових сперматозоїди. Мегаспора проростає в жіночий заросток (гапlobіонт), який має вигляд трикутної зеленої пластинки завбільшки з булавочну голівку, яка плаває на поверхні води. В тканину гаметофіта занурені кілька архегоній з редукованою короткою шийкою. Після запліднення яйцеклітини із зиготи розвивається нова рослина сальвінії — спорофіт (дипlobіонт), представлений спочатку зародком у стінці архегонія і захищений стінкою мегаспори. Отже, в сальвінії, як і в плаунка, спорангії та спори різняться за розміром. Спори проростають усередині спорангіїв. У сальвінії спостерігається редукція одностатевих гаметофітів і нездатність чоловічого безбарвного гаметофіта до самостійного життя: він живе за рахунок запасів поживних речовин, що були в мікроспорі.

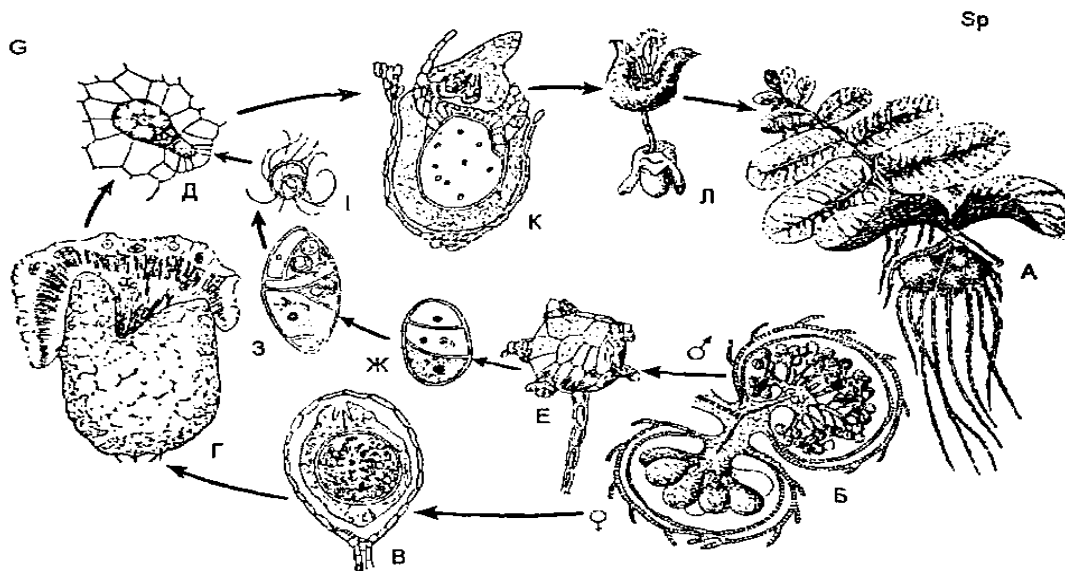


Рис. 12. Цикл розвитку сальвінії плаваючої (*Salvinia natans*): А— загальний вигляд (спорофіт); Б — мега- і мікроспорангієсоруси; В, Г— розвиток жіночого гаметофіта; Д — архегоній; Е - З — розвиток чоловічого гаметофіта; І — сперматозоїд; К — зародок; Л — молода рослина.

У сальвінії відбувається чітке чергування поколінь — диплоїдного (спорофіта) та гаплоїдного (гаметофіта), хоча й має місце поступова редукція гаметофітів.

Різносторовість — прогресивне явище в еволюції рослин, яке спричинило в кінцевому результаті появу насінних рослин. Різносторовість виникла в процесі еволюції неодноразово, і редукція гаметофітів здійснювалась у різних груп рослин самостійно.

Голонасінні. У ході подальшої еволюції виникла група рослин, які розмножуються не спорами, а насінням. Так з'явилися голонасінні та покритонасінні. Розглянемо, як відбувається розмноження та чергування

поколінь у голонасінних.

Виникнення різноспоровості було важливим етапом еволюції рослинного світу. З'явилося два типи спор, два типи гаметофітів і одночасно відбувалася редукція останніх, які поступово втрачали здатність до самостійного способу живлення і все більше починали залежати від спорофіта. При вивченні голонасінних дуже важливо чітко усвідомити, що мегаспори, які після редукції трьох лише по одній утворюються в мегаспорангіях, взагалі не висипаються з них, а залишаються на материнській рослині і проростають, даючи гаметофіт всередині спорангія. Тут же відбувається **сингамія**, незалежно від того, є вода чи ні.

Отже, головною відміною насінних рослин від вищих спорових є те, що гаметофіти (особливо жіночий) втратили здатність до самостійного існування і живуть тільки за рахунок спорофіта. При цьому виникло **запилення** — надзвичайно важливе пристосування до наземного життя, яке дало величезні переваги насінним рослинам перед споровими. Насінним рослинам уже не була потрібна вода для руху гамет, тобто стався повний відрив від водного середовища при заплідненні, а чоловічі гаметофіти стали переноситися рухом повітря.

Насінні рослини різноспорові. На рослині-спорофіті в них, як і в спорових, утворюються мікро- та мегаспорангії з мейоспорами, котрі, на відміну від спорових, проростають тут же під покривами спорангіїв на материнських рослинах, не висипаючись назовні. Отже, розвиток і чоловічих, і жіночих гаметофітів відбувається всередині мікро- і мегаспорангіїв.

У результаті статевого процесу з'являється справжній шедевр еволюції — **насінина**, яка служить для відтворення, розмноження та розселення насінних рослин. Насіння утворюється у великій кількості на материнській рослині, потім опадає з неї, даючи початок новим рослинам, подібним до материнської. Чергування поколінь при цьому замасковане, але при детальному вивченні процесів формування насіння досить добре розпізнається. Насіння має ряд переваг перед спорами. В ньому є більший чи менший запас поживних речовин, необхідний для розвитку зародка та при проростанні насіння. Важливим також є більший чи менший період спокою насіння і добра захищеність його шкіркою, що дозволяє переносити несприятливі зовнішні умови.

Саговникові. Однією з найбільш примітивних груп голонасінних є **саговники**, що живуть в тропіках та субтропіках. Це дводомні рослини (диплобїонти), які утворюють на одних екземплярах зібрання мікро-спорофілів — мікростробілів (їх називають не зовсім точно чоловічими шишками). В представників роду саговник типові мегастробіли не

утворюються. На мегаспорофілах саговників утворюється від двох до восьми видозмінених мегаспорангіїв, які в голонасінних називаються **насінними зачатками**. В середині насінного зачатка є мегаспорангій (**нуцелюс**) — центральна багатоклітинна частина, оточена зовні покривом, який виростає з основи нуцелюса, так званої **халази**. **Покрив** або **інтегумент**, обгортає нуцелюс поступово, знизу вгору, не змикаючись на вершині і залишаючи отвір для входження пилку — **пилковхід**, або **мікроніле**. Палеоботанічні знахідки підтвердили гіпотезу про синангіальне походження інтегумента. В предків сучасних голонасінних по кілька мегаспорангіїв зростались, утворюючи синангій. В подальшому всі периферійні мегаспорангії стали безплідними, редукувались і утворили захисний покрив (інтегумент) навколо одного центрального мегаспорангія. Так утворився насінний зачаток.

В нуцелюсі (мегаспорангії) утворюється одна мегаспора. Одна з клітин спорогенної тканини ділиться двічі з редукцією числа хромосом, формуючи тетраду гаплоїдних мегаспор. Одна з них, розростаючись, витісняє інші. Вона проростає в насінному зачатку, даючи безбарвний багатоклітинний заросток — первинний ендосперм. Лише на верхівці заросток трохи висувається з оболонки мегаспори, і в ньому утворюються два (інколи більше) архегонії завдовжки до 4 мм. Кожен з них має велику яйцеклітину, черевцеву каналцеву клітину і коротку шийку. Частина клітин нуцелюса над жіночим заростком розчиняється, з'являється заглиблення — **пилкова камера**, наповнена слизистою цукристою рідиною, що виступає з камери назовні. Весь заросток (**ендосперм**) разом із архегоніями утворює жіночий гаметофіт.

Зібрані в мікростробілі мікроспорофіли на нижньому боці несуть в сорусах купки мікроспорангіїв, в яких шляхом мейозу з клітин спорогенної тканини розвиваються мікроспори. Мікроспорангії при підсиханні розкриваються завдяки нерівномірним потовщенням на оболонках клітин зовнішнього шару їхньої стінки. Мікроспори ще в мікроспорангіях починають проростати, утворюючи три клітини. Одна маленька стає **вегетативною клітиною** чоловічого заростка; із середньої в подальшому в пилковій камері утворюється два великих сперматозоїди з численними джгутиками, розміщеними по спіралі; з третьої клітини мікроспори розвивається гаусторій, який заглиблюється у тканину нуцелюса і служить для прикріплення пилинки та її живлення за рахунок останнього. Його можна гомологізувати з вегетативними клітинами біля типових чоловічих гаметофітів. Пророслі мікроспори називають **пилинками**, або **пилковими зернами**. Вони розносяться вітром, і деякі потрапляють у рідину, що виступає з пилкової камери насінного зачатка. При підсиханні рідини

пилінки втягуються в пилкову камеру, де лопається їхня оболонка (екзина). Сперматозоїди плавають у рідині і направляються до архегоніїв. Один із них проникає в яйцеклітину і зливається з нею. Зигота починає ділитись, утворює зародок, який на підвіску вростає в первинний ендосперм (заросток) і розвивається за рахунок його запасних поживних речовин. У зародку формуються дві сім'ядолі, між ними — точка росту стебла, під ними — первинне стебло (підсім'ядольне коліно), яке переходить у корінь. Навколо зародка в заростку формується тканина — ендосперм, що в подальшому використовується ним при проростанні насіння. З залишку нуцелюса та з покриву (інтегумента) насінного зачатка формується насінна шкірка. Отже, мегаспорангій у саговників перетворюється в насіння з одним зародком. У багатьох саговників насінні зачатки опадають після запилення, ще до запліднення. Злиття гамет може відбуватись уже в опалих насінних зачатках — на поверхні ґрунту. Тут же формується зародок та насінина.

Отже, у саговників, які розмножуються насінням, а не спорами, при детальному аналізі теж можна констатувати чергування двох поколінь — нестатевого (спорофіта, диплобionта) та статевого (гаметофіта, гапlobionта). Однак, спорофіт (багаторічна рослина з добре розвинутими вегетативними органами) значно домінує над редукованим різностатевим гаметофітом. Чоловічий гаметофіт — мікроскопічна пилінка, що служить лише для перенесення та утворення чоловічих гамет, редукований настільки, що навіть не утворює антеридія. Жіночий гаметофіт — ендосперм з двома архегоніями — не покидає материнської рослини, розвивається всередині мегаспорангія і теж значно редукований, не здатний самостійно існувати.

Хвойні. Хвойні — найбільша група голонасінних, представлена багатьма видами дерев та чагарників у помірному кліматі.

Розглянемо особливості відтворення, формування та розсіювання насіння хвойних на прикладі сосни звичайної. Сосна — спорофіт, на якому утворюються органи спороношення: мікро- та мегастробіли, які умовно називають чоловічими та жіночими шишками. Це зібрання мікро- та мегаспорофілів.

Жіноча шишка складається з укороченої осі та *плівчастих покривних лусок*. В їх пазухах розвиваються потовщені насінні луски, які згодом дерев'яніють і зростаються з покривними. Вони мають складну будову і є гомологічними цілому пазушному пагону, в склад якого входять і мегаспорофіли, зрослі з віссю пагона. Тому жіноча шишка — видозмінена система пагонів. На верхньому боці насінної луски утворюється два насінних зачатки. Насінні зачатки мають таку ж будову, як у саговників.

Мегаспорангій (нуцелюс) так само одержує додатковий захист і додаткове живлення за рахунок інтегумента. З чотирьох мегаспор лише одна проростає і утворює в нуцелюсі жіночий гаметофіт з двома архегоніями — первинний ендосперм, що складається з запасуючої паренхіми з великою кількістю поживних речовин, переважно олій. Архегонії так само мають яйцеклітину, над нею — черевцеву каналцеву клітину, в шийці — кілька шийкових каналцевих клітин.

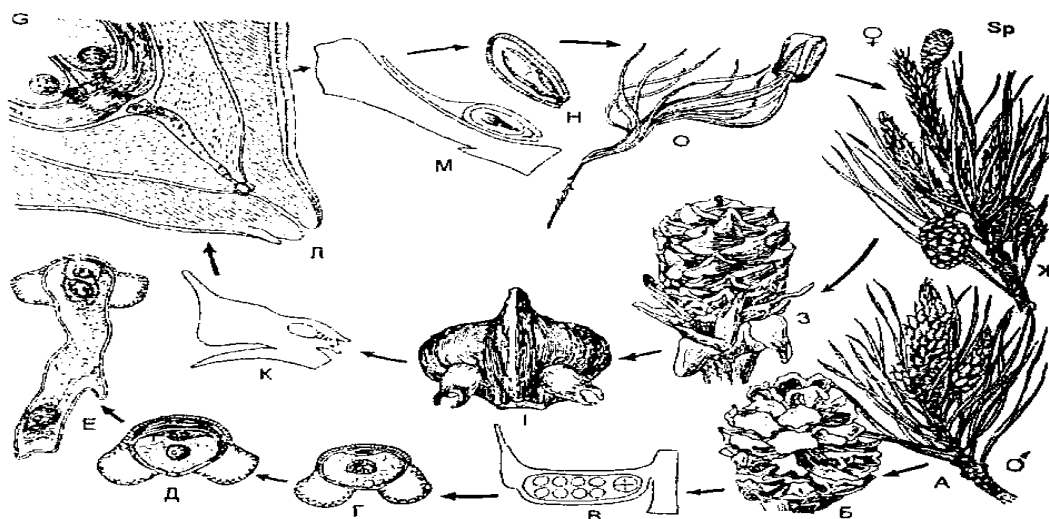


Рис. 13. Цикл розвитку сосни звичайної (*Pinus sylvestris*): А — гілка з чоловічими шишками; Б — чоловіча шишка; В — розріз мікроспорангія; Г - Е — проростання пилку; Ж — гілка з жіночими шишками; З — жіноча шишка; І — мегаспорофіл з двома насінними зачатками; К — мегаспорофіл збоку; Л — верхівка насінного зачатка; М, Н — насінина в розрізі; О — проросла насінина.

Чоловіча шишка на короткій осі має багато мікроспорофілів — тонких півчастих лусок із двома мікроспорангіями на нижньому боці. В мікроспорангіях з археспорія формуються тапетум та спорогенна тканина. В результаті мейозу з клітин спорогенної тканини утворюються численні мікроспори, які вкриваються екзиною за рахунок тапетума. Екзина відстає від інтини, і з'являються два **повітряних міхури**, які забезпечують перенесення спори повітрям. Ще в мікроспорангії спори проростають, даючи дуже редуковані чоловічі гаметофіти, котрі не виходять за межі оболонки спори. Спершу відчленовуються дві маленькі **протапціальні клітини**, які швидко руйнуються, — вегетативні клітини заростка. Велика клітина ще раз ділиться, утворюючи **антеридіальну** (заміняє антеридій) і **сифоногенну** клітину пилкової трубки, яку неправильно називають вегетативною клітиною чоловічого заростка. Тепер спори перетворились на чоловічі гаметофіти (пилки) і висипаються з розкритого мікроспорангія в травні. Такі двоклітинні пилки потрапляють на жіночі шишки

відбувається запилення. Сифоногенна клітина на поверхні нуцелюса починає рости, утворюючи *пилкову трубку*, яка спершу лише прикріплює чоловічий заросток до нуцелюса.

У насінних зачатках жіночих шишок першого року життя спочатку сформована лише мегаспора, а жіночий заросток з архегоніями ще не утворився. В пилинці ще відсутні сформовані чоловічі гамети. Отже, запліднення не може відбуватися відразу після запилення. Луски в шишці після запилення щільно змикаються, і подальший розвиток заростків відбувається всередині шишки. Запліднення відбувається лише наступної весни, в зеленій шишці.

Перед заплідненням антеридіальна клітина пилинки ділиться і дає дві чоловічі гамети без джгутиків. Кінець пилкової трубки проникає в архегоній, спермії виходять з неї, і один з них запліднює яйцеклітину. Після запліднення насінний зачаток перетворюється в насінину. Із зиготи утворюється зародок нового спорофіта, який за допомогою підвіска заглиблюється в тканину жіночого заростка. Сам заросток розростається, заповнюється поживними речовинами і стає ендоспермом насіння. Таким чином, у жіночого гаметофіта сосни спостерігається зміна функцій: спершу статева, потім запасуюча. Заросток хвойних живе тільки за рахунок спорофіта. Отже, ендосперм голонасінних — це гаплоїдна тканина, яка утворюється задовго до запліднення.

У процесі розвитку зародка та ендосперму нуцелюс поступово руйнується, і в зрілому насінні від нього залишається лише плівочка. Покриви насінного зачатка, як і в саговників, перетворюються в щільну і шкірясту насінневу шкірку. З прилягаючих тканин насінної луски утворюється прозоре крило, яке сприяє переносу стиглого насіння вітром. Отже, насіння голонасінних — це складний утвір: диплоїдна оболонка утворилася з мегаспорангія, гаплоїдний ендосперм — це заросток; диплоїдний зародок — дочірній спорофіт, який утворився із зиготи після запліднення.

Сформований зародок у стиглому насінні має добре виражені зачаткові вегетативні органи: гіпокотиль із зародковим корінцем, повернутим до мікропіле, і мутовку сім'ядольних листків-хвоїнок, які оточують верхівкову бруньку. Насіння в голонасінних відкрито сидить на насінній лусці, але під час дозрівання захищене щільно зімкнутими насінними лусками в шишках.

Отже, в сосни, як і в саговників, при детальному вивченні формування насіння виявляється замаскована антитетична зміна поколінь із значним переважанням спорофіта. Гаплоїдні гаметофіти різностатеві, дуже редуковані, живуть за рахунок спорофіта. Самостійно існує лише

чоловічий гаметофіт — пилінка — у період від висипання з пиляка до моменту прикріплення до нуцелюса. Саме насіння є органом відтворення, розмноження та розселення рослин.

