

Гроховська Ю.Р., Кононцев С.В.

БОТАНІКА З ОСНОВАМИ ГІДРОБОТАНІКИ



Міністерство освіти і науки України
Національний університет водного господарства
та природокористування

Ю.Р. ГРОХОВСЬКА, С.В. КОНОНЦЕВ

БОТАНІКА З ОСНОВАМИ
ГІДРОБОТАНІКИ

НАВЧАЛЬНИЙ ПОСІБНИК

Рівне – 2010

УДК 58:574.5(075.8)

ББК 28.5 я7

Г86

*Затверджено вченою радою Національного університету водного господарства та природокористування.
(Протокол № 7 від 25 червня 2010 р.)*

Рецензенти:

Клименко М.О., доктор сільськогосподарських наук, професор, завідувач кафедри екології Національного університету водного господарства та природокористування;

Володимирець В.О., кандидат біологічних наук, доцент Національного університету водного господарства та природокористування.

Гроховська Ю. Р., Кононцев С.В.

Г86 Ботаніка з основами гідроботаніки. Навчальний посібник. – Рівне: НУВГП, 2010. – 340 с.

У навчальному посібнику «Ботаніка з основами гідроботаніки» наведено основні закономірності будови, розвитку і функцій клітини, тканин та вегетативних органів рослини; розкрито принципи класифікації та характеристика фіторізноманіття водних екосистем; викладено основи екології водних рослин, вузлові питання фітоценології. Особлива увага зосереджена на систематиці і морфо-анатомічних особливостях водних рослин.

Посібник призначений для студентів вищих навчальних закладів II-IV рівнів акредитації спеціальності 6.090201 «Водні біоресурси та аквакультура».

УДК 58:574.5(075.8)

ББК 28.5 я7

© Гроховська Ю.Р., Кононцев С.В.,
2010

© Національний університет
водного господарства та
природокористування, 2010

ВСТУП

Ботаніка як наука про рослини, її мета і завдання. Ботаніка — це наука про рослини, їх походження, розвиток, будову, класифікацію, географічне поширення, екологічні та фітоценотичні взаємозалежності. Ботаніка тісно пов'язана з аграрною і медичною науками, ґрунтознавством і лісівництвом, хімією, фізикою, геологією, зоологією й математикою. Особливо велика увага приділяється вивченню та охороні рідкісних і зникаючих рослин, занесених до Червоної книги, оскільки втрата кожного виду — це не лише зменшення різноманіття рослин, а й порушення екологічного балансу, який формувався впродовж багатьох тисячоліть.

Ґрунтовні знання з ботаніки необхідні майбутнім фахівцям з водних біоресурсів, оскільки основою усіх пасовищних трофічних ланцюгів водних екосистем є рослини і знання особливостей їх розмноження та вирощування потрібні для формування стійких трофічних систем у природних і штучних водоймах.

Метою ботаніки є виявлення і розкриття основних закономірностей будови й розвитку рослин і рослинних угруповань, їх залежності від екологічних факторів; географічного поширення; нагромадження, розподілу органічних речовин і енергії. Пізнання цих закономірностей дає можливість правильно розуміти складні біологічні процеси в природі, захищати і використовувати рослинні ресурси.

Інтенсивний розвиток науки і високе технічне оснащення виробництва ставлять перед ботанікою нові **завдання**:

- з урахуванням сучасних досягнень, із залученням методів електронної мікроскопії розкрити особливості структурної і функціональної організації клітини та її органодів;
- висвітлити питання походження, будови і розвитку рослинних тканин і вегетативних органів;
- вивчити нові розділи і напрями у систематиці, екології, географії рослин на основі досягнень суміжних природничих наук;
- створити нові перспективні сорти корисних рослин, вивчати особливості будови і життя рослинних угруповань;
- охороняти рідкісні та зникаючі види рослин;
- захищати і примножувати рослинні ресурси.

На досягненнях ботаніки значною мірою базуються успіхи в багатьох галузях наук і практичної діяльності людини (зокрема, в

сільському і лісовому господарстві, медицині, геології, хімії, ґрунтознавстві, біоніці, зеленому будівництві). Дані ботанічних наук тією чи іншою мірою використовують деревообробна, мікробіологічна, целюлозно-паперова, харчова, текстильна, будівельна, фармацевтична, а також вугільна й хімічна промисловість. Проте найважливішим завданням ботаніки є вивчення складової частини біосфери — рослинного покриву планети (фітосфери), шляхів і методів його раціонального використання й охорони. Зокрема, дедалі гострішими стають такі проблеми, як продуктивність фітоценозів, їх вплив на газовий і водний режим Землі та роль у кругообігу речовин і енергії, рослинне ресурсознавство, світова продовольча проблема.

Водні рослини (вищі і нижчі) є об'єктами досліджень *гідроботаніки*. Однойменною дисципліною для спеціальності «Водні біоресурси» передбачає всебічне вивчення окремих видів водних прибережних, лучних та інших рослин, їх систематичних груп, природних рослинних угруповань (фітоценозів), ставків, акваріумів у різних наукових та практичних аспектах, особливостей географічного поширення, обґрунтування екологічної пристосованості та впливу різних факторів на розвиток як окремих індивідуумів, так і їх популяцій.

Методи ботаніки за останні десятиріччя докорінно удосконалились і ускладнились. Крім спостережень, застосування морфологічних, порівняльно-географічних та інших описових методів, сучасна ботаніка широко використовує методи культури тканин і клітин, імунохімії, хроматографії, електронної мікроскопії тощо.

Розділи ботаніки. Ботаніку, яка є частиною біології, у свою чергу, поділяють на ряд окремих наук, завданням яких є вивчення тих чи інших закономірностей будови і життя рослин або рослинного покриву.

Морфологія рослин — розділ ботаніки, який вивчає закономірності виникнення і розвитку зовнішніх ознак рослини та їх органів.

Анатомія рослин — розділ ботаніки, що вивчає внутрішню будову, закономірності формування і розвитку тканин та органів у процесі онтогенезу і філогенезу.

Внаслідок поглибленого вивчення анатомії рослин виділилися окремі її підрозділи: **фізіологічна анатомія**, що вивчає зв'язок між будовою рослин і процесами, які проходять в них; **екологічна анатомія** — вплив умов середовища на будову рослин; **патологічна**

анатомія — вплив хвороботворних організмів на будову рослин; **цитологія** — закономірності будови і розвитку клітини та її органів-органел; **ембріологія** — закономірності утворення і розвитку зародків, спорогенезу, гаметогенезу, морфологію та еволюцію квітки і суцвіття, формування та ультраструктуру спородерми, зародження і розвиток окремої особини від проростання насіння або спори до формування усіх генетично визначених структур.

Фітопатологія вивчає природу захворювання рослин і розробляє заходи боротьби з ними. Вона ґрунтується на біології розвитку рослин, внутрішньовидовій таксономії сільськогосподарських культур, знаннях реакції рослин на застосування препаратів.

Екологія рослин вивчає закономірності взаємозв'язку між рослиною і навколишнім середовищем.

Фізіологія рослин — наука про закономірності життєдіяльності рослин (обмін речовин, ріст, ритми розвитку, розмноження тощо).

Біохімія рослин вивчає хімічні процеси в рослинному організмі.

Географія рослин (фітогеографія) — це розділ ботаніки, що вивчає географічне поширення і розподіл рослин та їх угруповань по окремих регіонах, зонах, континентах, океанах і морях.

Фітоценологія (геоботаніка) — це наука, що вивчає фітоценози (рослинні угруповання) та їх компоненти, досліджує продуктивність фітоценозів та їх зміни під впливом природних і антропогенних факторів, а також районування і картування рослинності, для чого використовує різноманітні методи, наземного дослідження та аерофотозйомки, в тому числі і з космічного простору.

Палеоботаніка — це розділ ботаніки, який вивчає викопні рослини минулих геологічних епох.

Систематика рослин — розділ ботаніки, завданням якого є вивчення різноманітності рослин, класифікація сучасних і вимерлих рослин, встановлення зв'язків спорідненості між окремими групами рослин, розробка таксономічних одиниць та філогенетичних систем. Виявлення і опис рослин мають винятково важливе наукове і практичне значення.

Етноботаніка — наука про використання рослин різними етнічними групами населення Землі.

За об'єктами дослідження виділяють такі ботанічні науки:

альгологія — наука про водорості;

бриологія — всебічно вивчає мохоподібні (мохи і печіночники);

дендрологія – вивчає деревні рослини;

палінологія – вивчає пилокві зерна і спори рослин;

карпологія – вивчає плоди і насіння,

тератологія – вивчає причини виникнення гігантизму, карликовості, порушень розвитку рослин, тощо.

До складу ботаніки як окремі розділи відносяться лісознавство, лукознавство, болотознавство, тундрознавство і ін.

Гідроботаніка вивчає рослини водних екосистем (вищі і нижчі).

На основі ботаніки розвинулися такі галузі науки, як мікробіологія, фітопатологія, фармакологія та ін. Для сучасної ботаніки характерні прискорений розвиток усіх її розділів, широка міжнаукова взаємодія, проникнення в ботаніку методів та ідей інших наук, зростання ролі ботаніки у розв'язанні теоретичних і практичних проблем, що стоять перед людством.

Історія ботаніки. Ботаніка – одна із найстаріших класичних наук. Її «батьком» вважається учень Арістотеля Теофраст Ерезоський (371-286 до н.е.), який описав понад 500 видів рослин, їх поширення, розмноження та властивості. Теофраст описував не лише можливості практичного використання рослин, але і їх будову, фізіологію, географічне розповсюдження. Він помітив, що дерева у горах мають низький стовбур, а при пересаджуванні у долини вони стають більшими і гарнішими на вигляд. Він вперше поділив водні рослини на групи. За зовнішнім виглядом виділив рослини власне водні (ehydra), прибережні (kathydra), болотні (heleia) і амфібійні.

Найповніші знання про рослини давньої Греції та Римської імперії подано в працях давньоримського вченого Плінія Старшого (1 ст.), який написав 37 книг «Природничої історії», 16 з яких присвячено рослинам.

У епоху середньовіччя ботаніка в Європі майже не розвивалась. певні дані про рослини накопичувалися лише у монастирях, де вирощувалися лікарські трави для лікування населення. Вчений-схоласт Альберт Великий (1193-1280) досліджував причини «зимового сну» рослин, вплив ґрунтів на рослини. Проте, відповідно до рівня знань і тенденцій у середньовічному суспільстві, цей учений вважав, що рослини мають душу і здатні перетворюватися одна на одну. В Індії, Єгипті, Середній Азії в цю епоху було нагромаджено багато нових даних, зокрема щодо лікарських рослин.

В епоху великих географічних відкриттів (XV-XVI ст.) у ботані-

чних садах, окрім місцевих лікарських і харчових рослин, почали вирощувати завезені з інших континентів, у сільському господарстві теж почали культивувати нові види плодово-овочевих та зернових культур.

Широко розгорнулись ботанічні дослідження починаючи з епохи Відродження. Досліджувалися нові факти, які свідчили про відмінності рослинного покриву різних країн, відмінності у розвитку рослин, культивованих у різних умовах, вплив окремих екологічних факторів на життя рослини вцілому і на окремі її сторони (ріст і розвиток, урожай, смак і ін.).

Істотну роль у розвитку сучасної цитології рослин зіграв мікроскоп, який був винайдений у 1610 р. Г. Галілеєм. Голландський дослідник Антоні ван Левенгук (1632—1723) за допомогою мікроскопа розглядав різні об'єкти і замальовував їх. На його малюнках із відображенням рослинних препаратів видно ядра, хлоропласти, пори, потовщення стінок судин. Основна праця Левенгука — «Таємниці природи, відкриті за допомогою найсучасніших мікроскопів».

Англійський учений-фізик Роберт Гук (1635—1703) удосконалив мікроскоп і уперше побачив клітини та ввів термін «cellula» — «клітина». Його малюнок, що зображує клітини корка, обійшов підручники цитології й анатомії рослин усіх країн світу.

Засновниками анатомії рослин вважають двох учених — англійського Неємія Грю (1641—1712) й італійського Марчелло Мальпігі (1628—1694). Саме їм належить термін «рослинні тканини». Грю і Мальпігі не тільки описували побачені під мікроскопом деталі будови, але і намагалися пояснити їх значення для рослин. Вони ввели в анатомію рослин уявлення про паренхімні і прозенхімні клітини, кільчасті і спіральні судини ксилеми назвали трахеями. Мальпігі відкриття щодо певних мікроструктур поєднував з їхніми функціями, що мало важливе значення для майбутньої фізіології рослин.

Шведський природознавець Карл Лінней (1707—1778) уперше визначив майже 1500 видів рослин, послідовно застосував бінарну номенклатуру і побудував найвдалішу штучну класифікацію.

Ботаніка остаточно сформувалася як наука у 17-18 ст. а бурхливого розвитку набула у 19-20 століттях.

Німецькі вчені Маттіас Шлейден і Теодор Шванн у 1838-1839 рр. уперше сформулювали клітинну теорію.

Екологію рослин як науку сформував датський ботанік Е. Вар-

мінг, який у 1895 р. узагальнив і систематизував доступну йому екологічну інформацію. Вармінг вперше дав огляд і класифікацію життєвих форм, описав основні типи рослинних угруповань. Рослини він розділив на чотири основних екологічних типи: гідрофіти, пристосовані до життя у воді; ксерофіти, які живуть на сухих ґрунтах; мезофіти – рослини більш вологих ґрунтів і вологого клімату; галофіти – рослини засоленних ґрунтів.

У 1910 р. екологія рослин була офіційно визнана самостійним розділом ботаніки на Всесвітньому ботанічному конгресі у Брюсселі. Її зміст було визначено як «вивчення сукупності відносин рослин і рослинних угруповань до середовища існування». Проте, на відміну від екології тварин, об'єктом якої є як організми, так і їх популяції і угруповання, екологія рослин зосередила основну увагу лише на аутоекологічному рівні – дослідження організму (виду), оскільки екологія рослинних угруповань стала предметом фітоценології (геоботаніки), яка відмежувалася вкінці 19 ст. Виключенням стали лише американська та англійська школи, які включають до свого складу і фітоценологію.

У 40-х роках ХХ ст. для докладного вивчення анатомічних структур і насамперед рослинної клітини почали використовувати електронні мікроскопи різних типів.

Наприкінці ХІХ — початку ХХ ст. продовжувалися дослідження анатомічних структур. Отримано відомості щодо деталей будови протопласту, відкрито мітохондрії, апарат Гольджі, інші органоїди. Винаходи другої половини ХХ ст. розширили уявлення про рослинну клітину, будову її органоїдів, їх ультраструктуру, хімічний склад та функції.

В Україні інтерес до рослин виник за давніх часів у зв'язку з використанням їх насамперед як лікарської сировини, але ботаніка як наука тут почала розвиватись у 18 ст. Українські вчені-ботаніки М.О. Максимович, В. Г. Бессер, А. М. Бекетов, В. І. Палладій, М. І. Вавилов, С. Г. Навашин, М. Г. Холодний, Є. П. Вотчал, В. М. Любименко, І. Ф. Шмальгаузен, О. В. Фомін, В. І. Липський, А. О. Сапегін, Д. К. Зеров, А. М. Окснер та багато ін. своїми працями зробили вагомий внесок у розвиток вітчизняної ботаніки.

Провідними ботанічними установами на Україні є установи системи АН України: Інститут ботаніки, Інститут фізіології рослин, Інститут гідробіології, Інститут мікробіології і вірусології, Націона-

льний ботанічний сад, Нікітський ботанічний сад.

Особливості рослин. Рослини мають спільні риси, характерні для всіх живих організмів (живлення, дихання, ріст і розвиток, подразливість, розмноження), так і властивості, притаманні лише рослинам.

Основною ознакою рослин є їх автотрофність — здатність використовувати енергію світла, за рахунок якої зелені рослини синтезують органічні речовини з неорганічних — CO_2 і H_2O , тобто здійснюють процес фотосинтезу. Фотосинтез відбувається в особливих органоїдах рослинної клітини — зелених пластидах — хлоропластах, яких нема в клітинах інших організмів.

З автотрофним способом живлення пов'язаний ряд особливостей рослин, що відбиваються на їх будові. Розглянемо деякі з них.

Для рослин характерне високе відношення площі поверхні тіла до його об'єму, що є необхідним для поглинання світла і вуглекислого газу надземною частиною рослин, а також води та мінеральних речовин — підземною. Це відбивається на внутрішній будові: великій поверхні тіла потрібна опора і транспорт речовин на значні відстані. Для цього в рослинах існує розвинена система механічних і провідних тканин.

Особливістю рослин є необмежений ріст, що дає їм можливість увесь час збільшувати поверхню тіла і займати все нові й нові площі повітряного і кореневого живлення. Це означає, що в рослинах постійно присутні та функціонують різні види твірних тканин.

Рослини не здатні до активного пересування у зв'язку з великою поверхнею тіла і його розчленованістю. Винятком є лише деякі водорості та зооспори, що мають джгутики. При нерухомості рослин їм потрібний захист від несприятливих умов довкілля. До захисних пристосувань належать клітинна оболонка, міцні покривні тканини (наприклад, кора у мамонтового дерева 60-70 см завтовшки), речовини, що відлякують шкідників. Останні накопичуються у вмістищах видільних тканин.

Завдяки процесу фотосинтезу в рослин, на відміну від тварин, асиміляція (засвоєння речовин) переважає над дисиміляцією (розклад органічних речовин на простіші речовини). Унаслідок цього відбувається накопичення ними запасних речовин (вуглеводів, білків, ліпідів).

Рослини дуже ошадливо витрачають речовини й енергію і не ви-

діляють продуктів розкладу, за винятком вуглекислого газу, який знову використовується в процесі фотосинтезу. У рослин немає видільної системи, а наявні видільні тканини, більш схожі на секреторні або запасуючі. Якщо вони і виділяють назовні будь-які речовини, то це пов'язано переважно із залученням комах-запилювачів або захистом від шкідників.

Автотрофність рослин виявляється не лише у фотосинтезі, але й у мінеральному живленні. Рослини поглинають з ґрунту за допомогою коренів воду та мінеральні речовини і транспортують їх по рослині у листки, а з них униз відтікають асиміляти — продукти фотосинтезу.

Значення рослин у біосфері та житті людини. Рослини відіграють надзвичайно важливу роль в природі. У процесі фотосинтезу на земній кулі щорічно синтезується понад 450 млрд. т органічної речовини, з неї 88% у водоймах. Зв'язувана сонячна енергія в десятки разів перевищує ту, що використовується в промисловості, побуті та для задоволення біологічних потреб людини.

Асимільований з атмосфери вуглець входить до складу сполук рослинного організму. У докілья він знову потрапляє внаслідок мінералізації рослинних решток. Таким чином, у повітрі кількість вуглекислоти залишається сталою. Процеси асиміляції та синтезу відбуваються паралельно з процесами дисиміляції та розкладу синтезованої органічної речовини. Розклад та мінералізацію рослинних решток здійснюють бактерії та гриби. Завдяки життєдіяльності рослин в атмосферу виділяється величезна кількість кисню, який є необхідною умовою життя тварин і людини.

Важливе значення рослин і в житті людини, оскільки вони забезпечують всі її біологічні потреби. Рослини є джерелом продуктів харчування. Рослинну сировину використовують також для виробництва тканин, фарб, лаків. Рослини є цінним джерелом для одержання ліків, вітамінів, прянощів, ефірної олії тощо.

Крім того, рослини є прикрасою міст і сіл, дають людині естетичну насолоду. Навколо великих міст та індустріальних районів рослини очищують повітря і збагачують його киснем.

1. ОСНОВИ ВЧЕННЯ ПРО КЛІТИНУ (ЦИТОЛОГІЯ)

1.1. Форми життя на Землі

Клітина — це основна структурно-функціональна одиниця всіх живих організмів, елементарна жива система.

У біосфері існує близько 5 млрд. різних організмів. Більшість із них мають клітинну будову. Лише віруси являють собою неклітинні форми життя. Віруси складаються лише із молекули нуклеїнової кислоти (ДНК або РНК) й білкової оболонки. Вони є найпростішою формою життя – доклітинною.

У більшості живих організмів тіло складається з однієї (одноклітинні) або багатьох (багатоклітинні) клітин. На підставі особливостей будови клітин клітинні організми поділено на дві групи: прокаріоти та еукаріоти. Виявлено і третю форму – мезокаріоти – організми з проміжним типом організації генетичного апарату.

Прокаріот означає доядерний. Такі живі організми не мають чітко сформованого ядра, і генетичний матеріал у них міститься у вигляді молекули ДНК безпосередньо в протоплазмі клітини, не захищений ядерною оболонкою. До прокаріотів відносяться бактерії і синьо-зелені водорості.

Еукаріот у перекладі з грецької означає: той, що має справжнє ядро. Клітини еукаріотів містять справжнє ядро, відокремлене від цитоплазми подвійною мембраною. До еукаріотів належать усі тварини й вищі рослини, одно- і багатоклітинні водорості, гриби.

Клітина є одиницею будови і життєдіяльності всіх живих організмів. У ній зосереджені всі прояви життя. Вона засвоює речовини й енергію з довкілля, дихає, відповідає на подразнення, росте, розвивається, розмножується шляхом поділу.

Одноклітинні організми виконують усі властиві їм функції. Характерною рисою *одноклітинних* структур є одноклітинна будова і чітко відособлене ядро та інші органоїди. До одноклітинних організмів відносяться діатомові, зелені, евгленові та інші водорості.

У *колоніальних* структур організм складається із численних клітин, об'єднаних загальною слизовою масою. При цьому клітини зберігають самостійність і не з'єднані між собою обміном речовин. Але серед них виділяються окремі групи клітин (вольвокс), які об'єднані цитоплазматично і функціонально. Такі організми займають проміжне положення між типовими колоніальними та багатоклі-

тинними структурами, властивими вищим рослинам.

У багатоклітинних організмів групи клітин пристосувалися до виконання будь-якої однієї або декількох функцій, але виконують їх повніше та досконаліше. Клітини багатоклітинного організму пов'язані між собою в єдину систему. Багатоклітинні структури властиві організмам, що досягли високого рівня розвитку. Серед них є такі, що не мають розчленування тіла на справжні тканини і вегетативні органи. Це харові, бурі та червоні водорості. А вищі спорові та квіткові рослини вже диференційовані на справжні тканини, вегетативні та генеративні органи.

1.2. Клітинна теорія будови організмів

Структурною та функціональною одиницею рослинного організму, як і інших живих істот, є клітина. Вперше цей термін запропонував у 1665 р. англійський вчений Роберт Гук.

Німецький ботанік М. Шлейден (1838) довів, що клітина та її органіди є складовими рослинного організму. Наступного року його співвітчизник зоолог Т. Шванн (1839) вперше в біології чітко і повно сформулював клітинну теорію. Ось її основні постулати:

- клітина — основна структурна і функціональна одиниця живих організмів;
- клітини тварин і рослин мають спільні принципи будови;
- клітина виникає від клітини;
- живий організм — це сукупність клітин, що зв'язані між собою різноманітними формами регуляції.

Клітинна теорія будови організмів мала великий вплив на розвиток не тільки ботаніки, а й всього природознавства. Вона спрямовувала зусилля вчених біологів на детальніше вивчення вмісту клітини, довела єдність походження органічного світу. Таким чином, клітинна теорія стала основою еволюційної теорії рослинного світу.

1.3. Основні відмінності рослинної клітини від тваринної

Рослинні й тваринні клітини подібні між собою. Однак, незважаючи на спільність основних структур, вони мають ряд істотних відмінностей, пов'язаних з особливостями будови, життєдіяльності та способу життя рослин і тварин.

Основні відмінності рослинної клітини від тваринної полягають

у наступному:

- у рослинних клітинах присутні особливі органоїди — пластиди, яких немає у тварин;
- рослинні клітини завжди оточені міцною твердою оболонкою, що захищає їх від несприятливих умов навколишнього середовища, надає їм форми і міцності;
- рослинні клітини характеризуються розвинутою системою вакуолей з клітинним соком, які забезпечують осмотичні властивості клітин — тургор і надходження до них води;
- рослинні клітини пов'язані між собою цитоплазматичними тяжами — плазмодесмами, що проходять крізь тверду клітинну оболонку і з'єднують клітини організму в єдину систему;
- у багатьох рослинних клітинах у різних формах відкладаються запасні поживні речовини, цьому сприяє перевага в автотрофних рослин процесів синтезу над розпадом.

У рослинному організмі, як правило, присутні й мертві клітини. Особливо багато їх (до 80 %) у стеблах багаторічних рослин. У цьому випадку клітиною називають оболонку, яка позбавлена живого вмісту, але виконує в організмі певні функції (опорну, провідну).

1.4. Форма і розміри рослинних клітин

Рослинні клітини мають різноманітну форму (округлу, кубічну, призматичну, овальну, веретеноподібну, зірчасту тощо). Це залежить від середовища, яке їх оточує, та функції клітини.

Залежно від форми рослинні клітини поділяють на два типи: паренхімні та прозенхімні.

Паренхімні клітини мають більш-менш рівні величини всіх трьох вимірів (довжина, ширина і висота). Найбільший діаметр не більше ніж у 2—3 рази перевищує найменший. Паренхімними є клітини твірної тканини і деяких постійних — шкірки, запасуючих тканин, серцевини стебла, основної паренхіми тощо. Тканини, що складаються з паренхімних клітин, як правило, живі.

Прозенхімні клітини витягнуті у довжину і часто мають загострені кінці. Довжина прозенхімних клітин перевищує їх ширину в 5—20 і більше разів. Прозенхімні клітини частіше мертві, позбавлені живого вмісту. З них складаються провідні та механічні тканини.

Форма і будова клітин залежать від місця їх розміщення та функції. Клітини конуса наростання ізодіаметричні, але, спеціалізуючись на виконанні фізіологічних функцій, вони змінюють свою форму і будову. Клітини зовнішнього шару, що дають початок епідермісу, призматичні або плоскі. Клітини центральної частини конуса наростання багатокутні, видовжені, дають початок провідним, основним та іншим тканинам. Клітини епідермісу плоскі із звивистими оболонками; клітини, які проводять речовини, трубчасті з тонкостінною целюлозною оболонкою; клітини, що виконують механічну функцію, мають потовщені клітинні оболонки.

Розміри рослинних клітин дуже малі: їх можна побачити тільки під мікроскопом. Середній діаметр їх коливається від 10 до 100 мкм. Клітини твірної тканини звичайно дрібніші — 5-8 мкм, а клітини запасуючих тканин серцевини стебла й м'якоті соковитих плодів (яблуко, кавун, цитрусові), навпаки, великі — 0,2-1 мм, їх можна бачити неозброєним оком. Значну довжину мають прозенхімні клітини — волокна. Так, волокна льону в довжину досягають 4 см, бавовнику — 5 см, кропиви звичайної — 8 см, рамі — 22 см. Однак у поперечнику вони мають звичайні клітинні розміри — 50-100 мкм, тому їх не можна побачити неозброєним оком. Найбільшу довжину, до декількох метрів, мають молочники деревних рослин.

1.5. Будова рослинної клітини

Доросла рослинна клітина складається з трьох частин: щільної еластичної оболонки, що оточує клітину зовні; протопласта — живого вмісту клітини, притиснутого у вигляді тонкого шару до клітинної оболонки; вакуолі — порожнини, що займає центральну частину клітини і заповнена водянистим клітинним соком.

Протопласт, або живий вміст клітини, — її основна, найважливіша частина, що складається із сукупності клітинних органодів (ядро, пластиди, мітохондрії, лізосоми, рибосоми та ін.).

Клітинна оболонка і *вакуолі* є продуктами життєдіяльності протопласта, його похідними і з'являються на певному етапі розвитку клітини.

Протопласт поділяють на два компоненти: ядро і цитоплазму, яка, в свою чергу, складається з корпускулярних і мембранних органодів, занурених в основну речовину — матрикс, або цитозоль (рис. 1.1).

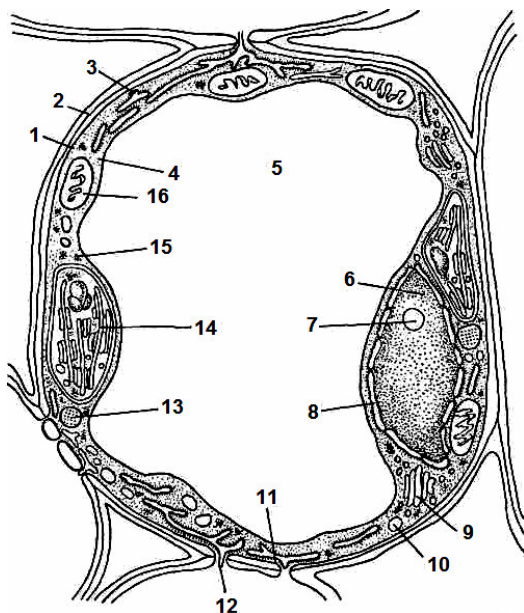


Рис. 1.1. Схема будови клітини мезофілу листка

1 — клітинна оболонка; 2 — серединна пластинка; 3 — плазмалема; 4 — цитоплазма; 5 — вакуоля; 6 — ядро; 7 — ядерце; 8 — ядерна оболонка; 9 — апарат Гольджі; 10 — ліпідна краплина; 11 — ендоплазматичний ретикулум; 12 — плазмодесма; 13 — мікротільця; 14 — хлоропласт; 15 — рибосома; 16 — мітохондрія

Протопласт і цитоплазма. *Протопласт* — живий вміст клітини, він безбарвний і прозорий. В'язкість протопласта в клітинах різних рослин неоднакова. У середньому вона перевищує в'язкість води у 12-20 разів, у водних рослин — лише в 5-6.

Частина протопласта рослинної клітини, за винятком ядра, має назву *цитоплазма*. В цитоплазмі можна виділити три шари: плазмалеми, мезоплазму і тонопласт.

Зовнішній шар, що прилягає до клітинної оболонки, — плазмалема — дуже тонкий, містить багато ліпідів, міцели в ньому розташовані впорядковано і точно орієнтовані. Органоїдів у цьому шарі немає. Середній шар — мезоплазма — товстіший, міцели тут розташовані безладно. Він містить усі клітинні органоїди. Третій, внутрішній, шар — тонопласт — оточує вакуолю. Він подібний до пла-

змалеми.

Мембрани. Протопласт зовні та зсередини обмежений відповідними мембранами: плазмалема відокремлює його від клітинної оболонки, а тонопласт — від вакуолі. Розрізняють також мембрани ядра, мітохондрій, пластид, субодиниць апарату Гольджі, а також внутрішні мембрани цитоплазми — ендоплазматичного ретикулуму, мітохондрій і хлоропластів. Мембрани — високоорганізовані структури клітин, склад яких залежить від типу і функції мембрани, але завжди в них є ліпіди та білки.

У 1972 р. англійські вчені С. Сінгер і Г. Ніколсон запропонували рідинно-мозаїчну модель мембрани, за якою молекули білків у ліпідах утворюють щось подібне до мозаїки (рис. 1.2).

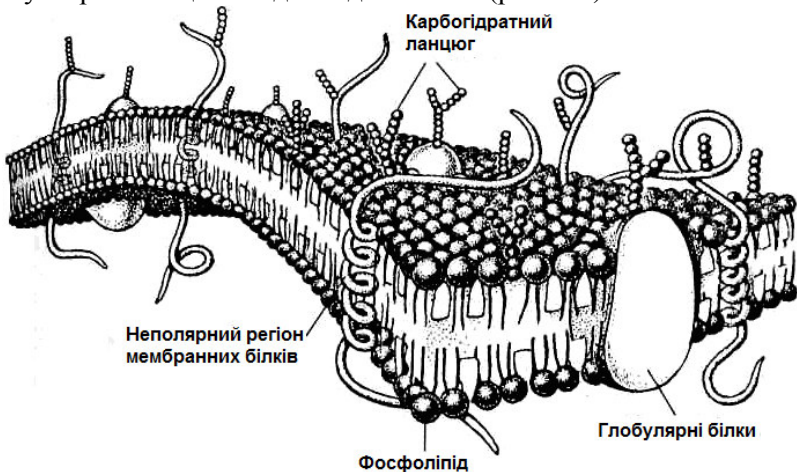


Рис. 1.2. Рідинно-мозаїчна модель мембрани

Ліпіди в мембранах представлені фосфоліпідами, гліколіпідами та стеролами. Ймовірно, ліпідний шар пронизують білкові молекули, які можуть бути зв'язані своїми гідрофобними бічними ланцюгами з внутрішніми гідрофобними частинами молекул ліпідів. Гранули внутрішніх ділянок мембран найчастіше є білками, які гідрофобно закріплені в ліпідному матриксі мембрани.

У клітинних мембранах трапляються тисячі різних білків. Деякі з них лише частково занурені в мембрану, інші пронизують її повністю. Гідрофобні ділянки білків взаємодіють з ліпідами, тоді як гідрофільні контактують з водним вмістом клітини. Мембранні ліпіди створюють середовище, потрібне для функціонування цих білків.

Лабільна структура мембран дає їм змогу, в свою чергу, виконувати найрізноманітніші функції: бар'єрну, транспортну, осмотичну, електричну, структурну, енергетичну, біосинтетичну, секреторну, рецепторно-регуляторну тощо. Кожен органоїд теж має власні функції, що здійснюються в унікальному внутрішньому середовищі. Створюється це середовище завдяки вибірковій проникності та іншим специфічним властивостям мембран, що оточують органоїд та відокремлюють її від решти компартментів протопласта.

Матрикс цитоплазми, або цитозоль. Матрикс — це основна речовина цитоплазми, його ще називають цитозоль, гіалоплазма (від грец. «гіалос» — скло). Він являє собою колоїдну систему з великою кількістю води (до 90 %). У матриксі міститься велика кількість білків-ферментів. У нього занурені всі клітинні органоїди, включаючи ядра.

Функції матриксу — об'єднання і взаємозв'язок усіх органоїдів, транспорт речовин між ними, здійснення численних ферментативних процесів (гліколіз, синтез ліпідів, початкові етапи синтезу білка тощо). Матрикси всіх клітин взаємопов'язані через плазмодесми.

Клітинні органоїди. Органоїди — це структуровані елементи цитоплазми, що виконують у клітинах певні функції, пов'язані з їх життєдіяльністю.

Корпускулярні органоїди мають цілком визначену форму (округлу, овальну, дископодібну, паличкоподібну, ниткоподібну тощо). До корпускулярних органоїдів належать ядро, пластиди, мітохондрії, лізосоми, рибосоми, мікротільця.

Мембранні органоїди складаються із сукупності мембран і не мають точно обмеженої форми (ЕПС, плазмалема, тонопласт). Апарат Гольджі — органоїд, що поєднує в собі ознаки як корпускулярної, так і мембранної структури.

Серед перерахованих клітинних органоїдів більшість є спільними для рослин і тварин, але є і спеціальні, притаманні тільки рослинним організмам. До останніх належать пластиди і деякі мікротільця (пероксисоми, гліоксисоми). Продукти життєдіяльності протопласта — теж суто рослинні компоненти клітини (клітинна оболонка, вакуолі, відкладення запасних поживних речовин).

Мембранні органоїди. До таких органоїдів належать: плазмалема, тонопласт, ендоплазматична сітка.

Мембрани рослинних клітин, як і всі природні ліпопротеїнові

мембрани, складаються з подвійного шару ліпідів, у який занурені білкові глобули.

Плазмалема — це плазматична мембрана, що оточує зовні протопласт і прилягає до клітинної оболонки. Плазмалема може утворювати впинання (інвагінації). Основні функції плазмалеми:

- 1) обмін речовин між клітиною і довкіллям;
- 2) синтез целюлози;
- 3) участь в осмотичних властивостях клітини;
- 4) сприйняття подразнення;

5) зв'язок між клітинами: плазматичні мембрани всіх живих клітин рослини пов'язані між собою за допомогою *плазмодесм*.

Тонопласт — мембрана, що оточує вакуолю і відокремлює її від цитоплазми. Тонопласт за будовою багато в чому подібний до плазмалеми: має приблизно ту ж товщину, механізми транспорту речовин — пасивні й активні, а також може зливатися з пухирцями, які оточені мембранами і вміщують речовини, що надходять у вакуолю (за типом екзоцитозу).

Ендоплазматична сітка, або **ендоплазматичний ретикулум** (reticulum — сітка) — це складна тривимірна мембранна система, яка являє собою систему каналців, пухирців і цистерн, обмежених ліпопротеїновими мембранами.

Розрізняють гранулярну і гладку ендоплазматичну сітку (ЕПС).

На поверхні гранулярної сітки міститься велика кількість гранул-рибосом. Гранулярна ЕПС притаманна клітинам, у яких відбувається інтенсивний синтез білка. Її функції пов'язані із транспортуванням білків, синтезованих рибосомами. У процесі перенесення білок зазнає істотних змін, наприклад, фосфорилується, ацетилюється, перетворюється на глікопротеїни тощо.

Клітини, де відбувається інтенсивний синтез ліпідів, мають іншу досить розгалужену гладеньку трубчасту ЕПС. Вона не несе рибосом на поверхні своїх мембран. Частіше складається з трубчастих видовжених каналців. На гладких мембранах в основному синтезуються ліпіди і вуглеводи. Обидва типи ЕПС можуть бути одночасно навіть в одній клітині, причому між ними існує взаємозв'язок.

Розглянемо функції ЕПС у рослинних клітинах.

Компартменталізація. ЕПС поділяє клітину на ділянки — компартменти. Компартменти — це реакційний простір, оточений мембранами. Це дуже важливо для протікання різних реакцій і процесів

метаболізму в окремих ділянках клітини. ЕПС утворює всередині клітини велику поверхню для протікання різних реакцій і процесів.

Синтетична функція. На мембранах ЕПС протікають синтетичні процеси: на гранулярних мембранах відбувається синтез білка, на гладких — вуглеводів і ліпідів.

По каналцях ЕПС відбувається внутрішньоклітинний *транспорт речовин* (білків, ліпідів, вуглеводів тощо).

ЕПС бере участь в *утворенні мембран* деяких органоїдів (апарат Гольджі, сферосоми тощо).

ЕПС всіх живих клітин рослинного організму пов'язані в єдину систему за допомогою плазмодесм.

Плазмодесми — це цитоплазматичні тяжі, що з'єднують дві сусідні клітини. Цитоплазматичні тяжі проходять через найтонші плазмодесменні каналці, які пронизують клітинні оболонки двох сусідніх клітин. У центрі каналця знаходиться десмотрубочка, пов'язана з каналцями ЕПС сусідніх клітин і з'єднує їх. Таким чином, плазмодесми поєднують усі живі клітини рослини в єдину живу систему — *симпласт*. Вона сприяє пересуванню речовин з клітини в клітину. У рослинах можна виділити ще одну систему — *апопласт*. Це мертва система, яка поєднує клітинні оболонки, міжклітинники і порожнини мертвих клітин. Апопласт знаходиться назовні від плазмалемми і теж використовується рослиною для транспорту речовин.

Апарат Гольджі. Серед структур цитоплазми мембранної природи велике значення має апарат, або комплекс Гольджі — багатоярусна система плоских порожнистих дископодібних цистерн (диктіосом), які до периферії потовщуються і утворюють трубчасті відростки. *Диктіосома* (тільки Гольджі) — це купка плоских цистерн із гладких мембран діаметром 1-2 мкм. У диктіосомах найчастіше буває 4-8 цистерн, які не стикаються одна з одною, а розташовуються на відстані приблизно 10 нм.

У рослинних клітинах звичайно присутні в середньому від 10 до 50 диктіосом, безладно розсіяних у цитоплазмі. Їх кількість залежить від типу клітини та її активності. У клітинах деяких водоростей міститься лише одна диктіосома. Сукупність усіх диктіосом клітини складає її апарат Гольджі.

Диктіосома звичайно розташовується таким чином, що її зовнішня цистерна паралельна каналцю ЕПС. Між ними знаходиться багато дрібних пухирців, які називаються перехідними. Припуска-

ють, що перехідні пухирці відокремлюються від мембран ЕПС і, зливаючись, утворюють цистерну диктіосоми. Цей бік диктіосоми називають таким, що формується. З її протилежного боку остання цистерна розпадається на дрібні пухирці — пухирці Гольджі, які рухаються до плазмалеми або тонопласта і зливаються з ними. Пухирці Гольджі можуть також відокремлюватися від попередньої цистерни або від її периферичних трубчастих утворень. Цей бік диктіосоми називають таким, що дозріває. Отже, диктіосома є динамічною структурою: з одного кінця з перехідних пухирців формується цистерна, яка поступово просувається до іншого, де і розпадається на пухирці Гольджі (рис. 1.3).

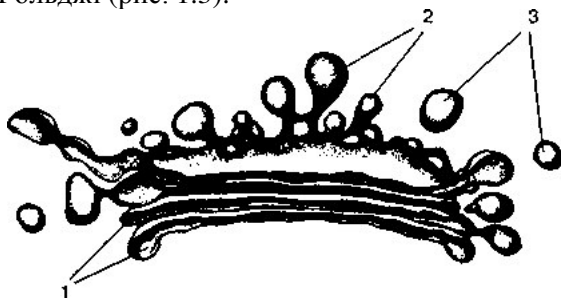


Рис. 1.3. Схема будови диктіосоми:

1 — цистерни; 2 — трубочки зі здутими кінцями; 3 — пухирці Гольджі

Назвемо ряд дуже важливих функцій, які виконує апарат Гольджі в рослинній клітині.

У цистернах диктіосом утворюються речовини матриксу клітинної оболонки — полісахариди геміцелюлоза і пектини, а пухирці Гольджі доставляють їх до плазмалеми, вбудовуються в неї і виділяють зазначені речовини назовні. До складу матриксу клітинної стінки входять також білки, що, як і ферменти, надходять із гранулярної ЕПС у перехідні пухирці. У диктіосомах ці білки тільки модифікуються: до них приєднується вуглеводна частина, і вони перетворюються в глікопротеїни, а потім транспортуються в пухирцях Гольджі до плазмалеми.

Через апарат Гольджі з гранулярної ЕПС надходять гідролітичні ферменти, що упаковуються в пухирці Гольджі, транспортуються до тонопласта і виділяються у вакуолу, забезпечуючи її лізосомну функцію.

Мембрани апарату Гольджі за допомогою пухирців Гольджі бе-

руть участь у площинному рості плазмалеми і тонопласта: при виділенні вмісту пухирців у вакуолю і клітинну оболонку їх мембрана будується в тонопласт або плазмалему.

Апарат Гольджі утворює лізосоми. Вони відокремлюються у вигляді пухирців від цистерн із боку, що дозріває, або від периферичних трубчастих утворень. У лізосомах містяться гідролітичні ферменти, що також походять від гранулярних мембран ЕПС.

Через апарат Гольджі здійснюється перетворення внутрішньоклітинних мембран: мембрани ЕПС перетворюються в плазмалему або тонопласт.

У диктіосомах відбуваються не лише синтез і модифікація речовин, але і їх сортування залежно від подальшого призначення. В одні пухирці Гольджі запаковуються речовини матриксу клітинної оболонки, і вони спрямовуються до плазмалеми; в другі — гідролітичні ферменти, і пухирці, які їх містять, дифундують до тонопласта; у третіх — накопичується велика кількість гідролітичних ферментів, і вони стають лізосомами в цитоплазмі.

Концепція ендомембран. Відповідно до концепції ендомембран, яка була сформульована на початку 70-х рр. ХХ ст., усі внутрішні мембрани клітини складають ендомембранну систему. Її компонентами є мембрани ЕПС, ядра, апарату Гольджі і пухирців Гольджі, плазмалема і тонопласт, а також зовнішня мембрана хлоропластів і мітохондрій. Внутрішні мембрани хлоропластів і мітохондрій до ендомембранної системи не належать, тому що, згідно із симбіотичною гіпотезою походження цих органодів, їх внутрішні мембрани утворилися з плазмалем клітин, які колись потрапили в клітину-господаря й утворили з нею єдиний симбіотичний організм.

Ендомембранна система дуже динамічна, у ній постійно відбувається потік мембран або їх перетворення в напрямку від мембран ЕПС через апарат Гольджі до плазмалеми і тонопласта.

Корпускулярні органоїди

Пластиди — це органоїди, притаманні лише рослинним клітинам. Вони присутні в клітинах усіх органів рослин: у стеблах, коренях, листках, квітках. Є три групи пластид, залежно від їх забарвлення: хлоропласти — зелені; хромопласти — жовтогарячі; лейкопласти — безбарвні.

Як правило, в клітині зустрічаються пластиди тільки одного типу. Усі пластиди мають деякі спільні риси будови. За формою вони

найчастіше округлі, овальні, дископодібні. Зовні їх оточує оболонка з двох ліпопротеїнових мембран. Усередині міститься основна речовина — матрикс, яку в пластидах називають строюю. Пластиди розрізняються за компонентами, зануреними в строю. При цьому в матриксі майже всіх пластид є мембранні структури, хоча ступінь їх розвитку дуже різний. Пластиди, як і мітохондрії, мають власну ДНК. До пластид іноді зараховують пропластиди та етіопласти, які є попередниками цих органоїдів.

Хлоропласти мають зелене забарвлення, здійснюють фотосинтез. Вони є майже у всіх клітинах надземних органів рослин, куди потрапляє світло. Як правило, відсутні у клітинах коренів.

Хлоропласти присутні в усіх зелених фотосинтезуючих клітинах рослин. Їх немає тільки в синьо-зелених водоростях (ціанобактеріях), точніше немає структурно оформлених зелених пластид. Їх функції в клітинах синьо-зелених водоростей виконує скупчення мембран, що містять хлорофіл і здійснюють фотосинтез.

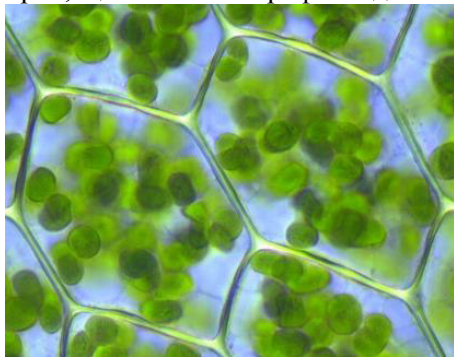


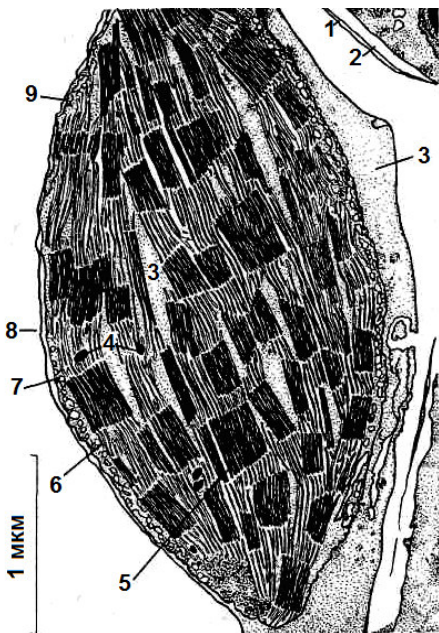
Рис. 1.4. Хлоропласти у клітинах моху

Довжина хлоропластів — 3-9 мкм, ширина — 3-5 мкм, товщина — близько 1 мкм. Звичайно в клітині міститься від 20 до 50 хлоропластів (рис. 1.4).

Хлоропласти водоростей називають *хроматофорами*. Зазвичай вони мають великі розміри, і в клітині їх міститься всього один або декілька. Форма хроматофорів незвичайна і химерна (зірчата,

стрічкоподібна, ребриста, циліндрична тощо).

Хлоропласт оточений подвійною ліпопротеїновою мембраною — оболонкою, що регулює обмін речовин між ним і цитоплазмою (рис. 1.5). Усередині хлоропласта міститься основна речовина — матрикс, або строма. У матриксі занурена система мембран, які у хлоропластах називаються *ламелами*. Вони утворюють плоскі пухирці — *тилакоїди*, зібрані в стопки — *грані*. Грані зв'язані між собою в єдину систему трубчастими, витягнутими тилакоїдами строми, або міжгранними тилакоїдами.