Підбиваючи підсумки, відзначимо, що в голонасінних спори втратили здатність до розселення і залишаються всередині спорангіїв. У процесі розвитку насіння змінюються функції мегаспорангія: всередині його розвивається гаметофіт і відбувається статевий процес. Отже, насіння із зародком — результат статевого процесу, а насіннєве розмноження слід вважати особливим типом статевого розмноження.

МОРФОЛОГІЯ КВІТКИ

Будова квітки

Квітка — це вкорочений видозмінений листкостебловий пагін з обмеженим ростом, який виконує функцію утворення спор і гамет та статевого розмноження, в результаті якого утворюється насіння і плід. Процес утворення квіток — *антогенез*.

Типова квітка покритонасінних або квіткових рослин закінчує головний або бічний пагін. Зустрічаються також поодинокі піхвові квітки, однак частіше квітки зібрані в суцвіття. У деяких рослин (вовчі ягоди, обліпіха та ін.) квітки утворюються безпосередньо на стовбурах або на старих бічних гілках — *кауліфлорія*.

Оскільки квітка — листкостебловий пагін, то вона має **стеблову і листкову частини**. *Стеблова частина* представлена *квітконіжкою* (видовжена частина квіткового пагона) і *квітколожем* (вкорочена розширена вісь). Квітколоже буває *ввігнутим* (слива, шипшина, черемха), *плоским* (півонія), *опуклим* (жовтець, малина), *конічним* (гравілат, ожина, магнолія) тощо. Біля основи квітконіжки або суцвіття може знаходитися верхівковий, часто видозмінений, листок — *приквіток* або *брактея* (пересиріч, бузок, конвалія). Квітка, яка не має квітконіжки, називається *сидячою*.

Листкова частина (квітколистки) представлена *чашолистками, пелюстками, тичинками і маточками, які утворені плодолистками*. Найчастіше вони розташовуються на квітколожі колом. Такі квітки називаються *циклічними*. Звичайно буває 5, або 4 кіл; 1 коло — чашолистки, 1 коло — пелюстки; 2, або 1 коло тичинок; 1 коло маточок. *Ізомерна* квітка містить однакову кількість елементів в кожному колі. Квітки з різною кількістю елементів у кожному колі називаються *гетероциклічними* (губоцвіті, хрестоцвіті).

При спіральному розташуванні частин квітки, квітка називається *ациклічною* (магнолієві, жовтецеві). Проміжне положення займають

квітки *геміциклічні*, у яких спостерігається колове розташування одних частин і циклічне — інших.

Чашечка — це сукупність *чашолистків* квітки, які її утворюють. В типовому випадку чашечка зеленого кольору і виконує функцію захисту внутрішніх частин квітки від висихання та впливу високих або низьких температур, особливо до її розкривання (вишня, горох, розові, мальвові та ін.). В окремих випадках, у зв'язку з приваблюванням комах, чашечка яскраво забарвлена (гравілат, живокіст, фуксія, сокирки, зозуліні черевички). У деяких рослин (суниці, бавовник, гравілат, перстачі) чашечка складається з двох кіл листочків, нижній з яких утворює підчашу.

Підчаша утворюється з приквітків (мальвові) або прилистків (розові).

Чашечка буває *вільнолистою* (жовтець, редька) та *зрослолистою* (горох, картопля, кукіль). У зрослолистій чашечці виділяють трубочку чашечки та зубчики. В залежності від ступеня зростання чашолистків виділяють кілька типів чашечки: *розсічена чашечка* (чашолистки зростаються тільки основою); *роздільна чашечка* (чашолистки зростаються майже до половини); *лопатева чашечка* (чашолистки зростаються на 2/3 їх довжини); *зубчаста чашечка* (вільними залишаються тільки верхівки чашолистків). За кількістю зубчиків можна визначити кількість чашолистків які утворюють чашечку. Чашечка може мати трубчасту, двогубу та дзвоникувату будову.

За типом симетрії чашечка буває *актиноморфна* та *зигоморфна*.

Віночок — це сукупність *пелюсток* квітки. Він служить для приваблювання запилювачів. Різноманіття типів віночків дуже значне, їх розрізняють за кольором, інтенсивністю забарвлення, за кількістю членів, формою пелюсток, розміром, взаєморозташуванням, ступенем зростання тощо.

Віночок буває *вільнопелюстковим* (мак, тюльпан, роза, жовтець) та *зрослопелюстковим* (картопля, гарбуз, огірок, примула, дзвоники). У представників еволюційно просунутих родин з *вільнопелюстковим віночком*, пелюстки диференційовані на вузьку нижню частину — *нігтик* і верхню розширену — *пластинку*. Пластинки пелюсток розташовані під прямим кутом до осі (гвоздичні, капустяні). Така пелюстка називається *нігтиковою*. Якщо основа пелюстки широка, вона називається *сидячою* (жовтецеві, розові).

Пелюстки можуть мати розгалуження в напрямку повздовжньої осі, які утворюють *зубчастість*, або *надрізаність пелюсток* (двозубчасті, багатозубчасті тощо). В напрямку перпендикулярному до поверхні, пелюстки часто утворюють різноманітні вирости (на межі нігтика та

відгину): **привіночок** — **коронка** (нарцис, підсніжник); **кільце волосків** (глуха кропива пурпурова).

У **зрослопелюстковому віночку** виділяють зрослу частину пелюсток — **трубочку**, незрослу — **відгин** та місце переходу трубочки у відгин — **зів**. Відгин має певну кількість зубчиків або лопатей в залежності від кількості пелюсток, що його утворюють. Але, наприклад, 4-х лопатевої віночок представників роду вероніка утворений 5-ма пелюстками. В зіві віночка нерідко виникають різні **лусочки і валики** (особливо у шорстколистих), а переважно у роздільнопелюсткових віночків іноді виникають **привіночки** або **коронки**, що теж є виростами на пелюстках. Вони, очевидно, підсилюють привабливість віночка для запилювачів.

У багатьох випадках у таких родин, як руткові, жовтецеві, фіалкові, бальзамінові, зозулинцеві та інші (в зв'язку зі спеціалізованим запиленням) із пелюстки або листочка простої оцвітини формується **шпорка**. На початкових етапах розвитку квітки з'являється мішковидне випинання пелюстки або листочка оцвітини, яке пізніше видовжується і перетворюється на шпорку. Виникнення шпорок знаходиться в тісному зв'язку з утворенням нектару, який виділяється стінками самої шпорки або нектарниками, які знаходяться в її середині.

Актиноморфні (полісиметричні) зрослопелюсткові віночки класифікуються за довжиною трубочки, формою та величиною відгину: **колесоподібний** — трубочка мала або відсутня, відгин розвернутий у площину (картопля, вербозілля, незабудка); **лійкоподібний** — трубочка велика лійкоподібна, відгин порівняно невеликий (тютюн, кручені паничі, березка польова, дурман); **дзвоникоподібний** — трубочка сферична, чашоподібна, поступово переходить у малопомітний відгин (дзвоники, конвалія); **трубчастий** — трубочка циліндрична без відгину або з коротким відгином (центральної квітки кошика соняшника, осоту, ромашки, нагідок); **блюцеподібний** — трубочка циліндрична з широким відгином (бузок); **ковпачковий** — пелюстки зростаються верхівками (виноград).

Серед зигоморфних (моносиметричних) зрослопелюсткових віночків найбільш часто зустрічаються такі: **двогубий** — відгин складається з двох неоднакових губ — верхньої та нижньої (губоцвіті); **язичковий** — від трубочки відходять зрослі пелюстки, які мають вигляд язичка: **справжньоязичковий** (квітки кошика кульбаби, осоту); **несправжньоязичковий** (крайові квітки кошика соняшника, нагідок, ромашки, осоту польового); **шпоркоподібний** — пелюстки утворюють порожній виріст, який називається **шпоркою**, буває і у вільнопелюсткових зигоморфних і актиноморфних віночків (сокирки, льонок).

Асиметричний віночок мають канни, валеріана, орхідеї, каштан кінський та ін.

Чашечка і віночок разом утворюють **оцвітину**. Це стерильна (безплідна) частина квітки, що виконує захисну функцію, а також функцію привабливання комах-запилювачів.

Походження віночка. Скоріше за все пелюстки виникли з видозмінених тичинок. Відмінною ілюстрацією перетворення тичинок в пелюстки можуть бути види латаття та глечики жовті. У цих видів спостерігаються всі перехідні ступені від крайніх зовнішніх пелюсток до самих внутрішніх тичинок. Внутрішні пелюстки у них можна розглядати як перехідні від тичинок. Органи, які втратили здатність до формування пилку, але ще зберегли деякі морфологічні риси тичинок, називають **стамінодіями**.

Оцвітина. Виділяють такі типи оцвітини: *проста (перигоній)*, якщо вона складається з однакових листочків. Якщо оцвітина яскраво забарвлена і утворена тільки пелюстками то її називають **простою віночковидною** (тюльпан, гречка, півники, зірочки, підсніжник, конвалія, калюжниця); а якщо має зелене забарвлення і утворена тільки чашолистками — **простою чашечковидною** (лобода, буряк, щавель, коноплі). Квітка, яка має просту чашечковидну оцвітину називається **безпелюстковою**, або **апетальною**. Квітка з простою оцвітиною називається **однопокривною**.

Подвійна оцвітина утворена різними за зовнішнім виглядом та забарвленням чашечкою та віночком (троянда, вишня, яблуня, горох, квасоля, мак та ін.). Квітка, у якої оцвітина диференційована на чашечку та віночок називається **гетерохламідною** або **дихламідною**. У деяких рослин **оцвітина плівчаста** (верба, злаки). Якщо оцвітина у квітці відсутня то таку квітку називають **голою**, **апохламідною** або **ахламідною** (ясен, верба, образки). Квітки деяких видів тонконогових мають **остюк** — тонкий загострений виріст на нижній квітковій або на колосковій лусці та **лодикули** — плівчасті луски, що сприяють розкриванню квітки.

Оцвітина в основному відіграє захисну роль для тичинок і маточок та служить “рекламою”, яка приваблює комах-запилювачів. Взаємопоєднана еволюція цих двох ліній (комахи і квіткових рослин) розвитку органічного світу з різних царств давала обом групам відповідні взаємовигоду. Оскільки для великої групи комах квітка є основним постачальником продуктів їх харчування (нектар забезпечує в основному вуглеводну частину корму, а пилки – білкову та жирову), а рослина за це має гарантоване продовження свого роду у вигляді цілеспрямованого процесу запилення, а значить і запліднення. Крім приємного запаху та

наявності поживного нектару чи пилку квітка в переважній більшості має яскраве забарвлення найрізноманітніших кольорів, що без сумніву є одним із факторів привабливості.

Найрізноманітніше забарвлення квіток а саме, їх пелюсток, зобов'язане, перш за все пігментам, найважливіше місце серед яких належить **антоціану** (грецького anthos — квітка і kianos блакить, лазур).

Квітки багатьох рослин мають жовте забарвлення, яким вони найчастіше зобов'язані пігментові **антохлору** (грецького anthos — квітка, hloros — зеленувато-жовтий), який маємо у квітках анемони жовтецевої, первоцвіту весняного, дивини, жовтеців та інших видів рослин.

Білий колір пелюсток у багатьох рослин **зумовлений відсутністю пігментів** і наявністю у пелюстках дрібних повітряних порожнин, від яких відбиваються всі промені сонячного спектру. Немало випадків, коли у квітці поєднується кілька контрастуючих барв. Наприклад, великі чорні плями при основі пелюсток у маків і тюльпанів, або контрастність кольорів у квітках деяких лілій, багатьох орхідей, в тому числі і позатропічних. А в кошиках багатьох рослин з родини айстрових серединні квітки, як правило, мають жовтий колір, тоді як крайові, язичкові — білий, фіалковий чи синій. Інколи такі крайові квітки, наприклад, у суцвіттях багатьох айстрових, а також у суцвіттях калини при своїх розмірах і яскравості навіть стають стерильними, безплідними, ніби "жертвуючи" цим заради успіху запилення інших численних і менш помітних квіток цього ж суцвіття.

Останнім часом деякі ботаніки схиляються до думки, що різноманітний колір оцвітини в квітках служить не стільки засобом привабливості комах-запилювачів, скільки забезпечує і оптимізує тепловий баланс для повноцінного розвитку найбільш важливих для рослини елементів квітки — **маточки**, в зав'язі якої формуються **насінні зачатки**, а на **приймочках** відбувається проростання пилкових зерен. І в цьому випадку особлива роль відводиться антоціану, оскільки дослідженнями встановлено, що його наявність в листочках оцвітини взагалі, чи в пелюстках зокрема, підвищує температуру в квітці (чи в суцвітті), а отже захищає квітку від малоефективних відносно понижених температур, які скоріше за все є недостатніми для протікання відповідних фізіологічних і біохімічних процесів, які відбуваються при формуванні і розвитку насінних зачатків і пилку, та його подальшого розвитку на приймочці маточки і, особливо, процесу подвійного запліднення, що відбувається в кожному з насінних зачатків зав'язі. Окремо слід зауважити, що до такої думки нас приводить і той факт, що оцвітина квітки завдяки її конструкції часто діє як система своєрідних дзеркал, що концентрують у центральній її

частині потік променів (в залежності від кольору і форми оцвітини) відповідної довжини, сили і інтенсивності, що формує не лише відповідний температурний, а й взагалі специфічний, енергетичний баланс таких важливих точок організму, квіткової рослини, де протікають чи не найважливіші для відтворення наступних поколінь процеси.

Махрові або повні квітки. Для них характерне значне збільшення кількості пелюсток, які виникають внаслідок перетворення у пелюстки тичинок, плодолистків, а іноді і інших частин квітки під дією різних факторів. Таким чином, вихідним матеріалом для селекції махрових форм є квітки з великою кількістю тичинок, як наприклад, у троянди або петунії.

Видозмінами листка у квітці є також **тичинки** і **маточки**. Це головні складові частини квітки як органу розмноження.

Андроцей — це сукупність тичинок квітки. Кількість тичинок може бути 1 (**мономерний андроцей** — канна) або 2 (бузок), дорівнювати кількості елементів оцвітини (лілія, підсніжник), бути в 2 або багато разів більшою (шипшина, вишня, груша, жовтець). Як правило, кількість тичинок постійна для роду. Він може бути **вільним**, якщо тичинки не зрослися між собою (тюльпан), або **зрослим** якщо тичинки зрослися між собою (бобові). Якщо зростаються всі тичинки, андроцей називають **однобратнім** (вербозілля, зіновать). Якщо одна тичинка залишається вільною — **двобратнім** (лядвенець, горох). Якщо тичинки зростаються в кілька груп — **багатобратнім** (у видів розових, пасльонових, лілійних та ін.).

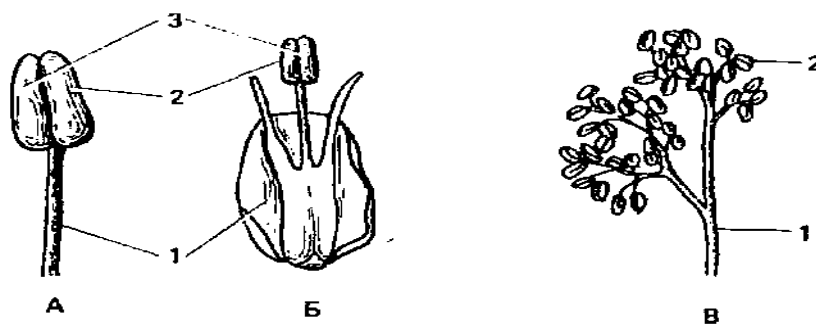


Рис.14. Будова тичинки: А - проста тичинкова нитка (троянда); Б - тичинкова нитка з зубцями (цибуля); В - гілляста тичинкова нитка (кліщовина); 1 - тичинкова нитка; 2 - пиляк; 3 - в'язальце.

Дуже рідко нитки тичинок зростаються з стовпчиком маточки, утворюючи так звану **колонку**, або **гімностемій** (зозулинцеві). У одних рослин зростаються тичинкові нитки — **синандрія** (горох, бавовник, види роду гарбуз), у інших — пиляки (кульбаба, соняшник, васильки), у багатьох рослин тичинки зростаються з пелюстками (цикорій, примула).

Тичинка — це видозмінений мікроспорофіл. **Мікроспорофіл** — це листок, який несе мікроспорангій. **Мікроспорангій** — вмістище мікроспор. З **мікроспор** утворюється пилок або чоловічий гаметофіт. Тичинка має **тичинкову нитку, пиляк і в'язальце**.

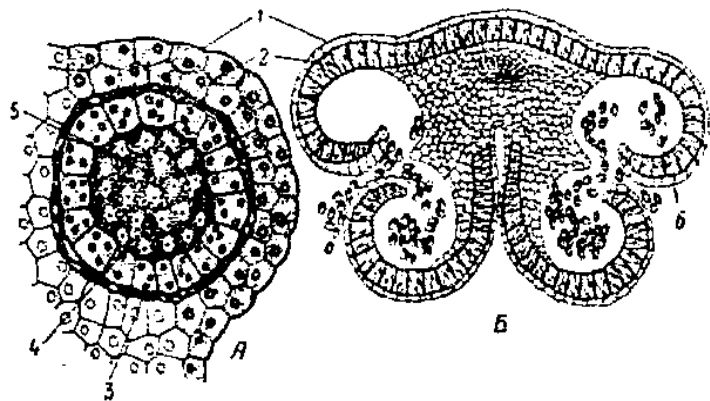
Тичинкові нитки у більшості рослин **проті**, не галузяться (тройнда, тюльпан, вишня, пшениця та ін.). Однак, інколи вони мають **бічні вирости** різної форми (наприклад, тичинкові нитки цибулі мають зубчики) або галузяться (рицина). Розгалуження тичинкової нитки призводять до утворення **складних тичинок** (береза, ліщина). Якщо тичинкова нитка відсутня, то тичинки (пиляк) називають **сидячими** (фіалка).

На **поперечному розрізі** тичинкова нитка може бути **округлої або овальної форми** (шипшина, цибуля).