Хлоропласти мають власну білоксинтезуючу систему з ДНК, рРНК і рибосомами. Хлоропластна ДНК передається по материнській лінії (через пропластиди). Від батьківських рослин — через пилкове зерно — хлоропластна ДНК не успадковується.

Рис. 1.5. Будова хлоропласта:

1 — зовнішня оболонка; 2 — внутрішня оболонка; 3 — строма; 4 — краплини ліпідів; 5 — грона; 6 — тилакоїди строми; 7 — крохмальні зерна; 8 — оболонка хлоропласта; 9 — рибосоми

Кільцева ДНК хлоропластів відрізняється від ядерної як за наявністю в ній інформацією, так і за фізико-хімічними властивостями. Хлоропласти мають власну ДНК-полімеразу, тому її ДНК реплікується в самих хлоропластах.

Хлоропласти вищих рослин містять два види зелених пігментів: хлорофіл а і хлорофіл b. Хлорофіл інтенсивно поглинає промені в червоній області спектра (680— 730 нм) і в синьо-фіолетовій (470 нм і нижче), а пропускає жовті та зелені промені.

Крім хлорофілу, в хлоропластах містяться ще жовтогарячі пігменти — каротиноїди. Серед них відомі каротини і ксантофіли. Каротини мають жовтогарячий колір, а ксантофіли — жовтий. Зазвичай, інтенсивніше забарвлення хлорофілу маскує каротиноїди, тому хлоропласти і листя мають зелене забарвлення.

До складу хлоропластів входять багато ферментів, що беруть участь у здійсненні численних реакцій фотосинтезу і пов'язаних із синтезом білків, нуклеїнових кислот тощо.

Основна функція хлоропластів — фотосинтез (процес засвоєння сонячної енергії і перетворення її в енергію хімічних зв'язків).

Процес фотосинтезу поділяють на світлову і темнову стадії. У процесі світлової стадії відбувається запасання енергії світла в АТФ

і утворення відновника НАДФ • Н, які витрачаються в темновій стадії на відновлення CO_2 до рівня вуглеводів. Реакції світлової стадії проходять у ламелах тилакоїдів гран, а темнової — в стромі.

Хлоропласти в клітинах утворюються з пропластид, дрібних тілець (1—1,5 мкм), оточених подвійною мембраною.

Хлоропласти розмножуються поділом. Із закінченням росту листа припиняється поділ хлоропластів.

Хлоропласти звичайно розташовуються так, щоб їх освітлювало розсіяне світло. Вони уникають прямих сонячних променів, які руйнують хлорофіл.

Походження хлоропластів. Оскільки хлоропласти відносно автономні у відношенні до ядра структури, здатні до поділу, росту й диференціювання, виникла гіпотеза стосовно того, що в прадавні часи це були самостійні організми. Ймовірно, хлоропласти сформувалися внаслідок симбіозу якогось автотрофного організму (можливо, ціанобактерії), здатного трансформувати сонячну енергію, з гетеротрофною клітиною. Пластиди і фотосинтезуючі прокаріоти досить подібні між собою (кільцева структура ДНК, відсутність гістонів, розміри рибосом тощо). З точки зору еволюції це було взаємовигідним, і тому такий симбіотичний союз зберігся у вигляді сучасної евкаріотичної рослинної клітини.

Хромопластами називають нефотосинтезуючі забарвлені пластиди, які містять, в основному, червоні, помаранчеві й жовті пігменти. Вони, як правило, розвиваються з хлоропластів, мають приблизно такі самі розміри та форму, досить схожі й за структурою.

Усередині хромопласти заповнює строма, в якій іноді зустрічаються рудименти мембранної системи: окремі тилакоїди, скупчення трубочок. Однак замість системи фотосинтетичних мембран в них є структури, багаті на каротиноїди.

Хромопласти зустрічаються в пелюстках квіток деяких рослин (жовтеці, кульбаби та ін.), у плодах (шипшина, перець, горобина, помідори, кавун), рідше — у вегетативних органах (морква).

Фізіологічна функція хромопластів детально не вивчена. Яскраве забарвлення, можливо, принадує комах для запилення та поширення насіння.

Лейкопласти — дрібні безбарвні пластиди, які переважно містяться в клітинах тканин, на які не потрапляє світло (сім'ядолі, ендосперм насіння, кореневища, бульби, корені), рідше — у тканинах

на світлі (шкірка).

Основна функція лейкопластів — накопичення поживних речовин, які надходять у запасуючі органи.

Внутрішня мембрана лейкопластів формує поодинокі тилакоїди. Лейкопласти мають власну ДНК, рибосоми, а також різноманітні ферменти. Лейкопласти, в яких синтезується і відкладається крохмаль у незелених частинах рослин, називають амілопластами, рослини олії — олеопластами, білки — протеїнопластами.

Амілопласти — найрозповсюдженіші лейкопласти, в них накопичується запасний крохмаль у вигляді зерен. Амілопласти є в запасних тканинах та органах, а саме: сім'ядолях, ендоспермі, бульбі, а також у кореневому чохлаку.

Протеїнопласти містять у стромі запасний білок у вигляді кристалів або аморфної маси. Лейкопласти такого типу є рідкісним явищем (кореневі бульби орхідей).

Олеопласти зустрічаються ще рідше. У їхній стромі збираються жири (олії) у вигляді крапельок або пластоглобул (однодолні).

У кореневищах деяких видів півників у лейкопластах може накопичуватися крохмаль або жир.

Взаємоперетворення пластид. Усі пластиди — хлоропласти, хромопласти, лейкопласти — можуть розвиватися безпосередньо з пропластид, що містяться в клітинах твірної тканини.

Мітохондрії. По всій цитоплазмі клітин розсіяні численні мітохондрії, довжина яких — від одного до кількох мкм, а ширина — до 0,5 мкм. Мітохондрії — органоди, присутні як у рослинних, так і у тваринних клітинах. У рослинній клітині може міститися від декількох десятків до декількох тисяч мітохондрій. Кількість їх залежить від віку і метаболічної активності клітин. Деякі водорості (хлорела, хламідомонада) мають у клітині лише одну велику мітохондрію.

Мітохондрії оточені подвійною ліпопротеїною мембраною. Зовнішня мембрана відрізняється від внутрішньої співвідношенням білків і ліпідів, набором ферментів, проникністю. Внутрішня мітохондріальна мембрана утворює впинання — гребені, або кристи, розмір та кількість яких залежать від функціональної активності мітохондрій (рис. 1.6). Кристи утворюють велику поверхню для реакцій, що проходять на внутрішній мембрані. Простір між кристами заповнено основною речовиною — матриксом, у якому помітні гра-

нулярний і фібрилярний компоненти. Гранули представлені рибосомами і фосфатом кальцію, фібрили — це нитки ДНК.

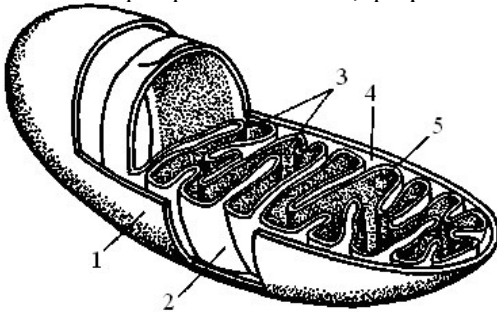


Рис. 1.6. Схема будови мітохондрії:

1 — зовнішня мембрана; 2 — внутрішня мембрана; 3 — кристи; 4 — міжмембранний простір; 5 — матрикс

Подібно до пластид мітохондрії є напівавтономними органоїдами, оскільки в них відбувається незалежний від ядра білковий синтез. У матриксі мітохондрій локалізована власна білоксинтезуюча система з кільцевих молекул ДНК, РНК і 70S рибосомами. Мітохондріальний геном кодує до 50 мембранних і матриксних білків.

Основна функція мітохондрій — енергетична. У них відбувається процес дихання — окиснення поживних речовин, насамперед вуглеводів, з виділенням енергії, що запасується у формі АТФ. Розклад вуглеводів починається в матриксі цитоплазми (гліколіз), а продовжується в матриксі мітохондрій (цикл Кребса). Синтез АТФ відбувається на внутрішній мітохондріальній мембрані.

Мітохондрії постійно рухаються й збираються там, де потрібна енергія. Тривалість життя мітохондрій — декілька діб. Мітохондрії розмножуються в клітинах шляхом поділу.

Детальне вивчення структури та геному мітохондрій дає можливість припустити, що вони, як і хлоропласти, походять від бактерій, які випадковим симбіозом прижилися в більших гетеротрофних клітинах — попередниках еукаріот.

Лізосоми — дрібні округлі органоїди діаметром 0,5-2,5 мкм. Вважають, що у тваринних клітинах їх більше, ніж у рослинних. Лізосоми оточені однією ліпопротеїновою мембраною, усередині знаходиться матрикс, що містить гідролітичні ферменти, які розщеплюють різні органічні речовини — білки, нуклеїнові кислоти, полісахариди та ін. Лізосоми утворюються з цистерн апарату Гольджі або з гладких мембран ЕПС. Функція лізосом — розщеплення речовин і окремих ділянок цитоплазми, тобто локальний автоліз.

У лізосомах розщеплюються «відпрацьовані» речовини й органо-

їди, що у даний момент онтогенезу вже виконали свої функції і не потрібні клітині. Продукти їх розпаду використовуються на побудову нових, необхідних їй речовин і структур.

У лізосомах розпадаються речовини, часто шкідливі, які потрапляють у клітину шляхом ендоцитозу. Продукти їх розщеплення використовуються клітиною.

При відмиранні клітин порушуються мембрани лізосом, їхні ферменти виходять у цитоплазму, відбувається автоліз усього живого вмісту, що спричиняє очищення порожнини мертвих клітин (трахеї і трахеїди ксилеми, клітини механічних тканин тощо).

Рибосоми — це дрібні клітинні органоїди, які можна побачити тільки під електронним мікроскопом. Рибосоми мають овальну форму. Кожна рибосома складається з двох субодиниць — великої і малої. Рибосоми розпадаються на дві субодиниці при зниженні в середовищі концентрації іонів Mg^{2+} .

Рибосоми складаються з приблизно рівної кількості РНК і білка. Між субодиницями при їх об'єднанні в цілу рибосому залишається щілина, у якій проходить матрична РНК, а на великій субодиниці є ще борозенка, в якій розміщається і по якій сповзає білкова молекула, що синтезується.

Рибосоми — центри синтезу білка в клітині. У них відбувається розміщення і з'єднання амінокислот у поліпептидний ланцюг відповідно до генетичної інформації, одержуваної з ядра через матричну РНК. Синтез білка здійснюється на окремих рибосомах і на їх згупченнях, пов'язаних мРНК, — полісомах.

Рибосоми поширені в клітині: вони прикріплені до мембран ЕПС (гранулярні мембрани) і зовнішньої ядерної мембрани, містяться в матриксі цитоплазми, в ядрі, у хлоропластах і мітохондріях.

Кількість рибосом у клітині може сягати десятків мільйонів. Вона залежить від інтенсивності синтезу білка, фізіологічного стану клітини, дії факторів довкілля (світло, температура, вологість, умови мінерального живлення та ін.).

рРНК синтезується в ядерці, а рибосомні білки — у цитоплазмі, звідки частина їх надходить у ядро. В ядерці починається складання рибосом, а закінчується воно вже в цитоплазмі.

Мікротільця, або мікрочастинки, — дрібні клітинні органоїди — округлі й ниткоподібні. До перших належать пероксисоми, гліоксисоми, сферосоми, до других — мікротрубочки і мікрофіламенти.

Пероксисоми містяться в клітинах фотосинтезуючих тканин. Тут відбувається фотодихання — процес, функціонально пов'язаний з хлоропластами і мітохондріями. При фотодиханні в пероксисомах утворюється і розщеплюється перекис, звідси їх назва.

Гліоксисоми містяться в насінні олійних рослин і функціонують при їх проростанні. У них відбувається процес перетворення запасних жирів у вуглеводи (глюкозу), які транспортуються в паросток і живлять його до виходу з ґрунту.

Сферосоми — це органоїди, що запасують жир (олії). Вони присутні в насінні олійних культур і містять ферменти, які синтезують жири і в процесі дозрівання насіння накопичують жир.

Мікротрубочки являють собою тонкі циліндричні структури діаметром 24—25 нм і непостійної довжини (до декількох мкм). Мікротрубочки виконують у клітині ряд важливих функцій:

- утворюють ахроматинове веретено при поділі ядра і фрагмопласт при поділі клітини;
- розташовуються під плазмалею, визначаючи орієнтацію в клітинній оболонці мікрофібрил целюлози;
- спрямовують рух пухирців Гольджі, що несуть речовини матриксу клітинної оболонки, до тих місць плазмалеми, де активно синтезується целюлоза;
- у рухливих клітин мікротрубочки є компонентами джгутиків і війок.

Мікрофіламенти — це нитчасті структури, що складаються із субодиниць білка актину, близького за властивостями до актину м'язів. Мікрофіламенти генерують рух цитоплазми та її органоїдів.

Мікротрубочки і мікрофіламенти, завдяки досить жорсткій структурі, відіграють ще одну важливу роль у клітині — утворюють цитоскелет цитоплазми.

Ядро — найбільший і найважливіший корпускулярний органоїд еукаріотичних клітин. Це сферичне тіло діаметром 5-10 мкм, що містить більшу частину генетичної інформації у вигляді довгих ланцюгів ДНК. Цей органоїд присутній в усіх рослинних клітинах, за винятком члеників ситоподібних трубок флоєми.

У молодій клітині ядро звичайно перебуває в центрі. При рості і спеціалізації клітини, коли її центральну частину займає вакуоля, ядро разом із цитоплазмою відтискується до клітинної стінки.

Форма ядра у паренхімних клітинах частіше округла, дископоді-

бна, а у прозенхімних — подовжена, веретеноподібна, ниткоподібна. У деяких клітинах форма ядра лопатева або навіть розгалужена.

Ядро виконує дві найважливіші функції:

- це місце збереження і відтворення генетичної інформації, що передається від материнської клітини дочірнім у процесі поділу;
- контролює життєдіяльність клітини, її ріст і розвиток за допомогою насамперед мРНК, що синтезується в ядрі і несе інформацію про склад білків клітини в той чи інший момент її життя. Склад білків-ферментів визначає напрямок шляхів метаболізму, отже, і властивості клітин та організму в цілому. Якщо з клітини видалити ядро, вона гине.

У ядрі зосереджена майже вся ДНК клітини (99 %) і набагато менше РНК. 1 %, що залишився, припадає в клітині на частку ДНК хлоропластів і мітохондрій.

Основними структурними компонентами ядра є ядерна оболонка, ядерний матрикс, хроматин і ядерця.

Ядерна оболонка складається з двох елементарних мембран, між якими знаходиться порожнина — перинуклеарний простір. Зовнішня мембрана безперервно зв'язана з мембранами ЕПС, а перинуклеарний простір сполучається з порожнинами її каналців і цистерн.

Основну речовину ядра — ядерний матрикс — називають нуклеоплазмою, або каріоплазмою. Нуклеоплазма є безструктурною масою, у якій розрізняють гранули, подібні до рибосом. Вона пов'язана з матриксом цитоплазми за допомогою ядерних пор. Функції нуклеоплазми полягають у взаємозв'язку всіх структурних компонентів ядра і здійсненні ряду ферментних реакцій.

Хроматин — це скупчення тонких ниток, занурених у матрикс. Нитчастий компонент називають еухроматином, а гранулярний — гетерохроматином. Хроматин являє собою структурну видозміну хромосом. В інтерфазі і метаболічно активному ядрі хромосоми дуже деспіралізуються і гідратуються, утворюючи в матриксі слабо помітну мережу еухроматину. Гранули гетерохроматину — це ділянки, де спіралізація й упакування хромосом зберігається також у ядрі, яке не ділиться. Хроматин характерний для клітин у період їх активної життєдіяльності, а в період поділу він організовується в щільно запаковані **хромосоми**. У хроматині зосереджена майже вся ДНК ядра і ферменти її синтезу.

Функції хроматину полягають у такому:

- у синтезі специфічних для даного організму нуклеїнових кислот, що направляють синтез специфічних білків;
- у передачі спадкових властивостей від материнської клітини дочірнім, для чого хроматинові нитки в процесі поділу упаковуються в хромосоми.

Ядерце — кулясте, добре помітне під мікроскопом тільце діаметром 1-3 мкм. Воно формується на ділянці хроматину, яку називають ядерцевим організатором. Функція ядерця — синтез рРНК і формування початкових форм рибосом шляхом об'єднання рРНК з білками, що надходять з цитоплазми.

Запасні поживні речовини. Багато їх накопичується в насінні, плодах, вегетативних органах (коренях, бульбах, кореневищах, цибулинах). Основними запасними поживними речовинами рослин є вуглеводи, білки, жири (олії).

Крохмаль — основний запасний вуглевод рослин. У хлоропластах у процесі фотосинтезу утворюється асиміляційний (первинний) крохмаль. Однак він швидко гідролізується до цукрів, що відтікають у запасуючі органи. Там в амілопластах у вигляді зерен відкладається запасний (вторинний) крохмаль. Крохмальні зерна (*амілопласти*) різноманітні за формою і розмірами: округлі, яйцеподібні, багатогранні, від 2 до 150 мкм. Найдрібніші крохмальні зерна в насінні рису і гречки, найбільші — у бульбах картоплі.

Крохмаль складає велику частину насіння злаків, бобових, бульб картоплі (30-85 %).

Запасні білки найчастіше відкладаються у вигляді *алеїронових (білкових) зерен*, які зустрічаються переважно в насінні.

Запасні білки рослин відіграють дуже важливу роль у харчуванні людини. У наш час потреби людини в харчовому білку на 70—80 % задовольняються за рахунок рослинних білків. Насіння зернових культур містить до 20 % білка. Найбагатше запасним білком насіння бобових рослин — 30-35 %, соя — до 40 %.

Рослинні жири рідкі, тому їх ще називають оліями. Найбагатші на олії клітини насіння, плодів, серцевини і кори стебел, кореневища. Більшість рослин (до 90 % усіх родин) як запасні поживні речовини накопичують олії. Насіння багатьох рослин містить до 50 % і більше олії (соняшник, гірчиця, соя, софлор, рижій, арахіс та ін.). Олії є вигідною запасною поживною речовиною для рослин, тому

що вони багатші на енергію, ніж крохмаль і білки.

Вакуолі та їх функції. Вакуоля являє собою ділянку всередині протопласта, оточену мембраною і заповнену клітинним соком. Мембрану вакуолі, як уже зазначалося, називають тонопластом.

У меристематичних клітинах звичайно вакуолей немає або вони дуже дрібні. У процесі росту і розвитку клітини дрібні вакуолі поступово зливаються в одну велику центральну вакуолю, що характерна для дорослої рослинної клітини. При цьому протопласт відсувається і притискається до клітинної оболонки.

Вакуолі рослинних клітин виконують три основні функції:

1. *Запасуюча.* Тут відкладаються запасні поживні речовини (вуглеводи, білки, органічні кислоти та ін.) і продукти життєдіяльності клітини, функції яких різноманітні і поки ще не всі з'ясовані.

2. *Осмотична.* Завдяки досить високій концентрації речовин у клітинному соку утворюється його осмотичний тиск: створюється сисна сила, що забезпечує надходження води в клітину і пересування її з клітини в клітину; виникає тургор, що створює опору клітинам і м'яким органам, надає їм міцності та положення в просторі.

3. *Лізосомна.* Гідролітичні ферменти, присутні у клітинному соку, розщеплюють полімерні речовини і структури, що вже виконали свою роль у клітині та проникають у вакуолю шляхом інвагінації тонопласта. Прості сполуки (цукри, амінокислоти), які утворилися в результаті розщеплення, надходять назад у цитоплазму і знову використовуються в метаболізмі.

Клітинний сік, його хімічний склад. *Клітинний сік* — це водний розчин різних органічних і мінеральних речовин. Вода є його основним компонентом (до 98 %) і міститься у вакуолях усіх клітин. Інші речовини у вакуолях можуть перебувати у вигляді справжніх розчинів, колоїдних, емульсій, суспензій і твердих відкладень.

У клітинному соку різних рослин містяться вуглеводи, білки, амінокислоти, органічні кислоти, глікозиди, дубильні речовини, алкалоїди, терпени, пігменти, мінеральні солі тощо.

У клітинному соку майже всіх рослин присутні вуглеводи — цукри (моносахариди і дисахариди) і деякі розчинні полісахариди.

У складі клітинного соку ряду рослин містяться запасні білки. Особливо їх багато у дозрілому насінні (пшениця, горох, рицина та ін.). Крім білків, у вакуолях знаходяться різні амінокислоти.

Звичайно органічні кислоти присутні в клітинному соку в знач-

ній кількості у вільному стані або у вигляді солей. Саме їх присутність визначає кислу реакцію клітинного соку. Найчастіше зустрічаються щавлева, оцтова, яблучна, винна, лимонна кислоти.

Глікозиди часто мають гіркий смак і специфічний запах. Наприклад, гірчиця містить глікозид синігрин, що додає їй специфічного запаху і смаку.

Дубильні речовини, або *таніни* накопичуються в порожнині клітин після відмирання їх протопластів. Значну їх кількість (до 20—30 % і більше) містять кора дерев (дуб, сосна, верба, евкаліпт та ін.), листя (сумах, чай) та плоди (хурма, терен та ін.). Дубильні речовини мають в'язучі й антисептичні властивості.

Алкалоїди — це гетероциклічні азотовмісні сполуки. Вони мають лужні властивості й утворюють солі з органічними кислотами, які розчиняються в клітинному соку. Алкалоїди спричиняють сильну фізіологічну дію на організм тварин і людини. У малих дозах їх використовують як лікарські препарати, а у великих вони є отрутами (морфін, кодеїн, папаверин з маку снодійного, кокаїн із листків коки, кофеїн із листків чаю, зерен кави, бобів какао, атропін із беладонни, дурману та ін.)

Терпени — це ненасичені вуглеводні. До цієї групи сполук, що містяться в клітинному соку деяких рослин, належать каучук і гута. У промислових масштабах каучук одержують з гевеї і використовують для виготовлення гуми, а в медицині — пластирів і гірчичників. Гуту добувають з гваюли і використовують для виготовлення ізоляційного матеріалу для покриття підводних кабелів.

Часто клітинний сік має забарвлення, яке надають розчинені в ньому пігменти. Серед пігментів клітинного соку найчастіше зустрічаються антоціани й антохлори.

Антоціани — це найважливіші пігменти рослин, вони забарвлюють квіти, плоди, листки в блакитний, синій, рожевий, червоний, фіолетовий кольори з різними відтінками. Антоціани визначають забарвлення квітів гіацинтів, троянд, незабудок, маку тощо, плодів чорної смородини, вишні, сливи тощо, рідше вегетативних органів (корені столового буряку, листки червонокачанної капусти).

Антохлори — це жовті пігменти, які забарвлюють переважно пелюстки квіток (льон, первоцвіт) і плоди (лимони, апельсини).

Тверді відкладення в клітинному соку — найчастіше нерозчинні солі кальцію, особливо щавлевокислий кальцій (оксалат кальцію).

1.6. Осмотичні властивості рослинної клітини

Усі клітини рослин відокремлені від довкілля клітинною оболонкою та плазматичною мембраною, що здатні регулювати не тільки кількість і тип речовин, які проходять крізь них, а часто й напрям їхнього руху. Для здійснення всіх процесів життєдіяльності в клітину з довкілля повинні надходити вода та поживні речовини.

Дифузія — це спонтанний процес, що зумовлює переміщення будь-якої речовини з однієї ділянки в іншу, де концентрація даної речовини менша.

Рослинна клітина являє собою осмотичну систему, де один розчин — це зовнішнє середовище (або вакуоля сусідньої клітини), а другий — клітинний сік власної вакуолі. Мембрани живих клітин здатні транспортувати лише певні молекули або йони розчинених речовин, проявляючи вибірковість, яка залежить від природи мембрани. Тому такі мембрани називають вибірково проникними, або напівпроникними, а дифузію води крізь ці мембрани — **осмосом**. Оскільки в усіх біологічних системах розчинником є вода, тому осмос для них — це дифузія води крізь вибірково проникну мембрану. Напівпроникними мембранами є плазмалема і тонопласт.

В осмосі насамперед звертають увагу на осмотичний тиск — силу, яку необхідно прикласти, щоб перешкодити руху води через напівпроникну мембрану в бік розчину з більшою концентрацією. Чим вища концентрація розчину, тим вищий його осмотичний тиск. Чим більша різниця в концентраціях розчинів, розділених напівпроникною перетинкою, тим інтенсивніше буде потрапляти вода в бік більш концентрованого розчину.

Клітинна оболонка захищає протопласт від розриву під дією гідростатичного тиску вакуолі.

Інтенсивність проникнення води в клітину залежить від осмотичного тиску рідини у вакуолі й у зовнішньому середовищі, точніше, від різниці осмотичного тиску всередині і поза клітиною. Силу, з якою вода проникає усередину вакуолі живої клітини, називають **сисною силою**.

Стосовно концентрації клітинного соку зовнішні розчини можна розділити на три типи: **ізотонічні**, або ізоосмотичні, осмотичний тиск яких дорівнює осмотичному тиску в клітині; **гіпотонічні**, осмотичний тиск яких нижчий, ніж у клітині; **гіпертонічні**, осмотичний тиск яких вищий, ніж у клітині.

Якщо рослину клітину помістити в ізотонічний розчин, то руху води ні в клітину, ні з клітини не відбуватиметься. Якщо ж клітина опиниться в гіпотонічному розчині, то вода прямуватиме в її вакуолю. У міру поглинання клітиною води об'єм її вакуолі збільшується, вона тисне на протопласт і через нього на клітинну оболонку, що, розтягуючись і напружуючись, у свою чергу, починає тиснути на протопласт. Тиск розтягнутої клітинної оболонки на протопласт називають **тургорним тиском**, а напружений стан клітини, який при цьому виникає, — **тургором**.

Чим концентрованіший розчин, тим вищий осмотичний тиск. Деякі речовини, зокрема неорганічні солі, у воді здатні до електролітичної дисоціації, внаслідок чого концентрація частинок зростає. Відповідно зростає **осмотичний потенціал** такого розчину.

Знання осмотичного потенціалу необхідне у разі проведення різноманітних екологічних досліджень, в результаті чого роблять висновки про здатність рослин поглинати воду із ґрунту та утримувати її незалежно від впливу умов навколишнього середовища.

Осмотичний потенціал коливається в межах 0,1...20 МПа. У водних рослин він найменший і досягає 0,1 МПа, а у багатьох галофітів — до 20 МПа. Осмотичний потенціал у мезофітів коливається від 0,5 до 3 МПа.

Під впливом різноманітних факторів величина осмотичного потенціалу може змінюватися навіть у сусідніх клітинах.

При втраті рослиною води в умовах нестачі вологи в ґрунті і сильному випаровуванні тургор клітин знижується, їх стінки зморщуються, настає зів'янення: листя обвисає, трав'янисті стебла никнуть.

Дослідами доведено, що концентрація клітинного соку, а отже, і осмотичний тиск у клітинах верхніх листків рослин вищий, ніж у нижніх, а в клітинах кореня більше, ніж у ґрунті.

Осмотичним властивостям належить дуже важлива роль у будові і життєдіяльності рослин:

Осмо́с визначає поглинання води і пересування її по рослині.

Осмотичні властивості забезпечують тургор рослині, особливо її м'яким органам (листки, трав'янисті стебла), що надає їм форму, міцність і дозволяє підтримувати положення в просторі.

Плазмоліз. Коли клітина контактує з гіпертонічним розчином, вода починає виходити з клітини внаслідок осмосу через плазматичну мембрану. Спочатку воду втрачає цитоплазма, а потім через

тонопласт вода виходить також із вакуолі. Об'єм внутрішньоклітинного вмісту зменшується, протопласт, оточений плазматичною мембраною, зморщується і врешті-решт плазмалема відстає від клітинної оболонки, тобто спостерігається плазмоліз.

Плазмоліз — це відокремлення пристінного шару цитоплазми від твердої оболонки рослинної клітини.

Спостерігається плазмоліз лише у живих клітинах внаслідок стищення протопласта під впливом гіпертонічного, відносно до клітинного соку, плазмолітика. За повільного плазмолізу клітини тривалий час залишаються живими. За наявності доступної для клітини води вони легко відновлюють стан тургору. Тривалий плазмоліз зумовлює загибель клітин. Явище плазмолізу використовують для визначення осмотичного потенціалу, в'язкості цитоплазми, проникності клітинних мембран тощо.

Цей процес оборотний. Якщо плазмолізовану клітину перенести в чисту воду або слабоконцентрований розчин, вода знову надходить в клітину, в результаті чого відбуватиметься **деплазмоліз**.

Набухання. Поряд із осмотичними силами в клітинах існують сили набухання. У деяких частин рослин вода поглинається виключно через набухання, наприклад у насіння. Вода в клітину проникає в разі набухання завдяки дифузії. Стан набухання протоплазми має вирішальне значення для інтенсивності всього обміну речовин, оскільки гідратація протоплазматичних білків необхідна для підтримки ультраструктури та функціональної активності органолів.

Піноцитоз — це інвагінація поверхневої мембрани, завдяки чому відбувається захоплення краплин рідини.

1.7. Клітинна оболонка

Усі клітини рослинних організмів мають тверду еластичну клітинну оболонку, або клітинну стінку, що є продуктом життєдіяльності протопласта. Наявність клітинної оболонки — істотна ознака, що відрізняє рослинну клітину від тваринної.

Клітинна оболонка визначає форму клітини.

Оболонки, особливо тверді й потовщені, служать механічною опорою клітинам і органам рослин.

Клітинна оболонка виконує різноманітні захисні функції: захищає протопласт від різних ушкоджень — механічних, шкідниками, тваринами, від проникнення патогенних мікроорганізмів, від

втрати води і висихання.

Оболонка бере участь в осмотичних властивостях клітини, обмежуючи розтягнення протопласта і запобігаючи його розриву під дією гідростатичного тиску вакуолі.

Клітинна оболонка бере участь у транспорті води і розчинених у ній речовин, що долають клітинну стінку, перш ніж потрапити в цитоплазму або при виході з неї.

Склад і будова клітинних оболонок варіює залежно від типу клітин та виду рослин. Змінюються вони й у процесі індивідуального розвитку клітини.

Склад клітинної оболонки. Основними речовинами клітинної оболонки є вуглеводи (целюлоза, геміцелюлоза, пектини), білки і вода. Целюлоза — обов'язковий компонент стінок усіх рослинних клітин. Вона утворює каркас, або кістяк, клітинної оболонки. Геміцелюлоза, пектини і білки складають матрикс оболонки, який оточує целюлозний каркас.

Целюлоза, або клітковина, — вуглевод-полімер. У клітинній оболонці молекули целюлози зібрані в пучки — мікрофібрили, у яких вони розташовуються паралельно одна до одної.

Целюлоза має дуже широке практичне застосування у целюлозно-паперовій, хімічній і інших галузях промисловості.

Геміцелюлоза — менш стійкий аморфний компонент клітинної оболонки. Входить до складу матриксу, заповнюючи проміжки між мікрофібрилами. Багато геміцелюлози в оболонках молодих клітин.

Пектини, або пектинові речовини, також мають вуглеводну природу. Перебуваючи у колоїдному стані, пектини надають клітинній оболонці еластичності.

Пектинові речовини мають желеутворюючі властивості, на яких засноване приготування варення, джему, фруктових желе, мармеладу, карамельних начинок тощо.

На частку білків у клітинній оболонці припадає 5—10 % її маси. До їх складу входить насамперед структурний білок екстенсин. Крім того, в оболонці виявлені деякі білки-ферменти.

Вода в клітинній оболонці відіграє роль розчинника і забезпечує транспорт речовин через клітинну стінку: чим більше води в оболонці, тим вища її проникність. Вона утворює колоїдний розчин пектинових речовин.

Структура клітинної оболонки. У процесі цитокінезу між дво-

ма дочірніми клітинами спочатку утворюється пектинова серединна пластинка, а потім на неї з боку кожної клітини накладається первинна оболонка. В одних тканинах вона зберігається протягом усього життя клітин (меристеми, кореневі волоски, мезофіл листка), в інших — після припинення росту клітин на первинну оболонку накладається вторинна (механічні тканини, ксилема).

Первинна і вторинна клітинні оболонки розрізняються за своїм складом і будовою.

Первинна клітинна оболонка дуже тонка — 0,1-0,5 мкм. До її складу входять целюлоза (5-15 %), геміцелюлоза (до 30 %), пектини (до 5 %), білки (5-10 %) і багато води (60-90%). У зв'язку з низьким вмістом целюлози її мікрофібрили в первинній оболонці розташовуються пухко і пов'язані між собою молекулами матриксу. У наш час учені пропонують кілька різних схем молекулярної структури первинної клітинної оболонки. Вважається, що сітка, утворена мікрофібрилами целюлози і молекулами геміцелюлози, забезпечує міцність клітинної оболонки, а пектинові речовини — її еластичність.

Первинна оболонка неоднакова за товщиною на всій своїй поверхні. Вона має тонкі ділянки, де мікрофібрили розташовані особливо пухко і через які проходять плазмодесми, що з'єднують цитоплазми сусідніх клітин. Ці ділянки називають первинними поровими полями. Над ними у вторинній оболонці утворюються пори.

Клітини меристеми, які постійно діляться, а також більшість спеціалізованих зрілих клітин (наприклад, мезофілу листка) мають лише первинні клітинні оболонки. Такі клітини здатні змінювати свою форму, знову ділитися і диференціюватися в новий тип клітин. Вони беруть участь у заживленні ран і регенерації у рослин. Первинні клітинні оболонки різні за товщиною, вони мають і тонкі ділянки, які називають первинними поровими полями. Через них проходять плазмодесми.

Однак у більшості клітин на внутрішню поверхню (назовні від плазматичної мембрани) відкладаються додаткові шари целюлози й утворюється **вторинна клітинна оболонка**. Вміст целюлози у вторинній оболонці досягає 60 %, її фібрили в кожному шарі лежать паралельно, а в сусідніх — під кутом один до одного, в матриксі з'являються різні включення — лігніни, суберин, кутин, віск тощо. Цим досягається значна міцність і твердість вторинної оболонки, вона втрачає еластичність, а клітина — здатність до подальшого

росту. Головний компонент жорсткої оболонки — лігнін, присутність якого типова для вторинних стінок клітин деревини. Лігнін скріплює целюлозні волокна й утримує їх у певному місці. Елементи ксилеми (трахеї, трахеїди), механічні клітини склеренхіми зазнають інтенсивної лігніфікації. Суберин у поєднанні з воском спричинює опробковіння клітинної оболонки, що знижує її проникність. Кутин формує кутикулярний шар назовні стінки, завдяки чому вона стає майже непроникною.

Функції клітинної оболонки. Клітинна оболонка є секреторним продуктом протопласту і в зрілій клітині, ймовірно, нежива. Однак в ній є білки, серед яких і ті, що мають ферментативну активність.

Клітинна оболонка забезпечує окремим клітинам і рослині в цілому механічну міцність і опору. Вона визначає розмір, форму та стабільність рослинної клітини, захищає протоплазматичну мембрану від руйнування в разі дії гідростатичного тиску, що формується всередині клітини. Клітинна оболонка є протиінфекційним бар'єром, бере участь в поглинанні, транспортуванні та виділенні речовин. Через пори в клітинних оболонках проходять цитоплазматичні тяжі, які зв'язують вміст окремих клітин, тобто об'єднують всі протопласти в одну систему — симпласт.

Є дані, що вуглеводні компоненти клітинної оболонки, взаємодіючи із фітогормонами, викликають фізіологічні зміни у клітині.

Пори. Вторинна клітинна оболонка не відкладається над первинними поровими полями, а їх оточує. Виникають поглиблення у вторинній оболонці, які називають порами. Звичайно пори утворюють пари, тому що в суміжних стінках сусідніх клітин вони розташовуються одна проти одної. За формою каналів пори поділяють на прості й облямовані.

Прості пори мають циліндричний канал, діаметр його на всій відстані приблизно однаковий. Такі пори характерні для паренхіми, механічної тканини та ін.

В облямованих порах канал має лійкоподібну форму. Він звужується усередину клітини у зв'язку з ростом в товщину вторинної оболонки. Облямовані пори властиві елементам, які проводять воду (ксилема). Елементи ксилеми мертві, вони втрачають живий вміст. Одночасно руйнуються і плазмодесми в порових мембранах, а також з них зникають геміцелюлози і пектини, залишається тільки сітка з мікрофібрил целюлози, через яку проходить струм води. У

багатьох хвойних рослин посередині замикаючої плівки облямованих пор утворюється потовщення — торус.

Іноді замикаюча плівка пори руйнується і утворюється наскрізний отвір — перфорація. Причому на поровій мембрані може виникати багато дрібних перфорацій.

Фізико-хімічні видозміни клітинної оболонки. У деяких клітин оболонки залишаються незмінними, целюлозними до кінця життя. Однак у багатьох тканин під час диференціювання клітин мають місце фізико-хімічні видозміни: здерев'яніння, окорковіння, кутинізація, ослизнення, мінералізація.

Здерев'яніння, або лігніфікація, — найпоширеніша видозміна оболонок клітин вищих рослин, які закінчили ріст. Вона відбувається при інкрустації їх лігніном. Це складний полімер фенольної природи, дуже стійкий і важкорозчинний. Здерев'яніння надає клітинній оболонці твердості та міцності, хоча значно зменшує її еластичність. Клітини зі здерев'янілими стінками втрачають живий вміст, відмирають. Здерев'яніння зазнають насамперед механічні тканини і провідна тканина ксилеми.

Окорковіння відбувається при нагромадженні в клітинних оболонках суберину — стійкої полімерної жироподібної речовини. Стінки, що окорковіли, стають непроникними для води і газів, і вміст клітин відмирає. Корковіють звичайно стінки клітин покривних тканин і клітин, що відокремлюють ушкоджені ділянки органів.

Кутинізація — це відкладання в клітинній оболонці жироподібної речовини кутину. Кутин звичайно відкладається на зовнішніх стінках клітин шкірки у вигляді плівки — кутикули. Кутикула непроникна для води і газів і тому захищає листки і молоді стебла від зайвого випаровування. Крім того, вона перешкоджає проникненню в рослину патогенних грибів та інших мікроорганізмів. Кутикула може мати різну товщину. Найтовстіша вона на шкірці листків рослин посушливих місць.

У деяких рослин до складу кутикули і кутикулярних шарів входить віск. Восковий наліт підсилює захисні властивості кутикули.

Ослизнення клітинних оболонок насіння сприяє закріпленню його у ґрунті й поглинанню з нього води, полегшує вихід зародка з насіння при проростанні. Слизуваті полісахариди містяться в клітинних стінках насіння, корневих чохликів і волосків, листків деяких рослин посушливих місць. Слиз, що виділяється на поверхні

кореневого чохла і кореневих волосків, допомагає кореню просуватися в ґрунті, контактувати з ґрунтовими частинками, поглинати з них воду і мінеральні речовини.

1.8. Поділ ядра і клітини

Мітоз — найпоширеніша універсальна форма поділу ядер як рослинних, так і тваринних клітин. У результаті мітозу дочірні клітини одержують ту саму кількість хромосом, яку мала материнська.

Життєвий цикл клітин здатної до поділу, який називають ще **клітинним циклом**, — це період її існування від одного поділу, у результаті якого вона виникла, до іншого, коли з неї утворюються дві дочірні. У ньому визначають два періоди: довгий період між поділами — інтерфази і короткий період поділу ядра і клітини — мітоз.

Тривалість клітинного циклу в рослин залежить від типу клітин і тканин та дії факторів зовнішнього середовища (температура, умови мінерального живлення тощо). Однак інтерфаза завжди довша за мітоз. Вона складає від 8-10 годин до декількох діб, у той час як мітоз — від декількох хвилин до 2-3 годин.

Інтерфаза включає процеси підготовки до поділу ядра і клітини. У ній умовно визначають три періоди, які позначають G1, S і G2.

G1 – постмітотичний період – збільшується кількість цитоплазми і органоїдів, підготовка до поділу ДНК. S – синтетичний період, подвоюється ДНК. G2 – постсинтетичний, синтез РНК і білків клітини, структур, які беруть участь у мітозі.

Мітоз – це безперервний процес поділу ядра, за якого генетичний матеріал поділяється між ядрами дочірніх клітин. Мітоз умовно поділяють на чотири фази: профазу, метафазу, анафазу і телофазу.

Профаза — перша фаза мітозу. Ядро збільшується в розмірі. З ниток хроматину утворюються хромосоми. При цьому нитки спіралізуються, коротшають і ущільнюються, стають видимими під світловим мікроскопом. Хромосоми — нитчасті структури нуклеопроїєвої природи. Кожна хромосома в профазі складається з двох хроматид, розташованих поруч і паралельно одна до одної. Хроматиди в хромосомі з'єднані в одному місці вузькою ділянкою — центромерою, що поділяє хромосому на два плеча різної довжини.

Навколо ядра збираються мікротрубочки. Спочатку вони розташовуються безладно, а потім організуються в пучки біля полюсів ядра. Це — початкова стадія формування **ахроматинового веретена**

(веретена поділу). Ядерце поступово втрачає чіткість обрисів і зовсім зникає. Наприкінці профазы ядерна оболонка теж зникає.

Метафаза характеризується повним розвитком ахроматинового веретена. Починається рух хромосом, що складаються з двох хроматид. Вони переміщуються в екваторіальну частину клітини і прикріплюються центромерами до ниток напівверетена, які йдуть від протилежних полюсів. До кінця метафазы хромосоми розташовуються на екваторі ахроматинового веретена і готові до поділу.

Анафаза починається з поділу центромери. Хроматиди цілком відокремлюються одна від одної, і тепер їх називають дочірніми хромосомами. Починається розтягнення дочірніх хромосом до протилежних полюсів клітини. У кінці анафазы біля полюсів клітини збираються дві однакові групи дочірніх хромосом.

Телофаза — заключна фаза мітозу, в ході якої відбувається формування дочірніх ядер біля полюсів материнської клітини. Хромосоми деспіралізуються, гідратуються, набрякають і подовжуються. Поступово вони втрачають чіткі контури, зливаються в загальну масу й утворюють малопомітну тонку сітку хроматину. В ядрах з'являються ядерця. Одночасно навколо груп дочірніх хромосом виникає ядерна оболонка з елементів ЕПС.

Цитокінез — це поділ цитоплазми й утворення двох дочірніх клітин слідом за поділом ядра.

Мейоз — це особливий тип непрямого поділу ядра, що відбувається у всіх живих організмів, які розмножуються статевим шляхом. У мейозі відбувається редукція, тобто зменшення кількості хромосом удвічі. Тому мейоз називають ще *редукційним поділом*.

Мейоз складається з двох поділів ядра, які швидко йдуть один за одним. У першому поділі, який називають гетеротипним, відбувається редукція кількості хромосом, до полюсів клітини розходяться гомологічні хромосоми, в результаті чого дочірні ядра стають різними і гаплоїдними. У другому поділі, який називають гомеотипним і який дуже подібний до звичайного мітозу, утворюються однакові гаплоїдні ядра. Кожен з двох поділів мейозу умовно поділяють на ті ж чотири фази, які характерні для мітозу: профазу, метафазу, анафазу, телофазу.

У рослин мейоз відбувається при формуванні пилоквих зерен і зародкового мішка. З нього починається гаметофітна фаза життєвого циклу рослини.

Контрольні запитання і завдання

1. Дайте визначення клітини. Чим рослинна клітина відрізняється від тваринної?
2. Що визначає форму й розміри рослинних клітин? Які клітини називають паренхімними, а які прозенхімними?
3. Розкажіть про склад рослинної клітини. Які органоїди належать до корпускулярних, а які до мембранних?
4. Які будова і функції плазмалеми і тонопласта?
5. Охарактеризуйте ендоплазматичну сітку. Які функції вона виконує?
6. Розкажіть про будову і значення плазмодесм.
7. Розкажіть про структуру, функції і походження хлоропластів.
8. Порівняйте три типи пластид.
9. Що ви знаєте про структуру і функції мітохондрій?
10. Яка роль лізосом і локального автолізу в рослинній клітині?
11. Що ви знаєте про апарат Гольджі і його роль у формуванні системи ендомембран?
12. Розкажіть про мікрочастинки рослинної клітини.
13. Які речовини відкладаються в запас у рослинних клітинах? Які форми їх відкладення?
14. Розкажіть про утворення і функції вакуолей.
15. Розкажіть про склад клітинного соку.
16. Розкажіть про склад клітинної оболонки та її функції.
17. Порівняйте склад і будову первинної і вторинної клітинної оболонки.
18. Що таке пори? Які типи пор ви знаєте?
19. Які ви знаєте фізико-хімічні видозміни клітинної оболонки? Яке значення вони мають для рослин?
20. Які існують типи поділу ядра? Яке їх значення?
21. У чому полягають особливості поділу рослинної клітини?

2. ГІСТОЛОГІЯ РОСЛИН

2.1. Загальна характеристика тканин

У нижчих рослин (водоростей) тіло складається або з однієї клітини, або з багатьох подібних за будовою, кожна з яких виконує однаковою мірою усі притаманні клітині функції. У вищих рослин (мохи, вищі спорові, насінні) організм містить велику кількість різних за структурою і функціями клітин – спеціалізованих.

Групи клітин, подібних за будовою, виконуваними функціями і походженням, називають *тканинами*. *Справжні тканини* виникають унаслідок поділу клітин у різних площинах. *Несправжні тканини* утворюються у результаті зростання ниток розгалуженої різнонитчастої слані. Вони характерні для деяких водоростей.

В основу сучасної класифікації рослинних тканин покладений комплекс анатомо-фізіологічних ознак — подібність будови, функцій і походження. Розрізняють такі типи рослинних тканин: твірні, покривні, механічні, асимілюючі, поглинаючі, запасаючі, провідні, видільні, тканини провітрювання. Усі тканини, крім твірних, належать до постійних (спеціалізованих). Між спеціалізованими тканинами розміщуються паренхімні клітини, форма, розміри і функції яких різні. Ці клітини називають *основною паренхімою*.

Деякі тканини розташовуються поруч, взаємодіють одна з одною і тягнуться по всій рослині, утворюють складний комплекс — *систему тканин*. У рослинах можна виділити принаймні три системи тканин — покривну, провідну і основну. Покривна утворює зовнішній захисний шар рослини, а провідна займає центральну частину її тіла. Система основних тканин включає основну паренхіму, механічні, асимілюючі, запасаючі тканини та ін.

2.2. Меристематичні (твірні) тканини. Рослина характеризується локалізованістю росту в певних місцях — точках росту, де містяться твірні тканини — *меристеми*, основною функцією яких є утворення нових клітин шляхом поділу.

Меристеми складаються з дрібних щільно зімкнутих клітин з товстими целюлозними оболонками. Меристематичні клітини частіше паренхімні, рідше прозенхімні із загостреними кінцями. Протопласти клітин містять великі ядра, інші органоїди перебувають у стадії формування. Вакуолей або зовсім немає, або вони дуже дрібні.

Зародок у насінні складається цілком із меристематичних тка-

нин. У процесі росту і розвитку рослини меристеми зберігаються на верхівках пагонів і кінчиках коренів. Ці точки росту називають *конусами наростання*. У злаків меристеми зберігаються в основі міжвузля пагонів, утворюючи вставні (інтеркалярні) зони росту.

За зовнішнім виглядом усі меристематичні клітини конуса наростання подібні, але насправді вони різноякісні. На самій верхівці перебувають *ініціальні клітини*, або *ініціали*. Їх основна функція — поділ. Кожна ініціальна клітина поділяється на дві дочірні. Обидві вони ростуть, досягаючи форми і розміру материнської. Одна з них залишається ініціальною, а інша після декількох поділів утворює клітини — похідні ініціалей, що на деякій відстані від конуса наростання диференціюються в клітини постійних тканин.

Меристеми класифікуються за розташуванням у рослині та за походженням.

За розташуванням у рослині розрізняють верхівкові, бічні й вставні меристеми. До *верхівкових*, або *апикальних*, належать твірні тканини конуса наростання стебла і кореня; до *бічних*, або *латеральних*, — прокамбій, камбій, що утворює луб і деревину, корковий камбій, які окремими тяжами або суцільним кільцем розташовуються по колу стебла або кореня; *вставні*, або *інтеркалярні*, меристеми перебувають в основі міжвузля пагонів і листків (злаки, хвощі, деякі зонтичні). Верхівкові й вставні меристеми здійснюють ріст стебла і кореня в довжину, бічні — у товщину.

За походженням меристеми поділяють на первинні й вторинні. *Первинні меристеми* походять із твірної тканини зародка (верхівкові і вставні меристеми, прокамбій). *Вторинні меристеми* утворюються з первинних або з постійних тканин, які набули здатності до поділу (корковий камбій, камбій, що утворює луб і деревину, травматичні меристеми, які виникають при ушкодженнях).

Постійні тканини, утворені первинними меристемами, називають первинними. До них, наприклад, належать усі тканини первинної будови стебла і кореня, пластинки листка. Однодольні рослини, як правило, повністю складаються з первинних тканин. Постійні тканини, що утворилися з вторинної меристеми, належать до вторинних (вторинний луб, вторинна деревина, перидерма).

2.3. Покривні тканини. На поверхні всіх органів рослин знаходяться покривні тканини. Основна їх функція — захисна. Крім того, ці тканини виконують функції газообміну, транспірації, виділення,

поглинання тощо.

Розрізняють первинну, вторинну і третинну покривні тканини.

Епідерма (епідерміс), або шкірка, — первинна покривна тканина, вкриває листки, квіти, плоди, а також стебла при їх первинній будові. Шкірка, як правило, одношарова. У рослин посушливих зон (олеандр, фікус) зустрічається епідерма з двох або трьох шарів клітин

Шкірка складається з трьох компонентів.

1. *Основна тканина*, клітини якої утворюють велику частину її поверхні. Вони щільно зімкнуті, іноді мають звивисті стінки, що сприяє міцнішому їх з'єднанню. Зовнішня стінка клітин потовщена і вкрита кутикулою. Основні клітини епідерми живі, мають протопласт і велику центральну вакуолю. З пластид їм притаманні лейкопласти. Хлоропласти зустрічаються рідко, в основному у водних рослин і в рослин, які виростають у дуже затінених умовах.

2. *Продихи і зв'язані з ними побічні клітини*. Газообмін між внутрішніми тканинами рослин і зовнішнім середовищем, а також випаровування води в епідермі здійснюються через спеціальні утворення — *продихи*. Продихи розміщуються на всіх надземних органах рослин, але особливо багато їх в епідермі листових пластинок — кілька сотень на 1 мм².

Рослини здатні регулювати кількість води, що випаровується, збільшенням або зменшенням розмірів продихової щілини — шляхом її відкривання і закривання, що здійснюється осмотично.

3. *Різні вирости (волоски), або трихоми різної форми*. Волоски створюють опушеність органів рослин. Як правило, більше волосків розвивається на нижньому боці листка.

З ростом і розвитком рослин епідерма змінюється *вторинною покривною тканиною — перидермою*.

Звичайно наприкінці літа клітини шкірки стебла або живі клітини, що лежать під шкіркою, набувають здатності до ділення і перетворюються у вторинну твірну тканину — *корковий камбій*, або *фелоген*. Клітини фелогену діляться паралельно поверхні й відкладають назовні численні шари корка (фелеми), а всередину — один-два шари живої тканини фелодерми. Таким чином виникає комплекс тканин — корок, фелоген, фелодерма, який називають перидермою.

Власне покривну функцію в цьому комплексі виконує корок, а корковий камбій постійно продукує його. Корок захищає рослини

від змін температури, проникнення мікроорганізмів і висихання.

Клітини корка можуть заповнюватися смолами і набувати коричневого або жовтого забарвлення.

Перидерма утворюється на ушкоджених ділянках тіла рослин (травматична перидерма) та ізолює глибші тканини від несприятливого впливу середовища, насамперед від проникнення патогенів.

Газообмін і транспірація в корку здійснюються через сочевички – це заглибини у вигляді кратера, оточеного валиком. Через сочевички відбувається провітрювання внутрішніх тканин рослини.

У більшості дерев згодом перидерма змінюється на *третинну покривну тканину* — *кору*. У таких рослин за утворенням першої перидерми глибше закладається новий корковий камбій і з'являються нові перидерми. Живі тканини між шарами перидерми, позбавлені води і поживних речовин, відмирають. Утворюється комплекс мертвих тканин, що містить перидерми, який і називається корою. Для рослин кора є надійнішим захистом, ніж перидерма, захищаючи їх ще від перегріву й опіків у випадку лісових пожеж.

Особливості покривних тканин водних рослин. У занурених водних рослин – *гідофітів* – немає кутикули і продохів. Витягнуті з води вони швидко висихають і гинуть.

У повітряно-водних рослин – *гідрофітів* – є епідерміс з продохами, але інтенсивність транспірації дуже висока і вони можуть рости лише при постійному інтенсивному поглинанні води.

2.4. Основна паренхіма складається з паренхімних клітин різної форми: округлих, овальних, призматичних, багатограних, циліндричних, подовжених та ін.

Клітини основної паренхіми шляхом диференціювання утворюють різні спеціалізовані тканини. Крім того, вони мають дуже важливу особливість — можуть відновлювати меристематичну активність з появою вторинних меристем. Це забезпечує рослинам загоєння ран, утворення додаткових коренів і пагонів, регенерацію втрачених органів. Групи паренхімних клітин і навіть окремі клітини можуть регенерувати цілі рослини в культурі клітин і тканин.

Функції паренхіми: асимілююча, запасаюча, видільна, провітрювальна, механічна та ін.

Паренхімні клітини за наявності в них хлоропластів виконують асимілюючу функцію. Вони можуть відкладати в запас поживні речовини і воду. При потовщенні клітинної оболонки і її здерев'янінні

вони набувають опорної (механічної) функції. Утворюючи численні міжклітинники, паренхіма стає компонентом системи провітрювання. Часто її клітини виконують провідну функцію, транспортуючи речовини в радіальному напрямку. Синтезуючи і накопичуючи речовини вторинного походження, клітини основної паренхіми стають елементами видільної тканини. Тому нерідко в систему основних тканин включають асимілюючі, запасуючі, видільні тканини, аеренхіму і коленхіму. Однак перераховані тканини є високоспеціалізованими, і їх частіше розглядають як окремі групи, що і було зроблено в попередніх підрозділах.

До основних тканин належать поглинаюча, асиміляційна, запасуюча та водоносна паренхіми, аеренхіма.

2.5. Поглинаючі тканини. Речовини, необхідні для життєдіяльності, рослини поглинають із навколишнього середовища. Водорості та вищі водні рослини всмоктують їх усією поверхнею свого тіла. У вищих рослин, що живуть на суші, є для цього спеціалізовані поглинаючі тканини, які ще називаються абсорбційними.

У мохів відсутні корені, вони поглинають воду в основному за допомогою ризоїдів — виростів шкірки. Часто ризоїди складаються з однієї тонкостінної подовженої клітини із заокругленою верхівкою. Коли верхівка стикається із субстратом, вона утворює вирости — розгалуження. Іноді ризоїди розгалужуються первісно.

Сфагнові мохи у стеблах і листках містять гіалінові клітини, які поглинають воду. Гіалінові клітини великі, мертві, їх стінки мають спіральні потовщення і дрібні отвори, що відкриваються назовні. Через отвори капілярним шляхом вода надходить у гіалінові клітини, заповнюючи їх. Саме цим пояснюється велика вологоємність мохів: вони утримують води в багато разів більше, ніж їхня маса.

Волосконосний шар є покривною тканиною кореня в зоні поглинання вище точки росту. Він називається ризодермою, або епіблемою. Клітини цього шару утворюють вирости — кореневі волоски.

Кореневі волоски тісно сполучаються з ґрунтовими частинками, поглинають із них воду осмотичним шляхом і мінеральні речовини за допомогою активних і пасивних механізмів транспорту. Довжина корневих волосків — 0,1-1 мм, густина — кілька сотень на 1 мм² поверхні кореня. Волоски функціонують кілька днів: вони руйнуються при зіткненні з твердими частинками ґрунту і відмирають, замість них вище точки росту формуються нові.

У рослин жарких сухих місць в епідермі є спеціальні волоски, які поглинають воду з повітря. До поглинаючих тканин належить *веламен* — покривна тканина повітряних коренів рослин-епіфітів, що використовують як опору стовбури і гілки дерев.

У зернівці злаків і насінні інших однодольних зародок з'єднується з ендоспермом видозміненою сім'ядолею — щитком. Щиток складається з одного шару живих тонкостінних клітин, витягнутих перпендикулярно до ендосперма. При проростанні насіння клітини щитка подовжуються, між їх бічними стінками порушується зв'язок внаслідок часткової мацерації. Подібно до кореневих волосків клітини щитка всмоктують з ендосперму цукри, амінокислоти й інші органічні речовини і передають їх у зародок. Ці клітини виділяють в ендосперм гідролітичні ферменти, які розщеплюють запасні речовини (крохмаль, білки, олії). Наприкінці проростання насіння, коли проросток виходить із ґрунту і переходить до автотрофного живлення, клітини щитка відмирають і сплющуються.

2.6. Асимілюючі, або фотосинтезуючі, тканини. Фотосинтетичну функцію виконують спеціалізовані тканини, які називаються асимілюючими (фотосинтезуючими), або хлоренхімою. Хлоренхіма представлена живими паренхімними тонкостінними клітинами, у протопласті яких присутні хлоропласти. Виділяють три типи асимілюючих тканин: стовпчаста, губчаста і складчаста. Усі вони містяться, як правило, у пластинках листків.

Стовпчаста, або *палісадна*, — основна фотосинтезуюча тканина в рослині. Клітини її мають циліндричну форму, щільно зімкнуті і розташовуються в листках перпендикулярно до верхньої епідерми.

Звичайно вони утворюють один шар, рідше — два-три. Стовпчасті клітини містять велику кількість хлоропластів, а їх дещо витягнута форма сприяє відтоку продуктів фотосинтезу.

Губчаста, або *пухка*, тканина також розташована в листках, звичайно під стовпчастою. Вона містить багато міжклітинників, про що свідчить її назва. Клітини її мають круглясту або лопатеву форму. Хлоропластів у них менше, ніж у клітинах стовпчастої тканини. Важливою функцією губчастої хлоренхіми, поряд із фотосинтезом, є газообмін і транспірація.

Складчаста хлоренхіма зустрічається в основному в хвої і листках деяких злаків. Оболонка її клітин утворює внутрішність складки, що збільшує поверхню оболонки, а отже, і пристінного шару

цитоплазми, який містить хлоропласти.

Крім перерахованих, до асимілюючих можна віднести й інші тканини, клітини яких містять хлоропласти, хоча фотосинтез не є їх основною функцією. Наприклад, фелодерма, коленхіма, клітини первинної кори стебла, іноді основні клітини епідерми (водні рослини), повітряні корені тощо.

2.7. Запасаючі тканини. Накопичення і зберігання поживних речовин відбувається в запасаючих тканинах. Іноді їх можна побачити неозброєним оком, наприклад, на зламі яблука або кавуна.

У протопласті — цитоплазмі, пластидах, сферосомах — речовини можуть відкладатися у твердому (крохмаль, білок), рідкому (олії) і розчиненому станах. У вакуолях у розчині містяться цукри (коренеплоди цукрового буряка, м'якуш соковитих плодів), розчинні полісахариди, наприклад інулін (корені і бульби топінамбура).

В однорічних рослин запасаючі тканини розташовані в основному в насінні і плодах.

У багаторічних рослин запасні речовини відкладаються не тільки в насінні й плодах, але й у вегетативних органах — корі, деревині й серцевині стебла, у корі й деревині кореня. Ці речовини використовуються рослиною при розпусканні бруньок навесні, рості молодих пагонів і коренів. Крім того, у багатьох рослин є спеціалізовані запасаючі органи — кореневища, бульби, цибулини.

До запасаючих тканин належать також водонесні тканини. Водонесна тканина характерна для сукулентів — рослин із соковитими вегетативними органами (алоє, очиток, кактус). До водонесних можна віднести гіалінові клітини сфагнових мохів.

2.8. Система провітрювання. До системи провітрювання належать продиhi в епідермі, сочевички в перидермі і міжклітинники. Міжклітинники можуть бути великих і малих розмірів, поєднуючись один з одним, вони утворюють систему міжклітинників. Склад повітря в міжклітинниках звичайно не ідентичний атмосферному, тому що в них постійно відбувається місцевий газообмін: один газ поглинається, інший виділяється. Причому інтенсивність цих процесів може бути різною і непостійною.

Тканина, що містить дуже великі міжклітинники, називається аеренхімою. Часто в ній міжклітинні простори перевищують розміри клітин. Аеренхіма складається з живих тонкостінних клітин.

Аеренхіма звичайно розвинута у водних і болотяних рослин,

особливо у гідатофітів (цілком занурених) корені, кореневища, а іноді й стебла яких перебувають у воді, мулі або заболоченому ґрунті, а також у занурених у воду листках. Атмосферне повітря проникає в рослину через продихи або сочевички органів, що перебувають над водою, і по міжклітинниках досягає клітин і тканин органів, яким не вистачає кисню, де і накопичується у великих міжклітинниках. Аеренхіма також підтримує рослини у вертикальному положенні і на плаву внаслідок зменшення їх питомої ваги.

Великі міжклітинники зустрічаються в пелюстках квіток деяких рослин. Повітря, що міститься в них, відбиває падаючі на квітки сонячні промені, весь їх спектр, тому, якщо клітини не містять пігментів, пелюстки мають білий колір (латаття, троянди, лілії). При зів'язненні квіток і відмиранні клітин вода з вакуолей виходить у міжклітинники, витісняючи повітря, і пелюстки стають прозорими.

2.9. Провідні тканини. Функції проведення речовин по рослині виконують спеціалізовані провідні тканини. Водний розчин мінеральних і деяких органічних речовин із коренів у листки пересувається по ксилемі (висхідна течія), органічні продукти фотосинтезу з листків — по флоемі (низхідна). Розчин речовин, який транспортується по провідних тканинах, називають пасокою.

Провідні тканини — ксилема і флоема — звичайно знаходяться поруч і тягнуться по всій рослині, утворюючи провідну систему.

Ксилема являє собою мертві елементи зі здерев'янілими стінками — трахеїди і трахеї. Їх називають трахеальними елементами.

Трахеїди — це прозенхімні клітини, що досягають у довжину від 1—4 до 10 мм при ширині в середньому 10—100 мкм, з косо зрізаними, загостреними або заокругленими кінцями. Косі стінки мають численні пори, через які йде висхідна течія води. Пори є і на бічних стінках клітин. Через них відбувається фільтрація води в радіальному напрямку з однієї трахеїди до іншої, а також між трахеїдами і паренхімними клітинами.

Важлива роль у виконанні трахеальними елементами їх функцій належить клітинним стінкам, що мають бути твердими і міцними.

За характером потовщення клітинної оболонки трахеїди поділяють на три типи: кільчасті, спіральні та пористі.

Трахеїди — найдавніші водопровідні елементи рослин. У давніх наземних рослин псилофітів ксилема складалася тільки зі спіральних і кільчастих трахеїд. У вищих спорових і голонасінних рослин

течія води в основному відбувається по трахеїдах. При цьому рух води зустрічає досить сильний опір, оскільки трахеїди мають великий діаметр і з'єднуються у вертикальний ряд ще більш вузькими облямованими порами, що до того ж часто (хвойні) напівзакриті торусом. Але незважаючи на опір і перешкоди, у деревних хвойних вода від коренів піднімається на дуже велику висоту — більше 100 м (секвої) по вертикальному ряду з десятків і сотень тисяч трахеїд. У покритонасінних також зустрічаються трахеїди, це свідчить про давність і певну примітивність цього виду.

Трахеї, або *судини*, — це трубки, які складаються з вертикального ряду мертвих клітин-члеників, що мають перфорації в поперечних стінках. Вони є більш досконаліми водопровідними елементами, оскільки вода безперешкодно може перетікати з членика в членик крізь великі отвори.

Членики судин у процесі еволюції рослин утворилися з трахеїд, які поступово ставали коротшими і ширшими за рахунок зменшення клітин прокамбію і камбію.

Трахеї набагато довші за трахеїди і можуть досягати декількох метрів (у дуба — 3,6 м) і навіть, можливо, десятків метрів. У деревних покритонасінних трахеї складаються з багатьох тисяч коротких і широких члеників.

В однорічних рослин ксилема функціонує один рік. У багаторічних із віком у ксилемі відбуваються різні зміни. Трахеальні елементи свою функцію можуть виконувати від 1—2 до 40—50 років. Потім вони заповнюються повітрям, мінеральними, органічними речовинами, наприклад, живицею у хвойних.

Вікові зміни в ксилемі спричиняють відмирання живих клітин. При цьому в паренхімних клітинах попередньо потовщується і дерев'яніє клітинна оболонка. Цей процес називається склерифікацією, тому що живі клітини перетворюються на механічну тканину. Склерифікація посилює механічну міцність органів рослин.

Флоема. Головними структурними компонентами флоєми, її провідними елементами є ситоподібні трубки і клітини-супутниці. Останні також називають супровідними клітинами.

Ситоподібні трубки — це вертикальний ряд живих клітин-члеників, поперечні стінки яких мають перфорації (ситечка). Оболонки двох сусідніх клітин, пронизані отворами, називають ситоподібними пластинками. Отвори на них звичайно розташовуються

групами, утворюючи ситоподібні поля. У перфораціях проходять тяжкі цитоплазми, які з'єднують протопласти сусідніх клітин.

Членики ситоподібних трубок мають тонкі целюлозні оболонки і живий вміст, що відрізняється від протопластів звичайних живих клітин. Вони мають плазмалему, що оточує цитоплазму і вистилає перфорації та гладкий ЕР. Топопласт у них відсутній, і клітинний сік змішується з цитоплазмою. Відсутні також і більшість інших органодів — ядра, пластиди, мітохондрії, апарат Гольджі, рибосоми. Усі ці особливості разом із широкими плазматичними тяжами в перфораціях є пристосуванням до транспорту досить концентрованого (20 %) розчину асимілятів. До їх складу входять цукри (80—90 % від загальної концентрації речовин), амінокислоти, органічні кислоти, фітогормони, вітаміни тощо.

Поруч із кожним членником ситоподібної трубки розташовуються клітини-супутниці, одна або декілька. Це — звичайні живі клітини з целюлозною оболонкою і протопластом з усіма органодами. Особливо багато в цих клітинах мітохондрій. Клітини-супутниці забезпечують надходження в ситоподібні трубки продуктів фотосинтезу з клітин м'якуша листка і вихід їх у місцях споживання рослиною (точки росту, запасуючі органи тощо).

У тонких жилках листка, де відбувається інтенсивний перехід продуктів фотосинтезу у флоему (завантаження флоєми), у кожного членика ситоподібної трубки є кілька великих клітин-супутниць. В осьових органах (стебло, корінь), де в основному здійснюється вихід асимілятів (розвантаження флоєми), клітина-супутниця в ситоподібного членика звичайно одна, а якщо їх декілька, то вони утворюють однорядний вертикальний тяж біля його поздовжньої стінки.

Ситоподібні трубки значно коротші за судини ксилеми. Їх довжина коливається в середньому від 100 до 300 мкм, а ширина складає 20 — 30 мкм.

Флоєма, як і ксилема, — тканина складна. Вона містить, крім ситоподібних трубок і паренхімних клітин, ще й механічні волокна. Їх називають луб'яними. Це прозенхімні клітини із загостреними кінцями, з товстими, частіше здерев'янілими стінками з простими порами. Луб'яні волокна ряду рослин використовують у текстильній промисловості. Причому особливо цінуються їх довжина і відсутність здерев'яніння. Довгі нездерев'янілі волокна є в льону. Вони використовуються для виготовлення високоякісних лляних тканин.

Флоема — тканина недовговічна. Ситоподібні трубки функціонують найчастіше один сезон, рідше — два, ще рідше — кілька років. Причому в однодольних ситоподібні трубки функціонують довше, ніж у дводольних. Нетривалість життя провідних елементів флоєми пояснюють відсутністю ядра і нагромадженням калози — це особливий полісахарид, який відкладається на стінках перфорацій і ситоподібних пластинках, що поступово зменшує просвіт отворів і закупорює його. Ситоподібні трубки, що припинили функціонувати, відмирають.

Провідні пучки. До складу провідної системи рослин входять провідні тканини — ксилема і флоема. Звичайно тяжі цих тканин проходять по рослині поруч, утворюючи провідні пучки — складний комплекс тканин із різними функціями. Провідні елементи ксилеми і флоєми виконують функцію транспорту речовин по рослині, а ксилема з її здерев'янілими стінками служить ще й опорою м'яким тканинам. У пучках завжди присутня паренхіма, клітини якої здійснюють радіальний транспорт речовин і відкладають їх у запас. Звичайно в пучках є механічні тканини, частіше склеренхімні волокна. Звідси ще одна назва пучків — судинно-волокнисті.

Провідний пучок, що має прошарок камбію, називають *відкритим*. Відкриті судинно-волокнисті пучки за рахунок діяльності камбію здатні до вторинного потовщення — росту в товщину. *Закриті пучки*, що не мають камбію, характерні для однодольних рослин, відкриті — для дводольних.

Проходження провідних пучків у корені вважається найбільш простим: один складний радіальний пучок тягнеться через увесь корінь. У листках провідні пучки утворюють жилки, що по-різному розташовуються у різних рослин. У мохів через листок, не розгалужуючись, проходить одна або дві жилки. У папоротей жилки розгалужуються, утворюючи густу сітку. Дводольні рослини мають у листку одну головну жилку, однодольні — декілька. Головні жилки в дводольних дуже розгалужуються, тонкі жилки зливаються, утворюючи анастомози. У цілому виходить сітчасте жилкування. В однодольних головні жилки проходять уздовж листка паралельно. Причому вони не завжди мають однакову товщину. Іноді відбувається чергування товстіших і тонших жилок. Поздовжні головні жилки зв'язуються між собою поперечними перемичками з тонких жилок, які розташовуються поодиноці або утворюють складну сітку.

Найбільш складне проходження провідних пучків у стеблах, тому що їх провідна система тісно пов'язана з листками.

2.10. Механічні (опорні) тканини. Занурені вищі водні рослини (гідаатофіти) і водорості не потребують опори — їх підтримує вода, щільність якої набагато перевищує щільність повітря. Повітряно-водні рослини (гідрофіти) мають механічні тканини.

У невеликих рослин, що живуть на суші у вологих умовах, опорою є міцна пружна клітинна оболонка і тургор клітин (мохи). Для великих за розміром наземних рослин такої опори недостатньо. Після виходу рослин на сушу в процесі еволюції в них виникли спеціалізовані механічні тканини, що підтримують тіло рослин, надають йому форми і положення в просторі. Власне, завдяки механічним тканинам стало можливим збільшення розмірів тіла рослин аж до високих дерев (сосна, дуб, евкаліпт, секвоя).

Є два види механічних тканин — коленхіму і склеренхіму.

Коленхіма складається з більш-менш витягнутих клітин (до 1—2 мм). Клітини живі: містять усі компоненти протопласта, у тому числі хлоропласти, а також центральну вакуолю. Клітинні стінки целюлозні, містять багато геміцелюлоз, пектинів і води (до 60—70 %), мають нерівномірне потовщення. Коленхіма звичайно зустрічається в дводольних рослин у молодих органах, що ростуть. В однодольних рослин коленхіма, як правило, відсутня.

Склеренхіма — основна механічна тканина рослин. Характерна як для однодольних, так і для дводольних. Клітини її, як правило, мертві, з дуже товстими здерев'янілими оболонками і простими порами. Склеренхіму поділяють на дві групи: волокна і склереїди.

Склеренхімні волокна являють собою довгі прозенхімні клітини із загостреними кінцями. Живий вміст волокон рано відмирає, тому клітини мертві. Склеренхімні волокна — дуже міцна тканина.

Луб'яні волокна ряду рослин використовуються як сировина для текстильної промисловості (льон, рамі, кенаф, коноплі та ін.).

Склереїди, або кам'янисті клітини, частіше паренхімні, рідше витягнуті та розгалужені. Стінки їх сильно потовщені, здерев'янілі, мають прості округлі пори, канали яких можуть розгалужуватися. Клітини мертві, живий вміст їх відмирає.

За формою клітин склереїди поділяють на паренхімні брахісклереїди і подовжені, розгалужені астросклереїди. Брахісклереїди розташовуються поодинокі або групами в плодах (груша, обліпіха),

стеблах (дрік), кореневищах (півонія), коренях (хрін). Вони можуть утворювати щільну кам'янисту тканину (шкарлупа горіха, кісточки вишень, слив тощо). Астроклереїди — великі розгалужені, часто зірчасті опорні клітини. Вони зустрічаються у вигляді ідіобластів у м'якушу листка (чай, камелія, маслина), а також у водних рослин у тканинах із великими міжклітинниками (латаття, глечики).

2.11. Видільні тканини. Якщо рослина і виділяє якісь речовини в навколишнє середовище, то це пов'язано з продовженням роду (залучення запилювачів і розповсюджувачів насіння) або із захистом від несприятливих впливів середовища (патогенних грибів і бактерій, понижених і підвищених температур та ін.). Деякі втрати речовин рослинами пов'язані з листопадом, відмиранням частини гілок, злущуванням верхніх шарів кірки, корневих волосків тощо. В основному ж речовини в рослинах використовуються багаторазово, реутилізуються, особливо це стосується азоту.

Із вищезазначеного зрозуміло, чому в рослин існують видільні тканини, а не видільна система. Причому ці тканини більше подібні до секреторних (часто їх так і називають) і частково до запасуючих.

Видільні тканини прийнято поділяти на дві групи: *зовнішні*, або *екзогенні*, і *внутрішні*, або *ендогенні*. Перші виділяють речовини в зовнішнє середовище, другі накопичують їх усередині рослини в клітинах і вмістищах.

До *зовнішніх видільних тканин* належать залозисті волоски, зовнішні залозки, нектарники, гідатоци.

Залозисті волоски дуже різноманітні за будовою, але, як правило, усі вони мають ніжку і голівку як одноклітинні, так і багатоклітинні. Звичайно залозисті волоски утворюються з клітин епідерми.

Часто в рослин зустрічаються ефіроолійні залозисті волоски. Ефірні олії — це суміш багатьох запашних речовин, що надають аромату квіткам та іншим органам рослин (троянда, лаванда, петрушка, розмарин, кмин, м'ята, гвоздика, липа тощо).

До залозистих належать і *пекучі волоски* кропиви, кожен з яких складається з однієї великої колбоподібної клітини, розширена нижня частина якої занурена в м'якуш листка. Верхня частина клітини витягнута і поступово звужується. Вона має потовщену, просочену кремнеземом оболонку, крім верхнього вузького кінця, на якому розташована маленька тонкостінна голівка. Коли тварина або людина доторкається до волоска, голівка легко відламується, утворюю-

ючи гострі краї, які впиваються в шкіру. При цьому в тіло впорскується пекучий клітинний сік.

Зовнішні залозки відрізняються від волосків тим, що в їх утворенні беруть участь не тільки клітини епідерми, але і нижчі шари. Крім того, залозки часто більш багатоклітинні. До них звичайно підходять закінчення провідних пучків.

У комахоїдних, або хижих, рослин (росичка, жирианка, непентес та ін.) залозки виділяють липкий слиз для вловлювання комах і травні ферменти для їх засвоювання.

Нектарники секретують назовні цукристу рідину — нектар. Вони частіше розташовуються в квітках — в основі тичинок, маточки, на пелюстках, чашолистках, але можуть міститися і на вегетативних органах — листках, прилистниках, стеблах.

У ряду рослин на листках є *гидатоди*, або водяні продиhi, через які відбувається виділення води в крапельно-рідкому стані. Цей процес називають *гутацією*. Він відбувається в умовах, коли в ґрунті води достатньо, а повітря вологе і випаровування знижене. Особливо сильна гутація спостерігається у вологих тропічних лісах, де під окремими деревами просто йде дощ.

Гутація сприяє рухові по рослині води і мінеральних речовин за умов зниженої транспірації.

Внутрішні видільні тканини представлені поодинокими клітинами, багатоклітинними вмістищами і молочниками.

Видільні клітини поодинокі або групами розсіяні між клітинами інших тканин. Багато які з них відрізняються від навколишніх розмірами та формою і являють собою ідіобласти. Залежно від речовин, які в них переважають, розрізняють масляні, слизові, танінові і кристалоносні клітини.

Масляні клітини синтезують ефірні олії, що поступово заповнюють їх, витісняючи протопласт. Ефіроолійні клітини зустрічаються у представників родин лаврових, перцевих, магнолієвих та ін.

Слизові клітини накопичують слиз переважно вуглеводної природи. Вони характерні для кактусів. Іноді в слиз занурені пачки рафід щавлевокислого кальцію.

Часто у видільних клітинах збираються таніни — дубильні речовини. Живий вміст таких клітин відмирає, і їх заповнюють таніни. При окисненні дубильні речовини набувають червоно-коричневого забарвлення, тому танінові клітини добре помітні під мікроскопом.

До видільних клітин належать кристалоносні клітини, які містять кристали щавлевокислого кальцію і їх зростки — *друзи*.

Багатоклітинні видільні структури називаються вмістищами. В них звичайно виділення секретуються в міжклітинники. Такі вмістища можуть мати форму довгих, часто розгалужених каналів-ходів або округлих порожнин. Залежно від способу утворення міжклітинників вмістища поділяють на схізогенні й лізигенні.

Схізогенні вмістища мають вигляд довгих і розгалужених трубок, тому саме їх називають ходами. У них накопичуються бальзами (хвойні, звіробійні, бобові) або слизи (деякі папороті). Добре відома живиця-бальзам смоляних ходів багатьох хвойних. Бальзам — це суміш ефірних олій і смол. Компоненти живиці мають широке застосування (в медицині, техніці, хімічній промисловості і ін.)

Лізигенні вмістища виникають у результаті розщеплення (лізису) групи клітин. Виникає порожнина, заповнена секретом і залишками оболонок і протопластів. Вмістища, що утворилися, часто мають правильну округлу форму (шкірка цитрусових).

У деяких рослин (молочаю, кульбаби) при ушкодженні органів виділяється рідина, схожа на молоко, — *молочний сік*, що є клітинним соком молочників, або молочних судин.

У центрі молочника розташована вакуоля з молочним соком — латексом — емульсією жироподібних речовин і розчином багатьох сполук. До його складу входять білки, амінокислоти, цукри, глікозиди, алкалоїди, таніни, мінеральні солі, а також часто каучук і гута. Саме останні речовини в основному й утворюють емульсію, надаючи білого кольору молочному соку. Молочний сік може мати й інші забарвлення: у чистотіліу — жовтогарячий, у конопель — жовтувато-коричневий, в шовковиці сік взагалі прозорий і безбарвний.

Припускають, що молочники виконують у рослині ряд функцій: провідну, запасуючу, захисну. Провідна функція пов'язана з тим, що молочники тягнуться по всій рослині й можуть транспортувати органічні речовини подібно до флоєми. Про запасуючу функцію свідчить нагромадження в латексі цілого ряду типових запасних речовин (цукрів, інуліну, білків). Захисна роль виявляється, по-перше, в тому, що в латексі містяться деякі отруйні речовини, які захищають рослини від поїдання тваринами (глікозиди, алкалоїди тощо). Крім того, каучук і гута при ушкодженні рослин разом із латексом витікають назовні, густіють на повітрі й закупорюють рани. Рослини, у

молочному соку яких багато каучуку і гуту, використовуються для їх добування. Каучук одержують у великих масштабах з каучуконосного дерева гевеї. З насиченого сіркою каучуку виготовляють гуму. Чистий каучук використовують для виготовлення пластирів, гірчичників. Гуту у великих кількостях не добувають, а в малих одержують із чагарнику гваюли сріблястої. З гуту роблять ізоляцію для підводних кабелів.

Молочний сік листків і незрілих коробочок маку снодійного називають опієм. У ньому міститься ряд алкалоїдів, що сильно впливають на людський організм. І хоча деякі з них дуже отруйні, їх використовують у медицині як лікарські препарати (морфін, кодеїн, папаверин).

Контрольні запитання та завдання

1. Що таке рослинна тканина? Якими є особливості рослинних тканин?
2. Охарактеризуйте меристеми. Як вони класифікуються?
3. Розкажіть про функції покривних тканин, їх типи.
4. Охарактеризуйте епідерму. Що таке продири? Яку вони мають будову?
5. Як утворюється перидерма? Що таке кірка?
6. Які особливості механічних тканин, що забезпечує їх функції? Які типи механічних тканин ви знаєте?
7. Охарактеризуйте асимілюючі тканини.
8. Де в рослині розташовані поглинаючі тканини? Дайте їм характеристику.
9. Розкажіть про запасуючі тканини.
10. Порівняйте два типи тканини — ксилему і флоему.
11. Охарактеризуйте трахеальні елементи ксилеми. Як вони утворюються?
12. Розкажіть про будову і формування ситоподібних трубок і клітин-супутниць флоєми.
13. Розкажіть про особливості видільних тканин. Які групи цих тканин ви знаєте?
14. Що ви знаєте про будову і функції молочників?
15. Розкажіть про систему провітрювання.
16. Що являє собою основна паренхіма? Які функції вона виконує?
17. Розкажіть про утворення і склад провідних пучків.
18. Які типи провідних пучків ви знаєте? В яких органах рослин вони зустрічаються?
19. Розкажіть про проходження провідних пучків у рослині.

3. АНАТОМІЯ РОСЛИН

3.1. Органи рослин

Орган – це частина багатоклітинного організму, яка виконує певну функцію або групу тісно пов'язаних функцій, має певну будову і складається із закономірно утвореного комплексу тканин. Всі органи організму взаємопов'язані і взаємодіють. Зв'язок між частинами організму, що розвиваються, визначається особливостями механізмів їхнього формування.

Вегетативні органи виконують функції підтримання індивідуального життя рослини і забезпечують її живлення та ріст, а також вегетативне розмноження. У водоростей тіло (талом, слань) не поділене на органи, а представлене однією клітиною, нитками, колоніями або пластинками. У деяких із них помітно диференціювання талому на органи, зовні подібні до стебла і листка вищих рослин. Морфологічна й анатомічна будова вегетативних органів пристосована до виконання властивих їм функцій. У разі зміни функцій відповідно змінюються і вегетативні органи (метаморфоз). Вегетативними органами рослини є корінь і пагін.

Репродуктивні органи забезпечують спорове і статеве розмноження рослин. У спорових рослин є спори, спорангії і соруси, а генеративними органами у квіткових є квітка, плід і насінина.

Генеративні органи забезпечують розмноження рослин і безперервність їх існування на Землі.

Метаморфоз у рослин — видозмінення вегетативних органів (стебла, листка або кореня) внаслідок їхнього пристосування до виконання тих чи інших функцій у певних умовах існування. Метаморфоз відбувається в онтогенезі й полягає в зміні перебігу індивідуального розвитку органа, який виробився у процесі еволюції. Ці видозмінення можуть перетворити один орган на інший (здебільшого метаморфозуються не дорослі органи, а їхні зачатки) зі зміною форми і функції, зробити його зовні невпізнаним, і лише вивчення онтогенезу видозмінених органів дає можливість з'ясувати їх походження. Наприклад, внаслідок метаморфозу листка утворилися колічки у барбарису і кактусів, вусики у гороху і чини, ловильний апарат у комаходних рослин тощо. Термін «метаморфоз» запровадив у науку К. Лінней (1755).

Бувльбоподібні потовщення на підземних пагонах є у стрілолиста

стрілолистого, частухи подорожникової та інших водних рослин. Тут накопичується крохмаль, цукри, білки та інші речовини.

На поверхні та в товщі води різних водних об'єктів можна побачити дрібненькі рослини – це представники родини ряскових (*Lemnaceae*): ряски мала (*Lemna minor*) і триборозенчаста (*L. trisulca*), спіродела багатокоренева (*Spirodela polyrrhiza*). У цих рослин тіло представлене видозміненим пагоном, який нагадує листочок і має назву *фронда*. Справжні листки у ряскових редуковані. Від нижнього боку фронди може відходити один (у ряски малої) або декілька (спіродела) корінців, які виконують роль якоря.

3.2. Будова і функції кореня

Це вегетативний (переважно підземний) орган з необмеженим ростом, яким рослина закріплюється в субстраті, що забезпечує її вертикальний ріст. Він поглинає воду й розчинені в ній мінеральні та частково органічні речовини і транспортує їх нагору в стебло. У зв'язку з цим довжина і розгалуження коренів значно перевершує надземні пагони. Наприклад, довжина коренів полину може досягати 3,5 м, а висота надземної частини — 120 см.

Корінь формується ще у зародку. Корінь, як і стебло, характеризується необмеженим ростом за рахунок меристем, розташованих у конусі наростання, має циліндричну форму і радіальне розташування тканин.

На відміну від стебла, корінь не несе листків, квітів і плодів. Він пов'язаний тільки зі стеблом, тому має простішу будову. На відміну від стебла, корінь розгалужується ендогенно, тобто зачатки бічних коренів закладаються у внутрішніх тканинах.

Функції кореня. Корінь виконує запасуючу функцію. У його паренхімі відкладаються в запас поживні речовини, іноді в значній кількості (коренеплоди).

У коренях із мінеральних речовин, які поглинаються з ґрунту й асимілюються, що надійшли з листків, синтезується ряд необхідних рослинам речовин (амінокислоти, фітогормони, алкалоїди та ін.).

Корінь може служити органом вегетативного розмноження.

Здійснює у ґрунті взаємодію з коренями інших рослин і вступає в симбіотичні взаємини з грибами і бактеріями.

Через корінь здійснюється зв'язок рослини з мікроорганізмами ґрунту. Корінь є місцем зберігання запасних речовин, слугує для

вегетативного розмноження. У багаторічних рослин корінь втягує у ґрунт основу пагонів з бруньками відновлення. Росте в довжину лише верхівковою меристою, виявляючи позитивний геотропізм. Тільки в деяких рослин, що ростуть на заболочених ґрунтах, що майже не містять повітря, бічні корені можуть рости вгору. На коренях немає вузлів, меживузлів, бруньок (за винятком додаткових).

Шар ґрунту, в якому містяться корені рослин, називається **ризосферою**. Вона збагачена кореневими виділеннями, відмерлими кореневими волосками і є поживним середовищем для бактерій, грибів, що поселяються тут. Установлено, що в ризосфері бактерій у сотні й тисячі разів більше, ніж поза нею. Завдяки цьому ґрунтові процеси відбуваються в ній інтенсивніше. Представники мікрофлори ризосфери забезпечують рослини азотом, синтезують речовини, що стимулюють ріст, мінералізують органічні сполуки, деякі з них пригнічують рослини, виділяючи токсини, або паразитують на них.

Серед сучасних вищих рослин коренів не мають тільки мохоподібні, які поглинають воду за допомогою ризоїдів. Однак є ряд представників вищих рослин, що втратили корені у зв'язку з переходом до водного способу життя (пухирник, кушир, ряска триборозенчаста). Рослини, що виростають в сухому, жаркому кліматі, на сухих ґрунтах, мають могутню розвинену кореневу систему. У болотяних рослин коренева система розвинена слабо.

Корені й кореневі системи розвиваються не лише в ґрунті. Деякі рослини (епіфіти, зокрема, тропічні орхідні) розвивають кореневу систему в повітрі, у товщі стебел інших рослин (видозмінені корені рослин паразитів і напівпаразитів — омели, повитиці тощо).

Корені використовують у різних галузях народного господарства: в медицині — як лікарську сировину (корені валеріани, женьшеню та ін.), в цукровому виробництві (коренеплоди цукрових буряків), у їжі (коренеплоди моркви, петрушки, редьки тощо), в тваринництві як кормові культури (кормові буряки, турнепс тощо), в різних галузях промисловості: для виробництва каучуку (корені кок-сагізу, тау-сагізу, крим-сагізу тощо), рослинних барвників (корені марени красильної, кермеку тощо).

Види коренів. Типи корневих систем. *За походженням* розрізняють головний, бічні й додаткові корені.

Головний корінь (вісь першого порядку) утворюється тільки із зародкового корінця насінини.

Додаткові корені беруть початок від зони кушіння зародка, від стебла і листків або їхніх видозмін. Від головного й додаткових коренів відходять **бічні корені** — осі другого й наступних порядків галуження. При вирощуванні рослин для збільшення маси додаткових коренів у поверхневих родючих шарах ґрунту на приземні ділянки стебел нагортають купи землі. Щоб збільшити масу бічних коренів, проводять пікірування проростків (переважно при вирощуванні культурних рослин розсадою).

Головний, бічні й додаткові корені разом становлять **кореневу систему**. Розрізняють **стрижневу, мичкувату** та **змішану** кореневі системи. Стрижневу кореневу систему має більшість представників двосім'ядольних рослин (люцерна, соя, горох, соняшник тощо).

Мичкувата коренева система характерна для рослин класу односім'ядольних (жито, пшениця, овес, кукурудза та ін.). У цих рослин головного кореня немає (а якщо він зберігся, то за розмірами не відрізняється серед додаткових), і система представлена мичкою додаткових коренів, що утворилися від вузла кушіння. Змішана коренева система характерна здебільшого для представників трав'янистих двосім'ядольних рослин (суниці, полуниці), в яких відносно добре розвинені усі три типи коренів.

За формою корені дуже різноманітні: ниткоподібні, конусоподібні, веретеноподібні, бульбоподібні тощо (рис. 3.1).

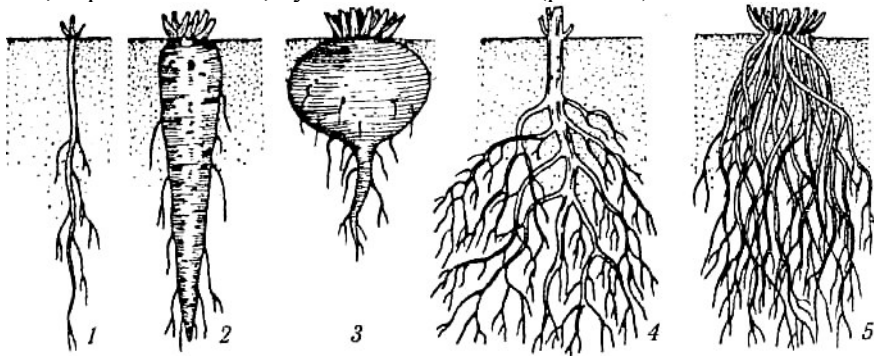


Рис. 3.1. Форми коренів:

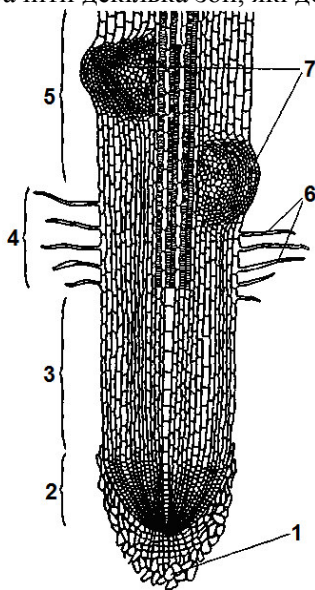
- 1 — ниткоподібний; 2 — веретеноподібний; 3 — ріпчастий (2, 3 — запасальні);
4 — стрижнеподібний (типовий); 5 — мичкуватий

Корені рослин проникають у ґрунт на велику глибину, досягаючи ґрунтових вод. Наприклад, головний корінь верблюжої колючки

(рослина посушливих напівпустель з родини бобових) досягає глибини 20 м, головний корінь дворічного дуба — 2 м. На глибину 2 м проникають кореневі системи злакових рослин, а трав'янистих бобових — на 10 м і більше. Загальна довжина всіх коренів дуже велика. Коренева система рослин значно краще розвинена, ніж надземна частина. Наприклад, корені будяку заглиблюються більш як на 6 м за висоти надземної частини 1 м. За звичайних умов вирощування хлібні злаки (пшениця, овес, ячмінь) мають кореневу систему загальною довжиною 20 км, гарбузи — близько 25 км, а загальна довжина кореневої системи жита, яке вирощували в дослідних умовах, сягала 63,2 км. Діаметр кореневої системи плодкових дерев у 2—5 разів більший за діаметр крони.

Корінь наростає своєю верхівкою. При обриві кореня спостерігається могутній розвиток бічного коріння. Ця особливість кореня використовується при пікіруванні. При пікіруванні пересаджують рослину і вкорочують головний корінь на 1/2—1/3 його довжини, що викликає рясне розгалуження частини, що залишилася, забезпечуючи розростання кореневої системи.

Зони кореня. На поздовжньому зрізі молодого кореня можна бачити декілька зон, які добре виявляються (рис. 3.2).



Зона поділу клітин знаходиться на самому кінчику кореня. Вона складається з меристематичної тканини і являє собою конус наростання кореня. Розміри її дуже малі — до 1 мм.

Зона поділу вкрита *кореним чохлаком*, який захищає нижні меристематичні клітини від ушкодження твердими частинками ґрунту.

Рис. 3.2. Зони кореня:

1 — кореневий чохлак; 2 — зона поділу; 3 — зона росту; 4 — зона всмоктування; 5 — зона проведення; 6 — кореневі волоски; 7 — зачатки бічних коренів

Кореневий чохлак являє собою ковпачок із паренхімних клітин. Він утворюється зовнішнім шаром клітин апікальної меристеми. Тривалість життя його клітин 2—9 діб, залежно від фізичного стану ґрунту і виду рослин. Крім захисту меристематичних клітин кореневий чохлак сприяє проникненню кореня в глибину. Він виділяє слиз, яким обволікається корінь, що полегшує його просування між частинками ґрунту, а також забезпечує реакцію кореня на гравітацію (позитивний геотропізм), яка визначає напрямок росту кореня.

Кореневий чохлак є у всіх сухопутних рослин. У водних рослин при рості їх коріння у воді чохлак не утворюється. При вкоріненні їх в ґрунті на кінці коріння розвивається чохлак.

Зона росту, або витягування, розташовується над зоною поділу і має довжину 2—5 мм. Тут клітини не діляться, а ростуть. Їхні оболонки розтягуються, у клітинах з'являються вакуолі, спостерігається диференціація клітин у постійні тканини кореня. Тут формуються епіблема, первинна кора та центральний циліндр.

Зона всмоктування, або **вбирання**, має диференційовані тканини. Тут можна розглядати первинну будову кореня. Тому її ще називають зоною первинної будови. Покривна тканина на цій ділянці кореня утворює численні волоски, що забезпечують інтенсивне поглинання води і мінеральних речовин з ґрунту.

Довжина зони поглинання — від одного до декількох сантиметрів. На 1 мм² площі поверхні кінчика кореня утворюється близько 400 волосків, залежно від виду рослини, умов зволоження, аерації й температури ґрунту. До прикладу, загальна кількість корневих волосків у трав'янистих рослин може сягати кількох мільярдів. У нижній частині зони кореневі волоски формуються, потім функціонують, а у верхній частині руйнуються і відмирають. Тривалість життя корневих волосків у середньому складає 10—20 днів. Тому зона всмоктування ніби переміщується протягом усього періоду росту кореня вниз і завжди перебуває поблизу кінчика кореня. Кореневими волосками верхівка кореня закріплюється в ґрунті, отже, вони сприяють її просуванню між частинками ґрунту.

Немає корневих волосків лише у водних і болотних рослин. Корені цієї зони мають первинну анатомічну будову.