У типовому випадку **пиляк** складається з двох половинок — **тек**, у кожній з яких утворюється два **пилкових гнізда**. Тканина, що з'єднує між собою половинки пиляка, називається **в'язальце**. **Пилкові гнізда** встелені покриваючим шаром — **тапетумом** і в них знаходиться **археспоріальна тканина** з якої в результаті **мікроспорогенезу** утворюються **мікроспори**. Отже, пилкові гнізда — це видозмінені мікроспорангії. **Спосіб прикріплення пиляка** до тичинкової нитки у різних рослин різний. У злаків, лілій пиляк прикріплюється до тичинкової нитки **серединою**, у тюльпана, осок — **основою**. **В'язальце** може бути **коротким** (тонконогові), або **довгим** (фіалки, вороняче око).

Розгалужені (складні) тичинки несуть тільки половинну кількість пилкових гнізд, оскільки внаслідок розгалуження мають тільки одну теку. Інколи і проста тичинка може мати одну теку (барбарис). **Монотекова тичинка** може утворюватись внаслідок дегенерації перегородки або тканини в'язальця. Тичинка омели має до 50 пилкових гнізд. Тичинкова нитка, на якій міститься кілька пиляків, називається **антерофор**.

Рис. 15. Пиляк в поперечному розрізі: А - одне пилкове гніздо з археспоріями; Б - пиляк : 1 - епідерма; 2 - фіброзний шар; 3 - дегенеруючий шар; 4 - тапетум; 5 - археспорій (спорогенна тканина); 6 - пилок



Тичинки, які втратили здатність утворювати пилок, але зберегли морфологічні ознаки тичинок називаються **стамінодіями** (льон). Іноді вони набувають вигляду яскраво забарвлених

пелюстковидних пластинок (канна, гвоздики, махрові троянди). Стамінодії можуть перетворюватись на *нектарники* (купальниця).

За висотою відносно одна одної, тичинки можуть бути однаковими — *односильними* (тюльпан), або різними — *двосильними*, коли дві тичинки вище інших (губоцвіті); *трисильними*; *чотирисильними* (хрестоцвіті або капустяні).

Гінецей — сукупність *плодолистків* (мегаспорофілів) квітки, які утворюють одну або декілька маточок. Гінецей, який складається з однієї маточки, називається *простим* (сокирки), а з кількох — багатьох маточок — *складним* (магнолія, сусак).

Маточка — закрите вмістище для насінних зачатків, складається з *приймочки* (верхня розширена частина), *стовпчика* або *стилодій* (у апокарпній маточці) (середня циліндрична частина), *зав'язі* (розширена нижня частина). *Форма приймочки* може бути різноманітна, поверхня — липкою, на ній можуть міститися сосочки, волоски, що сприяє кращому затриманню пилку. Якщо стовпчик відсутній, приймочка називається *сидячою*. В зав'язі утворюються одна чи декілька порожнин (гнізд), в яких розвиваються *насінні зачатки*. Гінецей складається із стількох плодолистків (*карпел*), скільки окремих стовпчиків несе зав'язь, або скільки лопатей має приймочка, або швів має зав'язь. Для морфологічного аналізу слід використовувати всі ці ознаки. У конопель, деяких видів верби відбувається *карпелізація тичинок* — перетворення їх у плодолистки.

Зав'язь, по відношенню до інших частин квітки, може бути *верхньою та нижньою*. *Верхня зав'язь* розташовується вільно на плоскому, ввігнутому чи опуклому квітколожі і утворена тільки плодолистками (горох, вишня, жовтець), її можна легко відділити від квітколожа препарувальною голкою (тонконогові, горох, помідори та ін.). В утворенні *нижньої зав'язі*, крім плодолистків, беруть участь також інші частини квітки — основи чашолистків, пелюсток, тичинок, рідше квітколоже, з якими вона зростається (яблуна, огірок). Відділити препарувальною голкою таку зав'язь не можна. Виділяють також *напівнижню зав'язь*. Принаймні нижня частина такої зав'язі зростається з іншими частинами квітки (жимолость, бузина), а верхня залишається вільною.

Розширене бокаловидне квітколоже, з яким зростаються своїми основами листочки оцвітини та тичинки, називається *гіпантієм*. Гіпантії характерні для квіток, що мають напівнижню або верхню зав'язь (шипшина).

Виділяють *одногнізду* (якщо гнізда зав'язі сполучені між собою), *двогнізду*, *тригнізду* і *багатогнізду зав'язі*.

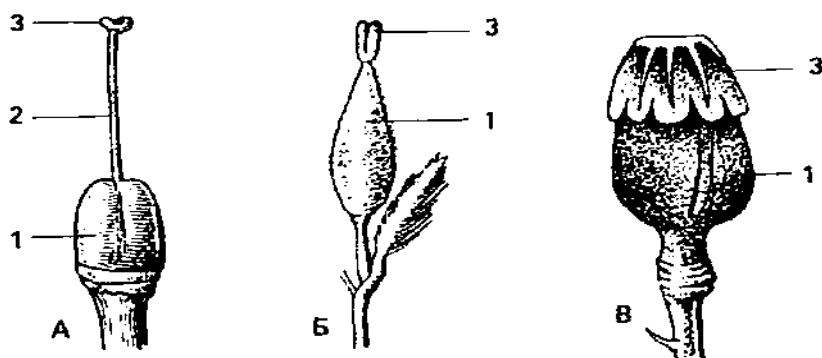


Рис. 16. Гінецей: А - моркви, Б - верби, В - маку: 1 - зав'язь, 2 - стовпчик, 3 - приймочка.

Типи плацентації. Порядок розміщення насінних зачатків на плодолистку називається *плацентацією*. В залежності від розташування насінних зачатків виділяють кілька типів плацентації. **Пристінна плацентація** — насінні зачатки прикріплюються до внутрішньої стінки зав'язі. До пристіної плацентації належать *парістальна плацентація*, коли насінні зачатки розташовані уздовж швів плодолистків (види родин вербових, гарбузових), і *медіанна плацентація*, коли насінні зачатки розташовуються уздовж центральної жилки плодолистка (жовтецеві, ломикаменеві). **Кутова (маргінальна) плацентація** — насінні зачатки розташовуються по краях плодолистків, у центрі замкнутої багатогніздої зав'язі (лілійні). **Колончаста плацентація** — насінні зачатки знаходяться на колончастому утворенні, сформованому зрослими плацентами і розташованому в центрі зав'язі (гвоздичні). Сліди провідних пучків на плацентах мають характерне розташування, по якому після опадання насіння (по дозріванні) легко визначають плацентарну тканину, що демонструє тип плацентації даної рослини.

За характером зростання плодолистків розрізняють **апокарпний та ценокарпний гінецей**.

Апокарпним називають гінецей, що складається з одного плодолистка і утворює одну маточку — *простий гінецей* (горох), або з декількох плодолистків (*складний гінецей*), які не зростаються між собою і утворюють багато маточок (сусак, жовтець). Складний гінецей завжди апокарпний тому, що кожна його маточка складається з одного плодолистка. В еволюційному відношенні — це найпримітивніший тип гінецею, який характерний для представників родин магнолієвих і жовтецевих. **Ценокарпним** називають гінецей, що складається з кількох зрослих плодолистків. За характером зростання плодолистків та числом гнізд зав'язі розрізняють три підтипи ценокарпного гінецею: **синкарпний** — утворений декількома глибоко зрослими плодолистками, що утворюють багатогнізду зав'язь (в результаті бічного зростання) і

мають кутову (маргінальну) плацентацію (лілія, тюльпан); **паракарпний** — сформований декількома неглибоко зрослими плодолистками, які утворюють одногнізду зав'язь (мак, гарбуз, агрус) і має пристінну плацентацію; **лізикарпний** — сформований декількома плодолистками, які утворюють одногнізду зав'язь. Для нього характерна колонка, що піднімається із дна зав'язі і нібито є продовженням квітколожа (гвоздика, смілка). Плацентація колончаста.

Наявність у квіток рослин одного виду стовпчиків маточки і тичинкових ниток однакової довжини називається **гомостилією** (рівностовпчастість). Гомостилія характерна для більшості квіткових рослин. Коли довжина стовпчиків маточок і тичинкових ниток різна, спостерігається різностовпчастість — **гетеростилія** (медунка, гречка, первоцвіт, бузок).

Типи квіток

За типом симетрії, особливо віночка, виділяють такі типи квіток: **актиноморфні (полісиметричні); зигоморфні (моносиметричні); асиметричні**. Квітка, через яку можна провести не менше двох площин симетрії, має радіальну симетрію (вишня, слива, конвалія, мак та ін.), і називається **правильною** або **актиноморфною**. Моносиметричні квітки, через які можна провести лише одну площину симетрії, називають **неправильними** або **зигоморфними** (бобові). **Асиметричною** називається квітка, через яку не можна провести площини симетрії (зозулинцеві, канни).

Іншою важливою ознакою квітки є її **статевість**. За цією ознакою розрізняють: **двостатеві (гермафродитні) квітки**, в яких є тичинки і маточки; **одностатеві квітки**, які мають або тичинки, або маточки. Відповідно до цього розрізняють **тичинкові** (чоловічі) і **маточкові** (жіночі) квітки. Рослини з різностатевими квітками на одній і тій же особині називають **однодомними** (кукурудза, дуб, береза). Рослини, що мають тичинкові та маточкові квітки на різних особинах, називають **дводомними** (тополя, верба). Рослини, в яких поряд з двостатевими квітками зустрічаються й одностатеві, називаються **багатодомними**, або **полігамними**. Для деяких видів рослин характерним є розвиток на одних особинах тільки тичинкових квіток, на інших — двостатевих. Таке явище називається **андродієція** або **андроеція**, а такі рослини — **андродійокістами** (щавель). Інколи тичинкові та двостатеві квітки утворюються на одній і тій же рослині (чемериця, підмаренник). Таке явище одержало назву **андромонеція**. Аналогічне явище, коли на одних особинах є двостатеві квітки, а на інших — лише жіночі, називається — **гінодієція (жіноча дводомність)**. При наявності на одній рослині

двостатевих та жіночих квіток спостерігається *гіномонеція (жіноча одностатевість)*. У конопель чоловіча особина, на якій утворюються лише тичинкові квітки називається *плоскінь*. Вона відрізняється від жіночої особини — *матірки* тоншим стеблом з меншою кількістю листків.

Не менш важливою ознакою квітки є **положення зав'язі**. Зав'язь може бути *верхньою, нижньою, напівнижньою*. Залежно від положення зав'язі, що до інших частин квітки, розрізняють квітку: *підматочкову*, якщо вона має верхню зав'язь, що розміщується вільно на плоскому, опуклому або ввігнутому квітколожі, її стінки утворені лише стінками плодолистків, а тичинки та інші частини квітки прикріплюються нижче маточки (жовтецеві, лілійні); *напівнадматочкову*, якщо вона має напівнижню зав'язь, що зростається з квітколожем знизу і вільна лише у верхній частині, а оцвітину відходить від середини зав'язі (бузина, калина); *надматочкову*, якщо вона має нижню зав'язь, в утворенні якої, крім плодолистків, беруть участь також інші частини квітки, здебільшого основа чашолистків і пелюсток, з якими вона зростається (яблуня, груша, гарбузові); *навколоматочкову квітку*, якщо вона має напівнижню зав'язь, що сидить на дні ввігнутого бокалоподібного квітколожя — гіпантію (шипшина). *Мономерна квітка* не має оцвітини і містить або тільки маточки, або тільки тичинки (деякі види родів тополя, верба та ін.).

Формула та діаграма квітки

Формула квітки — це вираження будови квітки за допомогою символів, букв та цифр. Використовують такі позначення при написанні формули квітки:

- * або + — актиноморфна квітка;
- ↑ або ↓ — зигоморфна квітка;
- % - асиметрична квітка;
- ♂ - чоловіча квітка;
- ♀ - жіноча квітка;
- ♂ двостатева квітка;
- P (Perigonium) — покриви квітки або проста оцвітину;
- Ca (Calyx — лат.), або K (Kelch — нім.) — чашечка;
- Co або C (Coccyia) — віночок;
- (Androeseum) — андроцей;
- G (Gynoeeseum) — гінецей;
- + — наявність двох або декількох кіл, головним чином в оцвітині або андроцеї;
- () — зростання;
- (.), (), (-) — верхня, нижня та напівнижня зав'язь.

Кількість членів кожної частини квітки позначають цифрами. Велику

(більше 12) та невизначену кількість членів квітки позначають знаком невизначеності — ∞ . Дуже рідко кількість членів андроцея або гінецея буває невизначеною в межах 12 (глід). Їх кількість також позначається знаком невизначеності. У випадку зростання між собою членів квітки, їх кількість укладається в дужки. Якщо чашечка, віночок або тичинки розташовані кількома колами, то цифри, що позначають їх кількість в окремих колах поєднуються значком +. Формула повинна відображати кількість плодолистків, що утворюють гінецей. Якщо їх декілька, то слід зазначити зростаються вони між собою (ценокарпний гінецей) чи кожний плодолисток утворює окрему маточку (апокарпний гінецей), а також тип зав'язі: верхня чи нижня.

Наприклад, формула квітки вишні — $*K_5C_5A_\infty G_1$. Характеристика такої квітки читається так: квітка правильна, двостатева, чашечка з 5 вільних чашолистків, віночок з 5 вільних пелюсток, тичинок багато, маточка 1, зав'язь верхня.

Діаграма квітки — це схематична проекція квітки на площину, перпендикулярну до осі квітки. Діаграма демонструє не тільки наявність частин квітки та кількість її членів, але і розташування їх відносно один одного. Тобто діаграма дає більш повне уявлення про будову квітки. Прийнято єдиний спосіб орієнтації діаграми: вісь квітки нагорі, а криючий листок знизу. Члени квітки позначаються завжди чітко визначеними значками. Чашолистки на діаграмі позначаються дужкою з кілем — $\{ \}$; пелюстки — круглими дужками — $()$; тичинки — у вигляді розрізу через пиляк (якщо тичинок багато то у вигляді затушованого еліпса); гінецей у вигляді поперечного розрізу зав'язі або зав'язей з плацентациєю та насінними зачатками. На діаграмі квітки позначаються також приквітки та вісь суцвіття у вигляді точок. У випадках, коли окремі члени квітки зростаються, знаки, якими вони позначаються на діаграмі, з'єднуються дугами чи прямими лініями.

Насінний зачаток

Видозмінені мегасинангії, які у більшості насінних рослин в результаті зростання мегаспорофілів потрапивши всередину зав'язі, називаються *насінними зачатками*, що *мають короткі насінні ніжки*, або *фунікулус*: якими вони прикріплюються в зав'язі до стінок останньої. Місце прикріплення насінних зачатків до тканин зав'язі називають *плацентами*. Місце з'єднання насінної ніжки з насінним зачатком називають *рубчиком*.

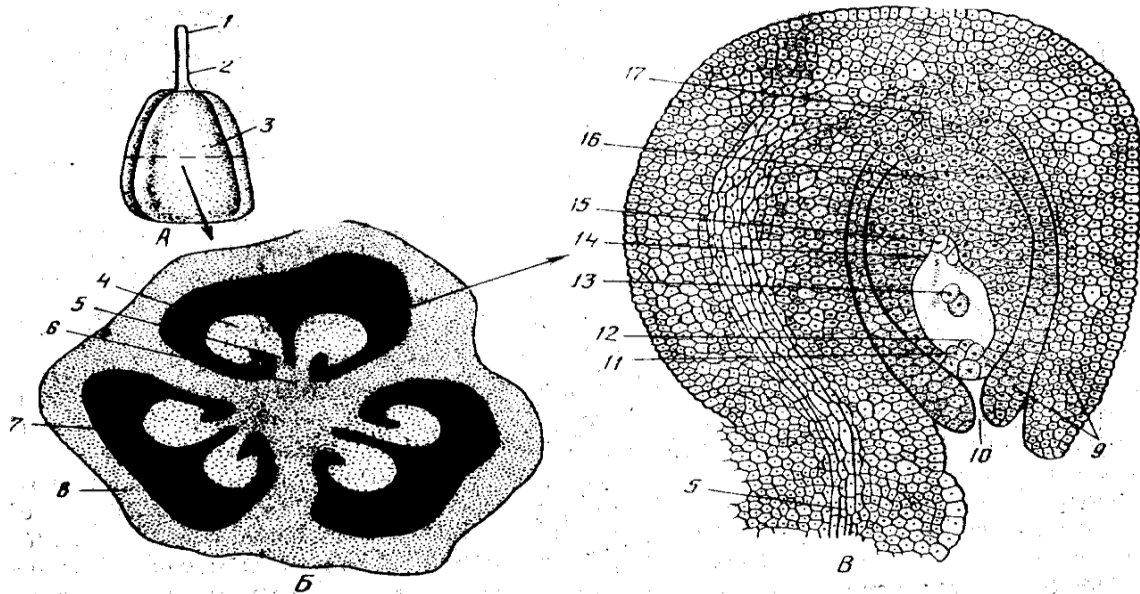


Рис. 17. Поперечний розріз насінного зачатка проліска: А – загальний вигляд, Б – поперечний розріз зав'язі, В – насінний зачаток: 1 - приймочка; 2- стовпчик; 3 – зав'язь, 4 - насінний зачаток; 5 - фунікулус; 6 - плацента; 7 - гніздо; 8 - стінка зав'язі; 9 - інтегумент; 10 - мікропіле; 11 - синергіди; 12 - яйцеклітина; 13 - вторинне ядро центральної клітини; 14 - зародковий мішок; 15 - антиподи; 16 – нуцелус, 17 – халаза.

Насінний зачаток складається з **нуцелуса** (ядра в широкому розумінні), вкритого одним або двома шарам **інтегументів (покривів)**, кінці яких з одного боку насінного зачатка, не зростаючись, утворюють вузькі канал (**мікропіле**), через який пилкова трубка проникає до зародкового мішка. Протилежну по відношенню до мікропіле частину насінного зачатка, де нуцелус і інтегументи зростаються між собою, називають **халазою**.