Зона проведення. Вище поглинаючої зони після відмирання корневих волосків покривну функцію починають виконувати верхні

шари первинної кори, стінки клітин якої корковіють. У цій частині здійснюється транспорт речовин із кореня в стебло і листки. Крім того, тут закладаються і формуються бічні корені, тому цю зону називають ще зоною розгалуження. У дводольних у провідній зоні формується вторинна будова кореня. Провідна зона (зона укріплення бічних коренів) найдовша. Вона збільшується завдяки утворенню бічних коренів і розміщена між зоною всмоктування та кореневою шийкою. Ця зона виконує функцію укріплення рослини в ґрунті та надходження розчинів мінеральних речовин до наземних органів рослини, а органічних — до клітин кореня.

Особливості анатомічної будови кореня. Для кореня характерне радіальне розміщення провідних тканин. Бічні корені формуються із перициклу, тобто мають ендогенне походження.

Диференціація тканин кореня відбувається у зоні всмоктування. За походженням це первинні тканини, бо утворюються з первинної меристеми зони поділу. Тому мікроскопічна будова кореня в цій зоні називається *первинною* (рис.3.3). Тут розрізняють центральний (осьовий) циліндр і первинну кору, вкриту одним рядом клітин з кореневими волосками — *епіблемою* (ризодермою). Зовнішній шар центрального циліндра — *перицикл* складається з одного (рідше кількох) ряду живих паренхімних клітин. З нього утворюються бічні корені (тому перицикл називають коренерідним шаром), а при переході кореня до вторинної будови формуються вторинні твірні тканини: камбій і корковий камбій — фелоген.

Первинна кора зазвичай досить добре розвинена. На її частку припадає основна маса первинних тканин кореня. В ній розрізняють зовнішню (ектодерма), середню (мезодерма, коро́ва паренхіма) і внутрішню (ендодерма) частини. Клітини екзодерми живі, тісно зімкнені, з потовщеними оболонками. Коли ризодерма з кореневими волосками відмирає, розміщені під нею клітини екзодерми злегка корковіють і до утворення вторинної покривної тканини виконують захисну й частково — механічну функції.

Глибокі шари кореня складаються з дрібніших клітин. Самий внутрішній шар кори утворює так звану ендодерму, що відокремлює кору від середньої частини кореня – центрального циліндра.

Центральний циліндр (стела) займає центральну частину кореня і складається із первинної твірної тканини — перициклу, судинно-волокнистого пучка, клітин основної і механічної тканин.

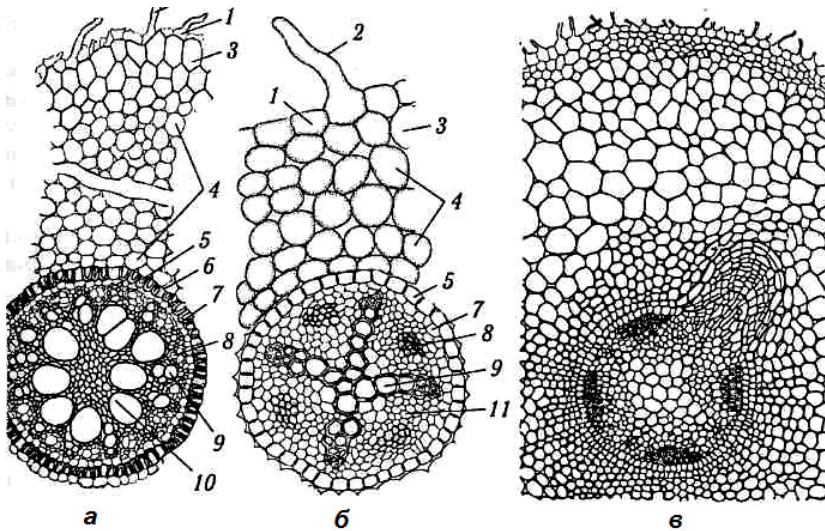


Рис. 3.3. Анатомічна будова кореня:

a — одно- і *б* — двосім'ядольних рослин; *в* — закладання бічного кореня: 1 — епілема; 2 — кореневий волосок; 3 — екзодерма; 4 — мезодерма (корова паренхіма); 5 — ендодерма; 6 — пропускна клітина (3—6 — первинна кора); 7 — перичикл; 8, 9 — первинна флоема та ксилема; 10 — склеренхіма; 11 — основна паренхіма (7—11 — центральний циліндр)

У судинно-волокнистому пучку чергуються ділянки ксилеми й флоєми. У корені ксилема розвинена краще, ніж флоєма. Вона досягає центра кореня і розходитьсь від нього променями (у двосім'ядольних рослин їх 2—5, в односім'ядольних більш як 5). Флоєма займає невеликі ділянки між променями ксилеми. На відміну від стебла, в корені зазвичай немає розвиненої серцевини.

В односім'ядольних і папоротей первинна анатомічна будова кореня зберігається упродовж усього життя. В голонасінних і покритонасінних двосім'ядольних у зоні закріплення будова кореня змінюється, що зумовлено утворенням вторинних твірних тканин камбію і коркового камбію.

Первинна будова кореня. У сформованій первинній будові кореня, як і в стеблі, розрізняють покривну тканину, первинну кору і центральний циліндр. Однак у корені межа між корою і центральним циліндром виявляється більш чітко, починаючи ще з меристематичної зони.

Покривна тканина кореня — ризодерма, або епілема, або волос-

коносний шар, утворює кореневі волоски (рис. 3.4).

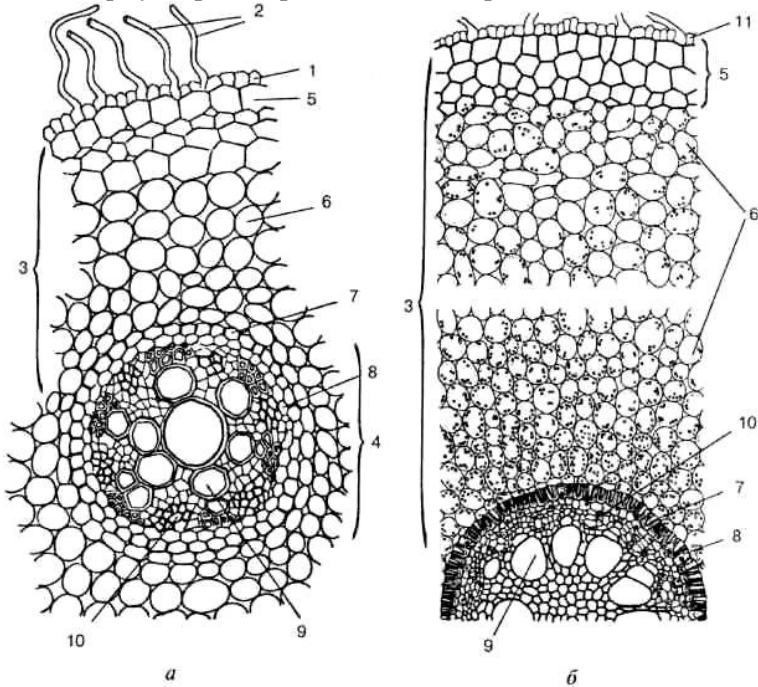


Рис. 3. 4. Поперечний зріз кореня півників:

а — у зоні всмоктування; б — у зоні проведення; 1 — ризодерма; 2 — кореневі волоски; 3 — первинна кора; 4 — центральний циліндр; 5 — екзодерма; 6 — мезодерма; 7 — ендодерма; 8 — перицикл; 9 — судини ксилеми; 10 — флоєма; 11 — залишки ризодерми після злуцвання кореневих волосків

Ризодерма першою починає диференціюватися в нижній частині зони поглинання, що дуже важливо для розвитку кореня і всієї рослини, тому що волоски одразу починають поглинати воду і мінеральні речовини, подаючи їх у провідну систему кореня. Кореневі волоски розвиваються досить швидко — протягом 30-40 годин. Довжина їх у середньому від 0,15 до 8 мм, але можуть досягати і 1 см. Причому кореневі волоски в трав'янистих рослин довші, ніж у деревних. Кількість волосків у перерахунку на 1 мм² залежить від виду рослин і вологості ґрунту. Найбільша щільність корневих волосків у рослин, що ростуть на досить зволужених ґрунтах. У водних рослин волосків мало або вони зовсім відсутні. У таких рослин поглинаюча поверхня зростає за рахунок розгалуження коренів.

Кореневі волоски створюють величезну поглинаючу поверхню, забезпечуючи інтенсивне усмоктування води і мінеральних речовин. Довжина волосків однієї рослини може досягати декількох десятків кілометрів. Наприклад, у пшениці, яка вирощена за оптимальних умов, довжина всіх кореневих волосків склала 10 000 км, загальна їх площа — 400 м². Крім поглинаючої, кореневі волоски виконують закріплювальну функцію.

Як відомо, кореневі волоски недовговічні. Вони злущуються від тертя об тверді частинки ґрунту і відмирають разом із клітинами епілеми, що їх утворили. Це відбувається звичайно у верхній частині зони поглинання.

Первинна кора — багатошарове утворення з паренхімних клітин. У коренях вона товстіша, ніж у стеблах. Причому її діаметр в однодольних більший, ніж у дводольних. У первинній корі є три шари: екзодерма, мезодерма, або коро́ва паренхіма, і ендодерма.

Екзодерма — зовнішня частина первинної кори, що складається з одного або декількох шарів щільно зімкнутих клітин, часто багатогранної форми, іноді з потовщеними стінками. Під ризодермою вона виконує провідну функцію, транспортуючи воду з розчиненими мінеральними речовинами від волосків далі по первинній корі. Коли ж волосконосний шар відмирає, екзодерма стає покривною тканиною. Стінки її клітин корковіють, і вона захищає корінь від механічних впливів і проникнення мікроорганізмів.

Серед мертвих окорковілих клітин зберігається деяка кількість живих. Це *пропускні клітини*, які після втрати корневих волосків забезпечують у невеликих розмірах поглинаючу функцію в цій частині кореня. В однодольних екзодерма має кілька шарів клітин, а в дводольних — частіше один. У деяких рослин екзодерми немає.

За екзодермою розміщується коро́ва паренхіма — *мезодерма*. Вона могутня, особливо в однодольних. Клітини в ній розташовані пухко зі значною кількістю міжклітинників. У коровій паренхімі можуть знаходитися різні вмістища, а іноді й групи механічних волокон. Мезодерма здійснює транспорт речовин у радіальному напрямку. У ній можуть відкладатися запасні речовини, а також синтезується ряд речовин, необхідних рослині.

Закінчується первинна кора одношаровою *ендодермою*, яка оточує центральний циліндр. Спочатку вона складається з живих тонкостінних, чотирикутних на поперечному зрізі клітин. Її основна

функція — регуляція транспорту речовин і води з кори в судини центрального циліндра. У своєму розвитку ендодерма проходить три стадії, що підсилюють її регуляторну функцію.

На першій стадії відбуваються зміни оболонки в екваторіальній частині її клітин. Клітинні оболонки дещо потовщуються і просочуються суберином — корковіють. Утворюються потовщені непроникні для води пояски, які оточують клітину по екватору — *пояски-Каспарі*. Пояски сусідніх клітин стикаються.

Вода і розчинені в ній речовини, що рухаються по апопласту первинної кори, можуть дійти тільки до поясків, а далі, щоб потрапити в центральний циліндр, повинні перейти в симпласт, тобто в цитоплазму клітин ендодерми через плазмалему.

У дводольних при формуванні вторинної будови кореня первинна кора відмирає і злущується. Тому в тих рослин, у яких вторинні зміни починаються рано, диференціювання ендодерми закінчується на першому етапі. При пізніших змінах у ендодермі деяких дводольних відбувається другий етап диференціювання. Він полягає в тому, що на всіх клітинних стінках відкладається шар, що складається із суберину і целюлози. Це робить клітинні оболонки непроникними. Однак не всі клітини піддаються таким змінам. Залишаються пропускні клітини, розташовані проти променів ксилеми. Вони мають тільки пояски Каспарі й продовжують здійснювати транспорт речовин із первинної кори в центральний циліндр.

В однодольних рослин, у яких відсутні вторинні зміни і первинна кора в корені зберігається впродовж усього їх життя, здійснюється третя стадія змін в ендодермі. Радіальні та внутрішні стінки її клітин потовщуються і дерев'яніють. Здерев'янінню піддаються і тонкі зовнішні оболонки. У результаті клітини ендодерми набувають підковоподібної форми. Протопласти клітин відмирають, і ендодерма виконує механічну функцію. Для транспорту речовин із кори в центральний циліндр в ендодермі залишаються пропускні клітини з поясками Каспарі і живим протопластом, розташовані напроти судин ксилеми.

У цілому первинна кора кореня виконує ряд важливих функцій.

- По ній здійснюється радіальний транспорт води і мінеральних речовин від корневих волосків до ксилеми й асимілятів від флоєми до корневих волосків.
- Після відмирання ризодерми первинна кора (екзодерма) функ-

ціонує як покривна тканина, а поглинаюча функція частково здійснюється пропускними клітинами.

- У паренхімі первинної кори можуть відкладатися в запас поживні речовини. У її клітинах первинної кори (мезодерми) синтезується ряд важливих для рослин сполук (алкалоїди, глікозиди).
- У первинну кору проникають гіфи грибів, утворюючи мікоризу.

Центральний циліндр, або *стела*, кореня складається з перициклу і складного радіального провідного пучка.

Перицикл є зовнішнім шаром, що оточує центральний циліндр. Він складається з дрібних живих тонкостінних клітин. Частіше перицикл одношаровий, що скорочує шлях речовин від корневих волосків через первинну кору до судин ксилеми, але є і багатшаровий. Наприклад, у голонасінних (гінкго, саговники), у деяких квіткових (агава, драцена, волосський горіх, хміль). У ряду рослин кільце перициклу переривається променями ксилеми, які стикаються безпосередньо з ендодермою і поділяють його на сегменти (злаки), що також скорочує шлях транспорту речовин у корені до трахеальних елементів. Іноді в перициклі, звичайно проти променів ксилеми, утворюються вмістища виділень, що також робить його переривчастим (зонтичні). У коренях *водних рослин* перицикл відсутній.

Перициклу в коренях належить дуже важлива роль. Назвемо його основні функції:

- у перициклі закладаються бічні корені;
- він бере участь в утворенні камбію в коренях дводольних;
- з нього в корені виникає фелоген;
- із перициклу формуються додаткові камбіальні кільця;
- у перициклі закладаються додаткові бруньки;
- у перициклі утворюються різні вмістища.

Центральну частину стели кореня займає провідний пучок, що складається з радіальних променів ксилеми і флоєми, які чергуються. Як відомо, у радіальному пучку кількість променів ксилеми і флоєми є однаковою. Кількість променів у провідній тканині в пучках може бути різною залежно від виду рослин. Так, у буряку їх два, у бобових і гарбузових — чотири, в ірисів — багато. Кількість променів в однієї рослини в різних її коренях може змінюватися внаслідок їх редукції. Так, у бобових в одних корінцях виявляється чотири тяжі провідних тканин, в інших — три.

Провідний пучок у корені утворюється з прокамбію. Першою з

усіх його елементів на периферії прокамбіального тяжу диференціюється протофлоема, необхідна для подачі до точки росту кореня асимілятів. Потім формується протоксилема. Оскільки ксилема і флоема — складні тканини, вони містять певну кількість паренхіми, а іноді і механічні волокна.

Як правило, в корені серцевини немає. На її місці звичайно знаходяться судини ксилеми. Однак у деяких рослин у центрі кореня можна спостерігати паренхімні клітини або механічну тканину (кукурудза, іриси). Але це не справжня серцевина, тому що її клітини утворюються з прокамбію, а не з основної меристеми конусу наростання, як це відбувається в стеблі.

Закладення і розвиток бічних коренів. У більшості рослин бічні корені закладаються в перициклі в провідній зоні. Це має певне біологічне значення для рослин. При утворенні кореневих зачатків на коренях виникають горбики (рис. 3.5). Якби це відбувалося в зоні поглинання, то шлях речовин від кореневих волосків до центрального циліндра подовжувався б. Закладення ж бічних корінців у провідній зоні не заважає процесу поглинання і радіальному транспорту речовин. Ендогенне розгалуження коренів захищає їх зачатки на початкових етапах розвитку від зіткнення з ґрунтом.

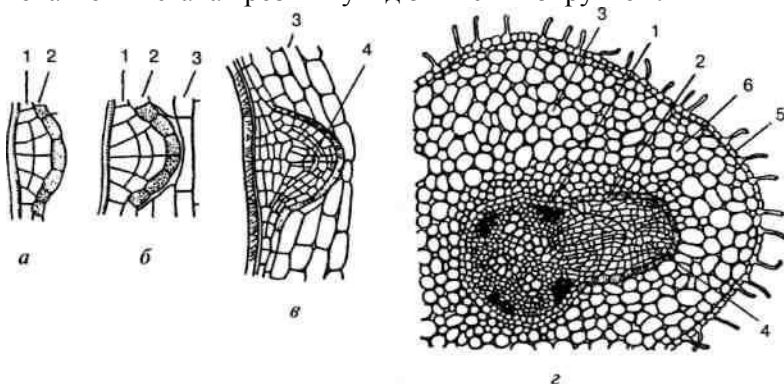


Рис. 3.5. Закладення і розвиток бічного кореня:

а, б, в — послідовні етапи розвитку бічного корінця; *г* — зачаток бічного корінця на поперечному зрізі кореня соняшника; *1* — перицикл; *2* — ендодерма; *3* — паренхіма первинної кори; *4* — конус наростання зачаткового корінця; *5* — еліблема; *6* — первинна кора

У кореневому зачатку формуються всі анатомічні структури і зв'язуються з відповідними структурами головного кореня. Цьому

сприяє перицикл, клітини якого діляться і диференціюються в елементи провідних тканин і паренхіми і зв'язують провідні системи обох коренів. Кореневий чохлак також формується на кінчику зачатка і після розриву кишеньки починає виконувати свої функції.

Не всі кореневі зачатки виходять назовні, досягають повного розвитку і перетворюються в бічні корені. Деякі з них відмирають, а інші затримуються у своєму розвитку і стають сплячими. Останні можуть продовжувати ріст ще тривалий час.

Вторинна будова кореня. У папоротей і однодольних первинна будова зберігається в коренів упродовж усього життя. У голонасінних і дводольних вона змінюється вторинною будовою, яку можна спостерігати в провідній зоні.

Спочатку в коренях дводольних камбію немає, він виникає перед вторинними змінами і формує їх. Камбій закладається дугами під променями первинної флоєми, утворюється з розташованої там паренхіми. Оскільки центр кореня займає первинна ксилема, камбіальна дуга опиняється між ксилемою і флоемою. Далі камбіальні дуги подовжуються уздовж променів ксилеми, доходючи до перициклу, клітини якого також починають ділитися, утворюючи камбій.

Камбіальні клітини починають працювати в дугах під променями флоєми ще до замикання повного кільця. Звичайно, вторинної деревини утворюється більше, ніж лубу, і камбіальне кільце поступово випрямляється. Зрозуміло, що воно неоднорідне за походженням: одні його ділянки виникли з паренхіми провідного пучка, інші — з перициклу. Функціонують ці ділянки також по-різному: похідні паренхіми утворюють елементи вторинного лубу і вторинної деревини, а похідні перициклу — паренхімну тканину. Іншими словами, меристема, утворена з паренхіми, працює як пучковий камбій, а утворена з перициклу — як міжпучковий.

У центрі кореня залишається первинна ксилема. Тяжі паренхіми йдуть від променів первинної ксилеми, розсікаючи вторинну деревину і вторинний луб. Вони аналогічні серцевинним променям стебла, але, оскільки в коренях немає серцевини, тут їх називають *паренхімними променями* (рис. 3.6).

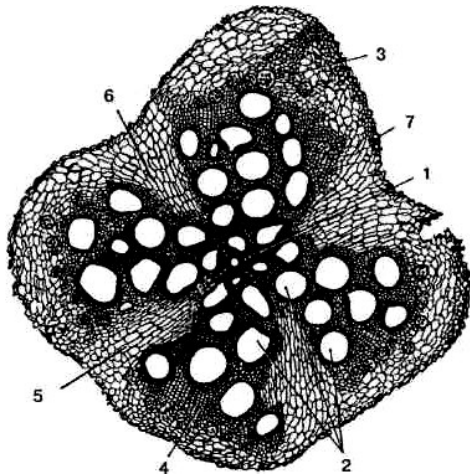


Рис. 3.6. Вторинна будова кореня гарбуза:

1 — первинна ксилема; 2 — вторинна ксилема; 3 — вторинна флоема; 4 — пучковий камбій; 5 — міжпучковий камбій; 6 — паренхімні промені; 7 — перидерм

Первинна флоема при формуванні вторинної структури кореня відтискується вторинним лубом далеко на периферію, де втрачає свою функцію і сплющується. У коренях унаслідок сезонних змін утворюються річні кільця, але вони більш вузькі, ніж у стебла, і межі між ними виражені слабо.

У формуванні вторинної будови кореня бере участь не тільки камбій, що утворює луб і деревину, але і корковий камбій.

Вторинні зміни в коренях однодольних. Корені однодольних, як і їх стебла, зберігають первинну будову протягом усього життя. При цьому з віком відбувається склерифікація паренхіми, що підсилює механічну міцність рослин. Однак у ряді деревних однодольних, у яких відбувається потовщення стебла, росте в товщину і корінь. У корені, як і в стеблі, це відбувається за рахунок роботи додаткових камбіальних кілець, які формуються частіше з перициклу, рідше — з паренхімних клітин первинної кори (драцена, юка). При цьому перше додаткове камбіальне кільце доцентрово відкладає багато паренхіми і закриті провідні пучки, а назовні — нове камбіальне кільце, що працює в такому ж режимі. Зверху такий корінь покривається перидермою, а іноді пізніше формується кірка.

Метаморфози коренів. Видозміни, або метаморфози, коренів відбуваються звичайно у зв'язку з пристосуванням рослин до умов

навколишнього середовища або з посиленням будь-якої однієї з його функцій, наприклад запасуючої. При цьому відбуваються значні зміни в структурі кореня.

Потовщуватися для запасання можуть головний, бічні й додаткові корені. При потовщенні головного кореня утворюються коренеплоди (морква, буряк); при потовщенні бічних і додаткових коренів — кореневі бульби (жоржини).

Коренеплоди залежно від місця розвитку і походження **запасуючої паренхіми** поділяють на три групи.

Запасуюча паренхіма в основному зосереджена у вторинному лубі. У таких рослин у коренях діаметр лубу великий і перевищує вторинну деревину (морква, петрушка).

Запасуюча паренхіма знаходиться у вторинній деревині, в той час як луб представлений тонким шаром (редиска, редька, ріпа).

Запасуюча тканина утворюється в результаті діяльності додаткових камбіальних кілець. Така будова притаманна коренеплодам буряка.

У деяких рослин корені потовщуються за рахунок розвитку паренхіми в первинній корі, а іноді в первинній корі і серцевині. У багатьох *болотяних рослин* корені потовщені, але це пов'язано не з відкладенням поживних речовин, а з розвитком у первинній корі *аеренхіми*.

Повітряні корені утворюються в деяких тропічних рослин (орхідні, ароїдні). Звичайно такі корені притаманні епіфітам — рослинам, що використовують стовбури і гілки дерев для прикріплення. Їхні корені вільно висять у повітрі. Зверху повітряні корені вкриті багатошаровою покривною тканиною *веламеном*, яка захищає їх від висихання і перегріву. Він складається з мертвих клітин. Повітряні корені за допомогою веламену поглинають воду з повітря, але не осмотично, як звичайні корені, а капілярним шляхом.

Симбіоз коренів рослин. У коренів рослин зустрічаються різні види симбіозу. Так, у бобових на коренях утворюються *бульбочки*. Це прояв симбіозу коренів із азотфіксуючими бактеріями, які через кореневі волоски проникають у паренхіму первинної кори і викликають там активний поділ клітин. Це сприяє утворенню на коренях здуття — *бульбочок*. Бактерії потрапляють в клітини і утворюють там бактероїди і бактероїдну тканину.

Бульбочкові бактерії здатні засвоювати атмосферний азот тільки

при взаємодії з рослиною і використанні її органічних речовин. Фіксований азот включається в амінокислоти рослини.

Робота бульбочкових бактерій ефективна. Бактерії-симбіонти витрачають на фіксацію 1 г атмосферного азоту всього 3—4 г вуглеводів, тоді як вільноіснуючі азотфіксатори використовують на засвоєння тієї ж кількості азоту 50—100 г вуглеводів.

Бульбочкові бактерії забезпечують азотом рослини навіть на ґрунтах, бідних його доступними формами. Після відмирання бобових рослин або їх частин ґрунт збагачується доступним азотом. Серед представників родини бобових лише 10% видів мають бульбочки, і вони відрізняються за інтенсивністю фіксації азоту.

Бульбочки з азотфіксуючими бактеріями зустрічаються не тільки на коренях бобових, але і деяких інших рослин (вільха, обліпіха).

Мікориза — симбіоз грибів із коренями рослин. Звичайно вона виникає в зоні поглинання. Гіфи гриба можуть обплітати корінь зовні — ектомікориза, або проникати в клітини кори кореня — ендомікориза. Іноді поєднуються обидва типи мікоризи (рис.3.7).

Корені з *ектомікоризою* не мають волосків, їх заміняють гіфи гриба, що залишаються назовні та виглядають як кореневі волоски. Мікориза затримує ріст коренів, але на кінчику головного кореня вона не утворюється, і він продовжує нормально рости в довжину.

Гіфи *ендомікоризних* грибів розвиваються усередині клітин кори, а іноді і ризодерми, але кореневі волоски при цьому утворюються і функціонують нормально. Співіснуючи з рослиною, гриби одержують від неї органічні речовини, утворені в процесі фотосинтезу.

Рослини також мають користь від симбіозу з грибами. Гіфи гриба утворюють велику поглинаючу поверхню і забезпечують рослину мінеральними речовинами.

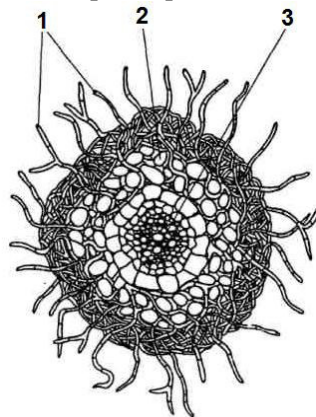


Рис. 3.7. Мікориза на коренях дуба: 1 — гіфи гриба; 2 — міцелій гриба у первинній корі кореня; 3 — центральний циліндр кореня

Гриби, як сапротрофи, розкладають органічні залишки і мінералізують їх, поліпшуючи постачання рослин мінеральними елементами і насамперед азотом і фосфором. Інакше кажучи, мікоризні гриби покращують мінеральне живлення рослин.

Гриби сприяють підвищенню концентрації клітинного соку рослин за рахунок поглинання мінеральних речовин з ґрунту і виділяючи в рослинну клітину гідролітичні ферменти, підсилюють розщеплення крохмалю до цукрів, частина яких надходить у вакуолю. У результаті зростає осмотичний тиск і зростає сила клітин кореня, а отже, і поглинання ним води, тобто мікориза поліпшує водопостачання рослин.

Мікориза захищає корені рослин від проникнення патогенних організмів, виробляючи антибіотичні речовини.

Завдяки користі, що рослини мають від симбіозу з грибами, мікориза широко розповсюдилася в природі. Понад 70 % голонасінних і покритонасінних і 60 % вищих спорових рослин мають мікоризу. Не утворюють її рослини деяких родин (хрестоцвіті, осокові, макові, кропивові тощо), відсутня вона й у мохів.

Кожен вид рослин пристосований до співіснування з певним видом гриба. Відсутність мікоризи в багатьох рослин гальмує їх ріст і розвиток.

Кореневе живлення рослин. Живлення рослин полягає у поглинанні ними із навколишнього середовища речовин, потрібних для процесів життєдіяльності, а також розподіл та використання їх в обміні речовин. У процесі фотосинтезу рослинні організми синтезують органічні речовини, частину яких використовують для побудови самого організму, а частину витрачають як джерело енергії. До складу органічних речовин входять різні хімічні елементи, які надходять до рослин із ґрунту.

Ґрунт є активним середовищем живлення рослин і складається з органічних, мінеральних і органомінеральних компонентів, із яких під дією абіотичних і біологічних процесів продукуються доступні для рослин поживні речовини. Поживні елементи — основна складова частина, що характеризує *родючість* ґрунту. Родючість зумовлюється здатністю ґрунту забезпечувати рослини водою, повітрям (киснем), теплом (для коренів) і сприятливими фізичними та фізико-механічними умовами для росту і розвитку рослин. Родючість ґрунту — основна якісна ознака, яка відрізняє ґрунт від гірської по-

роди та пасивного субстрату.

Під час кореневого живлення рослини в основному поглинає з ґрунту хімічні елементи (макро-, мікро- та ультрамікроелементи).

Макроелементи — це хімічні елементи, вміст яких у рослині від десятиків відсотків до сотих часток відсотка (С, О, Н, N, Si, К, Mg, P, S). Залізо міститься на межі між макро- та мікроелементами.

Мікроелементи — це елементи, вміст яких у рослині становить від сотих до стотисячних часток відсотка. До цієї групи належать марганець, бор, хлор, мідь, цинк, нікель, молібден, кобальт тощо.

Ультрамікроелементи — це хімічні елементи, вміст яких у рослині становить від мільйонних часток відсотка. До цієї групи належать цезій, кадмій, срібло, радій тощо.

Елементи мінерального живлення забезпечують у рослинній клітині як структурну, так і каталітичну функції.

У значній кількості йони елементів мінерального живлення входять до складу органічних сполук рослинної клітини.

Органогени — вуглець, водень, кисень — універсальні компоненти майже всіх органічних сполук; азот і сірка — компоненти білків, нуклеїнових кислот, порфіринів.

Метали — залізо, марганець, цинк, молібден і кобальт входять до складу ферментів або їхніх кофакторів. Молібден і кобальт входять до складу ферментів азотфіксації. Крім того, молібден бере участь у відновленні нітратів, а марганець — у фотолізі води. Залізо необхідне для синтезу хлорофілу. Йони Ca^{2+} , Cl^- беруть участь у процесах фотосинтетичного виділення кисню.

Такі елементи, як залізо, марганець, мідь, молібден, кобальт, входять до складу активних груп або компонентів простетичних груп ферментів, особливо оксидоредуктаз, які забезпечують процеси фотосинтезу, дихання (флавопротеїни, фередоксини, цитохроми, пластоціанін, фенолоксидази та ін.). Як кофактори перелічені елементи забезпечують утворення хелатів, поєднання ферментів або коферментів із субстратами (наприклад, марганець, магній, цинк).

Фосфор і бор трапляються у вигляді залишків фосфатної та борної кислот (АТФ, фосфати цукрів, нуклеїнові кислоти).

Калій, магній та кальцій впливають насамперед на гідратацію колоїдів протоплазми. Калій впливає на активність майже 60 ферментів. Солі кальцію та магнію входять до складу серединних пластинок (пектатів, фітину). Магній часто функціонує як стабілізатор

структури в рибосомах, кальцій виконує цю саму функцію в хромо-сомах і мембранах.

Отже, основними функціями йонів у метаболізмі є структурна й каталітична.

Мінеральні елементи поглинаються рослинним організмом одночасно з водою за допомогою кореневої системи. В невеликих кількостях мінеральні елементи можуть надходити і через листки, тому позакореневе підживлення рослин, особливо мікроелементами, — поширений агрозахід.

Більшість рослин поглинають воду пасивно — силою, що утворюється завдяки різниці між осмотичним і тургорним тиском. Рослини, що адаптувалися до існування на засолених субстратах, використовують активне транспортування води проти градієнта концентрації солей, витрачаючи на це значну частину продуктів асиміляції. Через це вони завжди низькорослі. Мінеральні речовини рослини поглинають активним всмоктуванням. Проте рослини здатні не тільки поглинати мінеральні речовини із ґрунтового розчину, а й розчиняти нерозчинні у воді сполуки. Цьому сприяють виділювані рослиною органічні кислоти — яблучна, лимонна та ін.

Через різницю в концентрації солей ґрунтового розчину і цитоплазми клітин епіблеми виникає осмос — переміщення розчинника з ґрунту у волосконосні клітини. Відомо, що концентрація речовин у клітинах кореня зростає від периферії до центра (градієнт концентрації). Внаслідок цього вода й розчинені в ній речовини переміщуються до судин центрального циліндра кореня, і виникає кореневий тиск, під дією якого розчин рухається до стебла. Крім кореневого тиску (нижній водяний насос) рух розчину по судинах підтримує також процес транспірації в листках (верхній водяний насос). Кореневим тиском вода ніби «закачується» до ксилеми, а транспірація забезпечує її транспортування на потрібну висоту.

Роль мінеральних речовин у процесах життєдіяльності рослин в той чи інший період вегетації визначають *методом водних культур*. Водна культура — це рослини, вирощені без ґрунту в посудинах з водними розчинами мінеральних солей при надходженні в розчин повітря (аерація розчину). При цьому використовують різні варіанти поживних середовищ, змінюючи в них вміст тих чи інших компонентів і порівнюючи характер вегетації рослин на цих середовищах з вегетацією культур, для вирощування яких використовують

«стандартний» набір речовин.

Рух неорганічних та органічних речовин по кореню. Рух води і розчинених у ній речовин у рослині відбувається переважно двома шляхами: дифузією та потоком. Дифузія води і речовин відбувається за градієнтом концентрації, а рух потоком — за градієнтом гідростатичного тиску. По судинах вода рухається, як по трубах, за загальними законами гідродинаміки, а в паренхімних клітинах — осмотичним шляхом, причому пересування води в живих клітинах значно утруднене.

У корені рух води та розчинених у ній речовин починається із всмоктування її кореневими волосками. Із волосків до ксилеми центрального циліндра вода надходить через цитоплазму живих клітин кори кореня, а також по клітинних стінках. Таким шляхом вода пересувається повільно й на невелику відстань. Нарешті, вода й розчинені в ній речовини надходять до ксилеми (ксилемний сік), а далі ксилемний сік по судинах ксилеми рухається завдяки кореневому тискові. По ксилемі кореня можуть переміщуватися й органічні речовини, наприклад запасні речовини кореня навесні.

Рослина поглинає воду за допомогою кореня, який нагнітає воду до пагонів та листків, що її випаровують. Нижній кінцевий двигун — це *кореневий тиск*, в основі якого лежить явище осмосу. Осмотична концентрація пасоки в багато разів вища, ніж зовнішнього середовища, що й спрямовує рух води в клітини кореня. Основним осмотичним компонентом пасоки є йони K^+ , які зумовлюють $3/4$ її загального осмотичного потенціалу. Вода і розчинний у ній K^+ постійно рухаються від кореня до судин стебла та листків. Для того, щоб надходження води було неперервним, калій має постійно надходити в клітини кореня та активно транспортуватися в судини.

Верхній кінцевий двигун транспортування води — це *транспірація* крізь продиховий апарат. Вирішальне значення в регуляції продихового апарату належить, знову ж таки, йонам K^+ . Вночі, коли продихи закриті, калій рівномірно розподіляється між усіма клітинами епідермісу. Перші промені сонця слугують сигналом для відкриття продихів. Розпочинають функціонувати мембранні йонні насоси, що перекачують калій в замикаючі клітини продихів із сусідніх клітин. Вже протягом кількох хвилин концентрація K^+ в замикаючих клітинах, а отже й осмотичний потенціал їхнього клітинного соку, зростає в 4-5 разів. У результаті цього замикаючі клітини про-

дихів вбирають воду, набухають, і продиhi відкриваються.

У темряві йонні насоси не функціонують, і надлишок калію переноситься за градієнтом концентрації із замикаючих клітин продиhi до найближчих сусідніх. Вбирання води клітинами продиhiв послаблюється, тургор в них спадає, продиhi закриваються.

Таким чином, транспортування йонів (у даному разі K^+) є тим привідним механізмом, який контролює рушійні сили водного обміну рослин — кореневий тиск і транспірацію.

Добрива. З кожним урожаєм із ґрунту виноситься певна частина мінеральних речовин, і він поступово виснажується. Запас необхідних елементів поповнюється мінеральними (амонію сульфат, калію хлорид, суперфосфат, фосфоритне борошно; калієва, кальцієва і натрієва селітри та ін.) та органічними (перегній, торф, торфокомпости, зелені добрива, пташиний послід) добривами.

Кількість добрив, які потрібно внести в ґрунт, визначають за допомогою хімічного аналізу ґрунту. Як надлишок окремих елементів у ґрунті, так і їх нестача можуть негативно впливати на врожайність культур. Строки внесення добрив визначають з урахуванням їх здатності розчинятись у воді. Важкорозчинні (фосфатні) й нерозчинні (органічні) добрива вносять восени, щоб до весни вони під дією ґрунтових організмів розклалися до розчинних у воді мінеральних сполук і з талими водами надійшли в ґрунт. Добрива можна вносити в окремі фази розвитку рослин як підживлення.

3.3. Будова і функції пагона

Стебло з розміщеними на ньому листками називають *пагоном*. У процесі еволюції пагін сформувався як комплексний орган, пристосований для ефективного фотосинтетичного процесу, транспірації, утворення репродуктивних органів, виконання опорної і транспортної функцій. При цьому відбулися відособлення осьової стеблової структури з відгалуженнями і формування плоских бічних виростів з обмеженим ростом — листків, які забезпечили можливість ефективного контакту рослин з повітряним середовищем і поглинання світлової енергії. Характерною структурною особливістю типового пагона вищих рослин є наявність на ньому бруньок — зачаткових пагонів, здатних тривалий час зберігати життєздатність меристем і забезпечувати їх захист від несприятливих факторів.

Термін «стебло» використовують лише в розумінні його як осьо-

вої частини пагона. Даючи анатомічну характеристику, наприклад, структур крони дорослого дерева, зважають на те, що вони є результатом перетворення системи пагонів, які виникли раніше, розгалужувались і з часом втратили недовговічні листки, а з вегетативних бруньок сформувалися нові пагони. Саме тому брунька є зачатком не стебла, а цілого пагона. З огляду на це можна дати таке визначення пагона: це нерозгалужене стебло з листками і бруньками на ньому. Річним називають пагін, що розвинувся з вегетативної бруньки за один вегетаційний період.

Класифікація та типи бруньок. Брунька — це зачаток нового пагона. Це укорочений пагін з тісно притисненими один до одного зачатками листя.

Бруньки поділяються на вегетативні та генеративні. Розрізняють бруньки за місцем їх розміщення — верхівкові й пазушні — та функціональним призначенням — вегетативні, квіткові, сплячі, додаткові. Верхівкові бруньки містяться на верхівках стебла та його бічних відгалужень. Зовні бруньки захищені лусками (видозмінені листки). Зовнішні луски зимуючих бруньок щільні, шкірясті, можуть бути вкриті кутикулою або клейкими смолянистими речовинами. Під лусками є вкорочений зародковий пагін із тісно зближеними зачатковими листками, які вкривають твірну тканину конуса наростання. У пазухах зачатків нижніх листків розміщені зачатки пазушних бруньок, із яких розвиваються бічні пагони й листки.

Пазушні бруньки дерев і кущів бувають *вегетативними* (ростовими) із зачатками листків і стебла, та *квітковими* із зачатками квіток або суцвіть. Вони відрізняються за формою: ростові — видовжені, із загостреною верхівкою, а квіткові — округлі й більші за розміром.

Деякі пазушні бруньки можуть залишатися в стані спокою незначено довго. Це сплячі бруньки. Вони розвиваються при пошкодженні верхівкових бруньок, зламуванні стебла над ними.

Велике значення має формування додаткових бруньок, які закладаються на стебла, листках, коренях і слугують для вегетативного розмноження квіткових рослин.

Зовнішня будова і функції стебла. Стебло як осьова частина пагона забезпечує зв'язок усіх частин рослини, збільшує її поверхню за рахунок галуження, утворює і несе на собі бруньки й листки, здійснює транспортування води, мінеральних і органічних речовин,

служує для вегетативного розмноження і фотосинтезу, запасає поживні речовини. Стебла без листків, хоча б зародкових або рудиментарних, як і листків без стебла, хоча б укороченого, не буває.

В оптимальних умовах стебло росте постійно, даючи бічні відгалуження і збільшуючи листову поверхню. На пагоні є вузли й міжвузля. Вузол — це місце прикріплення листків до стебла. Міжвузля — відстань між сусідніми вузлами. Міжвузля можуть бути довгими, тоді пагін називається видовженим (ростовим). Вкорочений пагін має короткі міжвузля. На стеблах деяких рослин з дуже короткими міжвузлями зближені листки утворюють прикореневу розетку (кульбаба, морква). На плодкових деревах і кущах утворюються пагони обох типів: вкорочені з малим приростом, на яких формуються квіти, а потім плоди, і видовжені, зазвичай безплідні.

Стебло характеризується необмеженим ростом. Воно росте все життя за рахунок верхівкової, рідше вставної меристеми.

На стеблі у покритонасінних утворюються квіти, а потім плоди з насінням.

У більшості випадків стебло має циліндричну форму і радіальне розташування тканин.

Стебло розгалужується екзогенно.

Стебло виконує декілька функцій.

Провідна. Стебло зв'язує дві площі живлення — корінь і листки. По стеблу проходить течія розчинених у воді мінеральних речовин із кореня до листків і течія асимілятів із листків у корінь.

Запасаюча. Накопичує в тканинах поживні речовини.

Опорна. Виносить листки до світла й орієнтує їх у просторі у певному положенні.

Стебло може бути органом *вегетативного розмноження*.

Молоді зелені стебла виконують функцію фотосинтезу.

Розміри стебла від 1,5 мм у ряски до понад 100 м у евкالیптів і мамонтового дерева.

За формою поперечного розрізу стебло буває округле (злаки, жовтецеві), трикутне (осоки), чотирикутне (губоцвіті), плоске (півники болотні), діжкоподібне (баобаб). Є чотири типи галуження стебла: дихотомічне, моноподіальне, симподіальне і несправжньо дихотомічне (рис. 3.8).

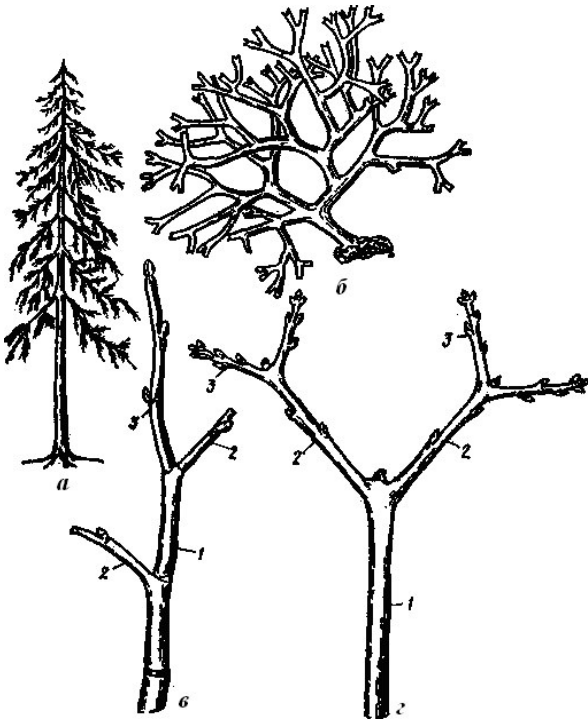


Рис. 3.8. Типи галуження: а – моноподіальне у ялини; б – дихотомічне водорості диктіоти; в – симподіальне черемухи; г – несправжньо дихотомічне клену татарського (1-2-3 і т.д. – осі першого і наступних порядків)

При *симподіальному* галуженні наростання пагонів у довжину кожен наступний рік відбувається за рахунок розкриття бічної бруньки, розташованої під верхівковою. Головна вісь у результаті має звивисту форму. Цей тип галуження характерний для черемухи, вишні, яблуні, картоплі. Із водних рослин симподіальне галуження стебла у рдесників (родина *Potamogetonaceae*).

На гілочці каштана кінського можна побачити відмерлу верхівкову бруньку і два бічних пагони, що виникли з супротивних бічних бруньок. У результаті такого галуження дворічна гілка набуває вилчастої форми. Вказаний тип галуження відрізняється від симподіального тим, що в ріст рушають одночасно дві бруньки. Таке галуження називають *несправжньо дихотомічним*.

При *дихотомічному* типі галуження конус наростання ділиться на дві рівні частини (роздвоюється).

У ялини можна дослідити *моноподіальне* галуження з необмеженим верхівковим ростом пагонів. При такому галуженні верхівкова брунька розвивається навесні в новий річний пагін, який продовжує наростання пагона попереднього року. З пазушних бруньок утворюються бічні пагони, але вони в процесі росту ніколи не переганяють головний.

Листорозміщення буває спіральне (чергове – слива, льон), су-противне (гвоздика) і кільчате (елодея канадська, м'ята кільчата).

Анатомічна будова стебла. На верхівці стебла (головного і бічних) знаходиться верхівкова брунька, в яку замкнений конус наростання, або точка росту, що складається з меристематичної тканини. У бруньці він захищений від несприятливих зовнішніх впливів листковими зачатками і бруньковими лусками. Конус наростання дуже малий: його довжина в середньому 1—1,5 мм. Верхівкова меристема конуса наростання формує первинну будову стебла і визначає його ріст у довжину, а також утворює листки, бічні пагони і генеративні органи.

Унаслідок диференціювання верхівкових меристем виникає первинна будова стебла. В однодольних рослин вона зберігається впродовж усього життя, у дводольних, завдяки діяльності камбію, слідом за первинною формується вторинна будова стебла.

Первинна і вторинна будова стебла

При первинній будові в осьових органах рослин — стеблі й корені звичайно розрізняють три частини: 1) покривну тканину (епідерму), 2) первинну кору, 3) центральний циліндр, або стелу.

1) Епідерма оточує стебло зовні.

2) Первинна кора розташовується під епідермою. Вона утворена багат шаровою паренхімною тканиною, клітини якої часто містять хлоропласти і здатні до фотосинтезу. Крім паренхіми в первинній корі можуть бути присутніми й інші тканини. Тканини первинної кори можуть мати міжклітинники, а у водних рослин вони такі великі, що первинна кора перетворюється на аеренхіму.

3) Центральний циліндр, розташований усередину від первинної кори, звичайно складається з трьох частин — перициклу, провідних тканин і серцевини.

Перицикл зовні оточує центральний циліндр. Він представлений одним або декількома шарами паренхімних клітин. У перициклі можуть закладатися додаткові бруньки, додаткові корені, утворюватися вторинні меристеми (корковий камбій, додаткові камбіальні кільця). У деяких рослин перицикл у стеблі відсутній.

Провідні тканини розташовуються під перициклом у вигляді су-динно-волокнистих пучків або суцільного кільця.

У центрі стебла знаходиться серцевина. У клітинах серцевини можуть відкладатися в запас поживні речовини (крохмаль, олії). У

деяких рослин серцевина довго залишається живою, в інших — її клітини швидко відмирають і замість запасуючої функції починають виконувати опорну, а стінки клітин дерев'яніють.

Вторинна будова стебел дводольних. У стеблах дводольних при первинній будові присутній камбій, у результаті роботи якого утворюються вторинні стебла.

Кожна камбіальна клітина ділиться тангентально. Одна з двох дочірніх клітин залишається ініціальною, здатною до необмеженої кількості поділів, а інша після декількох поділів диференціюється в елемент вторинного лубу, якщо це відбувається з клітиною, розташованою назовні від шару камбію, або вторинної деревини, якщо перетворенню піддається клітина, що знаходиться до середини від камбіального кільця. При цьому в бік вторинної деревини звичайно відчленовується більша кількість (у 3—5 разів) похідних камбію, тому шар вторинної деревини, особливо в деревних рослин, набагато ширший, ніж шар вторинного лубу.

Камбій разом із пов'язаними з ним по обидва боки найближчими похідними клітинами, подібними до нього за зовнішніми ознаками, називають камбіальною зоною. Власне ініціальний камбій у цій зоні представлений одним шаром клітин.

У зонах із помірним кліматом камбій у деревних рослин працює періодично — за сезонами. Активний поділ камбіальних клітин починається навесні, влітку уповільнюється, а восени зовсім припиняється. Отже відкладення нових шарів вторинного лубу і вторинної деревини також відбувається по сезонах.

Анатомічна будова стебел трав'янистих рослин після вторинних змін має свої особливості. Це, по-перше, наявність великої кількості паренхіми (первинна кора, серцевина, серцевинні промені); по-друге, великий діаметр центрального циліндра, який значно перевищує діаметр первинної кори; по-третє, розміщення механічної тканини (частіше коленхіми) на периферії стебла.

Вторинні зміни в стеблах однодольних

Як правило, однодольні зберігають первинну будову стебла на все життя. Однак існують деревні однодольні, стебла яких ростуть у товщину (драцена, юка, алое). У цих рослин у стеблі є постійно діюча меристематична зона, що розташовується між первинною корою і центральним циліндром і відповідає кільцю перициклу.

Будова стебла деревних рослин. У стеблах деревних рослин

камбій працює впродовж усього життя, відчленовуючи все нові й нові шари елементів вторинної будови. Для деревних стебел характерна присутність великої кількості мертвих клітин зі здерев'янілими стінками.

Зовні деревного стебла знаходиться 1) покривна тканина, під нею — 2) первинна кора, далі розташовується 3) вторинний луб (вторинна кора з елементами флоєми: провідні елементи представлені ситоподібними трубками і клітинами-супутницями), за ним йде 4) камбіальна зона. Усередину від камбіальної зони розташовується могутня 5) вторинна деревина (провідна тканина -ксилема - вторинної деревини представлена трахеями (судинами) і трахеїдами), а в центрі стебла — 6) серцевина. Через вторинну деревину і вторинний луб тягнуться серцевинні (лубодеревні) промені.

Унаслідок періодичної, сезонної роботи камбію щороку відкладається новий шар лубу на старий, торішній. Однак межа між річними шарами, як правило, не помітна.

На відміну від вторинного лубу, сезонні зміни в деревині добре видно. Робота камбію пов'язана з листками. Він починає активно ділитися навесні, коли розпускаються листки. У цей час камбій утворює в основному широкопросвітні судини з не дуже потовщеними стінками, необхідні рослині для забезпечення листків, що розвиваються, водою і мінеральними речовинами. Коли листки закінчують свій ріст, ділення камбіальних клітин уповільнюється, і літку камбій продукує в основному механічну тканину і в меншій кількості — товстостінні вузькопросвітні судини. Восени діяльність камбію припиняється. Наступною весною на осінню деревину накладається весняна із широкопросвітними трахеями. У результаті добре видно щорічні зони приросту у вигляді концентричних кілець, які називають річними кільцями. Вони характерні для дерев помірного клімату, де існує сезонність і камбій працює періодично. У рослин вологих тропіків, де пори року майже не розрізняються за температурою і кількістю опадів, річні кільця не утворюються.

Серцевина — це залишок первинної тканини в центрі стебла. З віком її клітини склерифікуються і запасуюча функція змінюється опорною.

Будова видозмінених стебел. У стебла такі зміни спостерігаються у зв'язку з розвитком запасуючої функції. У результаті утворюються такі видозміни стебла, як кореневища і бульби. Вони ви-

конують також функцію вегетативного розмноження і забезпечують перенесення несприятливих умов (зима), залишаючись у ґрунті після відмирання надземної частини і даючи нові пагони при настанні сприятливих умов.

Кореневище зовні схоже на корінь (звідси його назва), але як стебло воно відрізняється від кореня тим, що несе листки, хоча і зародкові у вигляді лусочок, у пазухах яких знаходяться бруньки, що дають початок надземним і підземним пагонам. Кореневища мають багато водних і прибережно-водних рослин: лепеха, рогіз, очерет звичайний, хвощ водяний та ін.

Ще більшою спеціалізацією характеризуються бульби як підземні, так і надземні. Вони утворюються на осі головного стебла (капушта кольрабі) або на його бічних відгалуженнях — столонах.

Особливості будови стебла водних рослин. На будові стебел водних рослин відбиваються слабка освітленість, збіднення киснем і вуглекислим газом, забезпеченість водою, досить велика щільність води, що підтримує рослини. У зв'язку з цим стебла рослин, які занурені у воду, мають цілий ряд відмінностей від стебел сухопутних рослин. Епідерма в них слабо диференційована, продихи не розвиваються, тому що розчинені у воді кисень і вуглекислий газ стебла поглинають усією поверхнею.

Часто замість замикаючих клітин продиху видно їх ініціальну клітину. Клітини епідерми містять хлоропласти і здійснюють фотосинтез, використовуючи промені світла, що проникають крізь шар води. Первинна кора займає велику частину діаметра стебла. Паренхіма кори пухка, з великими міжклітинниками, нерідко перетворюється в аеренхіму. Часто повітроносні порожнини розділяються перегородками з дрібних клітин із хлоропластами, а довгі міжклітинники — діафрагмами, у яких між клітинами є невеликі повітряні порожнини. Вони пропускають повітря, але перешкоджають проходженню води, що у випадку ушкодження тканин стебла не дозволяє воді заповнити повітряні порожнини.

Діаметр центрального циліндра у водних рослин невеликий. Провідні пучки сильно зближені й у більшості водних рослин перетворилися на один пучок, що складається з тяжа ксилеми і тяжа флоєми. Причому ксилема звичайно розвинута слабо або зовсім відсутня, і на її місці утворюється повітряна порожнина. Це пов'язано з тим, що стебло поглинає воду всією поверхнею і не треба про-

водити її по стеблу. Механічної тканини в таких стеблах мало або вона зовсім відсутня. Рослину підтримує вода, тим більше, що велика кількість повітроносних порожнин надає їй плавучості.

Камбій у стеблах, занурених у воду, працює дуже слабо, і вторинна будова, як правило, не формується.

Будова і функції листка. Листок — бічний орган рослин. Як відомо, листки зі стеблом утворюють єдину систему — пагін.

Основні функції листка — фотосинтез і транспірація. Хлорофілоносна тканина забезпечує фотосинтез, а елементи системи провітрювання і покривна тканина — випаровування води і його регуляцію. Провідна система бере участь в обох процесах. У деяких рослин листки виконують додаткові функції. Наприклад, запасна функція характерна для листків сукулентів, у клітинах яких накопичується вода (алоє, агава). Листки деяких рослин можуть бути органами вегетативного розмноження (бегонія, узумбарська фіалка).

Листок складається з листової пластинки, черешка, а в ряду рослин також і прилистків. Найважливіша частина — листовая пластинка, саме в ній здійснюються фотосинтез і транспірація. Листкова пластинка, як правило, плоска і має дорзовентральну будову, тобто верхній і нижній її боки мають певні структурні та функціональні відмінності. Будова черешка подібна до стебла, а прилистків — до листової пластинки.

Листок, на відміну від осьових органів, характеризується обмеженим ростом. Камбій у листку не утворюється, і тому він складається тільки з первинних тканин.

За будовою розрізняють прості і складні листки. Прості за формою листової пластинки – округлі, овальні, стрілоподібні, ланцетні і ін. Також розрізняють листки за формою верхка і основи листової пластинки (тупі, гострі, серцеподібні і ін.). За формою краю (цілокраї, зубчасті і ін.).

Складними називаються листки, які на спільному черешку мають прості листочки, кожен з яких опадає самостійно (трійчастий – конюшина, горобина – непарноперистоскладний).

Існують різні *види жилкування листків*: просте (одна жилка) – у мохів, плаунів, хвощів і хвойних; дихотомічне – у гінго дволопатевого; сітчасте – у дводольних; дугове і паралельне – у однодольних.

Розвиток та анатомічна будова листка. Листки закладаються в конусі наростання стебла екзогенно у вигляді листових горбків. У

їх утворенні беруть участь мантия і корпус. Недиференційовані листкові зачатки називають примордіями.

У багатьох деревних рослин листки, що розпускаються навесні, проходять два етапи розвитку: внутрішньобруньковий (закритий) і позабруньковий (відкритий). У процесі внутрішньобрунькового розвитку формуються в основному всі тканини листової пластинки. Позабруньковий етап починається навесні після опадання брунькових лусок. Відбуваються поділ і ріст клітин, причому не тільки поверхневого шару, але і м'якуша листка. Пластинка збільшується в розмірах — у площині й у товщину. З основи листка інтеркалярно виростає черешок. Ріст листка однодольних більш тривалий, ніж у дводольних, особливо це характерно для листків злаків. Їх вставні меристеми довго зберігають активність, що забезпечує також відростання листків після ушкодження або поїдання їх тваринами. Однак і в однодольних ріст листків обмежений.

Сьогодні відома тільки одна рослина, листки якої ростуть протягом усього її життя. Це голонасінна рослина вельвічія дивовижна, що росте в пустелі Наміб у Південно-Західній Африці. Вона має всього два листки, у основі яких постійно функціонує вставна меристематична зона. Довгі листки стеляться по землі. Їх верхівки постійно старіють і відмирають, а фотосинтезуюча частина досягає кількох метрів у довжину.

Будова пластинки листка. Листкові пластинки зовні дуже різноманітні за розмірами, формою, навіть за забарвленням. Внутрішня структура їх більш однорідна, тому що забезпечує виконання їх основних функцій. У пластинці листка розрізняють чотири частини: покривну тканину, м'якуш, або мезофіл, провідну систему і систему механічних тканин (рис. 3.9).

Листок зверху і знизу вкритий епідермою. Звичайно епідерма одношарова, зрідка зустрічається дво-, тришарова (фікус, олеандр).

Епідерма захищає листок від механічних пошкоджень, проникнення патогенних мікроорганізмів, висихання. Разом з тим вона забезпечує фотосинтез, тому що, з одного боку, прозора і вільно пропускає сонячні промені до хлорофілоносних тканин, з іншого — через її пори відбуваються газообмін, а також транспірація. Остання допомагає транспорту води і мінеральних речовин у листок і сприяє його охолодженню.

М'якуш листка, або мезофіл, розташовується в листовій плас-

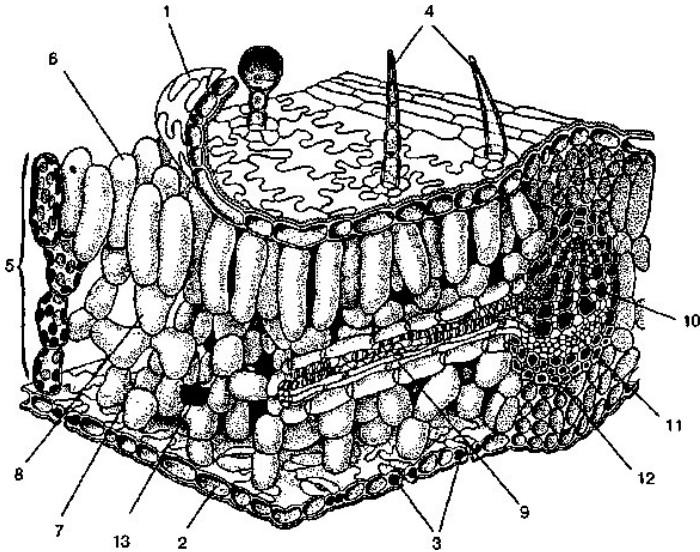


Рис. 3.9. Об'ємне зображення пластинки листка:

1 — верхня епідерма; 2 — нижня епідерма; 3 — продири; 4 — волоски; 5 — мезофіл; 6 — стовпчаста тканина; 7 — губчаста тканина; 8 — збірні клітини; 9 — жилка; 10 — ксилема; 11 — флоема; 12 — склеренхіма; 13 — міжклітинники

тинці між верхнім і нижнім шарами епідерми. Мезофіл представлений хлорофілоносною тонкостінною паренхімою. Розрізняють два типи мезофілу: однорідний, або недиференційований, і диференційований. Недиференційований зустрічається в основному в однодольних і голонасінних рослин. Він складається з приблизно однакової за формою паренхімних клітин. До недиференційованого також належить складчастий мезофіл більшості хвойних.

Диференційований мезофіл представлений двома типами хлорофілонової тканини — стовпчастою, або палісадною, і губчастою, або пухкою. Стовпчаста (палісадна) тканина звичайно розташовується під верхньою епідермою у вигляді одного шару дещо видовжених, щільно зімкнених клітин. Це основна фотосинтезуюча тканина листка. У деяких рослин є 2—3 шари палісадної тканини під верхньою епідермою (брусниця, лимон) або по одному шару під верхньою і нижньою епідермами (евкаліпт).

Між стовпчастою тканиною і нижньою епідермою розташована губчаста паренхіма. Вона багат шарова, її клітини мають округлу або лопатеву форму. Ця тканина містить багато міжклітинників.

Крім фотосинтетичної, вона виконує функцію газообміну і транспірації. Хлоропластів у клітинах губчастої тканини менше, ніж у стовпчастої, у середньому в 2—5 разів. У зв'язку з цим забарвлення нижнього боку листка світліше, ніж верхньої.

Провідна система листка представлена жилками.

У листках дводольних є одна головна жилка 1-го порядку. Жилки 1-го порядку розгалужуються, утворюючи жилки 2-го порядку, які, у свою чергу, розгалужуючись, дають жилки 3-го порядку, і так далі, аж до 7-го і 8-го порядків у деяких рослин. Більш великі жилки утворюють ребра — виступи в основному на нижньому боці листка. Дрібні жилки видно, якщо листок розглянути на світлі, тоді як дрібніші можна побачити тільки під мікроскопом. Дрібні жилки з'єднуються перемичками-анастомозами.

В однодольних є кілька головних жилок. Вони можуть мати приблизно однакову товщину, або товсті жилки можуть чергуватися з тонкішими. Жилки звичайно проходять уздовж пластинки листка паралельно (злаки) або дугами (конвалія), з'єднуючись у її верхівці. Головні жилки зв'язуються перемичками, що розташовуються по одинці або групами.

Найбільші жилки містять кілька провідних пучків, дрібніші — по одному.

Провідні пучки листової пластинки через черешок зв'язуються з пучками стебла і далі — кореня й утворюють єдину провідну систему рослини.

Тканини провідних пучків у листку безпосередньо не контактують з клітинами мезофілу. Вони оточені одним шаром паренхімних витягнутих уздовж жилки клітин, які називають *обкладкою*. У більшості рослин клітини обкладки не містять хлоропластів і служать для проведення асимілятів у флоему.

У рослин зі зниженою транспірацією кінцеві жилки містять одну флоему. *Узагалі, в листках рослин вологих місць, особливо у водних, ксилема розвинена слабше, ніж флоема.*

Вплив факторів довкілля на будову і функціонування листка

Світлові й тіньові листки. У кронах дерев і кущів формуються світлові й тіньові листки. Світлові звичайно утворюються на периферії крони, де краще освітлення, а тіньові — усередині крони, куди потрапляє менше світла. Світловий і тіньовий тип будови пластинки листка розвивається також у трав'янистих рослин, що ростуть на

відкритих місцях і в тіні.

Пластинка світлових листків характеризується більшою товщиною і жорсткістю. Стінки клітин епідерми мають дуже потовщену зовнішню оболонку. У них могутніші кутикула і восковий наліт, густіша опушеність. Вони мають більш тонкі та густіше розташовані жилки, дрібніші продири, але їх більше на одиницю площі поверхні. У цих листків у порівнянні з тіньовими краще розвинута стовпчаста тканина, але вони бідніші на хлорофіл. У світлових листків переважає механічна тканина, а в тіньових більше міжклітинники.

Особливості будови світлових і тіньових листків обумовлені не лише різницею в освітленні, але і неоднаковими умовами водопостачання: листки, розташовані на поверхні крони, забезпечуються водою гірше, ніж ті, що ростуть внизу або всередині крони.

Умови освітлення визначають ступінь диференціювання мезофілу, розвиток стовпчастої тканини, вміст хлорофілу. Густота і товщина жилок, кутикула й опушеність епідерми, кількість продирих і інші особливості визначаються умовами водозабезпечення рослин.

Формування світлових і тіньових листків залежить також від фізіологічного стану рослини. Молоді дерева спочатку утворюють листки тіньового типу, і лише в зрілому віці розвиваються світлові.

Ярусність у будові листків. У рослин спостерігаються деякі розходження в будові пластинки листка залежно від ярусності, тобто положення їх на стеблі. Виявилося, що за будовою листки верхніх ярусів дуже схожі на світлові, а нижніх — на тіньові. Від нижнього до верхнього ярусу ознаки тіньових листків зменшуються, а світлових — зростають. Фактори, що впливають на особливості будови листової пластинки, ті самі — освітлення і водопостачання. Зрозуміло, що листки верхніх ярусів знаходяться в більш сприятливих умовах освітлення, але потерпають від нестачі води.

У рослин, що потерпають від нестачі вологи, в епідермі можуть виникати такі пристосування:

- у клітинах епідерми розвивається товста зовнішня стінка, можуть бути кутикула і восковий наліт.
- шкірка, особливо нижня, часто має сильну опушеність.
- у деяких рослин епідерма складається з декількох шарів клітин.
- продири частіше розташовані в заглибинах, тобто нижче рівня епідерми; над ними звичайно нависають виступи кутикули.

Крім змін в епідермі, у рослин розвиваються й інші пристосу-

вання, що допомагають їм перенести водний дефіцит.

Сукуленти — м'ясисті соковиті рослини, які пристосувалися до запасаання води у водоносних тканинах (кактус, алое, агава, молодило, очиток). Алое, агави, очиток водоносну тканину містять у листках, кактуси — у стеблах. У період дощів корені сукулентів активно поглинають воду і запасують її у вакуолях великих клітин водоносної тканини, а в посушливий період дуже ощадливо її витрачають.

У кактусів для зменшення випаровування води редуруються листки — вони перетворюються на колючки, а функцію фотосинтезу бере на себе стебло, що сильно розростається від водоносної тканини, площа якого невелика. Епідерма стебла кактуса, має всі перераховані вище пристосування до посушливих умов. Продихів у шкірці мало, та й вдень вони звичайно закриті. Під епідермою розташовані кілька рядів клітин хлорофілоносною паренхіми, глибше — безбарвна крупноклітинна тканина, що запасує воду.

Сукулентні рослини за малої кількості продихів, до того ж закритих удень, мало випаровують води. Це, з одного боку, запобігає її втраті, а з іншого — не забезпечує охолодження, що спричиняє сильне їх нагрівання — до 50—60 °С. Однак цитоплазма сукулентів пристосована до перенесення таких температур без коагуляції колоїдів і втрати життєдіяльності.

Пристосування до посушливих умов мають *ксерофіти* — рослини сухих степів і пустель. У них вузькі довгі (злаки) або дрібні листки. Ксерофіти в період посухи втрачають до 50 % води, але колоїди цитоплазми при цьому не коагулюють, тому що пристосовані до сильного зневоднення.

Деякі рослини сухих степів і пустель інакше пристосувалися до перенесення посушливих умов. Наприклад, верблюжа колючка на листках має тонку епідерму і кутикулу, але в неї довгий корінь, що досягає ґрунтових вод і забезпечує рослину водою.

Є група рослин із коротким вегетаційним періодом — *ефемери* і *ефемероїди*. За 20—30 днів вони встигають закінчити життєвий цикл — від насіння до насіння (тюльпани). У цих рослин є свої особливості в будові листків. За короткий період формується примітивніша листкова пластинка без будь-яких пристосувань до посушливих умов. Ефемери переживають посушливий період у вигляді насіння, а в ефемероїдів після відмирання надземної частини в ґрунті залишаються бульби або цибулини, які й переносять посуху.

Листопад — масове опадання листків у деревних, звичайно дводольних, рослин. Він є важливим пристосуванням до перенесення несприятливих умов (зима, посуха). Скидаючи листя, рослини різко скорочують випаровувальну поверхню, що важливо в зимовий період, коли корені не поглинають воду, а транспірація продовжується. Звільняючись від листя, дерева уникають поломок під вагою снігу. Листопад у зонах із різко вираженим посушливим періодом допомагає деревам пережити посуху, коли в ґрунті різко зменшується кількість води, а висока температура підсилює випаровування.

Ще одне важливе значення листопаду полягає в тому, що, скидаючи листя, рослина звільняється від ряду речовин, накопичених у великій кількості, гальмуючи її життєдіяльність і насамперед фотосинтез (кальцій, кремній та ін.). Саме це є основною причиною скидання листя у рослин теплого і вологого клімату.

Особливості будови листків водних рослин. Листки водних рослин можуть бути розташовані над водою, лежати на воді, бути цілком зануреними в неї. Прикладом рослини, що має всі три типи листків, є стрілолист. Його стрілоподібні листки стирчать з води, лежать на поверхні, а занурені у воду мають стрічкову форму. Два типи листків — на воді і під водою — мають латаття і глечики. Водне середовище певною мірою відбивається на будові листкової пластинки.

Надводні листки практично не відрізняються від листків рослин, що зростають на суші в досить вологих умовах. Листки, що лежать на воді, звичайно мають товсту, іноді шкірясту пластинку (латаття). Верхня епідерма, як правило, товстостінна, покрита добре розвинутою кутикулою. Очевидно, кутикула захищає листя від змочування водою. Продихи у верхній епідермі численні, а в нижній їх немає: вони там не потрібні, тому що листок поглинає гази з води. Кутикула на нижньому боці листка тонка або зовсім відсутня. Мезофіл у таких листків може бути диференційованим. Наприклад, у латаття стовпчаста тканина багатощарова і складається з дрібних клітин із великою кількістю хлоропластів. Губчаста тканина листків, які лежать на воді, містить великі міжклітинники. У мезофілі часто присутні великі астроклероцити.

У листків, цілком занурених у воду, насамперед змінюється форма пластинки. Вона стає тонкою, стрічковою або розсіченою, що збільшує площу контакту листка з водою, з якої він одержує кисень,

вуглекислий газ і мінеральні речовини. У покривній тканині відсутні кутикула й продихи, але в її клітинах є хлоропласти. Остання особливість пов'язана з тим, що вода поглинає частину сонячних променів, тому світло, яке дійшло до рослини, повинне використовуватися максимально вже в клітинах епідерми.

Мезофіл у занурених листків недиференційований. Він складається з губчастої тканини з великими міжклітинниками. Об'єм повітряних порожнин дуже великий: він може дорівнювати половині об'єму листка і більше. Наявність великих міжклітинників забезпечує запасаання вуглекислого газу і кисню, що пов'язано з їх малою розчинністю у воді.

У підводних листків слабо розвинуті жилки, в них дуже мало ксилеми, оскільки листок поглинає воду всією поверхнею і нема потреби в її транспорті. Іноді на місці ксилеми в пучках утворюється повітряна порожнина, флоєми в них теж менше, ніж у повітряних листків. Це пов'язують із низькою інтенсивністю фотосинтезу занурених у воду листків.

В епідермі багатьох водних рослин, листки яких стикаються з водою, утворюються спеціальні клітини — *гідропоти* (рис. 3.10). За формою і функціями вони відрізняються від епідермальних. Клітинні стінки в них целюлозні, звивисті, клітини багаті цитоплазмою з дрібними хлоропластами, їх цитоплазма добре проникна для води і мінеральних речовин. Вважають, що гідропоти залежно від потреби рослин можуть поглинати воду або виділяти її надлишок.

Гідропоти частіше розташовуються в епідермі дифузно — по одній або групами (жабурник, латаття, глечики), а в рдесника, наприклад, уся нижня епідерма представлена гідропотами.

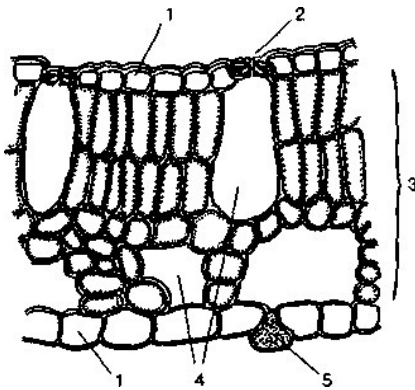


Рис. 3. 10. Поперечний зріз пластинки листка жабурника: 1 — епідерма; 2 — продихи; 3 — мезофіл; 4 — повітряні порожнини; 5 — гідропот

Контрольні запитання та завдання

1. Що таке орган? Які органи є у рослин? Що таке метаморфози органів?
2. Які функції виконують корені?
3. Які існують види коренів? Порівняйте типи кореневих систем.
4. Опишіть зони кореня.
5. Де розташована зона всмоктування кореня і яка її будова?
6. У чому полягають особливості анатомічної будови кореня?
7. Охарактеризуйте первинну і вторинну будову кореня.
8. Які існують метаморфози коренів? У яких рослин утворюються повітряні корені?
9. Що називають симбіозом? Який симбіоз коренів рослин?
10. Що таке мікориза? Яке значення мікоризи для рослин?
11. У чому полягає кореневе живлення рослин? Як класифікують елементи мінерального живлення і які їх функції в організмі рослин?
12. Як відбувається рух неорганічних та органічних речовин по кореню?
13. Розкажіть про класифікацію та типи бруньок.
14. Охарактеризуйте будову і функції пагона.
15. Яка будова видозмінених стебел?
16. Анатомічна будова стебла.
17. Особливості будови стебла водних рослин.
18. Як відбувається розвиток листка? Опишіть анатомічну будову листка.
19. Охарактеризуйте вплив факторів довкілля на будову і функціонування листка
20. Якими є особливості листків водних рослин?

4. РОЗМНОЖЕННЯ РОСЛИН

Усі організми відтворюють собі подібних, забезпечуючи існування виду в просторі й часі. Утворення потомства — це невід'ємна властивість живих організмів, така як ріст, розвиток, живлення тощо. При втраті здатності до самовідтворення види вимирають, що неодноразово мало місце в процесі еволюції рослин. Необхідно розрізнити два основних поняття, пов'язаних з утворенням потомства: відтворення і розмноження.

Відтворення — це загальна здатність організмів утворювати подібних до себе потомків.

Розмноження — це загальна властивість організмів утворювати потомство, що супроводжується збільшенням кількості особин даного виду.

Однак утворення потомства не завжди веде до розмноження. Розмноження не відбувається, якщо кількість дочірніх особин дорівнює числу батьківських особин або менше від нього; при цьому потомки, замішуючи батьків, практично не співіснують з ними у часі. Крім того, розмноження часто не супроводжується відтворенням. Так, у папороті щитника чоловічого спори проростають у заростки, не схожі на материнську рослину, яка утворює спори.

В одних видів з часом спостерігається збільшення кількості особин. Вони швидко розмножуються, займаючи нові ареали. Це прогресивні види. Інші характеризуються сталістю кількості особин і ареалу. Це стабільні види. У третіх спостерігається скорочення кількості індивідумів та їх ареалу. Це регресивні, вимираючі види.

Розмноження як властивість живої матерії існувало з ранніх етапів її розвитку. З еволюцією рослин спостерігалась еволюція і способів їх розмноження. У той же час еволюція розмноження стала важливою рушійною силою еволюції рослин і спричинила виникнення нових спеціалізованих органів.

Існують два основні способи розмноження: нестатеве і статеве.

Нестатеве розмноження — це спосіб розмноження, при якому нові особини утворюються від батьківських без попереднього статевого процесу. Це більш давній спосіб розмноження. Він поділяється на вегетативне розмноження і нестатеве розмноження (безстатеве) у вузькому, розумінні, або власне нестатеве.

4.1. Вегетативне розмноження — це розмноження частинами організму рослини, або зачатками дочірніх особин (бруньками),

здатними розвиватися у самостійну рослину. Цей спосіб є біологічним явищем, пристосуванням, властивим самим рослинам. Вегетативне розмноження здійснюється завдяки здатності рослин до регенерації, тобто властивості відновлювати з частини тіла цілий організм, подібний до материнського. Кожна відокремлена частина, як правило, утворює нові органи (на пагоні корені, на корені пагони). Часто у майбутньої самостійної рослини ще до відокремлення від материнської утворюються всі необхідні органи, наприклад, нові розеткові пагони з додатковими коренями на кінцях вусів суниці.

Здатність до вегетативного розмноження у рослин, на відміну від тварин, характерна на всіх рівнях організації.

В одноклітинних рослин вегетативне розмноження відбувається поділом клітин. Багатоклітинні і великі неклітинні нижчі рослини — водорості, гриби і лишайники можуть розпадатися на частини, кожна з яких може стати самостійним організмом. Це найменш досконалий спосіб вегетативного розмноження.

Потомство, яке утворюється внаслідок вегетативного розмноження з однієї материнської особини, називається клоном.

Особливо різноманітні форми вегетативного розмноження у грибів. У них виробились спеціальні одноклітинні пристосування до вегетативного розмноження: конідії, оїдії і хламідоспори.

Конідії — відростки гіф або спеціалізовані відгалуження міцелію, які відчленовують клітини, вкриті тонкою оболонкою.

Оїдії — відростки міцелію, які утворюють клітини, розташовані ланцюжками.

Хламідоспори — товстостінні вторинні спори грибів, які утворюються з гіф завдяки їх поперечному поділу на короткі клітини.

Кожна велика природна група рослин часто характеризується властивими лише їй формами вегетативного розмноження: синьозелені водорості — гормогоніями, гриби — конідіями, оїдіями, хламідоспорами, лишайники — ізидіями і соредіями та ін.

Особливо різноманітні способи вегетативного розмноження у вищих рослин, зокрема покритонасінних. У цих рослин джерелом регенерації в першу чергу є бруньки. Потенційні можливості рослин до регенерації невичерпні. Нові рослини можна одержати з квітконіжки, тичинки і навіть з однієї клітини.

Розрізняють природне і штучне вегетативне розмноження.

Природне вегетативне розмноження рослин — це розмноження

у природі, без втручання людини. Серед насінних рослин тільки одно- і дворічні не розмножуються у природних умовах вегетативно. Серед багаторічних майже всі трав'яні і багато деревних рослин здатні до вегетативного розмноження. Наприклад, у ряски це відбувається відокремленням від материнської рослини пагона, який розвивається у нову рослину.

Найбільш розповсюджене у насінних рослин вегетативне розмноження кореневищами, надземними повзучими пагонами; цибулинами, коренями на яких утворюються додаткові бруньки.

Надземні повзучі пагони (вуси, столони) в вузлах утворюють додаткові корені, а в пазухах листків бруньки, що дають вертикальні пагони, вкриті листками. Міжвузля повзучих пагонів відмирають і нові рослини втрачають зв'язок з материнською (суниця, перстач).

Кореневищами розмножуються більшість багаторічних трав. На кореневищах утворюються бруньки, з яких розвиваються надземні пагони, що перетворюються в самостійні рослини. Так розмножуються хвощ, пирій, деревій, яглиця, півники, конвалія.

Цибулинами розмножується багато трав'янистих однодольних рослин з родини лілійних і амарилісових (цибуля, тюльпан та ін.).

Бульбами розмножуються картопля, жоржини, цикламен.

Кореневими паростками розмножуються осот, шипшина, бузок. При цьому пагони розвиваються з додаткових бруньок, які утворюються на коренях. Після відмирання коренів, що сполучали дочірні рослини з материнськими, нові рослини стають самостійними.

Виводкові бруньки — це маленькі зачаткові пагони, що утворюються в пазухах листків або в суцвіттях. Опадаючи з материнських рослин, вони вкорінюються (росичка, бріофілум). Іноді виводкові бруньки можуть видозмінюватися у цибулинки (зубниця, лілія, тонконіг бульбистий), або бульбочки (гірчак живородний).

Частинами стебел (стебловими живцями) розмножуються кактус, елодея, верба.

Штучне розмноження — це вегетативне розмноження, яке немає місця у природі і пов'язане з хірургічним відокремленням від рослини її частин. Його найчастіше використовують у випадках, якщо рослина за даних умов не утворює насіння або насіння не зберігає властивостей сорту, а також для прискореного розмноження рослини або сорту.

Є багато способів штучного вегетативного розмноження.

Розмноження паростками. Так розмножують малину, вишню, сливу, ожину, черемху, обліпиху.

Поділ куща застосовується при розмноженні деяких кущових (смородина) і декоративних трав'яних багаторічників (примула, стокротки, дельфініум, флокси) і овочевих рослин (щавель, ревінь).

Розмноження відгілками здійснюють методом присипання землею пригнутих бічних пагонів маточної рослини. Після вкорінення їх відокремлюють від материнської рослини і пересаджують на нове місце. Так розмножують агрус, фікус, гвоздику, троянду, олеандр, азалию, виноград та ін.

Живцювання. Живець — частина вегетативного органа, яку використовують для розмноження.

Стебловими живцями розмножують виноград, троянду, смородину, вербу, кімнатну герань тощо. Стеблові живці поділяють на зимові (безлисті) і літні — зелені, з листками. Зимовими живцями розмножують смородину, виноград, вербу, тополь, а літніми — троянду, тую, огірки, дині, томати, баклажани, перець, картоплю.

Кореневими живцями розмножують хрін, шипшину, троянду, сливу, вишню, малину, яблуню, ліщину, брусницю та ін.

Листковими живцями розмножують бегонію, глоксинію, портулак, колеус, гіацинт, томати.

Висаджений у ґрунт живець вкорінюється і дає пагін. На стеблових живцях пагін формується з пазушних бруньок. На листових і корневих живцях — з додаткових бруньок. Додаткові корені утворюються ендогенно з калюсу.

Живцювання широко використовується для одержання методом культури тканин і органів безвірусних сортів картоплі, томатів та ін. Для цього на штучному поживному середовищі з конуса наростання бруньки вирощують пагони. Їх, у свою чергу, розмножують живцюванням, одержуючи певну кількість безвірусних рослин. З цих рослин вирощують насіннєвий матеріал, який вже можна висівати і за умов виробництва.

Щеплення (трансплантація) — зрощування зрізаних живців або бруньок однієї рослини — розмножуваної (прищепи) з іншою — укоріненою (підщепою).

Відомо близько 100 різноманітних способів щеплення, однак їх можна звести до трьох принципово різних: зближення, або аблакткування; копулювання, або щеплення живцем; або щеплення вічком.

Плодові рослини головним чином розмножуються щепленням.

Особливостями вегетативного розмноження є такі:

- у потомстві досить повно і точно відтворюються властивості й ознаки материнської рослини і тому воно є найпристосованішим до певних умов існування;
- потомство формується за рахунок материнської рослини і тому більш життєздатне;
- потомство, відокремлюючись від материнської рослини, здатне більш ефективно вести конкурентну боротьбу;
- потомство раніше вступає в пору плодоношення;
- вегетативне розмноження може здійснюватися за умов менш сприятливих, ніж розмноження насінням;
- вегетативне розмноження дозволяє окремим особинам швидше займати панівне положення у фітоценозі, наприклад розростання повітряно-водних рослин біля берегів.

4. 2. Нестатеве, або безстатеве розмноження. Нестатеве розмноження здійснюється спеціалізованими зачатками, що утворюються організмом — зооспорами або спорами.

Спорами розмножується більшість нижчих рослин (водорості, гриби) і майже всі вищі, крім насінних. Найчастіше спора — це одна, рідше дві мікроскопічні клітини, які при відокремленні від материнської рослини здатні проростати у нову особину. Оболонка спори має нерівномірне потовщення, і спора проростає крізь непотовщені місця у оболонці. Цитоплазма спор багата на поживні речовини. У ній є ядро, мітохондрії, пластиди або пропластиди.

Спори бувають двох типів: зооспори й апланоспори.

Зооспори — спори, що, як правило, мають джгутики, за допомогою яких вони пересуваються у водному середовищі. У них немає твердої полісахаридної оболонки. Зооспори характерні для нижчих рослин, що живуть у воді.

Нерухливі спори (апланоспори) не мають органів пересування. Вони переносяться пасивно водою або вітром і захищені від висихання твердою оболонкою. Такі спори характерні для сухопутних нижчих і для всіх вищих спорових рослин. У останніх оболонка спори найчастіше подвійна і складається з *інтини* і *екзини*.

Формуються спори у спеціальних органах — спорангіях, а зооспори — в зооспорангіях. Це так звані ендоспори. Але спори можуть утворюватись і на поверхні організму рослини. Це екзоспори. На-

приклад, кондієспори у деяких грибів.

У нижчих рослин, наприклад водоростей, грибів, спорангієм є одна клітина, спори формуються поділом її вмісту і виходять назовні при розкритті клітинної оболонки спорангія.

У вищих спорових рослин спорангій — це багатоклітинний орган, що має одно- або багат шарову стінку. В середині молодого спорангія формується спорогенна тканина, з клітин якої мейотичним поділом утворюються спори.

У одноклітинних рослин (хламідомонада, хлорела) спорангієм є сама рослина.

Спори різняться між собою за походженням: нестатеві і статеві.

Нестатеві спори утворюються мітозом. Вони проростають у нову особину, подібну до материнської.

Статеві спори розвиваються після статевого процесу. Клітини таких спор утворюються мейозом. Вони найчастіше проростають несхожими на материнську рослину.

У багатьох вищих рослин (деякі плауноподібні і папоротеподібні і усі насінні) спори різняться за розмірами. Вони бувають дрібненькі — мікроспори і більші — мега- або макроспори. Це явище одержало назву різноспоровості. Мікроспори проростають у чоловічі гаметофіти, а мегаспори — у жіночі.

Для нестатевого розмноження характерні такі особливості: дуже висока інтенсивність розмноження; швидке розселення виду як результат високої інтенсивності розмноження; висока однорідність потомства, яке повторює ознаки і властивості материнської рослини; збереження чисельності виду завдяки вищій здатності спор переносити несприятливі умови.

4.3. Статеве розмноження. *Статевим* називають такий тип розмноження, при якому нові особини утворюються внаслідок статевого процесу, суть якого полягає у взаємній асиміляції (злитті) двох фізіологічно неоднорідних клітин. Через це утворюється нова клітина — зигота. При цьому зливаються цитоплазми і ядра клітин, хромосоми об'єднуються у ядрі зиготи, і тому її ядро має кількість (набір) хромосом вдвоє більшу, ніж в ядрах клітин, що зливаються. Кожна хромосома у ядрі зиготи зберігає свою індивідуальність. У зиготі об'єднується спадковий матеріал двох генетично нетотожних батьків, у цьому і полягає біологічна суть статевого процесу, забезпечуючи появу генетично більш різноманітного потомства з озна-

ками материнського і батьківського організмів. Тому потомство, що утворюється внаслідок статевого процесу, є більш життєвим чи краще пристосованим до різних умов. Після деякого періоду спокою клітина зиготи ділиться і дає початок новій особині.

Різноманітність форм статевого процесу можна об'єднати у дві групи: *гаметогамія і агаметогамія*. Суть першої, більш досконалої, полягає у злитті спеціалізованих зачатків — гамет. Для другої характерне злиття гаплоїдних соматичних клітин.

Відомо три типи досконалого статевого процесу у формі гаметогамії: ізогамія, гетерогамія і оогамія.

Ізогамія — найпростіший тип статевого процесу, де ще не виробилась морфологічна диференціація статей. Гамети однакові, обидві рухливі, оскільки мають джгутики, однакові за формою і розмірами. Зливаючись попарно, утворюють зиготу, яка вкривається оболонкою. Після деякого періоду спокою зигота проростає у нову особину. Ізогамія властива деяким водоростям і грибам.

Гетерогамія є наступним етапом еволюції статевого процесу. При гетерогамії обидві гамети рухливі, мають джгутики, різні за розмірами. Менша — чоловіча, а більша, часто менш рухлива — жіноча гамета. Утворюються гамети в гаметангіях. Цей статевий процес властивий хітридієвим грибам, зеленим і бурим водоростям.

Оогамія — тип статевого процесу, при якому гамети дуже різні, чоловічі — дрібні і мають джгутики. Вони дуже рухливі і носять назву сперматозоїдів. Сперматозоїди утворюються в антеридіях. Жіноча гамета велика, нерухлива, бо немає джгутиків. У цитоплазмі її міститься багато поживних речовин, за рахунок яких на перших етапах після запліднення формується нова рослина. У нижчих рослин яйцеклітина формується у одноклітинному гаметангії — оогонії, а у вищих — у багатоклітинному архегонії. Оогамія має місце у багатьох нижчих і в усіх вищих рослин.

У більшості насінних рослин чоловічі гамети у процесі еволюції втратили джгутики і здатність самостійно рухатись. Це спермії. У насінних рослин нерухливі дрібненькі чоловічі гамети досягають також нерухливої великої яйцеклітини за допомогою пилкової трубки. Така форма статевого процесу носить назву *сифоногамії*.

Агаметогамія зустрічається порівняно рідше і тільки у нижчих рослин (водорості, гриби). Основні форми агаметогамії, як недосконалого статевого процесу, такі: хологамія, кон'югація, зигогамія,

гаметангіогамія.

Хологамія проявляється у злитті протопластів двох особин. Зустрічається у одноклітинних зелених водоростей кластеріума і дуналієли. Хологамія веде до скорочення числа особин.

Кон'югація — це статевий процес, який полягає у злитті протопластів двох рівноцінних клітин, що не диференційовані на чоловічі і жіночі. При цьому протопласт з однієї клітини переливається в іншу. Властива кон'югація зеленим водоростям — кон'югатам.

Зигогамія — тип статевого процесу грибів зигоміцетів, при якому зливаються дві різностатеві або фізіологічно спеціалізовані ділянки міцелію.

Гаметангіогамія — тип статевого процесу у нижчих рослин, при якому зливається вміст двох багатоядерних клітин (гаметангіїв), не диференційованих на спеціалізовані одноядерні статеві клітини (гамети). Ядра (чоловічі і жіночі) двох прокопулюваних гаметангіїв зливаються попарно. Властива сумчастим і деяким іншим грибам.

У життєвому циклі усіх вищих і багатьох нижчих рослин статеве і нестатеве розмноження чергуються.

Рослини, на яких утворюються органи статевого розмноження, називаються статевим поколінням, або *гаметофітом*. У статевих органах гаметофітів утворюються гамети.

Рослини, на яких утворюються органи нестатевого розмноження, називаються нестатевим поколінням, або *спорофітом*. На спорофіті утворюються органи нестатевого розмноження, в яких розвиваються спори.

Одночасно з чергуванням поколінь відбувається зміна ядерних фаз. На диплоїдному спорофіті шляхом мейозу утворюються гаплоїдні спори. З них виростає гаплоїдний гаметофіт. При злитті гаплоїдних гамет утворюється диплоїдна зигота, з якої розвивається диплоїдний спорофіт і т.д.

У більш давніх примітивних рослин у циклі розвитку переважає статеве покоління — *гаметофіт*, гаплоїдна фаза. Більш високоорганізованим рослинам, навпаки, властиве при чергуванні поколінь переважання нестатевого покоління — спорофіта, диплоїдної фази.

Завдяки чергуванню поколінь поєднується два способи розмноження: нестатеве і статеве. При цьому за рахунок нестатевого розмноження збільшується кількість особин, а статеве — збагачує спадковість потомства.

Простежимо за чергуванням поколінь на прикладі щитника чоловічого. Спорофіт щитника чоловічого складається з кореневища, додаткових коренів і листків — вай. Влітку з нижнього боку на вайях утворюються сукупності спорангіїв — *соруси*. В спорангіях з диплоїдних клітин спороносної тканини мейотичним поділом утворюються гаплоїдні спори. Вони, потрапляючи у сприятливі умови на ґрунті, проростають у гаплоїдні двостатеві рослини — заростки, або гаметофіти. На гаметофіті, що має вигляд серцеподібної вегетативної пластинки з ризоїдами, утворюються органи статевого розмноження — антеридії і архегонії. В антеридіях з гаплоїдних клітин сперматогенної тканини мітозом утворюються гаплоїдні сперматозоїди, а в архегонії — гаплоїдна яйцеклітина. При наявності води (дощ, роса) сперматозоїди підпливають до архегонія, проникають усередину його і запліднюють яйцеклітину. Утворюється диплоїдна зигота, яка мітотичним поділом розвивається у диплоїдний зародок спорофіта. Із зародку через деякий час на гаметофіті формується спорофіт. Таким чином, спорофіт і гаметофіт є різними етапами розвитку рослини.

Контрольні запитання та завдання

1. Які основні способи розмноження? Порівняти їх особливості.
2. Як здійснюється вегетативне розмноження рослин?
3. Які існують способи штучного вегетативного розмноження рослин?
4. Як здійснюється нестатеве розмноження рослин?
5. Опишіть форми вегетативного розмноження у грибів. Які прискотсування до вегетативного розмноження у них виробились?
6. Чим відрізняються вегетативне і власне нестатеве розмноження рослин?
7. Який тип розмноження називають статевим?
8. Які типи статевого процесу у формі гаметогамії відомо?
9. Опишіть основні форми агаметогамії як недосконалого статевого процесу.
10. Як відбувається чергування поколінь у рослин? У чому полягають переваги чергування поколінь?

8. СИСТЕМАТИКА РОСЛИН

Систематика — це розділ ботаніки, що займається класифікацією рослин з урахуванням їх еволюції. Завданням систематики є опис і визначення всіх існуючих і викопних рослин, а також розмежування їх за таксонами (одиницями) певного рангу. В зв'язку з цим розрізняють флористичну і філогенетичну систематики. Метою *флористичної* систематики є опис усіх видів рослин земної кулі, тобто складання інвентарного списку, а *філогенетичної* — побудова системи рослинного світу, яка б пояснювала історичний розвиток рослин і споріднені зв'язки між рослинами на всіх рівнях.

Значення систематики дуже велике, оскільки опрацювання наукових основ генетики, селекції, охорони природи неможливе без знання філогенетичних зв'язків родин, до яких належать види, що вивчаються.

На Землі нараховується близько 500 тис. видів рослин. Весь рослинний світ поділяється на дві великі групи: нижчі рослини і вищі, або листкостеблові.

До нижчих рослин належать одно- і багатоклітинні організми, вегетативне тіло яких (слань або талом) немає органів (кореня, стебла, листків). Їх статеві органи переважно одноклітинні. До нижчих рослин належать прокаріотичні та еукаріотичні водорості, а також слизовики, гриби і лишайники.

До вищих належать рослини, переважна більшість яких розчленовуються на корінь, стебло і листок; мають справжні тканини і стелу, багатоклітинні статеві органи. Це мохоподібні, риніофіти, псилотови, плауноподібні, хвощеподібні, папоротеподібні, голонасінні, квіткові (покритонасінні). Усі вищі рослини, крім квіткових, мають жіночий статевий орган архегоній, через що їх ще називають архегоніальними.

5.1. Номенклатура рослин. У системі рослин таксони (систематичні одиниці) розміщуються у певному порядку (ієрархії). До основних систематичних одиниць належать такі: відділ, клас, порядок, родина, рід, вид. Кожен з цих таксонів може ділитися на проміжні одиниці: підвідділи, підкласи, підродини і т.п. Деякі систематики у межах виду також виділяють внутрішньовидові одиниці: підвиди, різновидності, форми. Найвищою систематичною одиницею є відділ, а основною (елементарною) — вид. З часів К. Ліннея для позначення виду вживається бінарна номенклатура, згідно з якою

кожен вид називається двома словами — як іменник і прикметник, з яких перше означає належність до роду, а разом — назву виду, наприклад, рдесник блискучий, латаття біле, ряска мала. Ця номенклатура стала міжнародною з уживанням латини.

Вид. Перше визначення виду в біології було введене англійським природодослідником Д. Реєм у 1686 р. За Реєм, вид — це сукупність нащадків рослин, що походять з насіння однієї рослини, тобто він ототожнював поняття «виду» і «сорту».

Шведський вчений К. Лінней трактував вид як основну форму існування живої природи, її реальну й елементарну одиницю. Вид, за Ліннеєм, це «сукупність рослин, що своїми спадковими і морфологічними ознаками дуже подібні між собою і добре відрізняються від інших рослин». Ліннею належить ідея реальності, універсальності виду, але недоліком його концепції був погляд про сталість видів. Сталість виду в процесі безперервного розмноження при зміні поколінь і при розселенні в різні умови середовища тлумачилась ним як повна незмінність.

У кінці XVIII – на початку XIX ст. формуються зачатки раннього еволюціонізму, виразником ідей якого був французький вчений Ж.Б. Ламарк. Однак переконаний у тому, що види еволюціонують, змінюються, Ламарк не зміг поєднати ідею еволюції виду з фактом його реальності у природі. І тому в процесі пізнання виду як історичного явища виникла альтернатива: або «реальний незмінний вид» або «розвиток без видів».