Розрізняють три основних типи насінних зачатків: **прямі (ортотропні)**, **обернені (анатропні)**, **зігнуті (кампілотропні)**, а також **гемітропний** та **амфітропний**. У прямого насінного зачатка нуцелус є прямим продовженням фунікулуса (насінної ніжки), а спрямоване догори мікропіле знаходиться на одній осі з рубчиком, і з фунікулусом. Характерний для перцевих, гречкових, ароїдних. У **оберненого насінного зачатка** (при прямій насінній ніжці) мікропіле виявляється повернутим донизу (майже на 80°), так що останнє розміщується поряд з рубчиком і повернуте майже до плаценти, дуже поширений тип насінних зачатків і притаманний магноліїдам, таким чином, можливо є вихідним. **Кампілотропний** або **односторонньо зігнутий насінний зачаток** характеризується одностороннім розростанням і нуцелуса, і інтегументів. Зустрічається у бобових, лободових та інших. **Гемітропний**, або **напівповернутий насінний зачаток**, у якого нуцелус та інтегументи повернуті по відношенню до плаценти на 90° . Займає ніби проміжне положення між ортотропним та анатропним насінними зачатками (окремі

представники ранникових, первоцвіті). У окремих представників тих родин і порядків, де є звичайними кампілотропні насінні зачатки, нуцелус має підковоподібне зігнуту форму і називається **амфітропним**, або **двосторонньо зігнутим**. **Інтегументи**, які входять до складу насінного зачатка у більшості родин **подвійні** (переважна більшість вільнопелюсткових дводольних і однодольні). Навпаки, зрослопелюсткові дводольні мають, як правило, один інтегумент.

В нуцелусі, або ядрі, насінного зачатка в подальшому відбуваються процеси, які ведуть до утворення насінини. За морфологічною природою нуцелус є мегаспорангієм, перетвореним в процесі еволюції з мегаспорангія далеких предків покритонасінних — палеозойських різноспорових папоротеподібних, які мали багат шарові спорангії. Еволюція нуцелуса покритонасінних пов'язана зі зменшенням товщини його стінок. Розрізняють **товстостінні (крассинуцелятні)** і **тонкостінні (тенуінуцелятні) насінні зачатки**.

Розвиток насінного зачатка і мегаспорогенез

Насінний зачаток виникає на плаценті у вигляді напівкулеподібного горбочка, який спочатку складається з однорідних меристематичних клітин. Через деякий час поблизу верхівки насінного зачатка з'являється одна або декілька археспоріальних клітин, які розвиваються з субепідермального шару. Приблизно в цей час біля основи насінного зачатка виникають інтегументи у вигляді одного або двох кільцевих валиків. Найчастіше в насінному зачатку під пилковходом одна із субепідермальних клітин нуцелуса — археспоріальна клітина починає збільшуватися, а потім поділяється способом мейозу. Виникає тетрада (четвірка) гаплоїдних (п) мегаспор, на цьому і закінчується мегаспорогенез. З чотирьох мегаспор виживає тільки одна, всі інші поступово зменшуються і зникають. Мегаспора, яка лишилася, починає рости. Ядро її тричі поділяється способом мітозу. Таким чином, з мегаспори утворюється **восьмиядерний зародковий мішок** (цитокінезу або формування клітинних оболонки під час поділу тут не буває). Вісім гаплоїдних ядер, які виникли, знаходяться спочатку по чотири в двох протилежних кінцях зародкового мішка (мікрополярному і халазальному). Між ними, звичайно, є вакуоля. Потім по одному ядру від кожної четвірки пересувається до центра клітини. Ці полярні ядра, з'єднавшись, утворюють диплоїдне ядро, яке називається **центральним**, або **вторинним ядром зародкового мішка**, в результаті чого цей мішок стає семиядерним. **Центральне ядро покривається цитоплазмою і стає центральною клітиною зародкового мішка** (іноді полярні ядра зливаються пізніше). Біля мікрополярного кінця зародкового мішка утворюється так званий

яйцевий апарат з трьох клітин, які виникли з трьох ядер, навколо яких сконцентрувалася цитоплазма. **Одна з цих трьох клітин стає яйцеклітиною, або жіночою гаметою, а дві інші — синергідами (допоміжними клітинами).**

На халазальному кінці зародкового мішка формуються ще три клітини — **антиподи**. Утворений таким чином зародковий мішок із сімома клітинами тепер уже готовий до процесу запліднення. Такий тип утворення зародкового мішка трапляється найчастіше, але в природі існують і інші типи його розвитку. Порівняно з усіма голонасінними, у покритонасінних жіночий гаметофіт сформований дуже незначною кількістю клітин і тому відрізняється прискореним розвитком. Замість десяти або одинадцяти поділів, характерних для голонасінних, розвиток зародкового мішка покритонасінних відбувається в результаті лише трьох-п'яти поділів, завдяки чому дуже скорочується час, необхідний для розвитку зародкового мішка. Немає сумніву в тому, що швидкість розвитку жіночих і чоловічих гаметофітів покритонасінних входить до ознак, які забезпечили цьому відділу панування в рослинному світі в сучасну геологічну епоху. На відміну від переважної більшості голонасінних, насінні зачатки покритонасінних вже не мають архегоніїв.

Подвійне запліднення у покритонасінних рослин

Суть подвійного запліднення була з'ясована у 1898 році професором університету святого Володимира Сергієм Гавриловичем Навашиним у Києві.

Потрапивши на приймочку маточки, пилкове зерно починає проростати. Цьому сприяють речовини, які виділяють приймочки, відповідні температура і вологість та інші умови зовнішнього середовища. В процесі проростання вміст пилкового зерна випинається крізь пору екзини у вигляді тонкої трубочки, вкритої лише **інтиною**. Ця пилкова трубка починає видовжуватись і проникає в тканину стовпчика. Тут вона просувається по спеціальному каналу або по міжклітинниках; потім досягає зав'язі і прямує до мікропіле насінного зачатка. Ріст пилкової трубки пов'язаний з обміном речовин, що відбувається між нею та внутрішніми клітинами. У більшості рослин пилкова трубка проникає до насінного зачатка крізь мікропіле (**порогамія**), у берези, вільхи деяких інших — крізь халазу (**халазогамія**), у в'яза — крізь інтегументи (**мезогамія**). Потім пилкова трубка проникає до зародкового мішка. За період росту всередині маточки вміст пилкової трубки зазнає певних змін. Вегетативне ядро, яке спочатку знаходилось біля ростучої частини трубки і сприяло її видовженню, поступово розсмоктується. Генеративне ядро поділяється способом мітозу на дві чоловічі статеві клітини — спермії

(щоправда у деяких рослин це відбувається значно раніше, ще у неперорослій пилінці). При стиканні з зародковим мішком відбувається розчинення стінки пилкової трубки, а, увійшовши до зародкового мішка, вона розривається. З двох спермій, які звільнилися, один прямує до жіночої клітини — яйцеклітини і зливається з нею. З диплоїдної зиготи, що виникла, утворюється **зародок**. Другий спермій зливається з центральною диплоїдною клітиною зародкового мішка, і триплоїдна клітина, яка утворилася пізніше, сформує живильну тканину — **ендосперм**.

У цьому злитті двох спермій з двома клітинами зародкового мішка і полягає суть подвійного запліднення, притаманного лише покритонасінним рослинам. Після цього синергіди та антиподи повністю відмирають. Насінний зачаток розростається і перетворюється в насінину.

Інтегументи, видозмінившись, формують шкірку насінини. Зав'язь (а іноді і квітка в цілому) перетвориться в **плід**. Із стінок зав'язі сформується **оплодень**. Якщо в клітинах нуцелуса накопичуються поживні речовини, тоді утворюється особлива тканина — **перисперм**. З часу потрапляння пилінки на приймочку маточки до процесу подвійного запліднення у різних рослин проходить від 20-30 хв. до кількох діб. В результаті подвійного запліднення, як уже відмічалось, із зав'язі формується плід, а з її стінок — оплодень. Насінина ж формується з насінного зачатку, шкірка насінини — з інтегументів, перисперм — з нуцелуса, ендосперм — з центральної клітини, зародок — з заплідненої яйцеклітини.

Різні плоди мають свою специфіку будови. Таку ж специфіку будови має і насіння різних рослин.

ПОХОДЖЕННЯ КВІТКИ

Питання походження квітки залишається остаточно не вирішеним. Існують різні гіпотези, або теорії, кожна з яких має свої недоліки.

Псевдантова теорія (псевдо — несправжня, антос — квітка)

Ріхард Веттштейн запропонував теорію несправжньої квітки. Згідно цієї концепції еволюція квітки йшла в напрямку поступового вдосконалення від більш примітивного однопокривного анемофільного типу до більш високо розвинутого ентомофільного типу з подвійною оцвітиною і більш сталим, кратним числом членів квітки. За цією теорією **двостатева квітка покритонасінних є спрощене суцвіття (несправжня квітка)**, яке утворилось із зібрання одностатевих чоловічих і жіночих «квіток» вищих голонасінних, зокрема ефедри; тут кожна тичинка і маточка гомологічні простій квітці.

Стробілярна та евантова теорія походження квітки

(теорія справжньої квітки)

Авторами цієї теорії є англійські вчені А. Арбер і Дж. Паркін. Погляди А. Енглера і Р. Веттштейна на примітивність однопокривних і системи цих авторів були піддані в кінці XIX і на початку XX ст. різкій критиці з боку американського ботаніка Бессі, англійських учених А. Арбер і Дж. Паркіна та особливо німецького ботаніка Галліра. Була розроблена і запропонована нова — евантова теорія походження квітки, тобто теорія справжньої квітки. Переконливим аргументом для створення стробілярної теорії було відкриття мезозойських голонасінних — бенетитів, які мали двостатеві стробіли, а запилення було ентомофільним.

За цією теорією *квітка покритонасінних є не суцвіттям*, як вважав Веттштейн, *а справжньою квіткою, що виникла в процесі еволюції з примітивних стробілів* бенетитів (тому цю теорію називають ще *стробілярною*).

Квітку первісних покритонасінних розглядають як видозмінений стробіл, квітколоже її є вкороченою і метаморфізованою віссю стробіла, а тичинки і плодолистки — видозміненими спорофілами. Вихідним, примітивним типом квітки покритонасінних визнають квітку типу магнолії з невизначеним (великим) числом тичинок (мікроспорофілів) і вільних плодолистків (макроспорофілів) з опуклим квітколожем, з добре вираженою оцвітиною, спіральним розміщенням елементів квітки. Від цього вихідного типу квітки виникли згодом інші типи, переважно внаслідок редукції числа членів квітки, переходу від ациклічного до геміциклічного і циклічного їх розміщення, зростання елементів квітки, виникнення зигоморфії, асиметрії та інших ліній спеціалізації.

У світлі **евантової** теорії і визнання магнолієвих та інших багатоматочкових за первісний примітивний тип покритонасінних, «простота» будови квітки однопокривних вважається явищем вторинним, наслідком редукції в зв'язку з переходом до вітрозапилення.

Евантова і псевдантова теорії походження квітки є в своїй основі **«фоліарними» теоріями** (від латинського «фоліарис» — листковий). За Й. Гете, квітка трактується як метаморфозований листкостебловий пагін, усі «члени» якого (крім квітколожа) являють собою видозмінені листки.

Теломна теорія

На зміну класичній фоліарній теорії було запропоновано нову «теломну» теорію походження квітки. Передумовою для створення теломної теорії було відкриття у 1917-1920 рр. найбільш примітивної групи вищих рослин — псилофітів. Особливо енергійно відстоював і розробляв теломну теорію німецький ботанік — філогенетик В. Ціммерман. Він вважав, що всі органи вищих рослин, у тому числі й

квітка, виникли в процесі довгої еволюції з теломів псилофітів. Кінцеві теломи, що несли спорангії, могли дати початок тичинкам і маточці без проходження стадії листка.

На думку В. Ціммермана тичинку можна уявити, спрощуючи і схематизуючи, як систему із чотирьох теломів, що мали кінцеві спорангії і зрослися; спорангії, зростаючись, дали пиляк — синангій із чотирьох спорангіїв. Аналогічно, але шляхом ще складніших видозмін і зростають змогли утворитися з спорангієвих теломів і плодолистки з насінними зачатками, що дали маточку. Пелюстки цей учений розглядає як видозмінені тичинки, а листову природу мають тільки чашолистки; вони походять з верхівкових листків. Теломна теорія походження вегетативних органів і квітки покритонасінних досить цікава і має багато прихильників, але поки що недостатньо обґрунтована фактичними даними. Більш переконливою є класична фоліарна евантова теорія.

Інші теорії походження квітки та її частин

Англійський вчений Х. Томас вважає, що плодолисток покритонасінних має складну природу. Стінки плодолистка утворені двома зрослими купулами, між якими є залишки осьової тканини, а плаценти — це верхівки фертильних гілочок.

СУЦВІТТЯ ТА ЇХ БІОЛОГІЧНА РОЛЬ

Суцвіттям — називають пагін або систему пагонів, які несуть у пазухах верхівкових листків (приквіток) зібрані у групи квітки. Суцвіття з нерозвиненими лускоподібними приквітками називаються **брактеозними** (бузок, конвалія та ін.). Сукупність верхівкових листків, що оточують суцвіття називається **обгорткою**.

Біологічні переваги суцвіть перед поодинокими квітками безперечні. По-перше, це збільшення імовірності запилення квіток, а по-друге — зменшення імовірності пошкодження квіток при несприятливих умовах навколишнього середовища, обумовлене їх поступовим розпусканням в суцвітті.

Класифікація суцвіть

В залежності від способу галуження суцвіття поділяють на дві групи: **моноподіальні, ботричні, або ж невизначені, незавершені, бокоцвіті; симподіальні, цимозні, або ж визначені, завершені, верхоцвіті.**

Серед моноподіальних суцвіть розрізняють **прості і складні. Прості ботричні суцвіття** не галузяться, квітки розташовані на головній осі суцвіття. В **складних** — на головній осі знаходяться бічні розгалуження з квітками.

Ботричні суцвіття характеризуються моноподіальним галуженням, тобто мають добре виражену головну вісь суцвіття, яка наростає необмежено довго. Крім того, у ботричних суцвіттях розпускання квіток відбувається у висхідному напрямку — від основи до верхівки, тобто акропетальне і верхівкова квітка розпускається останньою або до центру суцвіття, якщо квітки розташовані в одній площині. Число бічних гілок невизначене, тому ці суцвіття часто називають *невизначеними*. Найбільш примітивним суцвіттям в цій групі суцвіть вважається китиця.

В результаті вкорочення квітконіжок китиця, перетворилась на *колос*, а він в свою чергу через потовщення головної осі перетворився на *початок*. В іншому випадку, головна вісь колоса стала тонкою і гнучкою, що призвело до виникнення *серезки*. В результаті розгалуження бічних гілок китиці виникла *волють*, або *складна китиця*. В іншому випадку, з китиці в результаті видовження квітконіжок, розміщених найнижче на осі, утворився *щиток*. А з щитка, в результаті вкорочення головної осі, виник *зонтик*. Зонтик, в свою чергу, в результаті вкорочення квітконіжок і потовщення та розростання головної осі, перетворюється на *кошик*.

Всі ці еволюційні зміни в архітектурі суцвіть відбувались паралельно з еволюцією агентів запилення і мали пристосувальне значення.

В цимозних суцвіттях, на відміну від ботричних, галуження не моноподіальне, а симподіальне або псевдодихотомічне, тому головна вісь суцвіття не виражена, або несправжня, і ріст суцвіття обмежений. Нарешті, розпускання квіток в цимозних суцвіттях відбувається від верхівки до основи, тобто базипетально, або від центру до периферії — відцентрове (молочай). Крім того, ці суцвіття є визначеними, тому що число бічних гілок визначене і характерне для роду чи виду.

Прості моноподіальні (невизначені, ботричні) суцвіття

Прості моноподіальні (невизначені, ботричні) суцвіття з подовженою віссю

Китиця — на видовженій головній осі суцвіття розміщені на деякій відстані одна від одної, на квітконіжках майже однакової довжини, окремі квітки (черемха, гіацинт, робінія, конвалія). Квітконіжки можуть виходити з піхв приквітків (люпин), або приквітки відсутні (капустяні, барбарис). Якщо квітки знаходяться тільки з одного боку осі, то утворюється однобічна китиця (деякі види бобових: лядвенець рогатий, горошок мишачий, чина лісова).

Колос — на видовженій головній осі суцвіття розміщені сидячі квітки, що не мають квітконіжок (подорожник, вербена). **Початок**, або *м'ясистий колос* — суцвіття із потовщеною м'ясистою віссю, густо

вкритою квітками (жіноче суцвіття кукурудзи, рогіз). **Сережка** — повислий колос, тобто колос з м'якою віссю, після цвітіння суцвіття звичайно опадає (горіх, тополя).

Прості моноподіальні (невизначені, ботричні) суцвіття з укороченою віссю

Головка — суцвіття з укороченою потовщеною віссю та з тісно скупченими сидячими або майже сидячими квітками (конюшина). **Щиток** — китиця, у якої нижні квітконіжки довші за верхні і всі квітки розміщені на одному рівні (груша, таволга). **Кошик** — головна вісь суцвіття дуже розширена й утворює так зване спільне квітколоже, на якому сидить більша або менша кількість квіток. По краю спільного квітколожа розміщені листочки, що утворюють **обгортку** (соняшник, кульбаба, айстри, нагідки). **Зонтик (окружок)** — головна вісь суцвіття така вкорочена, що здається, ніби майже однакові квітконіжки всіх квіток виходять з одного місця, утворюючи промені зонтика (первоцвіт, цибуля, вишня). При основі променів зонтика є кілька приквіток, які утворюють **обгортку**.

Суцвіття, яке за формою та зовнішнім виглядом нагадує одну квітку називається **антодій** (головка, кошик).

Складні моноподіальні (невизначені, ботричні) суцвіття

Складний колос — на видовженій головній осі суцвіття розміщені не окремі квітки, а прості колоски (жито, пшениця, пажитниця, пирій). **Волоть, або складна китиця** — складне суцвіття, бічні гілки якого несуть прості або розгалужені суцвіття типу колос (злаки), чи китиця (чоловіче суцвіття кукурудзи, просо, бузок). Розрізняють **стиснуту колосовидну волоть** — **султан**, в якої бічні осі притиснені до головної осі (тимофіївка, лисохвіст); та **розлогу**, в якої бічні вісі відходять в різні боки від головної осі (овес, просо, чоловіче суцвіття кукурудзи). **Складний щиток** — щиток, у якого замість квіток є маленькі суцвіття — щитки (деревій, горобина). **Складний зонтик (окружок)** — відрізняється від простого зонтика тим, що кожна бічна гілочка його закінчується не окремою квіткою, а в свою чергу утворює простий зонтик, який звичайно називають зонтичком (селерові). Часто листки біля осей другого порядку утворюють **загальну обгортку** (цибулеві), а біля осей квітконіжок окремі **обгорточки**.