Вичерпне трактування виду було дано Ч. Дарвіним у праці «Проходження видів шляхом природного добору, або збереження обраних порід у боротьбі за життя» (1859). Застосування історичного методу дало можливість синтезувати ідею реальності і еволюції виду. Ч. Дарвін довів реальність виду на фоні його еволюції, вважаючи вид явищем історичним. Вид виникає, досягає повного розвитку, занепадає при зміні умов середовища і появі конкурентів у життєвій боротьбі, потім згасає.

Великий внесок у вивчення проблеми виду зробили вчені К.А. Тімірязев, який звернув увагу на те, що вид — це поняття не тільки формально-логічне, а й природно-історичне; С.І. Коржинський, Й.К. Пачоський, В.Л. Комаров, М.І. Вавілов, К.М. Завадський.

В.Л. Комаров у праці «Вчення про вид у рослин» (1940) узагальнив всі відомі на той час погляди на проблему виду і сформував його

го так: «вид — це сукупність поколінь, яка походить від спільного предка і під впливом навколишнього середовища і боротьби за існування відособлена відбором від іншого світу живих істот, разом з тим вид — це певний етап у процесі еволюції».

Внаслідок детального і тривалого вивчення культурних рослин М.І. Вавілов констатував, що вид — це «відокремлена складна рухома морфологічна система, пов'язана в своєму генезисі з певним середовищем і ареалом». Цим самим М.І. Вавілов спростував погляди про неподільність виду і довів його поліморфну природу.

У цілому вчення про вид — це одна із складних галузей біології і загальновизнаного визначення виду поки що не існує. Але більш-менш прийнятним вважається таке: вид — це сукупність популяцій особин, здатних до схрещування з утворенням плідного потомства, яке населяє певний ареал, має спільні морфологічні й фізіологічні ознаки і типи взаємовідносин з абіотичним і біотичним середовищем і відокремлених від інших таких же груп особин практично повною відсутністю перехідних форм.

5.2. Форми життя на Землі. У біосфері існує близько 5 млрд різних організмів. Більшість з них мають клітинну будову. Але існують живі істоти, які складаються лише із молекули нуклеїнової кислоти (ДНК або РНК) й білкової оболонки — віруси. Вони є найпростішою формою життя — доклітинною.

У більшості живих організмів тіло складається з однієї (одноклітинні) або багатьох (багатоклітинні) клітин. На підставі особливостей будови клітин клітинні організми поділено на дві групи: прокаріоти і еукаріоти. Виявлено і третю форму — мезокаріоти — організми з проміжним типом організації генетичного апарату.

Прокаріот (від лат. про — раніше, до й грец. каріон — ядро) означає доядерний. Такі живі організми не мають сформованого ядра і генетичний матеріал у них міститься у вигляді молекули ДНК безпосередньо в протоплазмі клітини, не захищений ядерною оболонкою. До прокаріотів відносяться бактерії і синьо-зелені водорості.

Еукаріот у перекладі з грецької означає: той що має справжнє ядро. Клітини еукаріотів містять справжнє ядро, відокремлене від цитоплазми подвійною мембраною. До еукаріотів належать усі тварини й вищі рослини, одно- і багатоклітинні водорості, гриби.

6. ВОДРОСТІ (ALGI)

6.1. Загальна характеристика водоростей

Поняття «водорості» (Algae) є не систематичним, а біологічним. Слово «водорості» означає рослини, які живуть у воді. Але в ботаніці цей термін має вужче значення, і не всі рослини, які можна побачити у водоймах з наукової точки зору можна називати водоростями. З іншого боку, саме водорості ми часто просто не помічаємо у водоймах, оскільки більшість водоростей не можна побачити неозброєним оком.

Придивившись до різних водойм, особливо до озер і ставків, ми у першу чергу помічаємо насінні, або квіткові, рослини, завдяки їх розміру і великій кількості. Біля берегів ростуть очерет і рогіз, які прикріплюються корінням до дна водойми, а стебло з листям і квітками піднімаються над водою. Далі від берега можна знайти рослини з плаваючим на поверхні води листям і квітами, які лише трохи піднімаються над водою, наприклад латаття біле або глечики жовті. Іноді вся поверхня ставу буває повністю затягнута плаваючими дрібними зеленими пластинками ряски. І, нарешті, дуже численні рослини цілком занурені у воду. Деякі з них прикріплені до дна, наприклад, більшість рдесників, елодея і водопериця; інші з дном не пов'язані — пухирник і кушир. Всі ці рослини, які б вони не були різні на вигляд, є насінними, або квітковими, хоча деякі з них майже ніколи не квітнуть і не утворюють насіння, а розмножуються переважно вегетативно. Для цих рослин науковий термін «водорості» непридатний, їх називають водними рослинами.

Окрім насінних водних рослин, у водоймах можна зустріти і представників вищих спорових рослин — мохів, хвощів і папоротеподібних. Більшість мохів — вологолюбні рослини, але типово водяних, таких, що ростуть зануреними у воду, серед них не так багато. Один з найвідоміших — мох фонтиналіс, який створює у воді ставів і річок темно-зелені дерновини із стебел, вкритих листям розміром до 8 мм. Біля берегів росте водяний хвощ, з характерними кільцями бічних гілочок. На мулистих мілководдях неглибоких чистих стоячих водойм і водойм з повільною течією дуже рідко можна побачити водяну папороть сальвінію, яка занесена до Червоної книги України.

Нарешті, продовжуючи дослідження водойми можна помітити і справжні водорості. До них відносяться, наприклад, великі зелені

скупчення так званої твані, що плаває в літній час поблизу від поверхні води в ставках і затишних місцях річок і озер. Різноманітні зелені і синьозелені плівки та пухкі нарости на каменях, колодах і палях також утворені водоростями. У літній час вода в ставках часто буває забарвлена в зеленуватий колір, і якщо зачерпнути її склянкою, то на просвіт можна помітити в ній найдрібніші водорості у формі плаваючих точок, пластивців або кульок. Тут можна побачити і більші за розміром водорості у вигляді простих або розгалужених ниток, або і великі харові водорості, зовні схожі на хвощ, з характерними кільцями бічних пагонів.

Крім того, значна кількість мікроводоростей зустрічаються і на суші: на поверхні і в товщі ґрунту, на деревах, каменях і т.п.

Чим же всі ці рослини, що об'єднуються під поняттям «водорості», відрізняються від інших рослин?

У морфологічному відношенні для водоростей найістотнішою ознакою є відсутність (навіть при дуже складній зовнішній розчленованості тіла) справжніх органів – стебел, листя і коріння, які є типовими для вищих рослин. Тіло водоростей являє собою талом або слань.

Водорості розмножуються або вегетативно, або за допомогою спор, тобто відносяться до спорових рослин (на відміну від насінних, або квіткових, рослин).

Вегетативне розмноження – брунькуванням, поділом клітини надвоє, багатоклітинні нитчасті водорості розмножуються уривками ниток, харові – розпадинням колоній і “бульбочками”.

Власне нестатеве розмноження – це розмноження спорами, рухомими (зооспорами) або нерухомими (апланоспорами). Спори утворюються в спеціальних органах – спорангіях або всередині вегетативних клітин.

Статеве розмноження або відтворення за допомогою статевих клітин – гамет, які зливаючись утворюють зиготу. Після періоду спокою зигота проростає, утворюючи зооспори або нову рослину. У морських водоростей зигота проростає без періоду спокою.

Є чотири типи статевого процесу у водоростей – ізогамія, гетерогамія, оогамія і кон'югація.

Розвиток спор або гамет у водоростей залежить від умов оточуючого середовища. Якщо вони сприятливі – розмноження нестатевим шляхом, у несприятливих утворюються гамети. Інколи спори і

гамети утворюються в клітинах однієї особини, але частіше спори на одних особинах (спорофітах), а гамети на гаметофітах. Гаметофіт може бути одностатевим або двостатевим. У одних водоростей спорофіт і гаметофіт зовнішньо подібні і у циклі розвитку рівнозначні, у інших переважає гаметофіт, а спорофіт – недовговічна мікроскопічна рослина або навпаки недорозвинутий гаметофіт.

У більшості водоростей редукційний поділ (мейоз) проходить при проростанні зиготи і весь життєвий цикл проходить у гаплоїдній фазі, а диплоїдна представлена зиготою. У деяких водоростей редукційний поділ проходить у гаметангіях перед утворенням гамет, тоді у їх життєвому циклі переважає диплоїдна фаза, а гаплоїдна представлена лише гаметами. Таку зміну гапло- і диплофаз називають зміною ядерних фаз.

Водорості містять хлорофіл, завдяки якому вони здатні асимілювати на світлі вуглекислий газ, тобто харчуватися фототрофно. Більшість водоростей характеризуються здатністю до фотоавтотрофного способу живлення і містять хлорофіл. Проте серед них відомі і безбарвні, і навіть беспластидні організми, що живляться гетеротрофно (сапротрофи, паразити і організми з голозойним способом живлення). Вони втратили здатність до фотоавтотрофного способу живлення в результаті пристосування до особливих умов існування в багатих органічними речовинами біотопах.

Отже, водорості — це нижчі спорові рослини, тіло яких не розчленоване на органи, а являє собою талом, або слань, вони містять у своїх клітинах хлорофіл і живуть переважно у воді. За будовою тіла водорості — від мікроскопічних організмів — одноклітинних, колоніальних і багатоклітинних, до великих за розмірами рослин різної форми. Велику різноманітність мають способи розмноження і будова органів розмноження. Навіть за забарвленням водорості неоднакові, оскільки одні містять лише хлорофіл, інші — ще ряд додаткових пігментів, що забарвлюють їх в різні кольори.

Альгологія, фікологія — це розділ ботаніки, наука, що вивчає водорості. Особливе значення для розвитку сучасної альгології мало удосконалення електронно-мікроскопічної техніки і методів біохімічного аналізу, а також розробка способів виділення чистих альгологічних культур і створення в різних країнах колекцій штамів водоростей. Все це стимулювало розвиток експериментальних робіт. Розширення об'єму альгологічних досліджень привело до істот-

ного збільшення інформації про водорості, у результаті чого відбулася подальша диференціація альгології, і на стику альгології з іншими науками виникли нові наукові напрями (палеоальгологічні, радіобіологічні та ін.).

6.2. Будова тіла водоростей

Вегетативне тіло водоростей представлене сланню, або таломом, не диференційоване на органи — корінь, стебло, листя і квіти. Водорості — це одноклітинні, багатоклітинні, неклітинні (сифональні) і сифонокладальні організми, що живуть поодинокі або створюють різноманітні угруповання. Розміри їх коливаються в широких межах: найдрібніші не перевищують 1 мкм в діаметрі, а найбільші — морські бурі водорості — досягають декілька десятків метрів у висоту. Форма і забарвлення їх також різноманітні і часто химерні. Поряд з простими округлими або видовженими зустрічаються водорості зі складно розчленованим тілом, що нагадує вищі рослини.

Величезну різноманітність водоростей можна звести до декількох типів морфологічної структури, які відповідають основним рівням морфологічної диференціації тіла водоростей у процесі їх еволюції. На даний час розрізняють такі типи структури: монадний, гемімонадний, кокоїдний, сарциноїдний, нитчастий, різнонитчастий, паренхіматозний, псевдопаренхіматозний, сифональний, сифонокладальний, амебоїдний.

Монадний (джгутиковий) тип структури. Найважливішою ознакою цього типу структури є наявність джгутиків — органоїдів руху. Рухомі джгутикові форми домінують серед евгленових, динофітових, криптофітових, рафідофітових, золотистих, спостерігаються у жовтозелених і зелених водоростей. У діатомових і бурих монадний тип структури у вегетативному стані відсутній, проте джгутикові стадії утворюються під час репродукції. Лише у червоних водоростей монадні форми і стадії не виявлені.

Завдяки наявності джгутиків швидкість руху монадних форм на 1—3 порядки перевищує швидкість рухомих мікроорганізмів, що не мають джгутикового апарату.

Основна форма клітини — краплеподібна, радіально- або білатерально-симетрична, зі звуженим переднім джгутиковим полюсом (рис. 6.1). Проте часто монадні організми відхиляються від цієї основної форми і можуть бути асиметричними, спіралевидними і т.д.

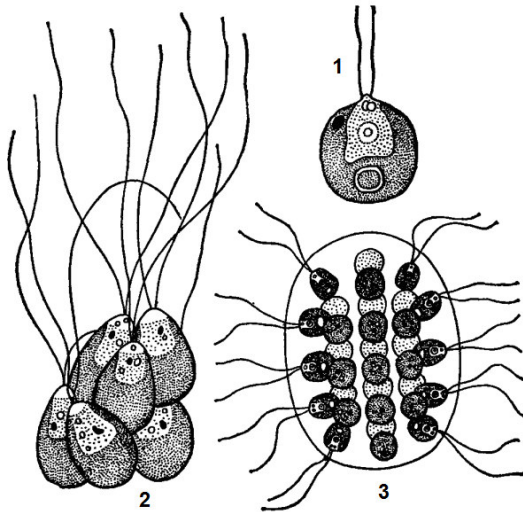


Рис. 6. 1. Монадна структура у зелених водоростей:
 1 – одиночна клітина хламідомонади (*Chlamydomonas*);
 2 – колонія піроботриса (*Pyrobotrys*), утворена зростанням клітин; 3 – колонія евдорини (*Eudorina*), утворена слизом

На передньому кінці клітини часто розташована глотка, що зазвичай виконує екскреторну функцію. Лише у небагатьох безбарвних джугтикових глотка функціонує як клітинний рот (цитостом) і служить для прийому твердої їжі. Тверді частинки їжі, що потрапили в глотку, переходять у травні вакуолі, що від'єднуються від глотки, які спускаються до клітинного анального отвору (цитопрокту), де неперетравлені частинки виштовхуються назовні.

Своєрідним органом, властивим водоростям з монадною структурою, є також скоротливі вакуолі, що виконують осморегуляторну функцію, слизисті тільця і жалкі структури, які виконують захисну функцію. Є стигма (вічко).

Ядро займає в клітині монадних організмів осьове, часто центральне, положення. Хлоропласти, різноманітні за формою, забарвленням і тонкою структурою, можуть бути осьовими або пристінними.

Тенденція до збільшення розмірів тіла виявляється у монадних організмів в утворенні різноманітних за формою і будовою колоній: ланцюжкових, кільцеподібних, пластинчастих, деревоподібних і ін.

Іноді клітини утримуються в колонії за допомогою тонких плазматичних ниток і слизу або без нього. Зеленим монадним організмам переважно властиві колонії типу ценобіїв з постійним для кожного виду числом клітин, не здатних до вегетативного клітинного поділу; зростання ценобіїв відбувається лише за рахунок збільшення розмірів клітин, що їх складають. На прикладі вольвоксових

(Volvocaceae) можна прослідкувати поступове ускладнення ценобі-їв, що досягає найвищого рівня у видів роду вольвокс (Volvox), між клітинами яких, диференційованих на вегетативні і генеративні, існує плазматичний зв'язок.

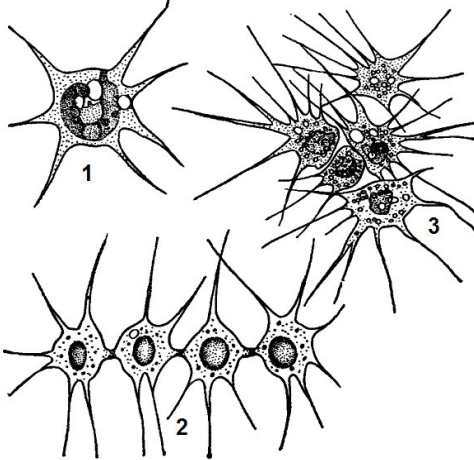
У несприятливих умовах монадні організми скидають або втягують свої джгутики, втрачаючи при цьому рухливість, і оточують себе густим слизом.

Монадний тип структури виявився еволюційно перспективним. На його основі розвинулися інші, складніші структури, пов'язані з втратою рухливості у вегетативному стані.

Амебоїдний (ризоподіальний) тип структури. Найхарактернішими ознаками, що визначає цей тип структури є відсутність міцних клітинних покривів і здатність до амебоїдного руху. Під амебоїдним рухом розуміють всі форми переміщення організмів за допомогою тимчасових утворень на їх поверхні — цитоплазматичних виростів — псевдоподій.

У клітинах амебоїдних водоростей є ядра, пластиди і інші органіди, властиві еукаріотам; нерідко спостерігаються також скоротливі вакуолі, стигми і базальні тіла, здатні виробляти джгутики.

Багато амебоїдних організмів ведуть прикріпленний спосіб життя. Вони можуть будувати будиночки різної форми, тонкі, ніжні, або товстостінні, грубі, безбарвні або забарвлені.



Нерідко амебоїди утворюють колонії різноманітних розмірів і форми, як з допомогою слизу, так і без нього (рис. 6.2).

Рис. 6. 2. Амебоїдна структура у золотистих водоростей: 1 – одиночні клітини хризамеби (Chrysaëba); 2 – рядове об'єднання клітин хризидіаструм (Chrysidiastrum); 3 – групове об'єднання клітин ризохризис (Rhizochrysis)

Амебоїдний тип структури розповсюджений не так широко, як монадний. Він спостерігається лише в тих відділах (золотисті, жовтозелені і динофітові), в яких різноманітно представлені монадні форми, причому між монадними і амебоїдними організмами існує поступовий перехід. Амебоїдний тип структури у водоростей є, на думку багатьох учених, виразом крайньої спеціалізації, еволюційною безвихіддю, що виникла в результаті пристосування монадних форм до особливих умов існування в біотопах, багатих органікою.

Гемімонадний (пальмелоїдний) тип структури. Характерним для цього типу структури є поєднання нерухомого рослинного способу життя з наявністю клітинних органоїдів, властивих монадним організмам: скоротливих вакуолей, стигм, джгутиків або їх похідних. Так, вегетативні клітини можуть мати джгутики, за допомогою яких вони обмежено пересуваються в межах колоніального слизу (*Gloeococcus*), або джгутики зберігаються в нерухомих клітинах в дуже редукованому стані (*Asterococcus*, *Chlorangiella*).

Клітини вкриті слизом або без нього, одиночні або в колоніях, прикріплені (мають спеціальні пристосування у вигляді слизистих подушечок, стебел або підшов) або вільноживучі.

У нейстонних водоростей спостерігаються спеціальні пристосування, що утримують їх в поверхневій плівці води, у вигляді плавальних ковпачків (рис. 6.3).

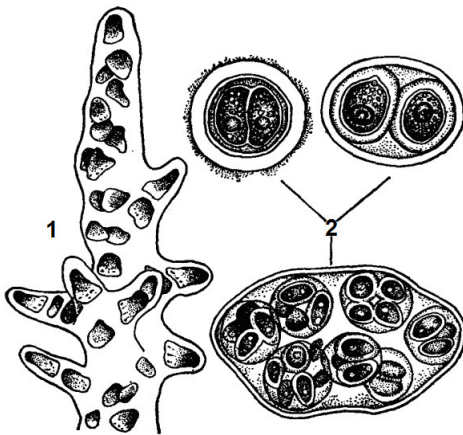


Рис. 6.3. Гемімонадна (пальмелоїдна) структура і пальмелоїдний стан:

1 – пальмелоїдна структура у золотистої водорості гідруруса (*Hydrurus*); 2 – пальмелоїдний стан у зеленої водорості хламідомонади (*Chlamydomonas*)

Виникнення гемімонадного типу структури було важливим етапом на шляху морфологічної еволюції водоростей від рухомих монадних до типово рослинних нерухомих форм.

Кокоїдний тип структури об'єднує одноклітинні і колоніальні водорості, нерухомі у вегетативному стані. Клітини кокоїдного типу оточені оболонкою і мають протопласт рослинного типу (з тоноп-

ластом, без скоротливих вакуолей, стигм, джгутиків).

Водорості кокоїдного типу мають різноманітну, часто химерну форму клітин від початкової кулястої до еліпсоїдної, веретеновидної, циліндричної, яйцевидної, грушовидної, спіральної, серцеподібної, блюдцеподібної, зірчасто-лопатевої і т.д. Їх різноманіття збільшується завдяки різним виростам — гранулам, шпилькам, шипикам, щетинкам і ін.

Клітини кокоїдних водоростей мають одне або багато ядер. Хлоропласти різноманітні за формою і положенням у клітині, іноді вони відсутні.

Кокоїдні водорості утворюють колонії різноманітної форми, в яких клітини об'єднуються за допомогою слизу або без нього (рис. 6.4).

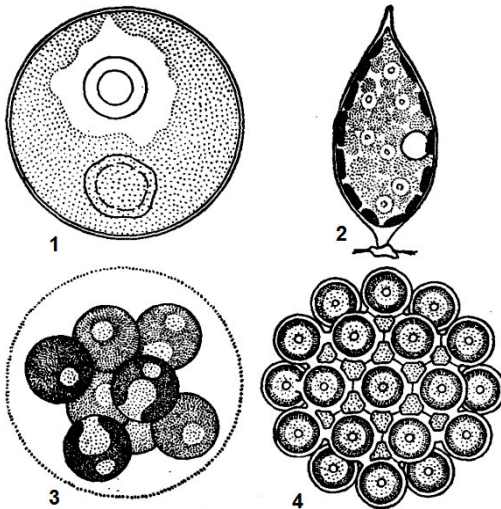


Рис. 6. 4. Кокоїдна структура у зелених водоростей:

1 – одиночна клітина хлорококу (*Chlorococcum*); 2 – одиночна клітина харціуму (*Characium*); 3 – колонія сфероцистиса (*Sphaerocystis*), утворена слизом; 4 – колонія, утворена зростанням клітин (*Coelastrum*)

Кокоїдний тип структури широко розповсюджений майже у всіх відділах еукаріотичних водоростей (за винятком евгленових і рафідофітових).

Сарциноїдний тип структури є поєднанням кокоїдного зовнішнього вигляду із здатністю до вегетативного клітинного поділу, що відбувається в різних площинах, завдяки чому утворюються скупчення з багатьох клітин, що згодом легко розпадаються. Це одноклітинні або колоніальні організми з неполярною будовою клітин і міцною клітинною оболонкою. Сарциноїдний тип структури властивий зеленим і жовто-зеленим водоростям.

Поява здатності до вегетативного клітинного поділу була однією з найбільш значних подій в еволюції рослинного світу, з яким пов'язано виникнення багатоклітинних макроскопічних рослин.

Нитчастий (трихальний) тип структури має найхарактернішу особливість – ниткоподібне розташування нерухомих клітин, що утворюються в результаті клітинного поділу, що відбувається переважно в одній площині. Їм властива найважливіша властивість рослинних організмів — здатність до необмеженого росту і можливість виникнення багатоклітинних макроскопічних таломів.

У простих випадках таломи нитчастої структури складаються з морфологічно подібних клітин. У багатьох водоростей морфологічні відмінності часто мають клітини на ділянках стоншення нитки, кінцеві клітини. При прикріпленому способі життя нижня клітина перетворюється на безбарвний ризоїд або стопу, позбавлену хлоропластів. Нитки можуть бути простими або розгалуженими, одно- або багаторядними, вільноживучими або прикріпленими, одиночними або об'єднаними в угруповання різного типу (рис. 6.5).

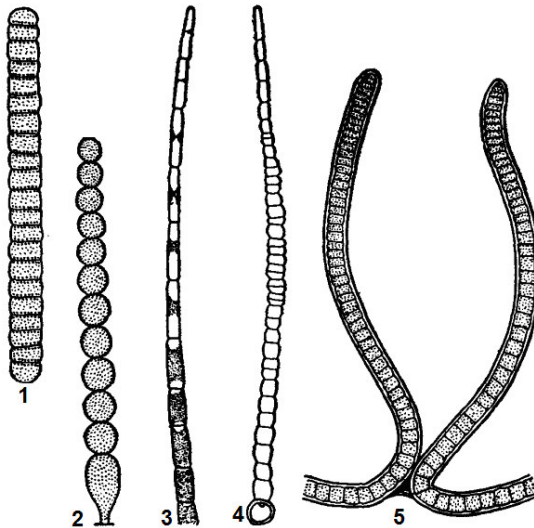


Рис. 6. 5. Нитчаста структура у синьозелених водоростей:

1 – найпростіша будова нитки з дифузним ростом у осциляторії (*Oscillatoria*); 2 – нитка з диференційованою основою у ендонемі (*Endonema*); 3 – верхівка нитки у ривулярії (*Rivularia*), витягнута у волосок; 4 – інтеркалярний ріст у глеотрихії (*Gloeotrichia*); 5 – апікальний ріст на кінцях гілочок у сцитонемі (*Scytonema*)

Нитчастий тип структури представлений серед синьозелених, зелених, червоних, жовтозелених, золотистих водоростей.

Різностигий (гетеротрихальний) тип структури виник на основі нитчастого унаслідок морфологічної диференціації різних ділянок у зв'язку з пристосуванням їх до виконання різних функцій: прикріплення, опорної, асиміляційної, відтворення і ін.

Різностигий талом складається переважно з горизонтальних ниток, що стелються по субстрату і виконують функцію прикріплення, і вертикальних ниток, що піднімаються над субстратом. Вони виконують асиміляційну функцію й несуть органи розмноження.

У деяких водоростей вертикальні нитки диференційовані на міжвузля і вузля, від яких відходять кільця бічних гілочок. Функцію прикріплення до субстрату виконують безбарвні ризоїди. Така будова спостерігається у харових водоростей.

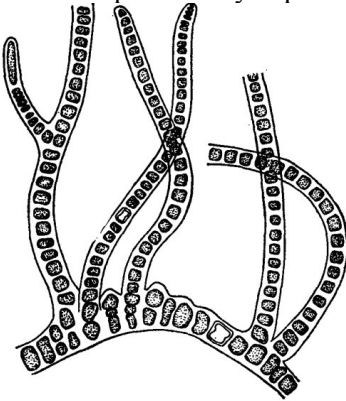


Рис. 6.6. Різностига структура у синьозеленої водорості фішерелі (Fischerella)

Різностига структура спостерігається у багатьох зелених, бурих, червоних, деяких синьозелених, жовтозелених і золотистих водоростей (рис. 6.6).

Виникнення і розвиток диференціації нитчастого талому було важливою подією в морфологічній еволюції водоростей, що зумовило появу нових великих таксонів, завоювання нових екологічних ніш і послужило відправним пунктом для розвитку паренхіматозного і псевдопаренхіматозного типів структури.

Псевдопаренхіматозний тип структури. Характерною особливістю псевдопаренхіматозного типу структури є утворення великих об'ємних багатоклітинних таломів, у результаті зрощення ниток розгалуженого різностигого талому, що часто супроводжується морфологічною диференціацією «тканин».

Оскільки останні за способом утворення відрізняються від справжніх тканин, їх називають несправжніми тканинами. Псевдопаренхіматозний тип структури — тупикова гілка в морфологічній еволюції водоростей.

Паренхіматозний (тканинний) тип структури. Подальша еволюція нитчастого і різнонитчастого таломів була пов'язана з виникненням здатності до поділу клітин первинних ниток в різних площинах з утворенням паренхіматозних таломів. Здатність до необмеженого росту і поділу клітин у різних напрямках призвела до утворення об'ємних макроскопічних таломів (рис. 6.7). В межах паренхіматозного типу структури спостерігається поступове ускладнення таломів від простих недиференційованих пластинок з дифузним ростом (*Porphyra*, *Ulva*) до складних таломів із тканинами, що виконують асиміляційну, провідну, запасуючу, опорну функції, і примітивними багатоклітинними органами.

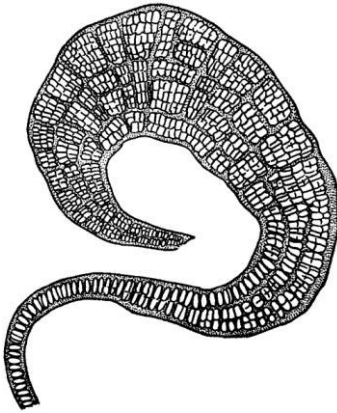


Рис. 6. 7. Паренхіматозна (пластинчаста) структура у зеленої водорості прازیоли (*Prasiola*): однорядна нитка, що розростається у одношарову пластинку

Тканинна структура представлена у бурих, червоних і зелених водоростей. Виникнення її було великою еволюційною подією. Воно привело до формування різноманітних морфологічних варіантів на даному рівні організації, до завоювання нових біотопів, закріпивши панування водоростей в рослинному світі водного середовища, подібно до домінування вищих рослин на суші. Паренхіматозний тип структури — найвищий зі всіх досягнутих в процесі еволюції ступенів морфологічної диференціації тіла водоростей.

Сифональний тип структури характеризується відсутністю всередині талому клітинних перегородок за наявності великої кількості органодів. Саме тіло водорості досягає порівняно великого розміру і певного диференціювання. Перегородки можуть з'являтися лише випадково, при пошкодженні талому або при утворенні репродуктивних органів. У обох випадках процес утворення перегородок відрізняється від способів їх формування в багатоклітинних рослинах.

Сифональний тип структури представлений у деяких зелених і жовтозелених водоростей (рис. 6.8). Цей напрям морфологічної

еволюції водоростей виявився тупиковим, таким, що не витримає конкуренції з магістральним еволюційним шляхом, що виник на основі вегетативного поділу клітин.

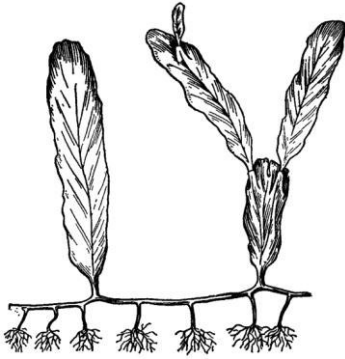


Рис. 6. 8. Сифональна структура у морської зеленої водорості каулерпи (*Caulerpa*) (частина талому)

Сифонокладальний тип структури. Основною ознакою сифонокладального типу структури є здатність до утворення з первинного неклітинного талому в результаті *сегрегативного поділу* складно влаштованих таломів, що складаються з первинно багатоядерних сегментів. Характерною особливістю сегрегативного поділу, що лежить в основі формування сифонокладального талому, є роз'єднаність процесів мітозу і цитокінезу.

Сифонокладальний тип структури відомий лише у зелених водоростей. Цей напрям морфологічної еволюції, що виник на базі сегрегативного поділу, хоч і призвів до формування нових таксонів і освоєння нових біотопів і екологічних ніш, але все-таки виявився ще однією тупиковою гілкою морфологічної еволюції рослин.

6.3. Екологічні групи водоростей

Для водоростей як фототрофних організмів основною умовою існування є наявність світла, джерел вуглецю і мінеральних речовин, а основним середовищем життя для більшості водоростей є вода. Крім того, на життя водоростей мають великий вплив і інші фізико-хімічні чинники зовнішнього середовища — хімічний склад субстрату, температура і т. д., які дуже відрізняються в різних місцях. Пристосованість водоростей до різних екологічних умов справді величезні. Водорості зустрічаються в різних водних, наземних і ґрунтових біотопах по всій земній кулі. Через широку пристосованість до зовнішніх умов, водорості розподіляються в різноманітні

екологічні угруповання, що пристосовані до певної амплітуди екологічних чинників.

У межах кожної водойми водорості можуть населяти товщу води, вільно плавати в ній, складаючи угруповання планктону, або поселятися на дні, утворюючи бентос.

Проте водорості можуть жити не лише у водоймах. За наявності періодичного зволоження багато водоростей успішно розвивається на різних наземних предметах — скелях, корі дерев і т.д. Сприятливим середовищем для розвитку водоростей служить також ґрунт. Таким чином, виділяють різні екологічні групи цих рослин: планктонні і бентосні, наземні і ґрунтові водорості, водорості снігу і льоду, водорості солоних водойм, водорості, що живуть у вапняковому субстраті. При проведенні флористичних досліджень зазвичай застосовують більш загальні класифікації, наприклад, водорості не водних місцепроживань ділять на 4 екологічні угруповання: 1) повітряні водорості (аерофітон); 2) наземні водорості (геофітон); 3) ґрунтові водорості (едафон) і 4) водорості усередині вапняного субстрату (ендолітофітон). У зарубіжних роботах все різноманіття неводних поселень водоростей відносять до двох типів: аерофільні і ґрунтові водорості, причому розростання водоростей на ґрунті відносять або до першого, або до другого типу.

Водорості водних місцезростань (гідрофітон). Водне середовище неоднорідне і має ряд особливостей, до яких пристосувалися різні живі організми.

Залежно від поширення у водному середовищі гідробіонтів поділяють на тих, які живуть у товщі води (планктон, нектон і нейстон) і тих, які поширені на дні водних об'єктів (бентос). Екологічні групи включають організми різного систематичного положення (водорості і вищі водні рослини, тварини, гриби, бактерії), які мають пристосування до життя у певній екологічній зоні.

Організми *планктону* не здатні протистояти течії, але мають спеціальні пристосування для зависання у товщі води – газові і ліпідні включення, які легші за воду і дозволяють зменшити загальну вагу тіла; збільшення площі поверхні тіла за рахунок зменшення розмірів, сплюскування і видовження, формування виростів або щетинок, що збільшує тертя об воду (рис. 6.9). За систематичною ознакою планктон підрозділяють на *фітопланктон*, *бактеріопланктон* і *зоопланктон*. Отже, *фітопланктоном* називають сукупність віль-

нопливаючих (у товщі води) дрібних, переважно мікроскопічних, рослин, основну масу яких складають водорості. Відповідно кожен окремий організм зі складу фітопланктону називають **фітопланктером**.

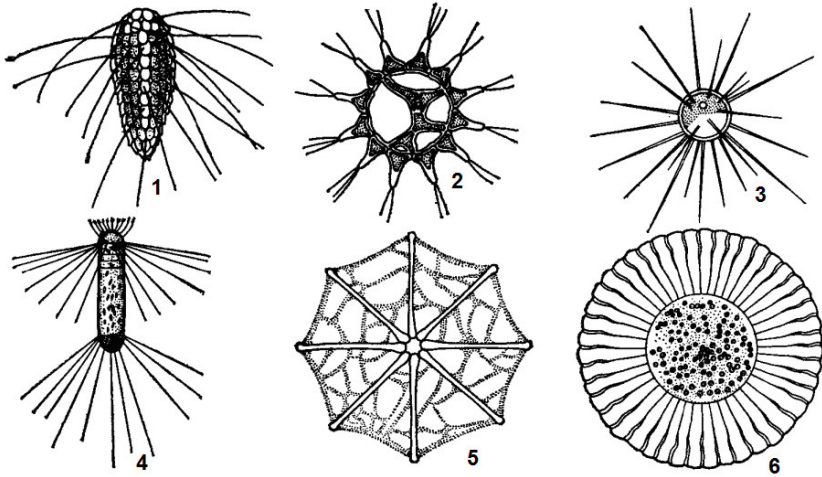


Рис. 6. 9. Пристосування до планктонного способу життя у водоростей із різних систематичних груп

1-4 – шипуваті форми (1 – маломонас (Mallomonas), одноклітинна джугтикова золотиста водорість з окремими лусочками на оболонці з відростками; 2 – колоніальна зелена водорість педіаструм (Pediastrum) з шипами на крайових клітинах; 3 – одноклітинна зелена водорість голенкінія (Golenkinia) з шипами, які всіюють оболонку; 4 – одноклітинна діатомея коретрон (Coretron) з трьома віночками відростків на панцирі); 5-6 – парашутні форми (5 – зірчаста колонія діатомеї астеріонели (Asterionella) зі слизистими тяжами між клітинами, що утворюють парашут; 6 – одноклітинна діатомея планктонієлла (Planktoniella) з плоскою формою панциру)

Полегшується маса клітини також шляхом зменшення її розмірів: розміри клітин у планктонних видів, як правило, менші, ніж у близькоспоріднених донних водоростей. У планктоні широко розповсюджені і найдрібніші організми, розміром у декілька мікрометрів, які створюють так званий нанопланктон.

Фітопланктон у житті великих водойм виконує ту ж роль, що і рослини на суші, тобто виробляє первинну органічну речовину, за рахунок якої прямо або опосередковано (через ланцюг живлення) існує решта живих організмів.

Видовий склад фітопланктону відрізняється у різних водних

об'єктах, а також в одному і тому ж водному об'єкті у різні сезони року. Він залежить від гідрофізичного і гідохімічного режиму.

Прісноводний фітопланктон має величезну різноманітність зелених і синьозелених водоростей. Особливо численні серед зелених одноклітинні і колоніальні вольвоксові і протококові: види хламідомонад (*Chlamydomonas*), гоніуму (*Gonium*), вольвоксу (*Volvox*), педіастрому (*Pediastrum*), сценедесмуса (*Scenedesmus*), ооцистиса (*Oocystis*), сфероцистиса (*Sphaerocystis*) і ін. Серед синьозелених численні види анабени (*Anabaena*), мікроцистиса (*Microcystis*), афанізоменона (*Aphanizomenon*), глеотрихії (*Gloeotrichia*) і ін.

Видова різноманітність діатомових тут нижча, ніж в морях (якщо не враховувати велику різноманітність тимчасово планктонних видів); за продуктивністю на одиницю поверхні води роль діатомових в прісних і морських водах у середньому співрозмірна.

Характерний у морському фітопланктоні рід хетоцерос (*Chaetoceros*) в озерах і ставах зовсім відсутній, а численні в морях ризосоленії (*Rhizosolenia*) у прісних водах представлені лише декількома видами.

У прісних водах відсутні кремнієві джгутикові і дуже рідкісні коколитофори, зате деякі інші джгутикові представлені різноманітно і нерідко у великій кількості. В основному це хризомонади — види дінобріону (*Dinobryon*), маломонасу (*Mallomonas*), уроглени (*Uroglena*) і ін., а також евгленові — евглена (*Euglena*), трахеломонас (*Trachelomonas*) і факус (*Phacus*); перші переважно в холодних водах, а другі — в теплих.

У кожен сезон переважаючого розвитку набуває одна з груп водоростей (діатомові, синьозелені, золотисті, евгленові або зелені), а в періоди інтенсивного розвитку часто домінує лише один вид. Особливо це характерно для прісноводних водойм. Так, взимку під кригою фітопланктон дуже бідний або майже відсутній через нестачу світла. Вегетаційний розвиток водоростей планктону як угруповання починається навесні, коли рівень сонячного випромінювання стає достатнім для фотосинтезу водоростей навіть під кригою. В цей час з'являються досить численні дрібні джгутикові — евгленові, динофітові, золотисті, діатомові. У період від скресання криги до встановлення температурної стратифікації, що зазвичай буває при прогріві верхнього шару води до 10—12°C, починається бурхливий розвиток холодолюбних діатомових. Влітку при температурі води

вище 15°C максимальний розвиток синьозелених, евгленових і зелених водоростей, аж до можливого «цвітіння» води (рис. 6.10).

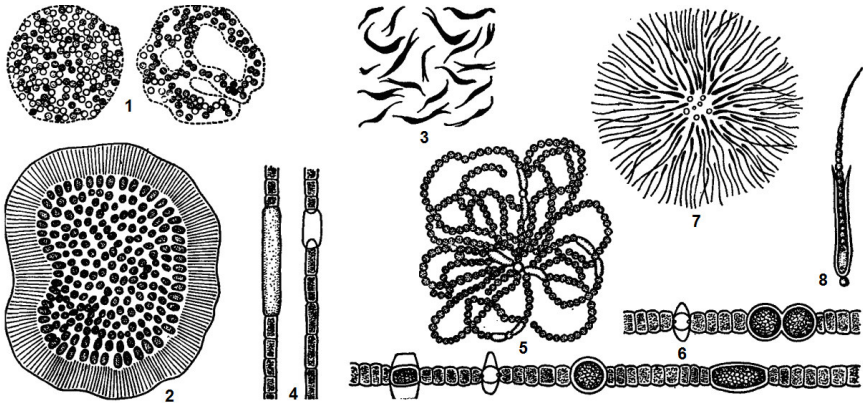


Рис. 6. 10. Планктонні синьозелені водорості з газовими вакуолями в клітинах, які викликають «цвітіння» води:

1 – дві колонії мікроцистіса (*Microcystis aeruginosa*), утворені безструктурним слизом; 2 – колонія вороніхії (*Woronichia naegeliana*) з штрихуватим зовнішнім слизом; 3,4 – афанізоменон (*Aphanizomenon flos-aque*) (3 – лусочки з ниток в натуральну величину, 4 – ділянки ниток при великому збільшенні); 5 – зібрані в клубочок нитки анабени (*Anabaena lemmermannii*); 6 – плаваючі окремі нитки анабени (*Anabaena scheremetievii*); 7,8 – колонія і окрема нитка глеотрихії (*Gloeotrichia echinulata*) при різному збільшенні

Морський фітопланктон складається в основному з діатомових і динофітових водоростей. З діатомових особливо численні представники класу центричних. Дуже різноманітний у морському фітопланктоні динофітові водорості. Ця група і в прісноводному фітопланктоні досить різноманітна, але налічує менше число видів, ніж у морському, а деякі роди представлені тільки в морях (*Dinophysis*, *Goniaulax* і ін.). Численні в морському фітопланктоні також вапнякові джгутикові — *Coccolithophoridophycidae*, представлені в прісних водах лише кількома видами, і кремнієві джгутикові, або силікофлагелляти, що зустрічаються виключно в морському планктоні.

Термін «планктон» за першим визначенням означав сукупність організмів, завислих у товщі води. Зараз до планктону відносять і організми нейстону.

Нейстон – сукупність гідробіонтів, які живуть на межі з повітряним середовищем біля плівки поверхневого натягу води. Одні з

організмів нейстону існують над плівкою води – епінейстон, інші – під плівкою – гіпонейстон.

Великі концентрації нейстонних організмів спочатку були виявлені в дрібних водоймах (ставах, ямах, в невеликих затоках озер) у тиху погоду при спокійній поверхні води. Пізніше різноманітні нейстонні організми, в основному дрібні тварини, були знайдені і в великих водоймах, зокрема в морях. До складу прісноводних водоростей нейстону входять види різних систематичних груп. Тут виявлені представники золотистих — хромуліна (*Chromulina*), кремастохризис (*Kremastochrysis*); з евгленових — евглена (*Euglena*), трахеломонас (*Trachelomonas*), а також деякі зелені — хламідомонада (*Chlamydomonas*), кремастохлорис (*Kremastochloris*), окремі види жовтозелених і діатомових водоростей.

У деяких видів нейстонних водоростей існують характерні пристосування до існування біля поверхні води. Наприклад, у видів наутококкуса (*Nautococcus*) є слизисті парашути, що утримують їх на поверхневій плівці. У кремастохризиса для цього служить лускатий парашут; у одного виду із зелених водоростей такий мікроскопічний парашут виступає над плівкою поверхневого натягу у вигляді конусовидного ковпачка (рис. 6.11).

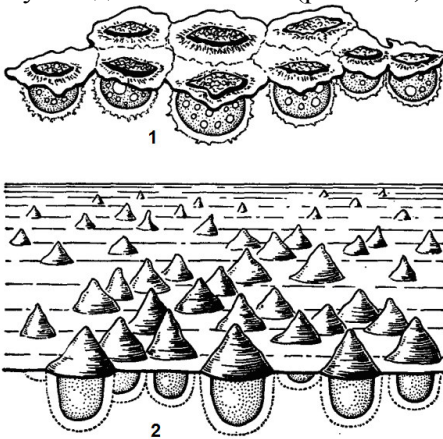


Рис. 6. 11. Водорості нейстону:

1 – лусочка кремастохризису (*Kremastochrysis*), що плаває на поверхні води, з декількох «парашутиків» з клітинами, що висять під ними; 2 – конічні «парашутики» кремастохлорісу (*Kremastochloris*) на поверхні води з підвішеними до них клітинами

В окремих випадках нейстонні організми розвиваються в такій кількості, що вкривають воду суцільною плівкою. Часом і планктонні водорості (особливо синьозелені) у період масового розвитку спливають до поверхні води, утворюючи величезні скупчення.

До екологічної групи **плейстону** (від грец. pleusis — плавання, pleo — пливу) відноситься сукупність водних організмів, що тримаються на поверхні води або напівзанурених у неї (тобто мешкають одночасно у водному і повітряному середовищі). Як правило, до складу плейстону відносять тваринні організми, а з рослин, наприклад, саргасові водорості.

До **бентосних** (донних) водоростей належать рослини, пристосовані до існування в прикріпленому стані на дні водойм і на різноманітних предметах і організмах, що знаходяться у воді. Залежно від місця росту серед бентосних водоростей розрізняють:

1) *епіліти*, які ростуть на поверхні твердого ґрунту (скелі, каменях і т. д.);

2) *епіпеліти* – населяють поверхню пухких ґрунтів (пісок, мул);

3) *епіфіти* – живуть на поверхні інших водних рослин;

4) *ендоліти*, або *свердлячі водорості*, що угвинчуються у вапняний субстрат (скелі, черепашки молюсків, панцирі ракоподібних);

5) *ендофіти* – поселяються в таломгах інших водоростей, але, на відміну від паразитичних видів, мають нормальні хлоропласти;

6) *паразити*, що живуть в таломгах інших водоростей, хлоропласти в клітинах не виражені.

Іноді водорості, що ростуть на предметах, споруджених людиною у воді (судна, плоти, буї), відносять до групи **перифітону**. Виділення цієї групи обґрунтовується тим, що ці організми (водорості і тварини) живуть на рухомих предметах або обтікаються водою. Крім того, ці організми віддалені від дна і, отже, знаходяться в умовах іншого світлового і температурного режимів, в інших умовах надходження біогенних речовин, джерелом яких служать донні відкладення. Іноді виділення перифітону обґрунтовують ще і практичними міркуваннями: це обростання, які можуть заподіювати практичний збиток, — зменшувати швидкість суден, засмічувати водозабірні отвори і трубопроводи. У перифітоні розвиваються водорості з різних систематичних груп (переважно зелені, синьозелені, діатомові і жовтозелені), що зазвичай володіють спеціальними органами (органоїдами) прикріплення у вигляді подошви, стопи, слизистих ниток. Наприклад, види родів улотрикс (*Ulothrix*), едогоніум (*Oedogonium*), афанохета (*Aphanochaete*), гідрурус (*Hydrurus*) і ін. Часто зустрічаються також синьозелені водорості, що прикріплюються до підводних предметів за допомогою слизу – види родів лін-

гбія (*Lyngbya*), осциляторія (*Oscillatoria*), ривулярія (*Rivularia*), глеотрихія (*Gloeotrichia*), носток (*Nostoc*) і ін., і діатомові, що щільно прилягають до субстрату безпосередньо нижньою стулкою зі швом – наприклад, види роду коконейс (*Cocconeis*) і ін.

Між епілітами, епіпелітами і епіфітами часто немає чіткої грані, особливо це стосується мікроскопічних бентосних водоростей. Правда, існують види, які живуть лише на інших водоростях і лише на певних видах. Наприклад, полісифонія шерстиста (*Polysiphonia lanosa*) росте виключно на аскофіллюмі *Ascophyllum nodosum*.

Для росту бентосних водоростей особливо важливе світло. Але ступінь його використання залежить від інших екологічних чинників: температури, вмісту біогенних речовин, кисню і неорганічних джерел вуглецю, а головне — від темпів надходження цих речовин в тіло рослини, що залежить від концентрації речовин і швидкості руху води. Як правило, місця з інтенсивним рухом води відрізняються значним розвитком бентосних водоростей.

Інтенсивному розвитку бентосних водоростей сприяє помірний вміст у воді біогенних речовин, джерелом яких служать поверхневий стік і донні відкладення. У прісноводних екосистемах такі умови створюються в неглибоких ставах, у прибережній зоні озер, у річкових затоках, а в морях — в дрібних затоках. Якщо в таких місцях є достатнє освітлення, твердий ґрунт і помірна течія, то створюються оптимальні умови для життя фітобентосу. За відсутності руху води і при недостатньому забезпеченні біогенними речовинами бентосні водорості ростуть погано.