Симподіальні (визначені, цимозні) суцвіття

Монохазій — головна вісь закінчується квіткою, а під нею утворюється вісь другого порядку, яка також закінчується квіткою, галуження симподіальне і вісь кожного порядку дає тільки одну гілку. Серед монохазіїв виділяють: **завійку**, у якій вісь формує ряд квіток у

одному напрямку (шорстколисті) та — **звивину**, у якої квітки розвиваються на бічних гілках (косарики, росичка). **Дихазій, розвилка** — головна вісь закінчується квіткою, а під нею утворюється дві супротивні осі, кожна з яких теж закінчується квіткою, галуження несправжньодихотомічне (гвоздичні). **Плейохазій** — від головної осі суцвіття, яка несе одну верхівкову квітку, відходять декілька бічних осей, які утворюють кільце з монохазіїв чи дихазіїв (очиток, картопля, молочай). Квітки розпускаються від центру до периферії. Розрізняють **простий плейохазій** — в якого від головної осі відходять лише осі другого порядку (жовтецеві) та **складний** — в якого від кожної осі другого порядку відходять кілька осей третього порядку і ін. (бузина, калина, молочай).

Крім перерахованих суцвіть, є складні суцвіття, які називають **агрегатними**. Вони утворені різними типами суцвіть. Так, кошики можуть бути зібраними у щиткоподібну волоть (деревій), прості колоски — у волоть (овес), дихазій — в сережку (береза, вільха).

Тирс — на головній осі розташовуються вказані вище суцвіття; мають пірамідальну форму (смілька).

Типи і способи запилення квіток

Запилення — процес перенесення пилку з пиляків на приймочку маточки квітки у покритонасінних рослин та з мікростробілів на макростробіли у голонасінних. Виділяють самозапилення і перехресне запилення. **Самозапилення (автогамія)** — перенесення пилку з пиляків на приймочку маточки в межах одної квітки у покритонасінних рослин. **Облігатне самозапилення** — запилення маточки пилком тільки тієї самої квітки. **Сусіднє запилення** або **гейтеногамія** — запилення квітки пилком іншої квітки тої самої рослини. **Автофертильність** — здатність рослин при самозапиленні утворювати насіння (пшениця, жито, овес, томати, фіалки та ін.).

Перехресне запилення — перенесення пилку з тичинки одної квітки на приймочку маточки іншої квітки тієї самої або іншої рослини у покритонасінних рослин. Двостатеві квітки, в яких маточка і тичинки дозрівають одночасно, називаються **гомогамними квітками**. Це переважно самозапильні квітки.

Неодночасне досягання тичинок і маточок у квітках називається **дихогамія**. Дихогамія — це пристосування до перехресного запилення та запліднення. При **протандрії (протерандрії)** раніше досягають пиляки (у представників родин: айстрові, зонтичні, мальвові, гвоздичні, розові — малина, суниця та ін.). При **протогінії (протерогінії)** раніше досягає приймочка маточки (у представників родин: капустяні, пасльонові, подорожникові, тонконогові, розові — яблуна, груша, слива та ін.).

Легітимне запилення спостерігається у квіток, для яких характерна **гетеростилія**. При цьому пилок з квіток, які мають довгі стовпчики маточок, попадає на приймочку маточки квіток, які мають короткі стовпчики маточок (гречка, медунка). Перехресному запиленню сприяє також **різностатевість квіток** та **автостерильність**.

Існують такі способи перехресного запилення: **зоофілія** — запилення рослин за допомогою тварин. Це один із способів перехресного запилення. Розрізняють декілька типів зоофілії: **ентомофілія (ентомогамія)** — перехресне запилення відбувається за допомогою комах. Зустрічається у 90% усіх рослин, яким властиве перехресне запилення (яблуна, груша, липа, малина). У ентомофільних рослин є спеціалізовані тканини або залозки, що виділяють нектар — солодку рідину, яка містить цукри, азотисті та ароматичні речовини, органічні кислоти, мінеральні солі, ферменти, ефірні олії тощо. **Нектарники** можуть утворюватись на різних частинах квітки — **флоральні нектарники** та поза квіткою — **екстрафлоральні нектарники**. У липи — на внутрішньому боці чашолистків, у квасолі — всередині шпорки, у жовтецю — на пелюстках, у гречки — біля основи маточки. Заглибина на елементах квітки, де міститься нектар називається **медова ямка**. Вона може бути прикрита лусочкою — **медова лусочка** (жовтецеві). **Медоносні рослини** — рослини, з яких бджоли збирають нектар та пилок (гречка, липа, робінія та ін). Деякі види рослин пристосувались до запилення тільки окремими видами комах. Так, окремі види губоцвітих, ранникових мають квітки з глибоко розміщеними нектарниками, які доступні лише довгохоботковим комахам (гемітропні квітки).

Кантарофілія — запилення рослин за допомогою жуків з групи *Cantharidae*. Характерна для саговників. **Орнітофілія** — один із типів зоофілії, перехресне запилення відбувається за допомогою дрібних птахів (представники родини зозулинцевих). **Малакофілія** — запилення рослин за допомогою молюсків. **Гідрофілія (гідрогамія)** — один із способів перехресного запилення у квіткових рослин за допомогою води. Гідрофілія може бути **надводна** (валіснерія) та **підводна** (різуха). Одним із способів перехресного запилення у рослин, що відбувається за допомогою вітру, називається **анемофілія** (тонконогові, осокові, тополя, береза, дуб, ліщина та ін.).

Штучне запилення — запилення, яке здійснює людина. Його використовують при створенні нових сортів, при гібридизації.

Інбридинг (інцухт) — примусове самозапилення, при якому пилок наносять на приймочку маточки тієї ж квітки, або схрещування близькоспоріднених форм для отримання однорідного потомства.

Пилкові зерна і палінологія

Пилок — сукупність пилкових зерен у насінних рослин. **Пилкове зерно**, по суті справи, являє собою **чоловічий гаметофіт покритонасінних**. Оболонка мікроспори після завершення поділів стає оболонкою пилкового зерна. Однак тільки на стадії пилкового зерна, а не мікроспори оболонка досягає повного розвитку. **Розміри пилку** коливаються в діаметрі від декількох мкм (деякі шорстколисті) до 240 мкм (наприклад, у деяких мальвових). У цілому, примітивні родини мають більший за розміром пилок, однак дуже великий пилок буває і в представників такої прогресивної родини, як гарбузові. Спостерігається деяка залежність розмірів пилку від розмірів квітки. Однак, найбільш важливим фактором, зв'язаним з розміром пилку є відстань, яку повинна пройти пилкова трубка до зародкового мішка, тобто довжина стовпчика маточки.

Деякі рослини (зозулинцеві, ластівневі) утворюють **полінії** — групи пилкових зерен, склеєні в грудочку. Це пов'язано із способом запилення, характерним для них.

Форма пилкових зерен дуже різноманітна. Вони можуть бути кулястими (жовтець), еліпсоїдальними (магнолія, сусак), трикутними (півонія) тощо. **Оболонка пилкового зерна (спородерма)** складається з двох головних шарів: внутрішнього — **інтини** і зовнішнього — **екзини**. **Інтина** являє собою тонку і ніжну плівку, що складається в основному з пектинових речовин; **екзина** в порівнянні з інтиною відносно товста і шарувата, кутинізована, містить надзвичайно стійкі вуглеводи спорополеніни, нерозчинні в кислотах і лугах. **Екзина**, у свою чергу, складається з двох шарів: зовнішнього — **секзини** (скульптурної частини екзини) і внутрішнього — **некзини** (нескульптурована частини екзини). Саме будова секзини вкрай різноманітна і разом з тим постійна в межах таксономічних груп, що має чимале систематичне значення. На поверхні секзини виникають різні горбочки, гребінці, шишечки тощо, для позначення яких розроблена досить складна термінологія. У екзині звичайно є тонкі місця чи навіть наскрізні отвори, що служать для виходу пилкової трубки. Будь-яке таке місце чи отвір називають **апертурою**. Розташування і форма апертур характеризуються великою розманітністю. По розташуванню апертури можуть бути **полярними, зональними** (розташованими на екваторі або на лініях, паралельних екватору) чи **глобальними** (рівномірно розсіяними по всій поверхні). По формі апертури поділяються на **борозни і пори**. Монопорові пилкові зерна містять в екзині тільки одну пору (деякі види родини пальмових).

Однорозні пилкові зерна найбільш примітивні (магнолія, сусак). Тільки такі пилкові зерна зустрічаються у голонасінних рослин. Серед покритонасінних однорозні пилкові зерна зустрічаються, головним чином, у примітивних родин. Зокрема, у представників магнолієвих, де зосереджена найбільша кількість примітивних ознак. З однорозних пилкових зерен виникають інші типи внаслідок збільшення кількості апертур і зміни їхньої форми: однорозні — однопорові — триборозні — трипорові — багатоборозні — багатопорові.

Більшість дводольних характеризується триборозним пилком. У однодольних зустрічається переважно однопоровий тип.

Як було сказано вище, розманітність будови спородерми і разом з тим її константність і стійкість, привели до виникнення особливої галузі ботаніки — *палінології*. Виявлено, що пилок добре зберігається у викопному стані, і аналіз торфів, що містять пилок, дозволяє встановити систематичний склад флори попередніх періодів, уловити зміни клімату в тих випадках, коли інші дані виявляються зовсім недостатніми.

Детальне вивчення оболонки пилкових зерен проводиться із застосуванням світлового, а в деяких випадках і електронного мікроскопів. Вивченню пилкових зерен передують використання різних методів їхньої обробки. Будову оболонки зображують на палінограмах, де ілюструють вид з екватора, оптичний розріз і деталі її будови.

Вивчення закономірностей формування оболонки спор і пилку є надійною ознакою при розмежуванні великих таксонів, таких як класи та відділи рослин, а зріла структура оболонки несе важливу інформацію для розмежування таких систематичних категорій, як роди і види рослин.

НАСІНИНА

Насінина — генеративний орган у насінних рослин, який утворюється із насінного зачатка. Вона являє собою основний орган розмноження та розселення квіткових рослин і у типовому випадку складається із зародка, запасних поживних речовин та насінної шкірки (спермодерми). На місці відокремлення насінини від насінневої ніжки утворюється *рубчик*, поблизу якого міститься *сім'явхід* (мікропілярний отвір).

Зародок формується після завершення подвійного запліднення із зиготи. З заплідненого центрального ядра утворюється **ендосперм**. **Насінна шкірка** формується в результаті перетворень інтегументів насінного зачатка.

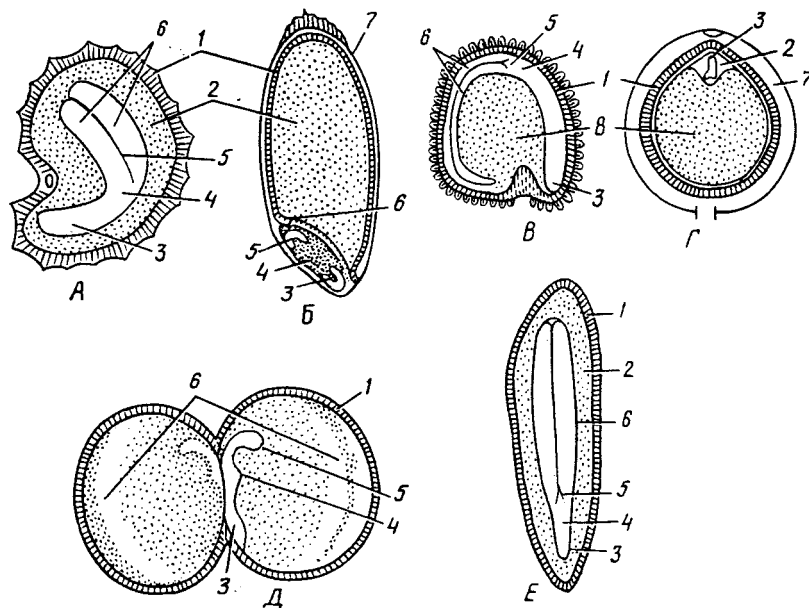


Рис 18. Типи насіння: А - з ендоспермом, що оточує зародок – у маку; Б – з ендоспермом, що лежить поряд з зародком, - у пшениці; В – з периспермом – у куколя; Г – з ендоспермом, що оточує зародок і міцним периспермом – у перцю; Д – з запасуючими речовинами, що відклалися в сім'ядолях зародка – у гороху; Е - з ендоспермом і запасуючими продуктами, що відклалися в сім'ядолях зародка - у льону: 1- спермодерма, 2- ендосперм, 3- корінчик, 4- стебельце, 5- брунечка, 6- сім'ядоля (3-6 зародок), 7- оплодень, 8- перисперм.

Розвиток зародка й ендосперму у різних рослин проходить неоднаково. У більшості випадків зигота (запліднена одним спермієм яйцеклітина) спочатку покривається порівняно товстою оболонкою, після чого настає період спокою. Період спокою для зиготи в різних рослин неоднаковий і продовжується від 3-4 годин до декількох місяців. Зигота після проходження періоду спокою (чи без нього) ділиться й утворює дві клітини. Одна з них, звернена до мікропіле, формує підвісок, який прикріплює зародок до стінки зародкового мішка. Клітини підвіска діляться в більшості випадків у поперечному напрямку. З іншої клітини розвивається зародок. Ця клітина ділиться двома взаємно перпендикулярними перегородками й утворює чотири клітини. Кожна з них ділиться ще раз, і утворюється вісім клітин. У результаті наступного поділу розвивається кулясте тіло зародка, що складається з дрібних клітин. Далі зародок на верхівці стає плоским, а з обох боків закладається два горбочки. У дводольних горбочки, симетрично розвиваючись, утворюють дві сім'ядолі. В однодольних одна зародкова сім'ядоля розвивається енергійніше, а інша відстає в рості. Асиметрично розвинена сім'ядоля продовжує свій ріст і займає верхівкове положення, а інша залишається рудиментарною. У дводольних конус наростання стебла закладається між двома сім'ядолями, а в однодольних він зміщений. Він являє собою верхівкову бруньку зародка насіння. Між сім'ядолями і підвіском формуються підсім'ядольне коліно і зародковий корінець. **Ендосперм**

розвивається в зародковому мішку. Запліднене центральне ядро зародкового мішка не проходить періоду спокою, ділиться і дає початок триплоїдному ендосперму. За способом формування розрізняють три **типи ендосперму: нуклеарний, целюлярний і проміжний.**

При нуклеарному типі запліднене центральне ядро зародкового мішка багаторазово ділиться, і в порожнині зародкового мішка, у його цитоплазмі, формує безліч триплоїдних ядер. Спочатку ці ядра розташовуються уздовж стінки зародкового мішка. До цього часу в ньому накопичується велика кількість запасних поживних речовин. Клітинні стінки з'являються пізніше. Нуклеарний тип ендосперму є в однодольних і деяких дводольних.

Целюлярний тип ендосперму відрізняється тим, що клітинні перегородки (стінки) утворюються послідовно при кожному поділі. Целюлярний тип ендосперму зустрічається в самих високоорганізованих двосім'ядольних.

Проміжний тип відрізняється від нуклеарного і целюлярного тим, що при первісному поділі зиготи на дві клітини відразу виникає перегородка між двома ядрами і зародковий мішок ділиться на дві асиметричні половини. При наступному поділі ядер перегородки між ними не утворюються. Вони формуються лише після того, як з'явиться достатня кількість ядер. Проміжний тип вважається примітивним і зустрічається у жовтецевих, німфейних і деяких представників розоцвітих.

У деяких рослин після запліднення ендосперм не утворюється. Його функцію виконує особлива тканина, що швидко розвивається і бере початок від нуцелуса, у клітинах якої накопичуються запаси поживних речовин. Ця тканина називається **периспермом.**

У багатьох рослин ендосперм і перисперм не розвиваються і запаси поживних речовин накопичуються у **сім'ядолях**, що розростаються. **Насіння з ендоспермом** утворюється у багатьох однодольних (тонконогові, лілійні). У дводольних насіння з ендоспермом має хурма, помідор, морква, коноплі, липа, виноград та ін. **Насіння з периспермом** зустрічається в лободових, тропічних німфейних, перцевих та ін. **Насіння без ендосперму** характерні для бобових, складноцвітих, хрестоцвітих, розоцвітих та ін. Насіння без ендосперму у однодольних мають частухові, стрілолист та ін. **Насіння з ендоспермом і периспермом** мають чорний перець, глечики жовті та ін. **Насіння з недорозвинутим зародком** утворюється у пшінки, окремих видів родин магнолієвих, лаврових, пальмових, лілійних.

В залежності від накопичених у насінині запасних поживних речовин розрізняють *білкові* (горох, квасоля), *крохмалисті* (пшениця, жито) та *олійне насіння* (соняшник, бавовник, льон та ін.).

Будова насіння з ендоспермом. Цей тип насінини складається з трьох частин: *насінної шкірки, зародка й ендосперму*. Насінна шкірка тут щільно зростається зі стінкою зав'язі, яка формує оплодень і утворюється плід зернівка.

Зародок складається з *зародкової брунечки*, з якої при проростанні насінини розвивається пагін. На відміну від більшості односім'ядольних, брунечка злаків досить розвинена і має зазвичай 2-3, а іноді і більше зародкових листків. Вони покриті зовнішнім ковпачковидним листком брунечки — *колеоптилем*, який їх захищає і відіграє важливу роль при проростанні насіння.

У зародку злаків є ще одна дуже важлива частина — *щиток*. Він розташовується збоку від зародкової брунечки і займає проміжне положення між зародком та ендоспермом. Морфологічно щиток являє собою перший лист зародкової брунечки, тобто сім'ядоллю. Фізіологічна роль щитка — це всмоктування поживних речовин з ендосперму при проростанні насіння. На протилежному від щитка боці зародка знаходиться лусковидний відросток роговидної форми — *епібласт*. Є різні точки зору на походження та значення епібласти:

- Епібласт являє собою залишок другої сім'ядолі (якщо першою вважати щиток);
- Епібласт являє собою першу і єдину сім'ядоллю, а щиток належить до осьових утворень;
- Епібласт являє собою складку тканини, яка утворилась внаслідок згинання осі зародка.

Гіпокотиль у злаків недорозвинений, а *зародковий корінець* (іноді 2-3 або багато) оточений спеціальним багаточаровим захисним чохлаком — *колеоризою*, яка при проростанні набухає і утворює на поверхні всмоктуючі волоски. Корінець пронизує тканину колеоризи і виходить у ґрунт. Із зародкового корінця утворюється головний корінь рослини.

Існує також точка зору, за якою стверджується, що колеориза — це недорозвинений головний корінь, а ендогенні корінці, що її пробивають — додаткові за походженням.

В *ендоспермі* звичайно накопичуються запаси поживних речовин. Склад і співвідношення поживних речовин у ньому неоднакові. Наприклад, у пшениці крупноклітинний шар ендосперму запасє крохмаль

і білок — *клейковину*, а дрібноклітинний шар ендосперму, розташований під насінною шкіркою, — білок (*алеїроновий шар*).

Будова насіння без ендосперму і перисперму. Прикладом служить насіння квасолі, гороху, яблуні, соняшника та ін. Таке насіння складається з *насінної шкірки і зародка*. Запаси поживних речовин накопичуються в самому зародку, найчастіше в сім'ядолях.

Проростання насіння починається з активації в його тканинах ферментативних процесів, які полягають у перетворенні складних сполук у більш прості, доступні для засвоєння зростаючим зародком. Ферменти активуються за умов визначеного водного і температурного режиму та доступу кисню.

Будова проростка. При проростанні насінини з зародка розвивається проросток. Корінь проростка утворюється із зародкового корінця і перетворюється в головний корінь. На межі переходу кореня в стебло є *коренева шийка*. Коренева шийка виділяється потовщенням та темнішим забарвленням кори. Стеблова частина від кореневої шийки до сім'ядоль називається *підсім'ядольним коліном (гіпокотиль)*.

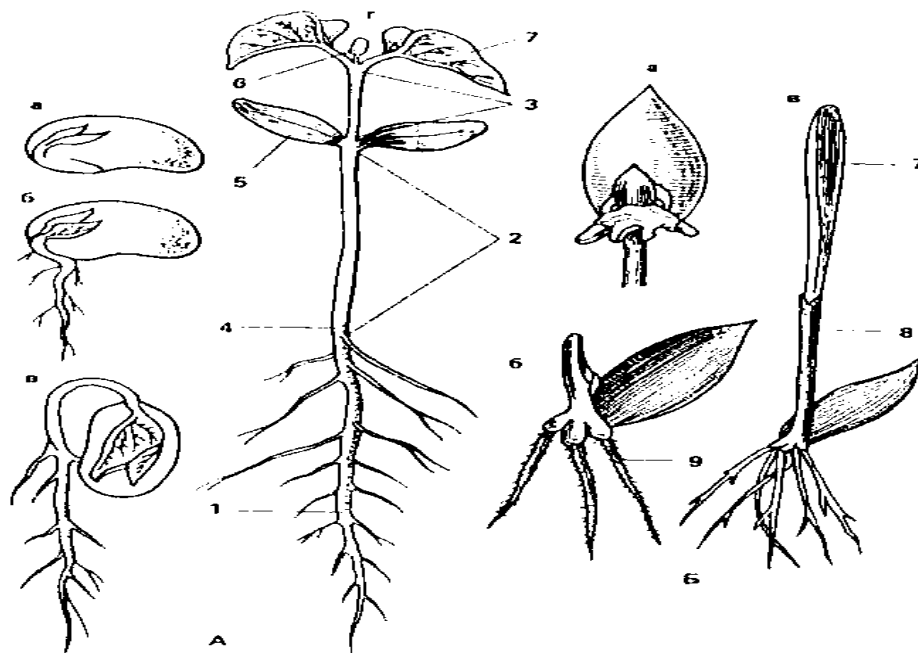


Рис.19. Проростання насіння і будова проростка: А (а-г); Б (а-в) – вівса; 1-головний корінь; 2-гіпокотиль; 3-епікотиль; 4- коренева шийка; 5-сім'ядолі; 6- верхівкова брунька, 7 – перший листок (листки); 8-клеоптиль; 9- зародкові корені.

Місце прикріплення сім'ядолі до стебла являє собою перший вузол. Частина стебла від сім'ядоль до вузла перших листків називається *надсім'ядольним коліном (епікотиль)* чи першим міжвузлям пагона. У багатьох дводольних рослин (горох, боби, дуб, грецький горіх та ін.)

сім'ядолі насіння дуже великі, м'ясисті, при проростанні насіння вони не виносяться назовні. Залишаючись в землі, вони служать джерелом поживних речовин для проростків до тих пір, поки не утворяться корені та справжні листочки. У інших дводольних рослин (квасоля, соя, люпин, конюшина) сім'ядолі при проростанні насіння виносяться назовні — над землею, зеленіють і деякий час, до утворення справжніх листків, не тільки постачають проросткам поживні речовини, але й виконують функцію зелених листків. Насіння тих рослин, у яких сім'ядолі виносяться назовні, не повинне вноситися при посіві глибоко, тому що проростки не зможуть пробити товстий шар ґрунту і загинуть.

МОРФОЛОГІЯ ПЛОДУ

Після запліднення зав'язь маточки розвивається в плід, а насінні зачатки, що перетворюються в насіння, знаходяться в середині плоду. **Плід** — захищає насіння від фізичного пошкодження та впливу інших несприятливих зовнішніх факторів, а також є органом розмноження і поширення рослин.

Плід складається з *оплодня (перикарпій)* та *насінини*. Як було зазначено, *насінина формується із насінного зачатка, оплодень — із стінок зав'язі, а плодоніжка — з квітконіжки*. Насінина майже у всіх рослин до дозрівання закрита оплоднем, а після дозрівання в частини рослин оплодень розкривається і насіння розкидається. У зв'язку з цим розрізняють *розкривні і нерозкривні* плоди.

Оплодень (перикарпій) складається з трьох шарів: **екзокарпю, мезокарпю і ендокарпю**. Зовнішній шар — *екзокарпій*, утворюється з зовнішньої епідерми стінки зав'язі. На екзокарпії утворюється кутикула, волоски, наліт тощо. Внутрішня епідерма дає початок внутрішньому шару оплодня — *ендокарпю*. Він має неоднакову будову у різних рослин. У кісточкових (слива, персик, алича та ін.) ендокарпій складається з шару здерев'янілих клітин — склереїд, який у побуті називають *кісточкою*. Насіння, що міститься в кісточці, надійно захищене від несприятливих впливів, завдяки чому зародок довго зберігає життєздатність. Ендокарпій буває різної консистенції та структури. У яблуні та груші ендокарпій плівчастий. У гарбуза — волокнистий. Шар оплодня, розташований між екзокарпієм та ендокарпієм, утворює його середню частину і називається *мезокарпієм*. Часто мезокарпій розростається, стає м'ясистим та соковитим і в результаті утворюється *соковитий плід*. Три шари оплодня (екзо-, ендо- та мезокарпій) і утворюють *перикарпій*.

У одних рослин на час дозрівання плоду перикарпій залишається сухим, а в інших стає соковитим. У зв'язку з цим, розрізняють **сухі і соковиті плоди**.

Сучасні **морфогенетичні класифікації плодів** базуються на будові і еволюції загальновідомих типів гінецею: апокарпного, синкарпного, паракарпного і лізикарпного. У відповідності з типом гінецею і плацентації плоди ділять на апокарпні, синкарпні, паракарпні і лізикарпні. У морфогенетичній класифікації враховують також характер зав'язі (верхня чи нижня) та деякі інші ознаки.

Досить часто у формуванні плоду беруть участь також інші частини квітки (основи тичинок, пелюстки, чашолистки, рідше квітколоже), що чітко спостерігається при розвитку плоду з нижньої зав'язі (гранат, груша, яблуна, гарбуз, огірок та ін.). У полуниці та суниці соковита частина плоду утворюється із сильно розрослого квітколожа.

Багато рослин в онтогенезі утворюють плід і насіння один раз і після цього гинуть. Вони називаються **монокарпічними**. Це однорічні (горох, соняшник, просо та ін.), дворічні (морква, капуста, буряк та ін.) та багаторічні рослини (агава, бамбук та ін.). Цікаву групу монокарпічних рослин утворюють деякі багаторічні тропічні трав'янисті рослини. Агава американська живе до 100 років і після цвітіння та утворення плодів відмирає. Рослини, що багаторазово утворюють протягом онтогенезу насіння і плоди, називаються **полікарпічними**. Усі плодові і лісові деревні рослини нашої місцевості є полікарпічними. До цієї групи відноситься і більшість багаторічних трав'янистих рослин. **Ремонтантні рослини** здатні цвісти і плодоносити кілька разів на протязі вегетаційного періоду (деякі сорти суниці, малини).

Морфологія плодів у представників квіткових рослин дуже різноманітна. Різноманіття плодів викликане надзвичайно великою кількістю систематичних груп покритонасінних рослин і пристосуванням плодів до агентів їх поширення. Це значно ускладнює створення загальної класифікації плодів. Дуже популярна і широко використовується морфологічна класифікація плодів. Розрізняють плоди **прості, збірні (складні)** та **супліддя**.

Прості плоди утворюються з простого апокарпного чи ценокарпного гінецею, тобто в їх утворенні приймає участь тільки одна маточка. Вони можуть бути **розкривними і нерозкривними, розпадними, членистими, сухими і соковитими**.

Плід, утворений кількома маточками однієї квітки, називають **збірним, або складним**.

В основу **морфолого-екологічної класифікації** простих та збірних плодів закладено такі ознаки: **консистенція оплодня** (сухі та соковиті); **кількість насіння** (одне та багато); **розкривання оплодня** (нерозкривні, розкривні, розпадні та спосіб розкривання), **кількість плодолистків**, що утворюють плід.

Сухі плоди

Вони бувають розкривні і нерозкривні, одно- і багатонасінні. Сухі плоди — це такі, в оплодні яких вміст вологи становить до 15%.

Розкривні багатонасінні сухі плоди (коробочкоподібні)

Листянка — утворюється з одного плодолистка, звичайно багатонасінна, розкривається односторонньо — переднім (черевним) швом. Плід, що розкрився, нагадує лист. Зустрічається в деяких жовтцевих, дельфінію, сокирок.

Біб — утворюється з одного плодолистка, однонасінний чи багатонасінний, насіння розміщується в один ряд, розкривається двобічно — переднім (черевним) і спинним швом. Характерний для представників родини бобових. Боби можуть бути **членистими** (солодушка), **спіральньо закрученими** (люцерна), **однонасінними нерозкривними** (еспарцет).

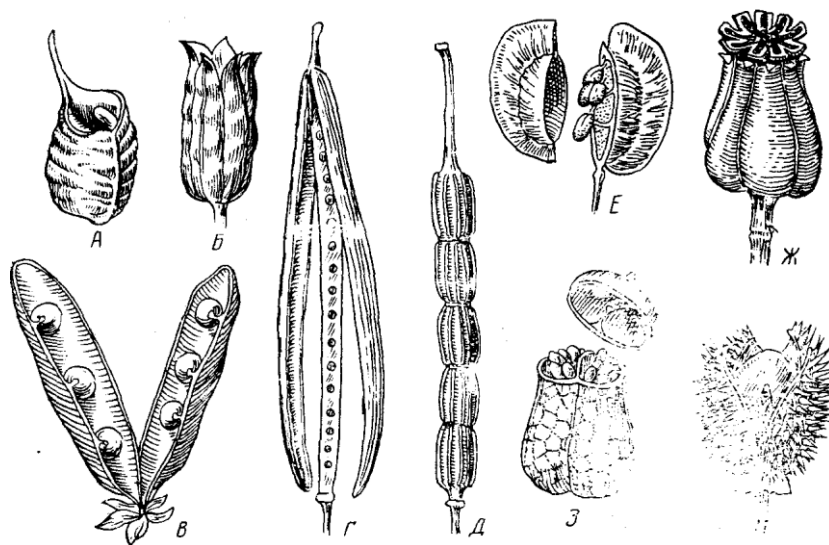


Рис.20. Коробочкоподібні плоди: А- листянка у борозника, магнолієвих, деякі жовтцевихі, розових; Б- збірна листянка у водозбору; В- стручок у гороху; Г- стручок у капусти; Д- членистий стручок – у редьки; Е- стручечок – у ярутки; Ж – коробочка (у маку); З – у белени; И - у дурману.

Стручок — утворюється з двох плодолистків, що складають одну маточку, довжина плоду перевищує ширину в 4 і більше разів, двогніздий, багатонасінний, насіння розташоване по краю перетинки. Розкривається двобічно (з обох боків перегородки) знизу в гору (капуста, ріпа, левкой та інші капустяні). Стручки можуть бути **членистими** (дика редька). Такий плід розпадається в поперечному напрямі на окремі однонасінні плодики.

Стручечок — має таку ж будову, як і стручок, але відрізняється тим, що довжина плоду дорівнює його ширині або перевищує його ширину не більш ніж у 2-3 рази (грицики, талабан). Може бути *розкритим* (грицики, талабан) та *нерозкритим* (вайда).

Коробочка — в залежності від числа плодолистків буває *дво-* або *багатогніздою*. Іноді, незалежно від числа плодолистків коробочка *одногогнізда*, як у маку (7-11 плодолистків) і гвоздичних (5 плодолистків). Розкривається різними способами: кришечками (блекота), дірочками (мак), стулками по швах (бавовник), зубчиками (гвоздичні), стулками (дурман).

Нерозкриті однонасінні сухі нлуди (горіхоподібні)

Горіх, горішок — це простий плід, оплодень якого дерев'янистий, нагадує кісточку, утворюється в більшості випадків з одного, іноді з 2-3 плодолистків, однонасінний, насіння всередині замкнутого оплодня розташовується вільно і не зростається з оплоднем. Горішок (гречка) відрізняється від горіха (ліщина) меншим розміром і шкірястим оплоднем.

За будовою **жолудь** дуба можна віднести до цієї групи. На відміну від горіха, жолудь іноді утворюється з трьох плодолистків. З розрослих і здерев'янілих приквітков утворюється *плюска (мисочка)* — захисний покрив. Жолуді дуба містяться в чашоподібній плюсці, а горішки бука і каштана — кожний у колючих плюсках. Крім цього, у каштана і бука 3-4 горішки оточені загальною плюскою.

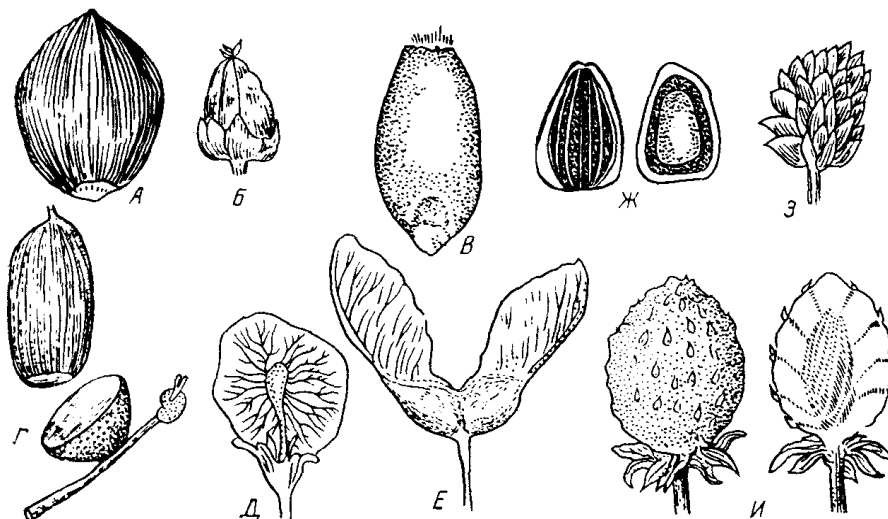


Рис 21. Горіховидні плоди: А- горіх – у ліщини; Б- горішок – у гречки, липа; В- зернівка – у пшениці; Г – жолудь – у дуба; Д – крилатка - у в'яза; Е – дрібна крилатка – у клена; Ж – сім'янка – у соняшника, кульбаби, ромашки; З та І – збірний горішок (З – жовтець, І – суниця).

Сім'янка — відрізняється від горіха й горішка більш м'яким шкірястим оплоднем. Сім'янка утворюється з двох плодолистків, не розкривається, однонасінна, насіння вільне і з оплоднем не зростається. Поширена у айстрових та валеріанових. У багатьох айстрових сім'янка з

чубком — *летючка*. У череди на сім'янці утворюються *причіпки* і *гачки*. Всі ці структури сприяють поширенню сім'янки.

Крилатка — відповідає сім'янці, оплодень якої має шкірястий чи перетинчастий крилоподібний придаток. Розрізняють *однокрилатку* (ясен) та *двокрилатку*. Двокрилатка — складається з двох однонасінних плодиків з крилатими виростами (види роду клен — Асег).

Зернівка — утворюється в результаті зростання насінної шкірки з оплоднем, сформована двома плодолистками, однонасінна, характерна для тонконогових (пшениця, ячмінь, кукурудза, овес та ін.).

Розпадні плоди, які розпадаються на окремі частинки, більш еволюційно просунуті порівняно з розкривними. Вони поділяються на *збірні* (двосім'янка: кріп, морква; двокрилатка: клен) та *членисті* (дика редька). Розпадні плоди мають представники губоцвітих, шорстколистих.

Соковиті плоди

Соковиті плоди утворюються з одного чи декількох плодолистків. Оплодень їх містить більше 15% гігроскопічної вологи.