Крім абіотичних чинників, розвиток бентосних водоростей залежить від присутності рослиноїдних тварин — морських їжаків, червононогих молюсків, ракоподібних, риб. У тропічних морях у деяких місцях риби повністю виїдають м'які зелені, бурі і червоні водорості. Червононогі молюски, повзаючи по дну, поїдають мікроскопічні водорості і дрібні проростки макроскопічних видів.

Переважаючими бентосними водоростями континентальних водойм є діатомові, зелені, синьозелені і жовтозелені нитчасті водорості, прикріплені або не прикріплені до субстрату. Це види таких родів: навікула (*Navicula*), діатома (*Diatoma*), гіросигма (*Gyrosigma*), кладофора (*Cladophora*), едогоніум (*Oedogonium*), улотрикс (*Ulothrix*), спірогіра (*Spirogyra*), мужоція (*Mougeotia*), зигнема (*Zygnema*), осциляторія (*Oscillatoria*), лінгбія (*Lyngbya*), формідіум

(Phormidium), трибонема (Tribonema), вошерія (Vaucheria) і ін.

Основні бентосні водорості морів і океанів — бурі і червоні, іноді зелені макроскопічні, прикріплені сланеві форми. Це види родів бангія (Bangia), фукус (Fucus), порфіра (Porphyra), філофора (Phyllophora), ентероморфа (Enteromorpha), ламінарія (Laminaria) і ін. Всі вони можуть обростати дрібними діатомовими, синьозеленими і іншими водоростями.

Водорості снігу і льоду. Серед кріофільних водоростей переважають зелені, синьозелені і діатомові. Розвиваючись в масовій кількості, вони можуть викликати зелене, жовте, блакитне, червоне, коричневе, буре або чорне «цвітіння» снігу або льоду. Зелене забарвлення снігу викликає рафідонема (Raphidonema nivale), червоне — хламідомонада (Chlamydomonas nivalis), коричневе — анцилонема (Ancylonema nordenskiöldii). Ці водорості знаходяться в поверхневих шарах снігу або льоду та інтенсивно розмножуються при температурі близько 0°C. Лише небагато з них мають стадії спокою, більшість позбавлені будь-яких спеціальних морфологічних пристосувань для переживання низьких температур.

Аерофільні водорості (аерофітон). Основним життєвим середовищем аерофільних водоростей є повітря. Число видів, виявлених в аерофільних угрупованнях, наближається до 300. Типові місця поширення — поверхня різних твердих субстратів (скелі, камені, кора дерев і т. д.). Залежно від рівня вологості їх підрозділяють на дві групи: повітряні водорості, що мешкають в умовах лише атмосферного зволоження і, отже, зазнають постійної зміни зволоження і висихання; водно-повітряні водорості, що зазнають постійного зволоження (під бризками водоспаду, прибою і т. д.).

Водорості, що мешкають в умовах виняткового атмосферного зволоження, вимушені часто переходити із стану надлишкового зволоження (наприклад, після зливи) в стан мінімальної вологості в посушливі періоди, коли вони висихають настільки, що можуть бути розтерті в порошок.

Аерофільні угруповання переважно зазнають постійних коливань температури. Вдень вони сильно прогріваються, вночі охолоджуються, взимку промерзають. До несприятливих умов існування пристосувалися порівняно небагато зелених і синьозелених водоростей, представлених мікроскопічними одноклітинними, колоніальними і нитчастими формами, і, в значно меншій мірі, діатомових.

Аерофільні форми відомі і серед червоних водоростей – види родів порфіридідум (Porphyridium), родоспора (Rhodospora); вони зустрічаються на каменях, старих стінах оранжерей і т.д. При масовому розвитку аерофільних водоростей, вони мають вигляд порошкоподібних або слизистих нальотів, м'яких або твердих шкірочок.

На корі дерев найчастіше поселяються зелені водорості (представники родів хлорела (Chlorella), хлорокок (Chlorococcum) і ін. Синьозелені і діатомові зустрічаються на деревах значно рідше.

Існує дуже своєрідна група водоростей, що ростуть на мохах. У ній переважають бріофільні діатомові, зустрічаються специфічні види зелених (представники родів мезотеніум (Mesotenium), пеніум (Penium) і ін.) і жовтозелених водоростей.

На поверхні голих скель розвиваються діатомові і деякі, переважно одноклітинні, зелені водорості, але найбільш звичайні для цих місцезростань представники синьозелених водоростей (види родів глеокапса (Gloeocapsa), хамесифон (Chamaesiphon), толіпотрикс (Tolypothrix), сцитонема (Scytonema) і ін.). Водорості і супутні бактерії утворюють «гірський загар» (наскельні плівки і шкірочки). Особливо рясно розростаються водорості на поверхні вологих скель. Вони утворюють плівки і нарости різного кольору – яскраво-зелені, золотисті, бурі, синьо-зелені, коричневі, майже чорні, залежно від видів, що їх утворюють.

Грунтові водорості (едафон). Основним середовищем існування едафофільних водоростей є поверхня і товща ґрунту.

Непрозорість ґрунту має вирішальний вплив на розвиток водоростей. Інтенсивний розвиток водоростей можливий лише в межах проникнення світла. У цілинних ґрунтах це поверхневий шар завтовшки до 1 см, в оброблюваних ґрунтах він дещо товстіший. Деякі водорості переходять у темряві до гетеротрофного живлення. Багато водоростей зберігаються в ґрунті у стані спокою.

Для попередження висихання ґрунтові водорості мають здатність до утворення слизу — слизистих колоній, чохла і обгортки. Завдяки наявності слизу водорості швидко поглинають воду при зволоженні і запасують її, уповільнюючи висихання.

Характерною рисою ґрунтових водоростей є «ефемерність» їх вегетації — здатність швидко переходити зі стану спокою до активної життєдіяльності і навпаки. Вони також здатні витримувати різкі коливання температури ґрунту. Діапазон виживання деяких видів

лежить у межах від -200 до +84 °С і вище. Наземні водорості складають важливу частину рослинності Антарктиди. Вони забарвлені майже в чорний колір, тому температура їх тіла вища за температуру навколишнього середовища.

Переважає більшість ґрунтових водоростей — мікроскопічні форми, проте часто їх можна побачити на поверхні ґрунту неозброєним оком. Наприклад, в ґрунтах степової зони України широко розповсюджений носток (*Nostoc commune*), що створює на поверхні ґрунту плівку темно-зеленого або (в сухий сезон) шкірку грифельно-чорного кольору. Масовий розвиток мікроскопічних форм викликає позеленіння схилів ярів і узбіччя лісових доріг.

За систематичним складом ґрунтові водорості досить різноманітні. Найбільшою кількістю видів представлені синьо-зелені і зелені водорості. Меншу різноманітність мають представники відділів жовтозелених і діатомових водоростей. Ще рідше зустрічаються евгленові, золотисті, динофітові і червоні.

Літофільні водорості (ендолітофітон). Основним життєвим середовищем літофільних водоростей є непрозорий щільний вапняковий субстрат. Літофільні водорості живуть у глибині твердих порід певного хімічного складу. Залежно від фізіологічних особливостей, розрізняють дві групи літофільних угруповань: **свердлярчі водорості**, що активно угвинчуються в кам'янистий субстрат і заселяють дрібні ходи та пори, утворені ними в кам'янистій породі; **туфоутворюючі водорості**, що відкладають навколо свого тіла вапно і мешкають у периферичних шарах цього середовища, в межах доступності світла і води. У міру наростання відкладень ці ценози поступово відмирають.

Водорості-паразити. Безбарвні паразитичні види, які мешкають у кишечнику червів, копепод, амфібій, на зябрах риб, відомі серед евгленових і динофітових водоростей (види родів бластодиніум (*Blastodinium*), синдініум (*Syndinium*), іхтіодініум (*Ichthyodinium*), трихомонас (*Trichomonas*) і ін.)

Водорості-ендосимбіонти. Зелена водорість з роду картерія (*Carteria*), поселяється в епідермальних клітинах в'їчкового черва *Convoluta roscoffensis*, один вид роду хлорела (*Chlorella*) — у вакуолях деяких інфузорій, а види роду хлорокок (*Chlorococcum*) — у клітинах криптофітової водорості ціанофори (*Cyanophora paradoxa*). Ендосимбіонти зазвичай зазнають значних морфологічних змін у

порівнянні з вільноживучими представниками того ж роду (клітинна оболонка редукується, будова джгутиків спрощується), проте вони не втрачають здатності до фотосинтезу і розмноження усередині клітин господаря.

6.4. Класифікація водоростей

Сучасна класифікація водоростей побудована на особливостях їх забарвлення. На тлі розвитку хлорофілу, пігментного компоненту всіх водоростей, відмінностях біохімічних особливостей і морфологічної будови утворилися пігментні групи: синьо-зелена, зелена, бура, жовта, червона. Є прості одноклітинні і багатоклітинні водорості, які мають складну будову, що нагадує будову вищих наземних рослин. Існують мікроскопічні форми і гіганти, розміри яких досягають десятків і навіть сотень метрів. Підводні ліси, що формуються морськими бурими ламінарієвими водоростями (алярії, ламінарії, макроцистиса, нереоцистиса, лесонії), нагадують джунглі.

У посібнику прийнято такий поділ водоростей на відділи:

Прокаріотичні водорості

Відділ 1. Синьозелені водорості — Cyanophyta

Еукаріотичні водорості

Відділ 1. Евгленові водорості — Euglenophyta

Відділ 2. Динофітові водорості — Dinophyta

Відділ 3. Криптофітові водорості — Cryptophyta

Відділ 4. Рафідофітові водорості — Raphidophyta

Відділ 5. Золотисті водорості — Chrysophyta

Відділ 6. Діатомові водорості — Bacillariophyta

Відділ 7. Жовтозелені водорості — Xanthophyta

Відділ 8. Червоні водорості — Rhodophyta

Відділ 9. Бурі водорості — Phaeophyta

Відділ 10. Зелені водорості — Chlorophyta

Відділ 11. Харові водорості — Charophyta

Детальна характеристика відділів водоростей подана нижче.

6.4.1. Синьозелені водорості або ціанеї (Cyanophyta)

До відділу належать близько 2 тис. видів, широко розповсюджених у водних і неводних біотопах. Це найдавніші водорості, прокариоти. Є одноклітинні і багатоклітинні, одиночні і колоніальні синьозелені водорості. Вони можуть бути прикріпленими і неприкріпленими до субстрату, нерухомими або рухливими, проте джгутиків і війок ніколи не утворюють. Синьозелені водорості переважно мікроскопічні, але деякі колоніальні види утворюють скупчення розміром у декілька сантиметрів. Колонії водоростей іноді займають великі простори і продукують значну кількість слизу.

Синьозелені водорості переважно мають специфічний синьозелений колір. Проте їх забарвлення може сильно варіювати залежно від комбінації пігментів — бути майже зеленим, оливковим, жовтуватозеленим і ін. Для одноклітинних ціаней характерна кокоїдна форма будови тіла. Для багатоклітинних — нитчаста (трихомальна), рідше різнонитчаста. Дуже рідко спостерігається певна тенденція до пластинчастого або об'ємного розташування клітин. Обов'язковою складовою частиною тіла особин гормогонієвих водоростей є трихом — ниткоподібне (нерозгалужене або розгалужене) утворення, що складається з одного, рідше з кількох рядів фізіологічно взаємозв'язаних клітин. Ниткоподібними у ціаней бувають і колонії одноклітинних форм. Плазматичний взаємозв'язок між клітинами в цьому випадку відсутній. У гормогонієвих водоростей утворюються «нитки», які складаються з одного або кількох трихомів у слизистому чохлі і можуть мати інші утворення (гетероцисти і ін.).

Справжніх ядер, хлоропластів і вакуолей з клітинним соком у клітинах ціаней немає. Нерідко зустрічаються газові вакуолі. Оболонка клітин багат шарова, з внутрішнім муреїновим шаром. З хлорофілів є лише хлорофіл а. Хлорофілу b і бактеріохлорофілу немає. Продуктом асиміляції є глікогеноподібний полісахарид.

Мітозу і мейозу у ціаней немає. Розмноження вегетативне, рідше власне нестатеве (екзо- і ендоспорами). Розмножуються поділом (дробленням) клітин, розпадом нитчастих форм на багатоклітинні ділянки – гормогонії. Розрив ниток проходить біля особливих більш товстостінних мертвих клітин – гетероцист. Статеве розмноження відсутнє. Деякі форми у несприятливих умовах утворюють спори, як і бактерії. При цьому потовщується оболонка, зменшується кіль-

кість води у цитоплазмі, утворюється велика кількість запасних поживних речовин. Спори можуть витримувати тривале висушування, а у сприятливих умовах – проростають у нову особину.

Ціанеї переважно мешкають у водоймах, багатих органічними речовинами. Є планктонні і бентосні форми. Зустрічаються у ґрунті, першими заселяють нові площі після вулканічних вивержень. Деякі живуть у гарячих джерелах, на снігах Арктики і Антарктиди.

Є три класи ціаней: хроококові, хамесифонові і гормогонієві.

Представники *класу хроококових (Chroococcophyceae)* зустрічаються у вигляді окремих клітин або частіше утворюють колонії, оточені слизом. Колонії бувають «простими» і складними. «Прості» колонії складаються з окремих клітин «простих» ціаноїдів, сполучених між собою слизом. Складні колонії складаються з двох і більшої кількості ціаноїдів, які зовні схожі на «прості» колонії (рис. 6.12).

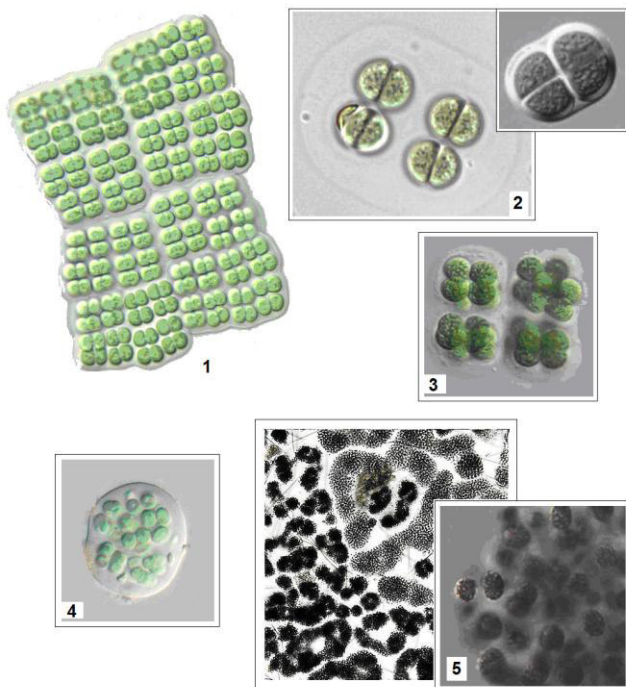


Рис. 6. 12. Хроококові (Chroococcophyceae): 1 – *Merismopedia glauca*, 2 – *Chroococcus dimidiatus*, 3 – *Eucapsis*, 4 – *Gloeocapsa*, 5 – *Microcystis aeruginosa*

Колоніальні і одноклітинні водорості одиночні або утворюють різноманітні угруповання: випадкові скупчення, своєрідні скупчення (агрегати) і поселення. Будова і форма колоній залежить від способу поділу клітин і особливостей утворення слизу. При поділі клітин у двох взаємно перпендикулярних площинах утворюються одношарові пластинчасті колонії (Merismopedia). Поділ клітин у трьох взаємно перпендикулярних площинах веде до утворення колоній у вигляді куба (Eucapsis). Якщо при поділі в трьох взаємно перпендикулярних площинах дочірні клітини зміщуються, то утворюються колонії типу глеокапси (Gloeocapsa).

У видів роду мікроцистіс (*Microcystis*), які часто зумовлюють «цвітіння» континентальних водойм, поділ клітин відбувається в багатьох площинах, і тому клітини розташовуються безладно по всій товщині слизу, а форма колоній може бути найрізноманітнішою. Колоніальний слиз сполучає прості і складні ціаноїди колоній.

Цим водоростям властиве вегетативне розмноження. Найчастіше розмноження відбувається поділом колоній – фрагментацією (розрив на декілька частин), перешнуровуванням видовженої материнської колонії і її брункуванням.

Клас хамесифонові (*Chamaesiphonophyceae*) об'єднує одноклітинні, колоніальні та нитчасті форми, що утворюють нитчасті таломи, які переважно прикріплені до субстрату. Характерне утворення спор нестатевого розмноження.

Клітини в колоніях нерідко об'єднані у глеокапсоподібні групи або розташовані неправильно; часто вони дуже стиснуті і утворюють несправжню паренхіму.

Розмноження вегетативне і власне нестатеве (за допомогою екзо- і ендоспор). За рівнем організації хамесифонові займають проміжне положення між хроококовими і гормогонієвими водоростями.

Хамесифонові ростуть на рослинах або на каменях, віддають перевагу чистим і бідним на поживні речовини гірським струмкам, де їх таломи утворюють кольорові шкірочки або плями на каменях, черепашках і рослинах. Деякі види мешкають в морях.

В межах класу виділяють чотири порядки: плеврокапсові (*Pleurocapsales*), дермокарпові (*Dermocarpales*), сифононемові (*Siphononematales*) і ендонемові (*Endonematales*).

Гормогонієві водорості (*Hormogoniophyceae*) – це найбільший клас синьозелених водоростей, що включає більшу частину видів,

які характеризуються нитчастою (трихомальною) будовою тіла і здатністю до утворення гормогоніїв – спеціальних фрагментів таломів, які здатні до активного руху і проростання в нові особини.

Водорості багатоклітинні, «прості» або колоніальні (з багатоклітинними ціаноїдами).

До особливих клітин належать гетероцисти і акінети, які утворюються з вегетативних клітин.

Акінети — це особливі одноклітинні утворення, які виконують функцію збереження життя в несприятливих умовах, а у деяких випадках також функцію розмноження. Оболонка акінет потовщена.

Розмноження у гормогонієвих водоростей, як правило, вегетативне (випадковою фрагментацією, гормогоніями, акінетами і ін.). Ендоспори виявлені лише у окремих представників. Статеве розмноження і джгутикові стадії відсутні.

Найхарактерніше для гормогонієвих водоростей розмноження за допомогою гормогоніїв, які у багатьох форм утворюються по всій довжині трихома шляхом розпадання його на частини. Часто гормогонії утворюються в певних частинах нитки (наприклад, на верхівці) і є відносно диференційованими утвореннями.

Найхарактернішими для водоем України є роди осциляторія, анабена, афанізоменон, носток.

Особини осциляторії (*Oscillatoria*) складаються з одного ряду морфологічно однотипних (часом за винятком кінцевих) клітин, поодинокі або утворюють переважно плівчасті структури. Осциляторія має нерозгалужені нитки (рис. 6.13), для яких характерний повільний і плавно хвилястий (або осцилюючий) рух.

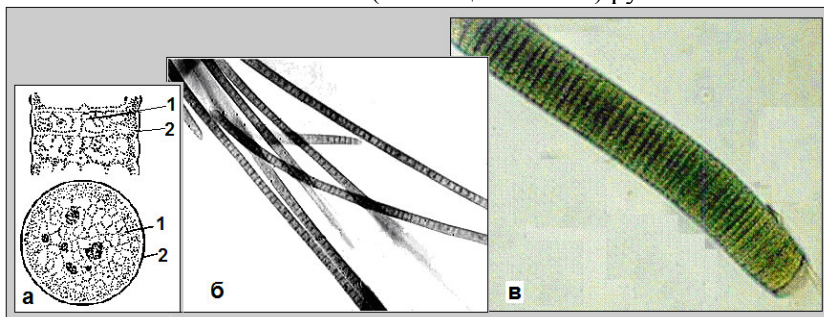


Рис. 6. 13. Осциляторія (*Oscillatoria*): а — будова клітини (1 — центроплазма, 2 — хроматоплазма); б, в — осциляторія

Розмноження у осциляторії вегетативне. Є понад 100 видів, поширених по всій земній кулі, в Україні близько 70 видів. Деякі види спричиняють «цвітіння» води. Найхарактернішим видом для водойм України є осциляторія (*Oscillatoria lacustris*).

Рід анабена (*Anabaena*) включає водорості одиночні або у вигляді пливчастих дерновинок (рис. 6.14). Розмноження уривками ниток і акінетами. Є близько 100 видів, поширених у прісних і солоних континентальних водоймах, опріснених ділянках морів, гарячих джерелах, на ґрунті. Здатні фіксувати молекулярний азот. Викликають «цвітіння» води. Найхарактернішою для водойм України є анабена (*Anabaena flos-aquae*).

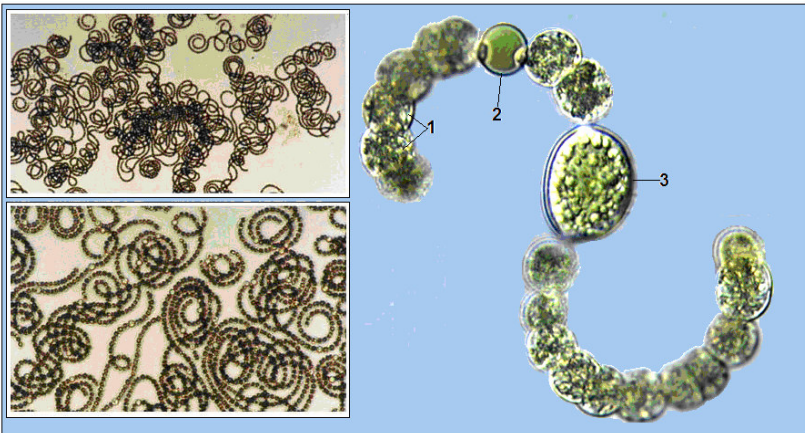


Рис. 6. 14. *Anabaena spiroides*:

1 – вегетативні клітини, 2 – гетероциста, 3 – спора (акінета)

Рід афанізоменон (*Aphanizomenon*) включає 10 видів. Трихоми у водоростей з цього роду прямі або зігнуті, одиночні або сполучені у вільноплаваючі пучки, що досягають значних розмірів. Клітини в середній частині трихомів короткоциліндричні, з газовими вакуолями, на кінцях видовжені і звужені, часто безбарвні. Гетероцисти і спори інтеркалярні, різноманітної форми. Найпоширеніший вид — *Aphanizomenon flos-aquae* з циліндричними спорами, звичайний збудник «цвітіння» води в евтрофних водоймах.

До роду носток (*Nostoc*) відносяться водорості, які утворюють колонії — кулясті (діаметром до 5 см) (рис. 6.15), шкірковидні або куцисті у вигляді дерновинок (діаметром 0,5 м і більше). Трихоми з

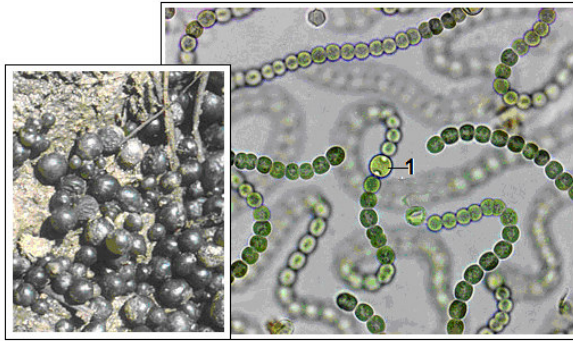


Рис. 6. 15. Носток сливовидний (*Nostoc pruniforme*):
1 – гетероциста

гетероцистами. Розмноження уривками ниток і акінетами. Є близько 40 видів, широко розповсюджені майже у всіх кліматичних зонах. Мешкають у прісних водоймах, на ґрунті, в корневих потовщеннях деяких вищих рослин (саговник, конюшина); це компонент лишайників. Здатні до азотфіксації. У країнах Східної Азії вживаються в їжу.

Рід спіруліна (*Spirulina*) досить близький до осциляторії, але відрізняється спіральними трихомами. У дрібних форм поперечні перегородки бувають зовсім непомітними. Широко розповсюджені *Spirulina jeneri* і *S. major*. Тропічний вид *S. platensis* вирощують як об'єкт масової культури.

Значення синьозелених водоростей. Синьозелені водорості відіграють важливу роль у природі і дуже важливі в господарському відношенні. Завдяки своїй здатності засвоювати вільний азот з атмосфери і значній стійкості до дії несприятливих чинників багато ціаней живуть в умовах, непридатних для розвитку еукаріот. Вони поселяються на голих скелях, продуктах виверження вулканів та інших безплідних субстратах і беруть участь у процесі ґрунтоутворення – засвоюють вільний азот з повітря і збагачують ним ґрунт.

У результаті їх життєдіяльності помітно змінюються фізико-хімічні умови навколишнього середовища, що позначається на функціонуванні екосистем. Біомаса, утворена планктонними ціанеями в період інтенсивного «цвітіння» води, може складати 80—90 % біомаси всіх водоростей. Червоне море отримало свою назву через інтенсивний розвиток червоної осциляторії (*Oscillatoria erythraea*).

Проте інтенсивний розвиток синьозелених водоростей спостерігається далеко не у всіх сучасних біотопах. У розвинених фітоценозах вони поступаються вищим рослинам, а за певних умов навіть відсутні (при рН нижче 4-5, у швидких гірських річках і ін.).

Синьозелені водорості належать до найдревніших організмів, їх викопні рештки і продукти життєдіяльності виявлені в породах, що утворилися 2,3 (а може й 2,7—3,2) млрд. років тому, тобто ще в архейську еру. Вважають, що перші на Землі (докембрійські) екосистеми склалися лише з прокаріотичних організмів, зокрема ціаней. Інтенсивний розвиток ціаней у докембрійських морях мав величезне значення для розвитку життя на Землі, і не лише через накопичення ними органічної речовини, але і у зв'язку із збагаченням первинної атмосфери киснем.

Господарське значення ціаней пов'язане з істівністю деяких їх представників (*Nostoc pruniforme*, *Spirulina platensis* і ін.), можливістю використання азотфіксуючих форм для підвищення родючості ґрунтів, необхідністю запобігання надмірному «цвітінню» води у водоймах, нерідко обумовлюваного токсичними формами, такими як мікроцистис (*Microcystis aeruginosa*), анабена (*Anabaena flos-aquae*), афанізоменон (*Aphanizomenon flos-aquae*) і ін. Розробляються способи масового (промислового) культивування деяких видів ціаней, наприклад *Spirulina platensis*. Є можливість використання азотфіксуючих форм синьозелених для підвищення родючості ґрунтів. У Японії з метою отримання «живого добрива» у напіввиробничих умовах вирощують толіпотрикс (*Tolypothrix tenuis*). У В'єтнамі як добриво для полів здавна використовують водну папороть азоллу (*Azolla*), у симбіозі з якою живе анабена (*Anabaena azollae*).

6.4.2. Евгленові водорості (Euglenophyta)

Евгленові водорості є своєрідною групою нижчих рослин, що перебуває на межі рослинного і тваринного світу. Відділ об'єднує близько 1 тис. видів мікроскопічних (4-500 мкм), одноклітинних, переважно джгутикових, еукаріотичних водоростей зеленого, зрідка червоного кольору. Є багато безбарвних евгленових водоростей.

Це одноклітинні організми з монадним типом структури, мають один або декілька джгутиків, за винятком невеликої групи безджгутикових евгленових, а також форм, що ведуть переважно нерухомий спосіб життя і створюють колонії. Форма клітин різноманітна,

але найпоширенішою вважається веретено видна, або, як її часто називають, евгленоподібна, добре пристосована до руху у воді. Клітини без целюлозних оболонки. Під плазмалепою розташована пелікула – це щільний і еластичний шар протопласту білкової природи. Види з тонкою і гнучкою пелікулою не мають постійної форми, їм властива мінливість форми тіла. Під пелікулою у багатьох евгленових є слизові тільця, які виділяють слиз крізь пори. У представників родів трахеломонас (*Trachelomonas*) і стробомонас (*Strombomonas*) окрім пелікули, навколо клітини утворюється твердий мінеральний будиночок, що складається з солей заліза і марганцю.

На передньому кінці клітини є мішковидне заглиблення – глотка – органод видільної системи. У розширену частину глотки — резервуар — виливається вміст скоротливих вакуолей.

Рух евгленових водоростей здійснюється за допомогою джгутика. Джгутик прикріплений своєю основою до базального тіла на дні резервуару. Через глотку він виходить назовні.

У більшості видів джгутик один; деякі евгленові забезпечені двома джгутиками рівної або нерівної довжини.

Рух більшості евгленових — це активне плавання. Працюючи джгутиком, клітина одночасно обертається навколо своєї осі і ніби угвинчується у воду. У деяких безбарвних представників евгленових, що живуть на дні серед мулу, поряд із плаванням (*Petanema*, *Heteronema*) спостерігається і повзання по дну або іншому субстрату (*Petalomonas*). Клітина повзає, ніби обмацуючи дорогу попереду своїм джгутиком.

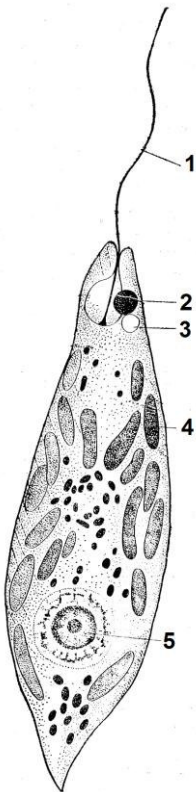
Зелене забарвлення хлоропласту обумовлене присутністю хлорофілів а і b. Це ті ж самі форми хлорофілу, які є і у вищих рослин. Крім хлорофілу присутні й інші пігменти: декілька каротинів і ксантофілів.

За формою хлоропласти евгленових досить різноманітні: дископодібні, пластинчасті, стрічкоподібні, зірчасті, лопатеві тощо. Число їх коливається від 1—2 до багатьох. Деякі види роду евглена (*Euglena*), виробляють велику кількість червоного пігменту (астаксантину), що відіграє певну роль у регулюванні процесу засвоєння світла хлоропластами.

Основною запасною речовиною евгленових водоростей є полісахарид парамілон, який концентрується навколо піреноїда або утворюється безпосередньо в протоплазмі.

Вічко, або стигма, розташоване на передньому кінці клітини поблизу джгутикового апарату (рис. 6.16).

Ядро велике, нуклеоплазма містить одне або декілька ядерць.



Живлення у евгленових автотрофне, мезотрофне, гетеротрофне, що обумовлює наявність значного числа безбарвних форм.

Фототрофний тип живлення характерний для більшої частини представників порядку евгленових: евглен (*Euglena*), трахеломонасів (*Trachelomonas*), стромбомонасів (*Strombomonas*), лепоцинклісів (*Lepocinclis*) і інших зелених форм. Сапрофітний тип живлення переважає у безбарвних представників цього ж порядку: астазій (*Astasia*), дистигм (*Distigma*), меноїдіумів (*Menoidium*) і інших форм, що не мають хлоропластів.

Для родів перанема (*Peranema*), гетеронема (*Heteronema*), ентосифон (*Entosiphon*) і інших, що об'єднуються в порядок перанемових, характерний голозойний (анімальний) тип живлення: заковтування оформлених частинок органічної речовини або інших дрібніших організмів.

Рис. 6. 16. Евглена зелена (*Euglena viridis*):

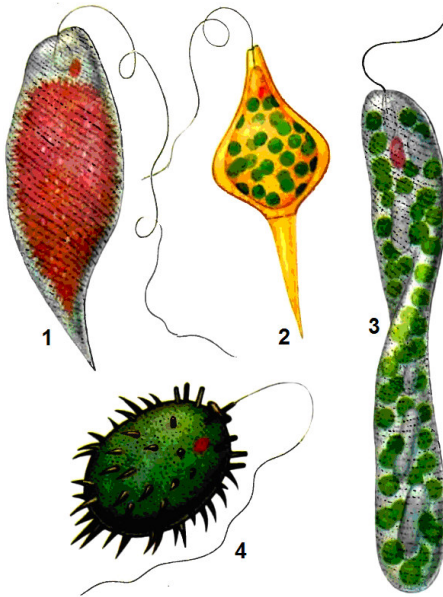
1 — джгутик; 2 — вічко (стигма); 3 — скоротлива вакуоля; 4 — хроматофори; 5 — ядро

Розмноження відбувається шляхом поздовжнього поділу особини на дві.

Евгленові — це переважно прісноводні водорості, досить широко розповсюджені у водоймах з повільною течією. Більшість з них розвивається в поверхневих або придонних шарах води. Деякі види повзають по дну. Як виняток серед евгленових водоростей евтрепція (*Eutreptia*), яка віддає перевагу морським або солонуватим водоймам. Серед евгленових виявлені і паразитичні форми, що живуть в кишечниках олігохет, нематод, копепод, амфібій, на зябрах риб.

Господарське значення евгленових полягає у здатності деяких з них до міксотрофного живлення, що забезпечує їх участь у самоо-

чищення вод.



Ряд видів використовуються як біологічні індикатори забруднення водойм, у медичній практиці як модельні об'єкти для з'ясування дії різних лікувальних препаратів.

Багато видів евглен (Euglena) володіють здатністю до масового розвитку, викликаючи «цвітіння» континентальних вод (рис. 6.17).

Рис. 6. 17. Забарвлені евгленові водорості: 1 – *Euglena sanguinea*, заповнена гематохромом, 2 – *Strobomonas ensifera*, 3 – *Euglena ehrenbergii*, 4 – *Trachelomonas bituricensis*

У трахеломонасів (*Trachelomonas*) є своєрідні коричневі «будиночки», стінки яких просочені гідроксидом заліза. Трахеломонаси добре розвиваються у водоймах з гуміфікованою водою, багатою сполуками заліза, які здійснюють пригнічуючий вплив на більшість інших водоростей. Трахеломонаси часто зустрічаються у в малих лісових заболочених водоймах Полісся.

До порядку перанемові (*Peranematales*) відносяться безбарвні організми, без хлоропластів, які харчуються переважно голозойно. Мешкають у прісних, рідко в солонуватих водах, багатих на органічні речовини.

До **порядку евгленоморфові (*Euglenomorphales*)** відносяться паразити, що живуть в кишечниках черв'яків, ракоподібних, амфібій, на зябрах риб. Клітини різноманітної форми, значна кількість живе усередині тіла господаря без джгутиків. Джгутики з'являються лише після вивільнення паразита з тіла господаря.

Порядок включає однойменну родину і понад 100 видів паразитних евгленових. Найвідоміші види родів *Euglenamorphia*, *Hegneria*, паразитні форми роду *Astasia* і ін. Ці водорості часто зустрічаються в поверхневих шарах мулу в різних малих водоймах.

6.4.3. Динофітові водорості (Dinophyta)

Динофітові водорості, або динофлагеляти, — це переважно одноклітинні водорості з монадним типом структури. Проте є і колоніальні і, зрідка, нитчасті форми. Клітини динофітових двобічно симетричні або асиметричні, переважно округлої, еліпсоїдної, яйцевидної, рідше грушовидної або іншої форми тіла. Деякі види мають форму тіла у вигляді півмісяця або піраміди. Клітини зазвичай забарвлені в темно-бурий, червоний, іноді в жовтий або жовто-зелений колір, є також безбарвні форми.

Розміри коливаються в межах від 6 до 1500 мкм. Серед прісноводних представників найбільших розмірів досягають види роду церациум (*Ceratium*) — до 450 мкм. Відомо близько 300 видів динофітових, що мешкають у прісних і морських водах.

Клітинний покрив у найбільш примітивних форм представлений гладким тонким і ніжним перипластом. Переважна більшість динофітових вкриті целюлозною оболонкою, яка складається з пластинок (щитків), які часто утворюють панцир. Він складається з трьох основних частин: верхньої — *епітеки*, нижньої — *гіпотеки* і середньої — *пояска*, що сполучає обидві частини в суцільний панцир (рис. 6.18). Епітека і гіпотека складаються з пластинок і щитків, сполучених у певному порядку швами. Число і розміщення пластинок, а також наявність шипиків на поверхні належать до важливих систематичних ознак.

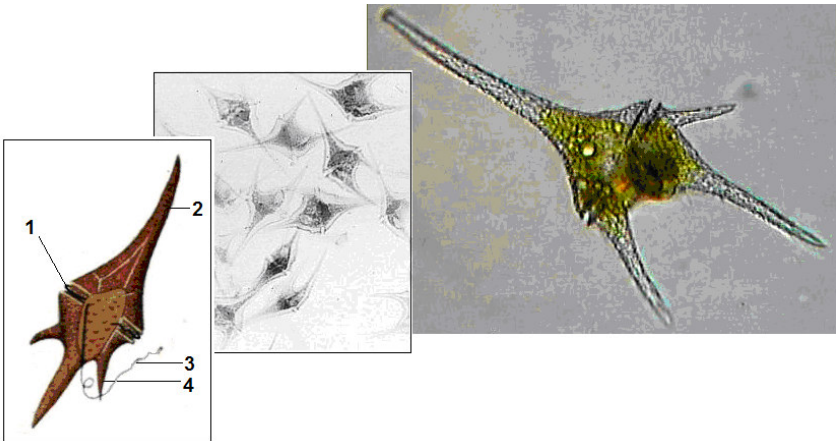


Рис. 6. 18. Церациум (*Ceratium*): 1 – поясок, 2 – апікальний виріст, 3 – задній джгутик, 4 — антапікальний виріст

Монадні динофітові мають по два джгутика різної довжини і будови — поперечний і подовжній. Поперечний джгутик має вид хвилястої нитки, виходить з верхньої джгутикової пори і опоясує клітину вліво. Цей джгутик розташований в поперечній борозенці. Подовжній — рульовий — джгутик у вигляді тонкої нитки виходить з нижньої джгутикової пори, і у більшості видів розташований в подовжній борозенці панцира. Він тягнеться уздовж клітини і забезпечує поступальний рух.

Динофітовим властива своєрідна будова ядра, яка називається динокаріоном, в якій хромосоми кріпляться до ядерної мембрани. Хромосоми, на відміну від інших еукаріот, без гістонів і складаються з мікрофібрил, що містять чисту ДНК. Під час мітозу ядерна оболонка не зникає і веретено поділу не утворюється. Це ядро *мезокаріотного* типу, яке вважається проміжним між нуклеїдом прокаріотів і справжнім ядром еукаріотів.

Хлоропластів у клітині багато (рідше декілька або один). Хлоропласти містять хлорофіли а і с, β - і γ -каротини, та ряд ксантофілів. Піреноїди спостерігаються дуже рідко. Вічко (стигма) розташоване за межами хлоропласту, в основі джгутиків.

У прісноводних видів є розсіяні в протопласті вакуолі. Характерною особливістю динофітових є своєрідні вакуолі, які називаються пузулами, що відкриваються вузьким каналом у місці прикріплення джгутиків. Пузула нагадує мішок або трубку, яка глибоко заглиблюється всередину клітини і безпосередньо дотикається з вакуолею з клітинним соком. У деяких представників виявлені трихоцисти — паличкоподібні або булавоподібні безбарвні утворення, радіально розташовані на периферії протопласту.

Продуктами асиміляції динофітових є крохмаль і олія, рідше хризоламінірин, глікоген і ін.

Розмноження у динофітових водоростей здійснюється в основному поділом клітин в рухомому стані або зооспорами і апланоспорами. У деяких видів описаний статевий процес, що відбувається шляхом злиття дорослих клітин або джгутикових клітин і апланоспор. За несприятливих умов у багатьох панцирних видів утворюються товстостінні цисти (*Ceratium cognutum*).

Через нез'ясоване таксономічне положення в системі органічного світу, володіючи ознаками як рослин, так і тварин, динофітові привертають увагу ботаніків і зоологів. Цю таксономічну групу роз-

глядають або у складі фітопланктону, або як компонент протозоопланктону. Одні і ті ж види (при збереженні їх видових і родових назв) входять до складу двох систем – ботанічної і зоологічної, підкоряючись двом різним номенклатурним кодексам.

Динофітові – це одна з домінуючих груп мікроводоростей у водних екосистемах. Це типові мешканці пелагіалі морів і океанів, хоча зустрічаються і в прісних континентальних водоймах.

Динофітові мають високу різноманітність у морських екосистемах і можуть викликати «червоні припливи», розвиваючись у масових кількостях. Багато видів токсичні і можуть викликати загибель тварин під час масового розвитку. Нейротоксини, які виробляються динофітовими, накопичуються організмами-фільтраторами (моллюсками), і загрожують людям, які вживають їх у їжу. Деякі безбарвні форми (фістерія) теж можуть утворювати токсичні «цвітіння».

Є морські динофітові, здатні до біолоюмінесценції, які при масовому розвитку викликають блакитне мерехтіння води вночі.

Деякі види є ендосимбіонтами морських тварин, а також відіграють важливу роль у біології коралових рифів.

У наших прісних стоячих водоймах широко розповсюджені представники класу динофіцієвих із родів перидиніум (*Peridinium*) і церациум (*Ceratium*). Динофітові водорості складають істотну частину фітопланктону Чорного моря, літом їх значення істотно зростає. Останніми роками динофітові частіше стають причиною «цвітіння» води, які спостерігаються у північно-західному районі моря (*Gymnodinium sanguineum*, *G. simplex*, *Prorocentrum cordatum* і *P. compressum*) (рис. 6.19).

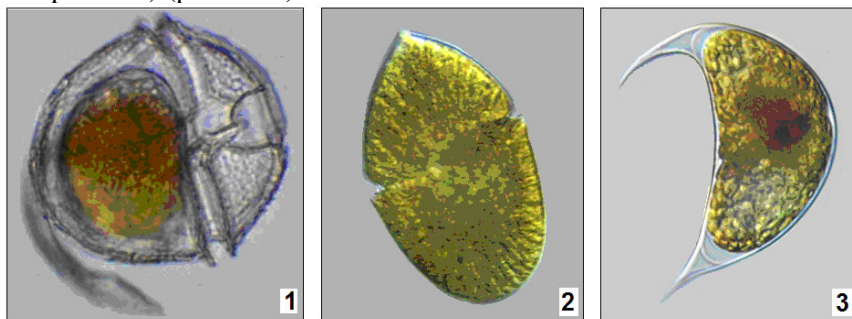


Рис. 6. 19. Динофітові водорості: 1 — *Peridinium*, 2 — *Gymnodinium*, 3 — *Cystodinium*

Ночесвітка, ноктилюка (*Noctiluca*) – це рід панцирних джгутикових з округлим тілом (діаметр 0,6-3 мм). Цитоплазма заповнена живими включеннями, які при механічних чи хімічних подразненнях, окислюючись, починають світитися (рис. 6.20). *Noctiluca miliaris* – один з основних організмів, що викликають світіння моря. Ночесвітки утворюють скупчення в поверхневих шарах теплих, рідше бореальних вод, у Чорному і далекосхідних морях.

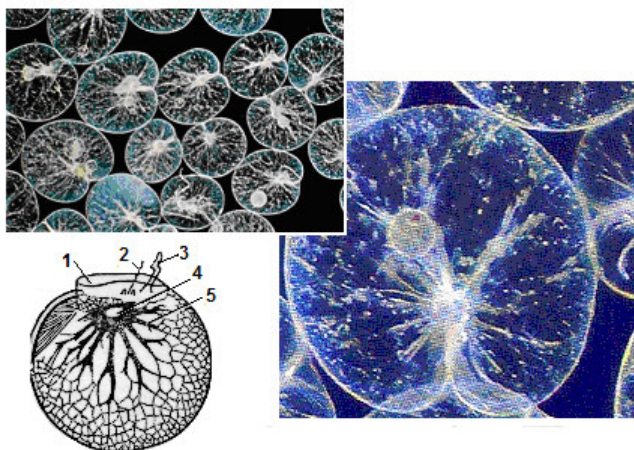


Рис. 6. 20. Ночесвітка (*Noctiluca*): 1 — павкокоротова западина; 2 — джгутик; 3 — щупальце (товстий джгутик); 4 — ядро; 5 — тяжі цитоплазми

6.4.4. Криптофітові водорості (*Cryptophyta*)

Криптофітові водорості (криптомонади) є невеликою своєрідною групою прісноводних і солонуватоводних одноклітинних організмів, які переважно мають монадний тип структури. Талом у них завжди одноклітинний, і лише у деяких видів при розмноженні можуть виникати скупчення нерухомих клітин, сполучених слизом. Значно рідше зустрічаються пальмелоїдна і кокоїдна структури.

Відділ об'єднує близько 100 видів, що відносяться до 21 роду. Є ботанічні і зоологічні класифікації криптофітових.

Переважають клітини криптофітових водоростей мають опуклий спинний і увігнутий черевний бік. Розміри клітин від 6 до 50 мкм.

Передній кінець клітини з заглибленням, він криво зрізаний. Глотка мішководна, по її краю і на поверхні знаходяться трихоцисти у вигляді паличок або зерняток, які при подразненні викидають

тонкі нитки.

Клітини криптофітових водоростей мають покрив у вигляді щільного перипласту, часто подовжно або спірально покресленого у зв'язку з наявністю в зовнішньому шарі цитоплазми своєрідних тілець, що розташовані правильними рядами і виділяють слиз.

Два джгутики майже однакової довжини, при русі або направлених вперед, або один — вперед, інший — назад (рис. 6.21).

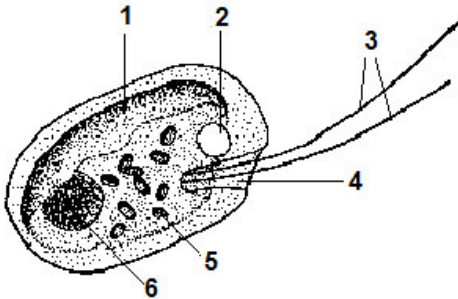


Рис. 6. 21. Будова клітини криптомонад: 1 — хлоропласт, 2 — скоротливі вакуолі, 3 — джгутики, 4 — глотка, 5 — піреноїди, 6 — ядро

Хлоропластів один-два, рідше більше; вони забарвлені в різні кольори від синьо-зеленого і оливково-зеленого до жовто-бурого, коричневого і темно-червоного. Іноді хлоропласти відсутні. Продукт асиміляції — крохмаль, у деяких представників олія і хризоламінарин.

Живлення фотоавтотрофне або сапрофітне, рідко голозойне.

Стигма виявлена не у всіх представників, вона є частиною хлоропласту.

На передньому кінці клітини знаходиться одна або декілька скоротливих вакуолей.

Розмноження у криптофітових відбувається шляхом подовжнього поділу надвоє в рухомому або нерухомому стані.

У циклі розвитку деяких видів утворюються округлі цисти, вкриті товстим слизовими обгортками до 40 мкм у діаметрі.

У криптомонади (*Styptonomonas frigoris*) утворюються сферичні цисти з гладенькою, безбарвною, безструктурною оболонкою до 10—15 мкм в діаметрі. Виникають вони в природних умовах на снігу і існують тривалий час. При настанні сприятливих умов вони проростають, при цьому вміст кожної цисти ділиться і утворюється 2 дочірніх клітини, які після розриву оболонки виходять з цисти назовні і криваються власними оболонками.

Криптофітові водорості — це типові представники планктону.

Зрідка вони зустрічаються в мулі солоних озер (*Cryptomonas salina*, *C. stigmatica*) і в поверхневій плівці мулу прісноводних водойм, серед детриту. Є види, що живуть в болотах з низькими значеннями рН (3,5—4,1), наприклад, *Cryptomonas cylindrica*. Є тіофільні види, поширені у сірководневій зоні озер на глибині від 13 до 25 м (*Cryptaulax thiophila*, *Cryptomonas phaseolus*).