Ягодоподібні плоди

Ягода — утворюється з одного чи декількох плодолистків, багатонасінна, насіння знаходиться в соковитому оплодні (виноград, агрус, смородина, томати, баклажани, паслін, хурма та ін.). У деяких рослин, наприклад, у агрусу і смородини, соковита частина ягоди утворена не оплоднем, а соковитими покривами насіння. Дуже своєрідна будова плоду у граната: оплодень утворює шкірястий покрив і плівчасті перетинки плоду, що розвиваються із зав'язі, а соковитою є насінна шкірка, що виникла з інтегументів.

Гарбузина — різновидність ягоди, формується з нижньої зав'язі, це соковитий багатонасінний плід з трьох плодолистків. Екзокарпій твердий, соковитим є тільки ендокарпій. Характерна для гарбузових (гарбуз, огірок, диня, кавун та ін.).

Яблуко — це несправжній плід, що утворюється з п'ятигніздої нижньої зав'язі (п'яти плодолистків); крім зав'язі в утворенні плоду беруть участь основи чашолистків, пелюсток та інші частини квітки. У плоді яблуко ендокарпій стає відносно твердим та шкірястим і оточує гнізда з двома вільно лежачими в них насінинами. Плід яблуко характерний для яблуні, груші, айви та ін.

Померанець, або **гесперидій** — багатогніздий багатонасінний соковитий плід з забарвленим екзокарпієм, в якому знаходяться вмістища ефірної олії, мезокарпій сухий, губчастий, білий. Соковита частина плоду утворена ендокарпієм — розрослими волосками внутрішньої епідерми

зав'язі, що перетворюються в сокові мішечки. Характерний для представників цитрусових (лимон, апельсин, мандарин).

Гранат — плід, утворений нижньою зав'яззю, складеною з чотирьох зрослих плодолистків. Власне шкірка плода досить шкіряста, забарвлена і слабо диференційована на екзо, мезо- та ендокарпій. М'ясистим і соковитим у ньому є зовнішній шар насінної шкірки при кожній з багатьох насінин, які заповнюють шкірястий кількох камерний плід.

Банан — багатонасінний плід з трьох плодолистків при нижній зав'язі зі шкірястим і відносно товстим екзокарпієм, а обидва внутрішні шари утворюють соковитий борошністий м'якуш. Відомі культивовані форми переважно безнасінні.

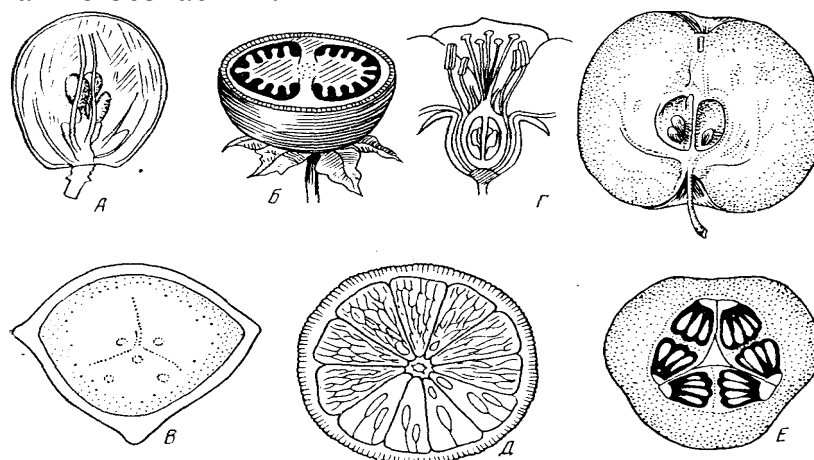


Рис. 22. Ягодоподібні плоди: А-В – ягода – у винограду, Б – у картоплі, В – у банана, Г – яблуко – у яблуні, Д – гесперидій або померанець – у апельсина; Е – гарбузина – у огірка, кавуна, дині.

Кістянкоподібні плоди

Кістянка — соковитий плід, в якого оплодень чітко диференційований на екзокарпій, мезокарпій та ендокарпій. Ендокарпій багатощаровий і здерев'янілий, утворює кісточку. Зустрічається переважно в розоцвітих (персик, абрикос, слива, алича, терен та ін.). Соковита частина кістянки — це мезокарпій оплодня. За типом гінецею розрізняють декілька типів кістянки.

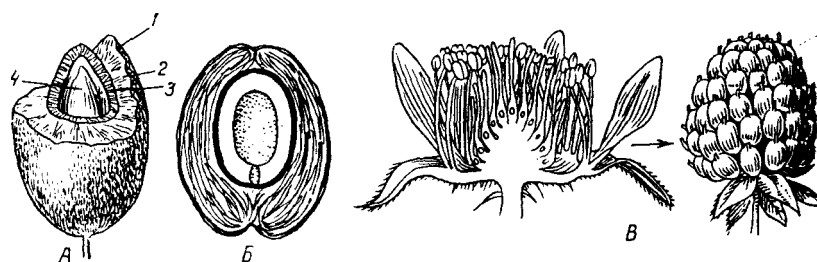


Рис. 23. Кістянкоподібні плоди: А, Б –кістянка [А- у сливи (*Prunus domestica*)]; В- поперечний розріз квітки і збірна кістянка – у малини (*Rubus idaeus*): 1- екзокарп, 2- мезокарп, 3-ендокарп, 4-насінина.

Апокарпна кістянка (однокістянка) — однонасінний плід, утворюється з одного плодолистка (вишня, слива, абрикос, персик). Калина, дерен мають **ценокарпну однокісточкову кістянку**, а для бузини, крушини характерна **ценокарпна багатокісточкова кістянка**. За характером перикарпію кістянка буває **суха** і **соковита**. У горіха волоського, мигдалю плід — суха кістянка, він утворений з нижньої зав'язі, що зрослась з квітколожем і чашечкою. Мезокарпій та езокарпій після досягання плоду — суха кістянка — відокремлюються від шкірястого (мигдаль, грецький горіх) або волокнистого (кокосова пальма) ендокарпію.

Група плодових рослин, які мають плід кістянка називаються **кісточковими**.

Інші типи плодів

Збірний плід утворюється в квітці з багатьма маточками (складний апокарпний гінецей). У водозбору плід — **складна листянка** (збірна листянка, багатолистянка). У суниці соковита частина утворена розрослим квітколожем, на якому розташовані численні сухі плоди — сім'янки. Плід суниці соковитий, його називають **збірною сім'янкою**. Подібний плід трохи іншої будови характерний для лотоса: у м'ясисту розрослу тканину квітколожа занурені горішки. Цей плід може бути названий **збірним горішком** з м'ясистим ложем. **Багатокістянка** (збірна кістянка, складна кістянка) — апокарпний соковитий плід, утворений сукупністю кістянок, розташованих на спільному витягнутому опуклому квітколожі (малина, ожина та ін.).

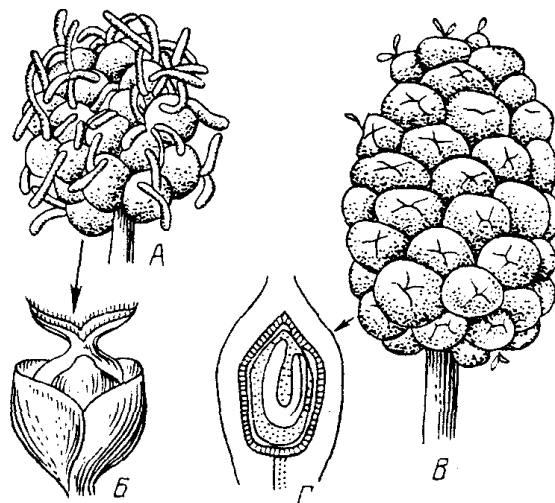


Рис 24. Суцвіття та суперліддя шовковиці: А – суцвіття маточкових квіток, Б- маточкова квітка, В – суперліддя; Г – один із плодів на поздовжньому розрізі.

Суперліддя. У деяких рослин із суцвіття утворюється суперліддя (шовковиця, інжир, буряк, шпинат, ананас та ін.). Суперліддя — утворюється при зростанні між собою окремих плодиків, кожний з яких утворився з окремої квітки щільного суцвіття. У примітивних суперліддях окремі плодики сидять на окремих плодоніжках (виноград, бузина, горобина). У

спеціалізованих суплідь голі плодики зростаються. В утворенні суплідь беруть участь, крім маточки, інші частини суцвіття: розросла оцвітина (шовковиця); розросла вісь суцвіття (інжир); розросла вісь суцвіття і покривні листки (ананас).

Формування в насініні двох і більше зародків називається **поліембріонією**. Поліембріонія має місце у цитрусових, цибулевих та ін. При двозародковості один зародок формується з первинної клітини зародка, а інший — із клітини підвіски. Іноді число ембріонів в одній насініні досягає 20 (мандарин), велика частина яких утворюється завдяки **апоміксису** — із клітин нуцелуса. Такі зародки називаються нуцелярними ембріонами (зародками).

Розвиток плоду без насіння називається **партенокарпією**. Не слід плутати партенокарпію і **партеногенез** (утворення зародка без запліднення). При партенокарпії безнасінний плід може утворитися незалежно від того, чи було чи не було запліднення. До партенокарпічних плодів можна віднести плоди кишмишних сортів винограду, безнасінні плоди хурми, безнасінну грушу, безнасінні супліддя інжиру та ін. Партенокарпічні плодови рослини розмножуються тільки вегетативним способом. Одержання безнасінних плодів пов'язане з великими труднощами. Ця проблема — одна із найцікавіших у плодівництві.

Спостерігається **дві форми партенокарпії: вегетативна і стимулятивна**. У першому випадку плід утворюється до запилення чи без запилення (безнасінна груша). Стимулятивна партенокарпія виникає при подразненні приймочки маточки стимуляторами. Як стимулятор часто застосовують зрілий споріднений пилок. Наприклад, приймочку маточки квітки яблуні запилюють пилом груші, перцю — пилом картоплі, сливи — пилом абрикоса та ін. Партенокарпію можна викликати також подразненням приймочок хімічними реагентами, слабким електричним струмом, опроміненням тощо.

У деяких рослин спостерігається **геокарпія** — розвиток і визрівання плодів, коли зав'язь після запліднення заглиблюється в ґрунт, де й відбувається формування плоду (арахіс, грабельки, ковила).

Поширення насіння і плодів

Утворення плодів на надземних пагонах рослин називається **аерокарпією**. Утворення плодів на верхівці пагону — **акрокарпія**. Опадання плодів і насіння під дією сили тяжіння називається **барохорією**.

У поширенні плодів і насіння беруть участь зовнішні фактори: **вода, вітер, тварини і людина**. Поширення плодів і насіння рослин за допомогою зовнішніх факторів називається **алохорією**. У трав'янистих рослин тропічного лісу — епіфітів, насіння настільки легке, що

переноситься на далекі відстані навіть при незначному русі повітря — **анемохорія**. За допомогою вітру поширюються також насіння з чубком (айстрові), крилоподібними придатками (клен, береза, тополя), повітряними порожнинами (лотос).

Поширення плодів, насіння і спор за допомогою тварин називається **зоохорія**. Виділяють декілька типів зоохорії: **епізоохорія** — тип поширення плодів, насіння і спор за допомогою тварин, до яких вони прикріплюються різними причіпками. У багатьох степових і лучних рослин на шкірці насіння знаходяться шипики (якірці) і гачки (нетреба), за допомогою яких насіння, прикріплюючись до вовни тварин і одягу людини переноситься на значні відстані; **ендозоохорія** — плоди із соковитим і поживним оплоднем поїдають звірі та птахи і поширюють насіння з екскрементами. При цьому насіння, пройшовши через травний тракт тварин і птахів, не втрачає схожості і завдяки міцній шкірці виходять з організму без пошкоджень; **синзоохорія** — тип поширення плодів, насіння і спор за допомогою тварин, які збирають їх і переносять у нові місця; **мірмекохорія** — поширення плодів, насіння і спор мурахами (фіалка, медунка та ін.). Мурахи — прекрасні агенти поширення насіння. Вони переносять насіння з їстівними придатками на шкірці — **карункулами** або **принасінниками**, на значні відстані. Вирости на насінні та плодах, в яких утворюються і нагромаджуються олії і які сприяють їх поширенню за допомогою комах, називають **елайосомами** (деякі види родів чистотіл та ожика); **орнітохорія** — поширення плодів, насіння і спор птахами (сосна кедрова, калина, горобина та ін.); **мамаліохорія** — поширення плодів та насіння за допомогою ссавців (череда, лопух та ін.).

Плоди і насіння водяних і прибережних рослин поширюються за допомогою води — **гідрохорія** (осоки, латаття).

Багато рослин пустель і напівпустель по дозріванні насіння відриваються від кореня і несуться вітром, при цьому вони котяться («перекотиполе») і в процесі руху поширюють насіння. У багатьох рослин (віка, квасоля, люпин, розрив-трава, огірок-пирскач) спостерігається **автохорія** — поширення плодів, насіння, спор за допомогою специфічних пристосувань без впливу зовнішніх агентів. Плоди деяких рослин при розкриванні викидають насіння — **механохорія**. Однак відстань, на яку викидається насіння, звичайно не перевищує 10-20 см. Цей спосіб поширення насіння значно поступається іншим.

Самий активний розповсюджувач насіння і плодів — людина (**антропохорія**). Вона не тільки переносить насіння будь-якої рослини в будь-яку частину земної кулі, але і бере участь у стихійному їхньому

поширенні (наприклад, коли рухаються військові частини, то солдати на одязі, черевиках переносять насіння з одного району в інший, тощо).

У деяких рослин спостерігається розвиток на одній і тій самій рослині різних за формою та фізіологічними властивостями плодів з різним способом поширення — *гетерокарпія* (у нагідок одні плоди поширюються тваринами, інші — вітром).

Багаточисельність типів плодів і насіння та способів їх поширення обумовлює існування та процвітання виду.

ЖИТТЄВІ ФОРМИ РОСЛИН

Життєва форма (біоморфа) — зовнішній вигляд (*габітус*) рослин, що виробився під впливом екологічних факторів і спадково закріпився.

Екологічні фактори — сукупність факторів середовища, що впливають на той чи інший організм. Розрізняють **абіотичні**, **біотичні** та **антропічні фактори**.

До *абіотичних* відносяться *кліматичні екологічні* фактори (вплив вологи, тепла, світла та ін.), *едафічні* (склад і структура ґрунту, води), *геоморфологічні* (рельєф). До *біотичних* — вплив на рослинні організми інших рослин та тварин. До *антропічних* відносять вплив діяльності людини.

Екоморфа — життєва форма рослин, яка складається під впливом певних екологічних умов і відображена у морфології.

В літературі описано багато схем і класифікацій життєвих форм рослин. Для зв'язку з морфологією найбільш придатною і доступною є класифікація датського ботаніка К. Раункієра, за якою розрізняють такі життєві форми: **фанерофіти** — життєва форма рослин, у яких бруньки відновлення розміщені високо над поверхнею ґрунту (дуб, бук, ясен, сосна, ялина, крушина, ліщина, калина); **хамефіти** — життєва форма рослин, у яких бруньки відновлення розташовані біля поверхні землі і захищені лусочками, підстилкою і а взимку — сніговим покривом (брусниця, верес, чорниця; чебрець); **гемікриптофіти** — життєва форма багаторічних трав'янистих рослин, бруньки відновлення яких закладаються близько до поверхні ґрунту (суниця, кульбаба, жовтець); **криптофіти** — життєва форма багаторічних трав'янистих рослин, бруньки відновлення яких закладаються в бульбах, кореневищах, цибулинах тощо (картопля, конвалія, тюльпан); **терофіти** — життєва форма рослин, в яких бруньки відновлення містяться в насінні, з якого розвивається новий рослинний організм (грицики, коноплі, жито, пшениця, овес, мак).

За будовою та тривалістю життя пагонів рослини ділять на **трав'янисті** та **дерев'янисті**. У більшості **трав'янистих рослин**, що

зростають в зоні помірного клімату, надземні пагони існують один вегетаційний період, а потім вони повністю, або тільки у верхівковій частині, відмирають.

За тривалістю життя трав'янисті рослини можуть бути **однорічні, дворічні та багаторічні**. **Однорічні рослини** — це такі, що завершують цикл розвитку протягом одного року. **Дворічні рослини** — це такі, цикл розвитку яких завершується протягом двох років: в перший рік вони утворюють вегетативні органи і накопичують в коренях запасні поживні речовини, на другий рік — квітують і після утворення плодів відмирають. Серед них багато культурних рослин (морква, редька, буряк та ін.). **Багаторічні трав'янисті рослини** — це такі, тривалість циклу розвитку яких більше двох років, у них щорічно із бруньок відновлення розвиваються надземні пагони, що живуть один рік і відмирають в кінці вегетаційного періоду. У рослин зон помірного і помірно холодного клімату бруньки відновлення знаходяться, у більшості випадків, під землею — на кореневищах, бульбах, цибулинах, бульбоцибулинах, рідше виносяться на поверхню ґрунту (у багатьох розеткових рослин) або при піднімаються над нею. Частина рослин, що несуть бруньки відновлення, живуть багато років, або, відмираючи навесні після відростання пагонів, на осінь утворюються знову.

Деревні рослини мають багаторічні надземні, сильно здерев'янілі пагони, що не відмирають на зиму. Вони представлені деревами та кущами. У **деревах**, рослин висотою не нижче 2 м, добре розвинуті здерев'янілі головний корінь та пагін — стовбур, який досягає звичайно значного розміру і утворює крону, яка складається з багаточисельних бічних гілок. У **кущів** головний пагін звичайно недовговічний або слабо розвинутий. З пазушних та додаткових бруньок, що знаходяться в його основі, розвиваються чисельні міцні пагони серед яких не виділяється головного. Кущі звичайно нижчі за типові дерева. У **кущиків** стебла багаторічні, слабо розвинуті. Все життя вони залишаються тонкостебловими та низькорослими (до 50 см заввишки). Взимку кущики повністю, або майже повністю вкриваються снігом (лохина, брусниця, журавлина та ін.). У **напівкущів** — багаторічних рослин, заввишки більше 1 м, основи пагонів здерев'яніють і зберігаються кілька років. Верхні частини пагонів — трав'янисті і на зиму відмирають. З пазушних бруньок, що розташовані на зимуючих частинах пагонів, навесні наступного року відростають нові пагони (деякі види ефедри, астрагалу, зіновать та ін.). **Напівкущик** — низькорослий напівкущ, що не досягає метрової висоти. Щорічно в нього відмирає більша частина надземних пагонів (деякі види полину та ін.).

В екстремальних умовах існування (пустелі, тундри, високогір'я) ці рослини утворюють *подушковидні форми*. Для рослин подушок (атрагал, полин, лаванда, молочай, драцена) характерним є дуже слабкий приріст пагонів, значна редукція листків. Розподіл рослин на перелічені життєві форми досить умовний, між ними існують перехідні форми.

ЕКОЛОГІЧНІ ГРУПИ РОСЛИН

Екологічні групи рослин за вимогами до води

За вимогами до води серед рослин розрізняють різні екологічні групи. Основні з них — *гідатофіти, аерогідатофіти, гідрофіти, гігрофіти, мезофіти, ксерофіти*. Між цими групами є проміжні форми.

Гідатофіти — це водні рослини, цілком або майже цілком занурені у воду (елодея, валіснерія). Листки в них тонкі, часто розсічені, з хлорофілом, без кутикули. Коренева система дуже редукована або відсутня. Характерною особливістю рослин є аеренхіма з численними міжклітинниками, заповненими повітрям. Механічна і провідна тканини розвинені слабо. Вода з мінеральними солями поглинається всією поверхнею рослин. Гідатофіти добре розмножуються вегетативним шляхом.

Аерогідатофіти — це гідатофіти, в яких частина або всі листки плавають на поверхні води (глечики жовті, латаття, ряска мала тощо). За особливостями будови вони схожі на гідатофіти. Відмітною ознакою їх є плаваючі листки з добре розвинутою, як у світлових листків взагалі, стовпчастою паренхімою. Так само добре виражена система міжклітинників, продихи розміщуються на верхньому боці листків. У глечиків жовтих на 1 мм² поверхні листка нараховується до 650 продихів.

Гідрофіти — наземно-водні рослини, частково занурені у воду, поширені по берегах водойм та на болотах. Це очерет, рогіз, стрілолист тощо. В них є аеренхіма, добре розвинуті механічні та провідні тканини. В багатьох з них (стрілолист) добре виражена *гетерофілія*. В епідермісі гідрофітів чимало продихів, тому в них дуже висока транспірація.

Гігрофіти — наземні рослини, що ростуть в умовах підвищеної вологості повітря та на вологих ґрунтах. Це росичка, розрив-трава тощо. Листки в них часто тонкі, зі слабо розвинутою кутикулою, з гідатодами (водяними продихами) та міжклітинниками. Обводненість тканин може досягати 80%. Гігрофіти дуже чутливі до зниження вологості і навіть невелика засуха спричиняється до в'янення й загибелі рослин.

Мезофіти — рослини помірно зволжених місцезростань. До них можна віднести види широколистяних лісів, заплавних лук, більшість культурних рослин городів, садів, полів тощо. Типовими мезофітами є

конюшина лучна, тонконіг лучний, липа серцелиста, граб звичайний тощо. Клітини мезофілу листка в них невеликі, продихів і жилок небагато, осмотичний тиск у межах 20-25 атм.

Ксерофіти — рослини сухих освітлених місцезростань. Це засухостійкі рослини степів, пустель. За несприятливих умов вони припиняють ріст і впадають в депресію. Для цих рослин характерний **ксероморфізм** — сукупність ксероморфних морфоанатомічних ознак, спрямованих на виживання за нестачі вологи. В більшості ксерофітів є глибокі кореневі системи. Так, у верблюжої колючки корені здатні поглинати воду з глибини 10-20 м, а в люцерни — з глибини 6-8 м. У деяких ксерофітів кореневі системи поверхневі, дуже розгалужені, часто корені тимчасові — **ефемерні**, які використовують воду короточасних дощів. Корені і стебла багатьох чагарників-ксерофітів покриті корком, що захищає їх від висихання. Характерна особливість ксерофітів — високий осмотичний тиск клітинного соку, що забезпечує підвищену всисну дію та зменшує віддачу води.

Екологічні групи рослин за вимогами до світла

На всі життєві процеси рослин суттєво впливають інтенсивність і якість світла, тривалість освітлення протягом дня. За вимогами до освітлення розрізняють три екологічні групи: **геліофіти**, **факультативні геліофіти** та **стріофіти**.

Геліофіти — світлолюбні рослини, найкраще розвиваються при повному освітленні і отримують тривалого затінення. До них відносяться степові, лучні, польові рослини, наприклад буркун, мати-й-мачуха, ковила, іван-чай, а з деревних — модрина, біла акація тощо. До геліофітів також відносяться **ефемери** та **ефемероїди**. Світло є основним лімітуючим фактором для лісових ефемероїдів, котрі розвиваються, вегетують і цвітуть ще до появи листків на деревах. Це проліски, підсніжники, зірочки, ряст тощо. Листки геліофітів мають риси ксерофітної будови: товсті жорсткі, часто розсічені листкові пластинки, здатні спрямовуватись ребром або під кутом до сонця; добре розвинуті механічні тканини та стовпчаста паренхіма; товстий шар кутикули над епідермісом, багато продихів тощо. Рослини мають короткі міжвузля і пагони, опушення, часто розеткові листки. В них інтенсивно відбувається фотосинтез.

Факультативні (тіневитривалі) геліофіти — види, які можуть жити при повному сонячному освітленні, але витримують і невелике затінення. До них відносяться деякі лучні й лісові рослини: конвалія, яглиця звичайна, любка дволиста, плаун булавовидний, черемха, дуб, граб, липа. Часто у більшості з них добре виражена мозаїчність листків, у деяких — **гетерофілія** та **анізофілія**. Залежно від умов освітлення всі ці рослини

можуть бути то *сціофітами* з тіньовими листками, то *геліофітами* зі світловими листками. Звичайна тіневитривала в лісах чорниця у горах і в тундрі стає *геліофітом*.

Сціофіти, або *скіофіти*, *умброфіти* — тіньові рослини, що ростуть в умовах великого затінення, при розсіяному світлі і ніколи не займають відкриті місця. Вони зустрічаються в печерах, глибоких водоймах, у нижніх ярусах тінистих лісів. Вони можуть рости при мінімальному освітленні: мохи і плауни при 0,1-0,2% повного денного світла; плауни і папороті — при 0,25-0,5%; покритонасінні — при 5-1,0%. З видів широколистяних лісів до сціофітів можна віднести копитняк європейський, реліску багаторічну, вороняче око, з видів темнохвойних лісів — квасеницю звичайну тощо. Нерідко в сціофітів розвиваються сланкі чи повзучі пагони або довговічні столони (розхідник шорсткий, зеленчук жовтий).

Особливо багато морфологічних типів рослин спостерігається у тропічних лісах. Тут ростуть *епіфіти* й *ліани*, здатні виносити основну масу вегетативних та генеративних органів у верхні, освітлені яруси лісу.

Епіфіти — рослини, які оселяються на стовбурах та гілках інших рослин і одержують поживні речовини з навколишнього середовища. Одні з них належать до *геліофітів*, інші — *осціофітів*, але всі вони мають спеціальні пристосування для вловлювання води. Наприклад, в орхідних на коренях утворюється спеціальна губчаста тканина — *веламен*, котра швидко поглинає воду, в бромелієвих листові розетка утворює лійку, в якій збирається дощова вода, а в лузіанського моху з Центральної Америки атмосферну вологу поглинають дрібні сірі луски, які густо вкривають стебла і листки. Серед епіфітів вологотропічних лісів є *епіфіли*, які селяться на листках дерев (лишайники, мохи, водорості).

Епіфіти є в різних систематичних групах рослин, навіть у родині кактусових. Дуже мало епіфітів у помірних пиротах.

Ліани — рослини з довгими лазячими, чіпкими, виткими стеблами, які використовують опору для підйому вгору до світла. Ліани можуть бути деревними і трав'янистими, з вусиками (бобові, гарбузові, виноградні), коренями-причіпками (плющ), шипами (троянда), колючками (ожина) тощо. Добре відомі нам і виткі ліани — хміль та берізка польова. Ліани мають здебільшого видовжені міжвузля, а гнучкість стебел забезпечується завдяки наявності широких променів паренхіми між провідними пучками. Понад 2000 видів ліан ростуть лише у вологотропічних лісах.

Екологічні групи рослин за вимогами до ґрунту

Залежно від потреби в трофічних елементах ґрунту рослини поділяються на *оліготрофні*, *мезотрофні* та *еутрофні*. *Оліготрофи*, або

оліготрофні рослини ростуть на бідних на мінеральні солі субстратах, здебільшого кислих. Вони поширені в сухих соснових лісах, на пустищах і сфагнових болотах (водянка чорна, верес, журавлина, буяхи тощо). Оскільки для більшості оліготрофів характерний **ксероморфізм**, їх називають **ксероморфними оліготрофами**. До оліготрофів можна віднести **рослини-подушки**. Вони низькорослі, дуже розгалужені, зі щільно притиснутими один до одного пагонами. Ріст угору гальмується яскравим світлом, вітрами і низькою температурою. Це рослини з різних родин (зонтичні, гвоздичні, розцвіті, бобові, первоцвіті), поширені в тундрах, високогір'ях на океанічних кам'янистих островах.

Мезотрофи, або **мезотрофні рослини** — мають помірні вимоги до вмісту поживних речовин у ґрунті. Вони займають проміжне положення між **оліго-** та **еутрофами**. Це види хвойних лісів, лук, полів: чорниця, брусниця, квасениця, деревій тощо.

Еутрофи, або **еутрофні рослини** потребують родючих ґрунтів. Вони добре ростуть на багатих на гумус і мінеральні солі ґрунтах. Це рослин еутрофних боліт, чорноземних степів, широколистяних лісів майже всі культурні рослини. До них належать, зокрема, дуб звичайний, ясен, яглиця, медунка темна, колюжниця болотна тощо.

Рослини різняться й за потребами в окремих елементах. Так, є рослини (хміль, малина, кропива дводомна), які для нормального росту і розвитку потребують великої кількості азоту в ґрунті, їх називають **нітрофілами**, або **азотолюбами**. За потребою в кальції розрізняють **кальцефіли**, **кальцефоби** та **індиферентні види**. **Кальцефіли** — рослини, що добре розвиваються на багатих кальцієм ґрунтах, у місцях виходу вапняків, мергелів, крейди. Такими є сосна крейдяна, зозулині черевички, льонок крейдяний. **Кальцефоби**, навпаки, уникають лужних і вапнякових ґрунтів (сфагнові мохи, журавлина, біловус). **Індиферентні види** можуть рости на ґрунтах з будь-яким вмістом у них вапна.

Реакція на кислотність ґрунту є провідною у багатьох рослин. Стан ґрунтового розчину визначається концентрацією вільних іонів H^+ і OH^- , характеризується величиною рН і коливається в межах 3,5-9,0. рН=7 характеризує нейтральні ґрунти, рН>7 — лужні, рН<7 — кислі. Відповідно до реакції рослин на рН розрізняють анцидофіли, базифіли, нейтрофіли і індиферентні види рослин.

Ацидофіли ростуть на кислих ґрунтах. На дуже кислих ґрунтах (рН 3,5-5,0) оселяються журавлина, пухівка піхвова, багно; на слабокислих — щучник, колюжниця болотна, анемона дібровна. **Базифіли** ростуть на лужних ґрунтах. До них відносяться конюшина лучна, тимофіївка лучна, біла акація. **Нейтрофіли** ростуть на нейтральних ґрунтах. Такими є

конюшина гірська, грястиця, осока рання. **Індеферентні види** (конвалія, костриця, вороняче око), що ростуть на ґрунтах з різним рН.

Цікавою є адаптація рослин до засолених ґрунтів (на солончаках, солонцях, у засолених степах, на луках) та солоної води (на узбережжях морів). Рослини на засолених ґрунтах називають **галофітами**. Адаптація рослин до засолення може відбуватися залежно від характеру засолення. Так, при хлоридному засоленні рослини часто стають м'ясистими, (**сукуленти**). Деякі галофіти для зменшення транспірації і видалення надлишку солей скидають листки (солончакова айстра).

Серед галофітів розрізняють три екологічні групи рослин: **еугалофіти**, **криногалофіти** та **глікогалофіти**. Протилежна галофітам екологічна група — **глікофіти**, або **глюкофіти**. Це рослини незасолених ґрунтів і прісних водойм — мезо-, гідро-, гігрофіти і більшість ксерофітів. Однак, різку межу між галофітами і глікофітами провести неможливо, бо в природі існує ціла низка перехідних форм.

Екологічні групи рослин за способом живлення

Вищі рослини за способом живлення поділяються на **автотрофні організми**, яким властивий фотосинтез у поєднанні з ґрунтовим живленням, та **гетеротрофні організми**, здатні живитися мертвими органічними рештками (гриби і бактерії). Однак, і у вищих (автотрофних) рослин є ряд пристосувань для використання не лише мінеральних, а й органічних речовин субстрату, що має місце при епіфітному способі життя або на бідних ґрунтах.

Часто вищі рослини, здатні до фотосинтезу, одержують додаткові азотні речовини завдяки симбіозу з грибами (мікориза) або бактеріями (бактеріориза), що є в їхніх коренях. Ці рослини називають **симбіотрофами**, або **симбіотрофними**. **Симбіотрофи** бувають **факультативні** та **облігатні**. У першому випадку обидва організми можуть жити кожен самостійно, а в другому — самостійне існування кожного з цих організмів неможливе. До облігатних симбіотрофів відносяться представники родин орхідних та вересових, у яких без симбіозу з грибом не розвивається проросток насінини.

Сапрофіти — це мікоризні симбіотрофи в яких вища рослина втрачає хлорофіл і здатність до фотосинтезу. Такі рослини білуваті, бурі або рожеві, без листків, лише з лусками й товстими м'ясистими коренями, в яких оселяється гриб. До них належать гніздівка, коральковець, під'ялиник.

Паразити і напівпаразити — рослини, які повністю або частково живуть за рахунок інших рослин. Облігатні паразити втрачають хлорофіл, мають дуже редуковані стебла і листки, а замість звичайних коренів —

присоски-гаусторії. Це повитиця, що паразитує на різних рослинах, петрів хрест, що живе на коренях ліщини, вовчок, який селиться на коренях культурних і дикорослих видів рослин. Напівпаразити здатні самостійно асимілювати, вони мають нормальні зелені пагони з листками, а поряд зі звичайними коренями або замість них у цих рослин утворюються корені-присоски. Напівпаразитами є омела, перестріч, дзвінець тощо.

Комахоїдні рослини самостійно здійснюють фотосинтез, але можуть уловлювати і частково перетравлювати комах за допомогою протеолітичних ферментів та органічних кислот. Таким шляхом в них компенсується нестача азоту та інших трофічних елементів у субстраті. Зустрічаються вони в лісах, на болотах, у водоймах, переважно в тропічних областях. Нараховують близько 500 видів з родини Росичкові, Непентесові, Пухирникові. Такі рослини мають різні ловчі апарати, утворені здебільшого з видозмінених листків. Так, у непентеса верхня частина листка має вигляд глечика, з країв якого комахи падають всередину. В росички листкові пластинки вкриті червоними залозистими волосками, до яких комахи прилипають і в згорнутому листку перетравлюються за допомогою липкого секрету волосків. У пухирника на листках утворюються пухирці з клапанами, які відкриваються всередину. Туди й потрапляють дафнії і перетравлюються рідиною з ферментами.

ЛІТЕРАТУРА

1. Нечитайло В.А., Кучерява Л.Ф. Ботаніка. Вищі рослини. – К.: Фітосоціоцентр, 2000.
2. Васильев А.С., Воронин Н.С., Еленевский А.Г., и др. Ботаника. Морфология и анатомия растений. - М.: Просвещение, 1988.
3. Курсанов Л.И., Комарницкий Н.А., Роздорский В.Ф., и др. Ботаника. Анатомия и морфология растений. Т. 1. - М.: Просвещение, 1966.
4. Киселева Н.С. Анатомия и морфология растений. – Минск: Вишэйшая школа, 1976.
5. Потульницький П.М. Первова Ю.У., Сакало Г.О. Ботаніка. Анатомія і морфологія рослин. – К.: Вища школа, 1972.
6. Хржановський В.Г., Пономаренко С.Ф. Ботаніка. – К.: Вища школа, 1985.
7. Григора І.М., Алейніков І.М., Лушпа В.І. та ін. Курс загальної ботаніки. - К.: Фітосоціоцентр, 2003.
8. Войтюк Ю.А., Кучерява Л.Ф., Баданіна В.А., Брайон О.В. Морфологія рослин з основами анатомії та цитоембріології. – К.:Фітосоціоцентр, 1998.
9. Григора І.М., Верхогляд І.М., Шаброва С.І. та ін. Морфологія рослин. – Київ, 2004.
10. Жуковский П.М. Ботаника. – М.: Колос, 1982.
11. Эзау К. Анатомия и морфология растений. - М.: Мир, пер. с англ. 1 и 2 том, 1980.
12. Синнот Э. Морфогенез растений. – М.: Изд-во иностранной литературы, 1963.
13. Андреева И.И., Родман Л.С. Ботаника. – М.: Колос, 1999.
14. Родман Л.С. Ботаника. – М.: Колос, 2001.
15. Билич Г.Л., Крыжановский В.А. Ботаника. 2 том. – М.: Оникс 21 век, 2002.
16. Барна М. Ботаніка. Терміни. Поняття. Персоналії. Словник. – Київ: Академія, 1997.
17. Мельниченко Н.В. Курс лекцій та практикум з анатомії та морфології рослин. – К.: Фітосоціоцентр, 2001.

ЗМІСТ

Стор.

Передмова.....	3
Вступ.....	4
Основні напрями морфологічної революції.....	6
Основні органи вищих рослин.....	8
Морфологія кореня.....	14
Морфологія пагона. Пагін та його частини.....	26
Стебло.....	35
Брунька.....	39
Листок.....	42
Спеціалізації та метаморфози пагонів.....	57
Відтворення та розмноження рослин.....	63
Морфологія квітки.....	86
Походження квітки.....	101
Суцвіття та їх біологічна роль.....	103
Насінина.....	109
Морфологія плоду.....	114
Життєві форми рослин.....	123
Екологічні групи рослин.....	125
Література.....	131