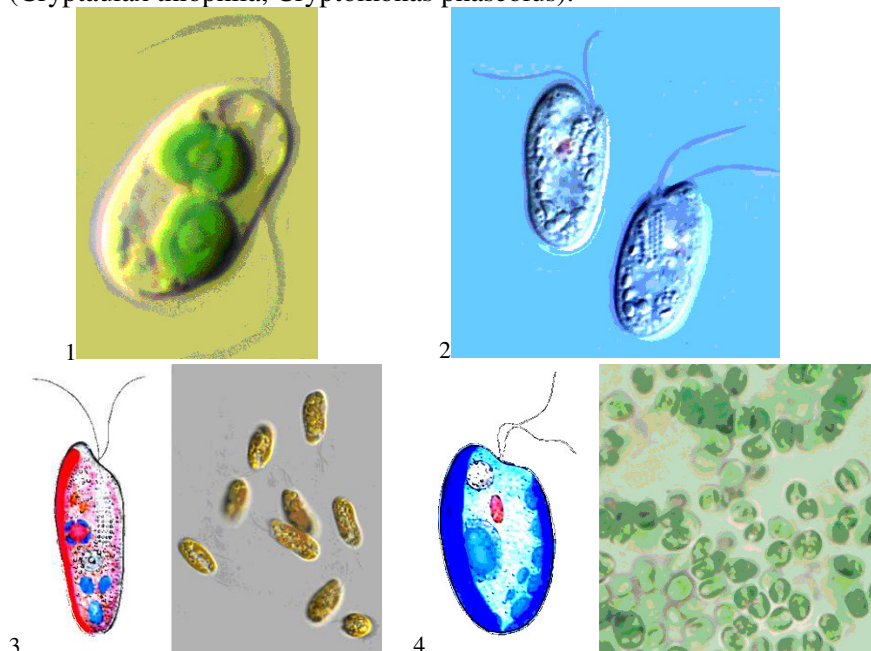


Рис. 6. 22. Криптофітові водорості: 1 – *Cyanophora paradoxa*, 2 – *Chilomonas paramecium*, 3 – *Rhodomonas*, 4 – *Chroomonas*

Найцікавіші в екологічному і практичному відношенні види, що живуть у стічних водах, забруднених різними речовинами. Часто вони досягають тут масового розвитку і навіть викликають «цвітіння» води (*Cryptomonas ovata*, *C. caudata*, *C. compressa* і ін.).

6.4.5. Рафідофітові водорості (*Raphidophyta*)

Рафідофітові водорості є невеликою, чітко відособленою групою мікроскопічних одноклітинних джгутикових організмів, що налічує близько 20 видів. За рядом ознак вони різко відрізняються від інших груп водоростей, у першу чергу це стосується будови джгутиково-

го, ядерного і вакуолярного апаратів, структури клітинного покриву, складу пігментів, продуктів асиміляції

Клітини мають різну форму. Довжина від 6-21 мкм у видів роду мономастикс (*Monomastix*) до 20-100 мкм у гоніостомума (*Goniostomum*). Клітини світло-зелені або безбарвні. Передній кінець має заглиблення, з якого виходять два джгутики різної довжини. Один з них при русі направлений вперед, інший, рульовий, тягнеться ззаду.

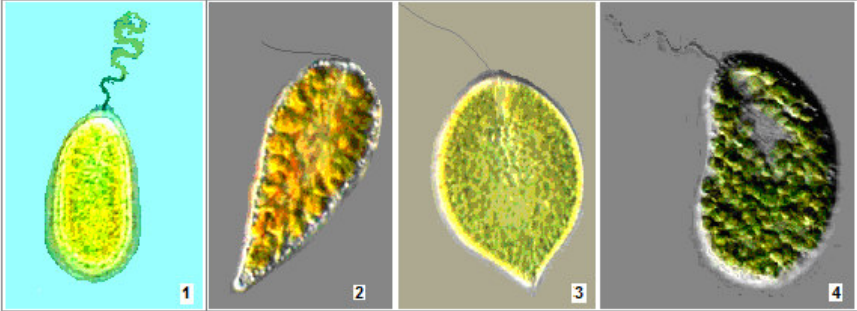


Рис. 6. 23. Рафідофітові водорості: 1 – *Chattonella marina*, 2 – *Chattonella* sp., 3 – *Gonyostomum* sp., 4 – *Vacuolaria*

Клітини вкриті порівняно тонкою плазмалею, переважно гладенькою і безбарвною, під якою знаходяться слизисті тільця або голковидні, радіально розташовані трихоцисти, що викидають при подразненні довгі слизисті нитки.

Ядро досить велике, кулясте або еліпсоїдне, з одним або декількома ядерцями, розташоване у внутрішньому шарі цитоплазми. На верхній частині ядра знаходиться напівкругле утворення — супрануклеарний апарат.

Хлоропласти дрібні, переважно дисковидні або еліпсоїдні, переважно численні (рідше 1-2), світло-зелені. Продукт асиміляції — олія або крохмаль і лейкозин.

Верхня частина клітини містить вакуолярний апарат, що складається з однієї великої і кількох дрібних скоротливих вакуолей, які виливають свій вміст у глотку, а потім через вивідний канал назовні.

Розмножуються рафідофітові подовжнім поділом клітини в рухомому стані без втрати джгутиків (*Goniostomum semem*). При поділі дочірні клітини певний час можуть знаходитися в слизистих

скупченнях по 2-4, звільнюючись після повного зникнення слизу.

Живлення у забарвлених рафідофітових — фотоавтотрофне, у безбарвних представників — сапрофітне і голозойне. Голозойні форми харчуються різними мікроорганізмами, іноді одноклітинними водоростями, навколо яких утворюють тимчасові травні вакуолі.

Рафідофітові водорості найчастіше зустрічаються в планктоні невеликих прісноводних стоячих водойм: ставках, озерах, старицях, в сфагнових болотах, проте, переважно у незначних кількостях, або одиничними екземплярами.

Інтерес до рафідофітових водоростей посилюється в другій половині 20-го сторіччя у зв'язку з масовим розвитком в деяких озерах Скандинавії гоніостомума (*Gonyostomum semen*), що викликає інтенсивне «цвітіння води», ускладнює рекреаційне використання озер і може викликати токсичні ефекти. У країнах Скандинавії роботи з вивчення цього виду були включені в національні програми.

6.4.6. Золотисті водорості (Chrysophyta)

Золотисті, або хризофітові, водорості представлені одноклітинними, колоніальними або багатоклітинними організмами характерного золотисто-жовтого, буро-зеленого, рідше зеленувато-жовтого кольору. Є безбарвні форми. До відділу золотистих водоростей відносяться близько 800 видів.

Морфологічно дуже різноманітні та представлені різними типами структур: амебоїдною, джгутиковою, монадою, пальмелоїдною, кокоїдною, нитчастою і пластинчастою (рис. 6.24). Більшість видів мають монадний тип будови тіла. Монадні форми і стадії мають джгутики (переважно 1-2, рідше 4).

Розміри клітин золотистих водоростей коливаються в межах 2-120 мкм.

Клітини в більшості випадків без клітинної оболонки, іноді вкриті лише плазмалею, часто також дрібними лусочками з кремнезему, що можуть зростатися у панцир, рідше утворюють будиночки (*Chrysococcus*, *Hyalobryon*). Будиночки бувають кулясті або яйцевидні, рідше іншої форми. Стінки будиночків складаються з клітковини, просоченої солями кальцію і заліза; останні забарвлюють будиночки в коричневий колір (*Eleutheropyxis fulva*). У деяких видів будиночки оточені слизом (*Chrysocrinus hydra*) або зернистими утвореннями (*Heliochrysis eradians*). Стінки будиночків можуть

бути просочені кремнієм.

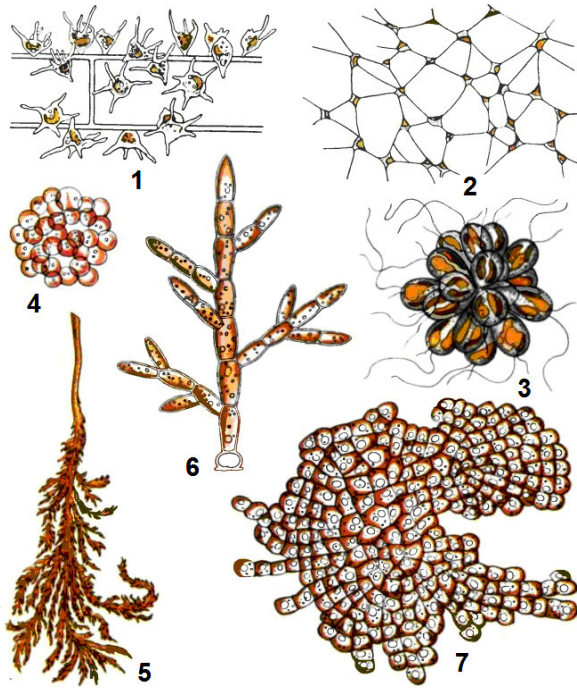


Рис. 6. 24. Основні типи структури тіла золотистих водоростей: 1 – амебоїдна (*Brehmiella chrysohydra*), 2 – амебоїдна (*Chrysarachnion insidians*), 3 – монадна (*Synochromonas pallida*), 4 – кокоїдна (*Chrysobotrys parvula*), 5 – пальмелоїдна (*Hydrurus foetidus*), 6 – різнонитчаста (*Phacothamnion borzianum*), 7 – пластинчаста (*Phacodermatium rivulare*)

Будиночки прикріплюються до субстрату підошвою, товстою слизистою ніжкою або тонкою стеблинкою.

Переважає більшість золотистих водоростей мають джгутики, а деякі представники утворюють випинання у формі ризоподіїв, псевдоподіїв і аксоподіїв. Якщо джгутик один, як, наприклад у хромулїни, він має перисту будову, якщо два, то один з них зазвичай перистий, інший гладенький (*Ochromonas*, *Synura*). У деяких родів (*Chrysochromulina*) обидва джгутики гладенькі і рівної довжини.

Під час поділу клітин або перед утворенням цист джгутики можуть або втягуватися, або скидатися. Втягування характерне для представників, що не мають щільних покривів.

Ядро звичайно одне, розміри його незначні.

Хлоропластів у клітині 1-2, рідше більше. У хлоропластах знаходяться піреноїди. Стигма є частиною хлоропласту, розташована на його передньому кінці.

Вакуолярний апарат складається з пульсуючих (скоротливих) або неппульсуючих вакуолей.

Продукти асиміляції золотистих водоростей — це олії і хризомінарин, у деяких волютин і глікоген. У деяких видів роду *Synura* у клітині накопичується гематоксром.

Розмноження нестатеве (вегетативне або за допомогою спеціалізованих клітин — амебоїдів, зооспор і апланоспор) і статеве (рідко). Вегетативне розмноження у одноклітинних форм здійснюється шляхом поділу клітини надвоє. Багатоклітинні форми можуть розмножуватися шляхом фрагментації тіла на окремі ділянки, здатні до подальшого розвитку. До вегетативного розмноження відноситься також брунькування.

Нестатеве розмноження за допомогою амебоїдів відбувається, наприклад, у представників, що мають будиночки. Амебоїди дуже дрібні, з короткими тупими псевдоподіями, виповзають з отвору будиночка і утворюють потім свій власний.

Зооспори можуть виникати в звичайних вегетативних клітинах або в особливих органах — зооспорангіях.

Статевий процес буває рідко. Характерною особливістю циклу розвитку золотистих є утворення цист різноманітної форми з целюлозною оболонкою, що пізніше просочується оксидом кремнію. Утворюються цисти у різний час року, зазвичай літом і восени.

До порядку коколітові (*Coccolithales*) відносяться одноклітинні монадні переважно морські форми. Клітини вкриті слизистим обгортками, на поверхні і усередині яких відкладаються своєрідні вапнякові тільця — коколіти. Слизиста оболонка з часом перетворюється на панцир. Клітини зазвичай з двома хлоропластами і двома джгутиками.

Золотисті водорості поширені по всій Земній кулі, у водоймах різних типів. Переважна більшість хризофітових мешкають у прісних водах, і лише незначна їх кількість зустрічаються в морі. Більшість живуть у чистій воді, деякі зустрічаються у водоймах, забруднених різними органічними речовинами. Типовим місцем поширення золотистих водоростей є сфагнові болота з кислою реакцією води.

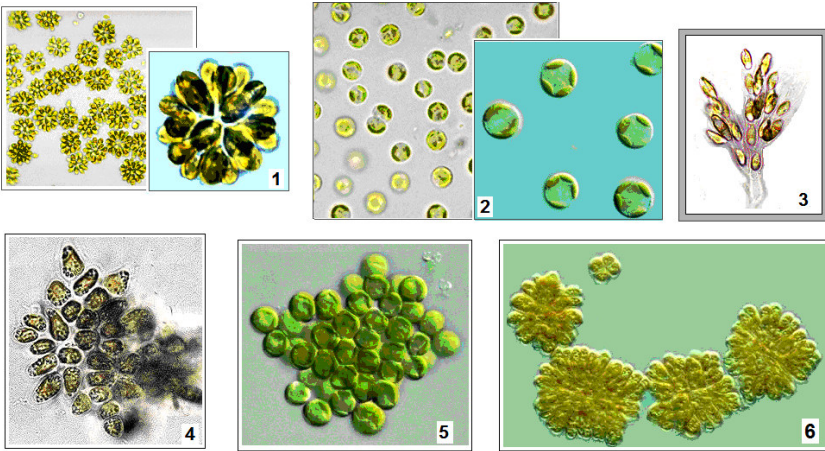


Рис. 6. 25. Золотисті водорості: 1 – *Synura*, 2 – *Tetrasporopsis*, 3 – *Dinobryon*, 4 – *Naegeliella*, 5 – *Chrysocapsa*, 6 – *Phaeoplaca thallosa*

Деякі види з родів маломонас (*Mallomonas*), синура (*Synura*), динобріон (*Dinobryon*), розвиваючись у масових кількостях, можуть викликати «цвітіння» води, додаючи їй запах риб'ячого жиру і погіршуючи її якість. Особливо важкі наслідки для рибних господарств має «цвітіння» ставів, що викликається масовим розвитком токсичного виду примнезіуму маленького (*Prumnesium parvum*), що належить до класу примнезіофіцієвих (*Prumnesiophyceae*). Цей вид широко розповсюджений у рівнинних і гірських озерах Західної Європи. Токсини, які виділяє цей вид, отруйні для риб і мало впливають на людей. Виявлений в Азовському морі.

Золотисті водорості беруть активну участь у накопиченні органічних речовин, мулу (сапропелю), який має велике практичне значення для народного господарства. Певне значення мають у ланцюзі живлення риб.

Викопні рештки золотистих водоростей відіграли певну роль в утворенні покладів вапняків і крейди, формуванні осадочних порід.

6.4.7. Діатомові водорості (*Bacillariophyta*, або *Diatomeae*)

Діатомові водорості, діатомеї – це особлива група одноклітинних організмів, клітина яких зовні вкрита твердою оболонкою, що складається з прозорого панцира із кремнезему.

Діатомові водорості мікроскопічні (0,75-1500 мкм), однокліти-

нні, одиночні або колоніальні форми; серед останніх зустрічаються види, що живуть в слизистих трубках і створюють бурі кущі заввишки до 20 см. Є колонії різного типу: ланцюжки, нитки, стрічки, зірочки, кущики або слизисті плівки.

Панцир складається з двох частин — епітеки і гіпотеки, що налягають одна на одну як кришка на коробку. Зовнішня частинка (епітека) більша, а внутрішня (гіпотека) менша. Кожна з них має стулку і обідковий поясок (рис. 6.26). Поверхня стулок плоска або випукла. Оболонки панцира пронизано дрібними отворами, що забезпечують обмін речовин між протопластом і навколишнім середовищем.

Форма панцира залежить від форми стулок і їх висоти. Завдяки симетричності будови панцира через нього можна провести подовжню, поперечну і центральну осі симетрії. Якщо через панцир можна провести всі три площини симетрії, то він повністю симетричний, дві — бісиметричний, одну — моносиметричний. Зустрічаються асиметричні панцирі, через які не можна провести жодної площини симетрії.

Панцир пронизують отвори — ореоли (рис. 6.27), затягнені зверху або зсередини перфорованою плівкою (велумом). Вони становлять 10-75% поверхні стулки. Частини отворів без стулок утворюють поля — центральне, осьове і бічне.

Потовщення, що виступають над зовнішньою або внутрішньою поверхнею стулки називаються ребрами, вони забезпечують міцність панцира. У багатьох діатомових водоростей на зовнішній поверхні панцира утворюються виступи, щетинки, шипики, які збільшують його поверхню і служать для з'єднання клітин в колонію.

За будовою панцира діатомові розділяють на два класи: пенатні (*Pennatophyceae*) з двобічносиметричним панциром і центричні (*Centrophyceae*) з радіально-симетричним панцирем.

Велике біологічне значення має слиз, що виділяється діатомовими водоростями, який не лише сприяє утворенню колоній і прикріпленню водоростей до субстрату, але і захищає їх від висихання та дії інших несприятливих умов середовища.

Багато пенатних водоростей мають шов, який складається з однієї-двох шілін, що пронизують оболонку стулки від кінців до центра. Шов забезпечує взаємодію протопласту із зовнішнім середовищем і здатність до руху. Наявність шва — це прогресивна ознака, характерна для еволюційно молодих видів.

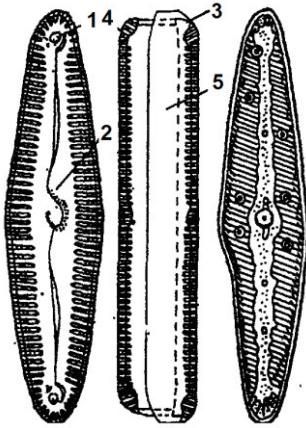


Рис. 6. 26. Пенатна водорість пінулярія (*Pinnularia* sp.): 1 — вузол, 2 — шов, 3 — епітека, 4 — гіпотека, 5 — пояски

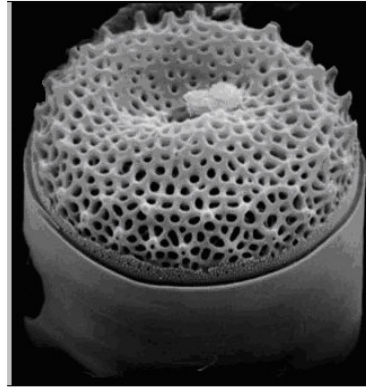


Рис. 6. 27. Ореоли на панцирі таласіозіри (*Thalassiosira* sp.)

Діатомові мають виключно кокоїдний тип структури тіла. Розмір клітин від 4 до 2000 мкм. У відділі, за даними різних авторів, налічується 12—25 тис. видів.

Клітини живуть поодинокі або об'єднані в колонії різного типу. (рис. 6.28).

Ядро розміщене в центрі клітини в цитоплазматичному містку чи в пристінному шарі цитоплазми.

Хлоропласти діатомових водоростей різноманітні за формою, розмірами і положенням у клітині. У більшості діатомових хлоропласти дрібні, численні, у вигляді зерен або дисків. Лише у високоорганізованих пенатних хлоропласти великі, один чи два в клітині.

Хлоропласти забарвлені в жовто-бурий колір з різними відтінками. Забарвлення зумовлено пігментами: хлорофілами *a* і *c*, β -каротином, ϵ -каротином, рядом ксантинів. Пігментна система діатомових водоростей забезпечує фотосинтез на глибині до 50 м завдяки додатковим пігментам з групи фукоксантинів, які передають поглинену ними енергію хлорофілу *a*. Після загибелі клітини бурі пігменти розчиняються у воді і зелений хлорофіл стає яскраво помітним. У гетеротрофних безбарвних діатомових водоростей (*Nitzschia*) пігменти відсутні.

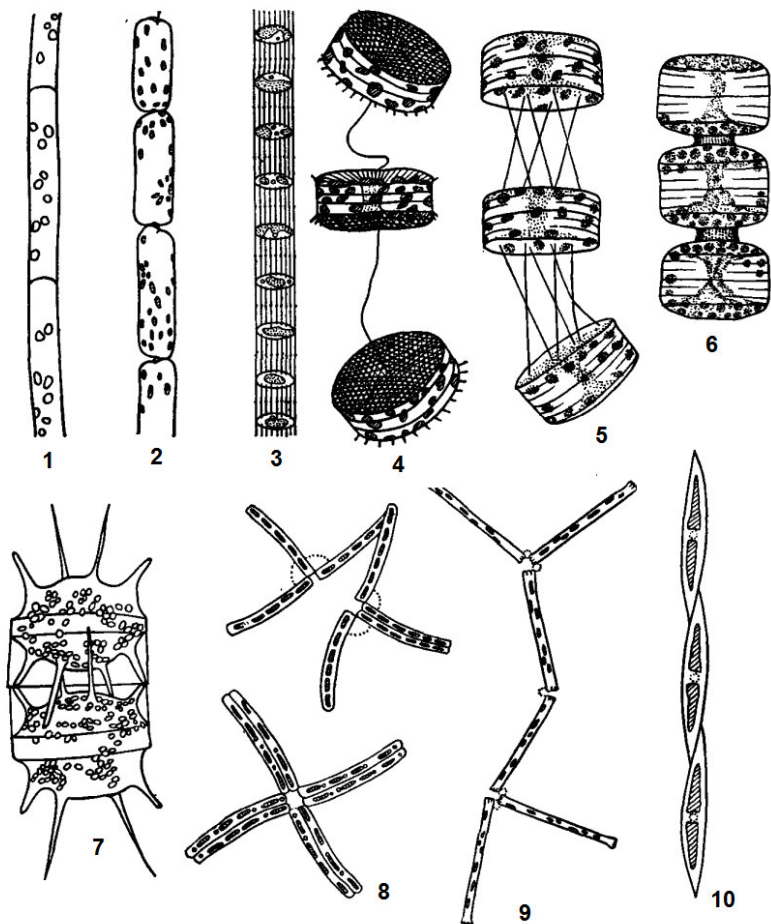


Рис. 6. 28. Типи колоній діатомових

1 – ниткоподібна колонія (*Leptocylindrus danicus*); 2-3 – ланцюжкові колонії (*Rhizosolenia fragilissima*, *Skeletonema costatum*); 4 – гнучкий ланцюжок (*Thalassiosira excentrica*); 5 – гнучкий ланцюжок (*Thalassiosira polychorda*); 6 – прямий ланцюжок (*Porosira glaciatus*); 7 – прямий ланцюжок, утворений за допомогою виростів (*Biddulphia mobiliensis*); 8 – зигзагоподібний ланцюжок (*Thalassionema nitzchioides*); 9 – зигзагоподібний ланцюжок (*Diatoma elongatum*); 10 – нитковидна колонія (*Nitzschia seriata*)

У периферичній частині клітини знаходиться силікалема — складна система цистерн і трубочок, у яких виявлені елементи кремнієвого панцирю. Зовнішня мембрана цистерн силікалеми тісно

прилягає до плазмалеми. Функції силікалеми – формування панцирю і утворення нової плазмалеми.

Основний спосіб розмноження діатомових водоростей — вегетативний поділ клітини надвоє. Найінтенсивніше розмноження діатомових спостерігається навесні і восени. Перед поділом клітини у діатомей починають нагромаджувати в протопласті краплинки олії, завдяки чому він значно збільшується в об'ємі, епітека і гіпотека панцира розходяться. Протопласт ділиться на дві рівні частини. Ядро ділиться мітозом, утворюючи два дочірніх.

Після закінчення поділу кожна з дочірніх клітин одержує від материнської лише одну стулку панцира і добудовує обов'язково внутрішню, тобто гіпотеку. Після багаторазових поділів спостерігається поступове зменшення розмірів клітин водоростей. У деяких видів вони зменшуються в 3 рази у порівнянні з первинними. Відновлення первинних розмірів клітин відбувається під час проростання спор і в результаті статевого процесу.

Перед початком статевого процесу дві клітини зближуються, покриваються загальним слизистим чохлам і розсовують стулки. Після запліднення утворюється зигота, яка без стадії спокою починає рости, збільшується в розмірах і перетворюється на *ауксоспору* («спору, що росте»). Клітина, що утворюється з ауксоспори, називається ініціальною і більша за вихідну клітину.

У діатомових виявлено декілька типів статевого процесу: ізогамний, анізогамний (гетерогамний), оогамний, автогамний.

Всі діатомові водорості диплоїдні організми, а гаплоїдна фаза ядра у них спостерігається тільки перед злиттям ядер у ауксоспорі.

У несприятливих умовах діатомові водорості переходять у стан спокою. Тоді протопласт пересувається до одного з кінців клітини і, унаслідок втрати клітинного соку, сильно стискається. Життєдіяльність цих клітин поновлюється при настанні сприятливих умов. Деякі прісноводні планктонні види в зимовий період занурюються на дно водойми, де перебувають в стані спокою або зниженої життєдіяльності до початку нового вегетаційного періоду.

Діатомові водорості широко розповсюджені і населяють різні біотопи: прісні і солоні, стоячі і проточні водойми, вологі скелі, ґрунт і навіть орні землі.

У водних екосистемах діатомові — цілорічні домінанти. У відкритій частині океану діатомові можуть розповсюджуватися до гли-

бини 80-350 м, де утворюють глибоководний «тіньовий планктон». Це обумовлено здатністю деяких видів переходити на гетеротрофне живлення при великій кількості органічних речовин у воді. У планктоні прісних водойм переважають пенатні діатомові; глибина їх розповсюдження залежить від прозорості води.

У бентосних фітоценозах теж переважають пенатні (*Navicula*, *Campylodiscus*, *Pinnularia*, *Gyrosigma*). Переважно вони мешкають на глибині не більше 50 м.

Діатомові водорості — основна ланка трофічних ланцюгів водних екосистем. Вони відіграють основну роль у продуктивності водойм. У 100 г органічної речовини діатомових міститься 40% білків, 30% вуглеводів, 30% ліпідів. Діатомовими водоростями харчуються різні тварини, зоопланктонні організми — гіллястовусі і веслоногі ракоподібні, які складають найважливішу частину в живленні промислових риб.

Діатомові водорості здатні інтенсивно ділитися, даючи до чотирьох поколінь за добу, що нерідко викликає «цвітіння» води, появу неприємних запахів у питній воді (*Stephanodiscus hantschii*, *Cyclotella meneghiniana*).

Щорічно поглинаючи зі Світового океану близько 3 млрд. т кременію, діатомові водорості відіграють основну роль у його кругообігу. Високі діатомові створили могутні відкладення, так звані діатоміти, або трепели, що мають промислове значення.

Сучасна класифікація діатомових водоростей заснована на морфології і структурі панцира. Виділяють два класи діатомових: центричні і пенатні. Структурні елементи на стулках панцира у центричних діатомових мають радіальне і тангентальне розміщення, у пенатних — двобічне або поперечне.

Клас центричні діатомеї (*Centrophyceae*)

Клітини поодинокі або сполучені в ниткоподібні або ланцюжкові колонії. Хроматофори зазвичай у вигляді дрібних численних зерен, рідше одна або декілька пластинок. Форма панцира різна: циліндрична, дисковидна, лінзовидна, куляста, еліпсоїдна, діжковидна, рідше призматична, зі вставними обідками різної форми (рис. 6.29).

Стулки панцира мають радіальну будову і завжди без шва. Стулки округлі, еліптичні, трикутні і ін. По краю стулки розміщуються вирости або шпильки, за допомогою яких клітини з'єднуються в колонії, крім того є роги, щетинки та інші елементи структури.

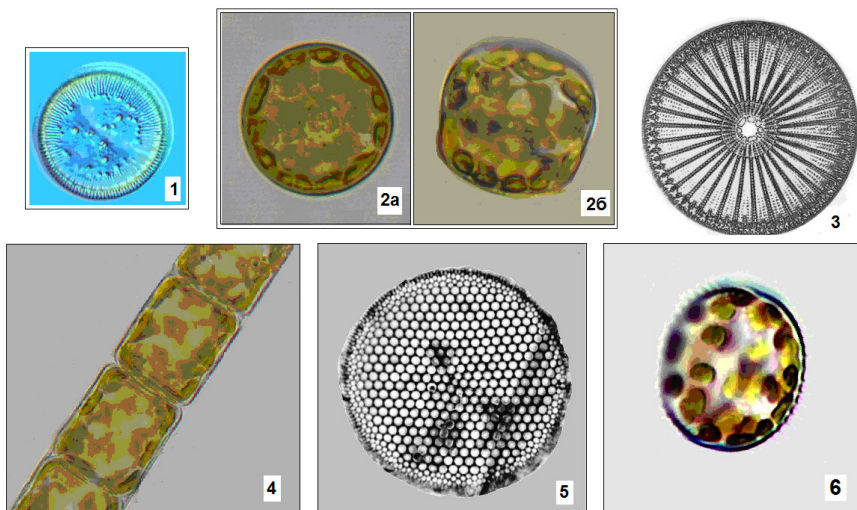


Рис. 6. 29. Центричні діатомові: 1 – *Cylotella ocellata*; 2 – *Cylotella* (а – вигляд зверху, б – вигляд збоку); 3 – *Arachnoidiscus ehrenbergii*; 4 – *Melosira varians*; 5 – *Thalassiosira*; 6 – *Stephanodiscus*

Центричні діатомові – це переважно морські планктонні організми. У прісних водоймах зустрічаються рідше.

У прісних і солонуватих водоймах часто зустрічаються види: таласіозіра (*Thalassiosira lacustris*), циклотелла (*Cylotella ocellata*), мелозіра (*Melosira varians*), ризосоленія (*Rhizosolenia longiseta*).

Клас пенатні діатомеї (*Pennatophyceae*)

Клітини поодинокі чи сполучені в колонії різного типу. Панцир симетричний по поздовжній осі, часто з вставними обідками. Стулки двобічно симетричні – лінійні, ланцетні, еліптичні (рис. 6.30).

Пенатні водорості — прісноводні і морські форми, що живуть в бентосі і лише поодинокі види планктонні.

Клас пенатних діатомей сформувався пізніше від центричних. Він поділяється на чотири порядки: безшовні (*Araphales*), одношовні (*Monoraphales*), двошовні (*Diraphales*) і каналшовні (*Aulonraphales*).

Діатомеї — порівняно молода група водоростей, їх викопні рештки знаходять починаючи від ранньокрейдяного періоду до сучасних відкладів. Перші викопні представники були морськими і належали до центричних діатомей. У крейдяному періоді з'явилися і пе-

рші види пенатного типу.

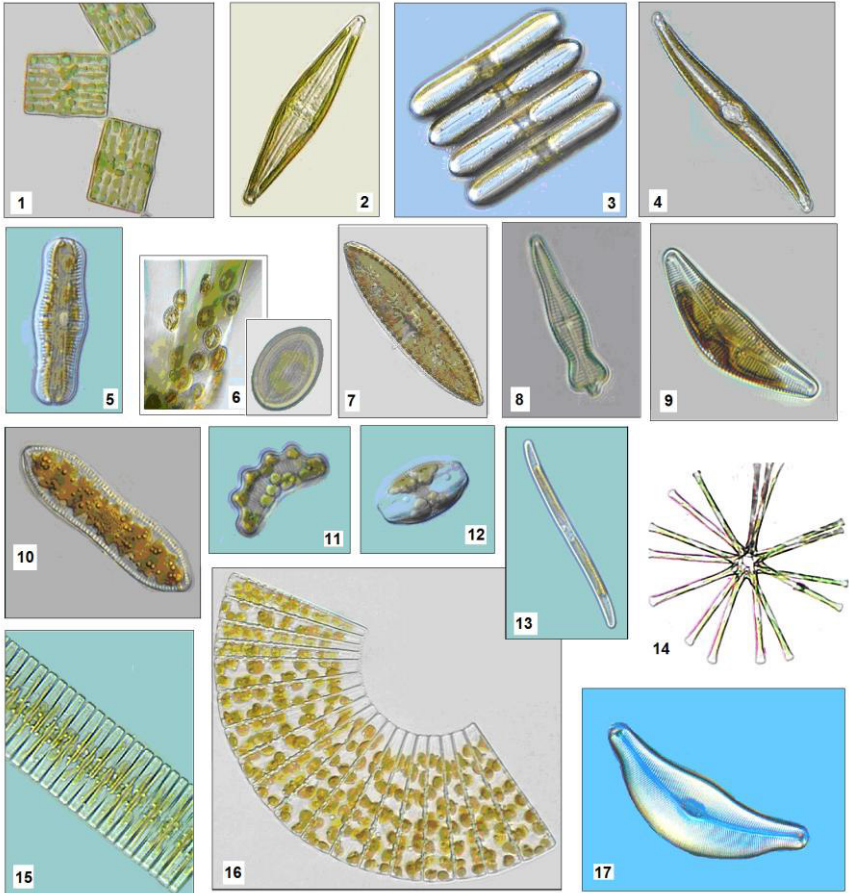


Рис. 6. 30. Пенатні діатомові: 1 – *Tabellaria* sp., 2 – *Navicula radiosa*, 3 – *Pinnularia viridis*, 4 – *Gyrosigma* sp., 5 – *Rhopalodia gibba*, 6 – *Cocconeis* sp. на кладофори, 7 – *Surirella* sp., 8 – *Gomphonema acuminatum*, 9 – *Cymbella* sp., 10 – *Cumatopleura solea*, 11 – *Eunotia serra*, 12 – *Amphora ovalis*, 13 – *Nitzschia* sp., 14 – *Asterionella formosa*, 15 – *Fragilaria* sp., 16 – *Meridion circula*, 17 – *Cymbella stuxbergi*

Діатомеї є кормом для бактерій і найпростіших, якими в свою чергу живляться безхребетні тварини, риби та їх молодь.

6.4.8. Жовтозелені водорості (Xanthophyta)

До відділу відносяться близько 600 видів переважно мікроскопічних, рідше макроскопічних водоростей світло- або темно-жовто-зеленого, рідше зеленого кольору, іноді безбарвних. Розміри їх коливаються від 0,5—1,5 мкм (*Chloridella glaciales*) до десятків сантиметрів у довжину (нитки *Tribonema*, *Vaucheria*). Це одноклітинні, колоніальні, багатоклітинні і неклітинні організми, які активно рухаються або нерухомі, прикріплені і вільноживучі.

Спостерігаються майже всі типи структури вегетативного тіла: кокоїдний, монадний, гемімонадний, сифональний, сифонокладальний, нитчастий, різнонитчастий, псевдопаренхіматозний, паренхіматозний. Більшість мають кокоїдний тип структури (рис. 6.31).

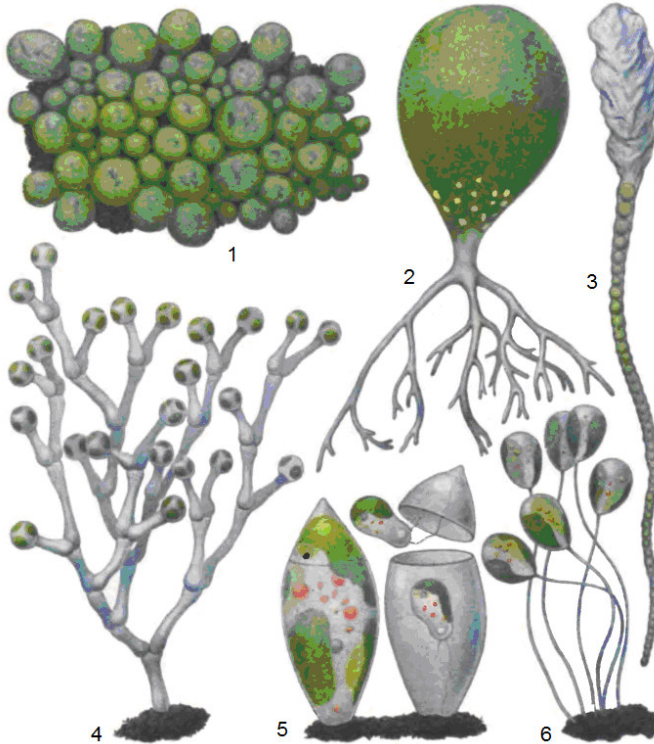


Рис. 6. 31. Жовтозелені водорості: 1 – 3 – *Botrydium granulatum* (1 – обростання на ґрунті при малому збільшенні, 2 – окрема особина при великому збільшенні, 3 – утворення ризоцист); 4 – *Mischococcus confervicola*; 5 – *Chlorothecium crassiapex*, клітина і вихід із неї зооспор; 6 – *Peroniella curvipes*

У видів із амебоїдною, монадною і частково гемімонадною структурою вегетативного тіла клітини вкриті лише плазмалеомою; вони легко змінюють свою форму, утворюючи псевдоподії.

У переважної більшості жовтозелених водоростей клітини мають міцну клітинну оболонку, цілісну або двостулкову. Клітинна оболонка пектинова, іноді з домішкою целюлози або геміцелюлози (*Tribonema*), у вошерії (*Vaucheria*) — целюлозна. На поверхні оболонки може відкладатися вапно, часто вона насичена сполуками заліза, що забарвлюють її в жовтуватий, червонуватий, іржаво-червоний, бурий або коричневий тони. Ще частіше в клітинних оболонках жовтозелених водоростей виявляється кремнезем, що додає їй особливих твердості, крихкості і блиску.

Іноді клітини повністю вкриті слизом, що об'єднує їх в колонії (*Gloeobotrydaceae*).

Хлоропласти різноманітні за формою і будовою. Число їх коливається від одного до декількох сотень в одній. Комплекс фотосинтетичних пігментів включає хлорофіли а і с, хлорофіл b відсутній. Є кілька каротиноїдів і ксантофілів. Піреноїди спостерігаються рідко. Запасними поживними речовинами є краплини олії, хризоламідарин та білкові кристали. У рухомих водоростей є стигма червоного, коричневого або оранжево-червоного кольору.

Монадні форми і стадії (зооспори, сперматозоїди) мають по два джгутики різної будови і довжини.

Прісноводні види, як правило, мають скоротливі вакуолі; лише у морських і солонуватоводних видів вони відсутні.

Вегетативне розмноження здійснюється поділом клітин або розпадом колоній і багатоклітинних форм на окремі частини. Найширше у жовтозелених водоростей представлене нестатеве розмноження за допомогою спеціалізованих клітин: амебоїдів, зооспор і автоспор. Статевий процес (оогамного типу) з достовірністю відомий лише у видів роду вошерія (*Vaucheria*). Статеві органи — антеридії і оогонії — утворюються або на одній (одномні), або на різних (двомні) рослинах (рис. 6.32). Дводжгутикові антерозоїди, що утворюються в антеридії, проникаючи в оогоній, запліднюють яйцеклітину. Зигота, або ооспора, покривається товстою багатощаровою оболонкою і після періоду спокою проростає в нову рослину.

Жовтозелені поширені у воді, ґрунті і в повітрі на всіх континентах земної кулі.

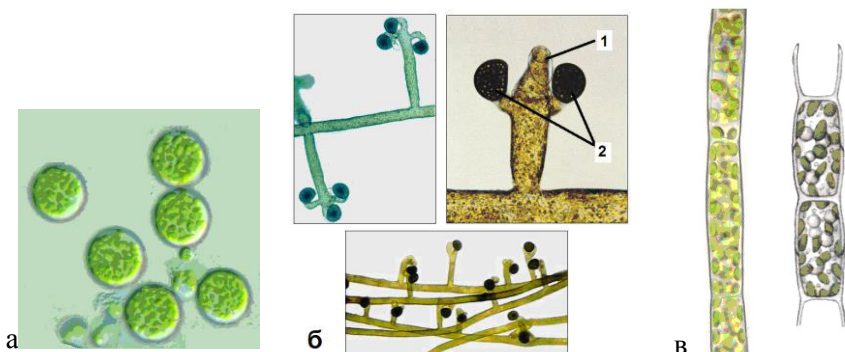


Рис. 6. 32. Жовтозелені водорості: а – *Botrydiopsis arhiza*, б – *Vaucheria* (1 – антеридій, 2 – оогонії), 3 – *Tribonema*

Більшість видів жовтозелених — це прісноводні організми. Вони зустрічаються у різних водоймах, проте віддають перевагу чистим водам стоячих водойм з кислою реакцією середовища (сфагнові і торфові болота, канави, ями і калюжі на торф'яниках).

Більшість видів мешкають в товщі води або входять до складу перифітону. Бентосних і нейстонних форм небагато. Зрідка жовтозелені водорості можуть викликати «цвітіння» води евтрофних водойм (*Botrydiopsis arhiza*).

Жовтозелені багато представлені в ґрунті, беруть участь в створенні ґрунтової родючості, при масовому розвитку можуть навіть викликати «цвітіння» поверхні ґрунту.

Жовтозелені водорості беруть участь в утворенні первинної продукції водойм, відіграють значну роль у живленні гідробіонтів, самоочищенні забруднених вод.

Найпоширеніший порядок ботридієвих (*Botrydiales*) з двома родинами *Botrydiaceae* (1 рід) і *Vaucheriaceae* (1 рід). Представники порядку широко розповсюджені по всій планеті в морях, солонуватих і прісних водах, а також на вологому ґрунті. Це неклітинні водорості сифональної структури. Макроскопічні таломи подібні до бульбашки (*Botrydium*) або нитки (*Vaucheria*), прикріплені або не-прикріплені.

6.4.9. Червоні водорості (Rhodophyta)

Червоні водорості, або багрянки, – це багато-, одноклітинні і колоніальні організми від рожевого до темно-червоного, майже чорного кольору. Є близько 4 тис. видів, що відносяться до понад 600 родів. Поширені переважно у теплих морях і океанах. У прісних і солонуватих континентальних водоймах, а також в аерофітних умовах мешкає не більше 50 видів.

Морські багрянки – це переважно багатоклітинні великі рослини, зі складною будовою, які досягають у довжину від кількох сантиметрів до метра. Тіло має складну будову: розчленоване, нагадує розгалужені кущики або стрічковидні пластинки.

Серед морських багрянок є багато мікроскопічних форм, але лише найпримітивніші з них мають одноклітинні або колоніальні таломі. У високоорганізованих представників слань має складну тканинну будову. Периферійні шари слані складаються з дрібних корових клітин, багатих на хлоропласти. Внутрішні клітини більші за розміром, не мають хлоропластів і виконують різні функції.

Багатоклітинні таломі багрянок розгалужуються моноподіально, симподіально, дихотомічно. До субстрату водорості прикріплюються ризоїдами на нижньому боці талому, а також виростами-присосками або дископодібною подошвою.

Клітини червоних водоростей різноманітні за формою, з цілісною двошаровою оболонкою. Внутрішній шар оболонки складається з целюлози, зовнішній — з пектинових речовин. Серед пектинових речовин є колоїдні речовини — агар, карагінан, агароїди. Вони здатні розчинятися в киплячій воді з утворенням колоїдних розчинів. До групи пектинових речовин відносяться також колоїдні речовини, які містяться в клітинних оболонках і міжклітинниках багатьох морських багрянок (Phyllophora).

У морських високоорганізованих форм клітини багатоядерні, а у примітивних форм і репродуктивних клітин (спермаціїв, карпо- і тетраспор) однаядерні. Ядро маленьке, з ядрцем.

У цитоплазмі є один-два хлоропласти, у найпримітивніших форм з піреноїдом. Форма хлоропластів різна і не завжди постійна; вона може бути різною навіть в різних клітинах одного організму і змінюється з віком організму.

Червоні водорості мають складний набір пігментів. Поряд з хлорофілами *a* і *d*, α - і β -каротинами і кількома ксантофілами, хлоро-

пласти червоних водоростей містять специфічні для даної групи рослин додаткові пігменти: червоний фікоеритрин і синій фікоціанін. Ці пігменти виявлені також у синьозелених і криптофітових водоростей. Різне кількісне співвідношення фікоеритрину і фікоціаніну визначає колір червоних водоростей. У прісноводних водоростей фікоеритрину мало або він відсутній, тому вони забарвлені переважно в сірий, темно-зелений, синьо-зелений або зелений колір.

Запасним полісахаридом є багрянковий крохмаль, який від йоду не синіє, а спочатку стає жовто-бурим, а потім червоним.

Більшість червоних водоростей – дводомні рослини, які мають статеві органи складної будови. Спорофіт і гаметофіт за будовою подібні. Розмножуються нестатевим і статевим шляхом.

Вегетативне розмноження одноклітинних і колоніальних форм відбувається поділом клітини. У багатоклітинних водоростей утворюються додаткові пагони, що перетворюються у нові рослини. Нестатеве розмноження у низькоорганізованих водоростей здійснюється моноспорами, тобто спорами, які утворюються по одній у клітині. Для більш високоорганізованих характерне нестатеве розмноження тетраспорами, які утворюються по чотири в клітині, що називається тетраспорангієм. І моноспори, і тетраспори без оболонки, без джгутиків. Потрапляючи у водне середовище, вони вкриваються оболонкою і проростають.

Моноспори і тетраспори проростають, як правило, в гаметофіти, на яких утворюються органи статевого розмноження, які мають складну будову.

Статевий процес оогамний. Лише одноклітинні і колоніальні багрянки статеві не розмножуються. Гамети не мають джгутиків. Чоловічі гамети – спермації – утворюються в клітинах, які функціонують як чоловічі органи розмноження і називаються *сперматангіями*, або *антеридіями*. При заплідненні спермації викидаються назовні і пасивно переносяться течією води, а жіночі гамети – оогонії – залишаються на гаметофіті у жіночому статевому органі, який називається *карпогоном* і утворюється на кінцях бічних гілочок. Карпогон – це особлива клітина без хлоропласта. У бангівих водоростей карпогон являє собою мало змінену вегетативну клітину, яка відрізняється від решти більшими розмірами і інтенсивнішим забарвленням. У флоридових нижня частина карпогону розширена, містить ядро, а верхня частина вузька, утворює трубочастий виріст —

трихогину, яка служить для вловлювання спермаціїв.

При заплідненні спермації прикріплюються до вершини трихогінни, оболонки їх в місці зіткнення розчиняються, і ядро спермація перетікає в порожнину трихогінни. Пересуваючись по ній, воно потрапляє в червну частину карпогону і там зливається з його ядром. Після запліднення карпогон відділяється від трихогінни поперечною перегородкою, трихогінна відмирає.

Зигота без періоду спокою починає ділитися і утворює особливі спори — карпоспори, із яких розвиваються спорофіти (рис. 6.33).

У бангієвих після запліднення карпогон ділиться на 4-32 карпоспори, які у вигляді голих клітин виходять у воду. У флоридових у розвитку зиготи крім карпогону беруть участь інші спеціальні клітини.

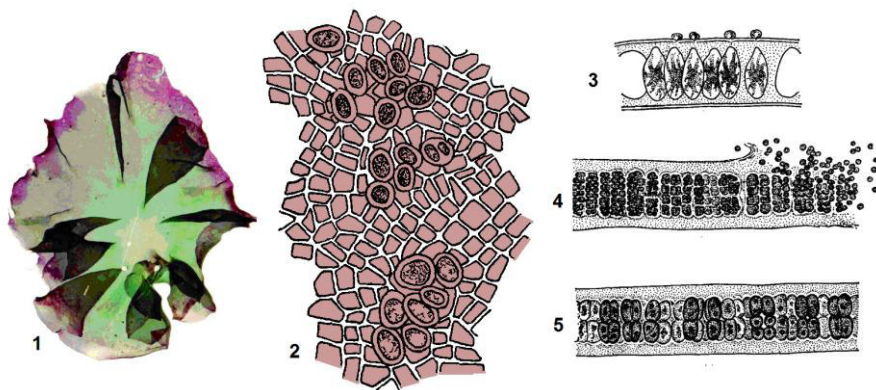


Рис. 6. 33. Порфіра (*Porphyra* sp.) із пластинчастою структурою талому (1 – загальний вигляд; 2 – вигляд зверху, помітні карпоспори; 3 – 5 поперечний зріз пластинки: 3 – з карпогонами, 4 – з сперматангіями, 5 – з карпоспорами)

З диплоїдних карпоспор утворюється тетраспорофіт, який розмножується лише нестатево – тетраспорами. Тетраспори утворюються редукційним поділом. Вони гаплоїдні і при проростанні утворюють статеву генерацію — гаметофіт.

Таким чином, у більшості червоних водоростей розвиток проходить такі форми: гаметофіт, карпоспорофіт, тетраспорофіт. У цьому циклі є вільноживучі форми розвитку — тетраспорофіти і гаметофіти. Редукційний поділ відбувається при утворенні тетраспор, у зв'язку з чим тетраспори і гаметофіти, що утворюються з них, є гаплоїд-

дною фазою, а зигота, карпоспори і тетраспорофіт — диплоїдною фазою.

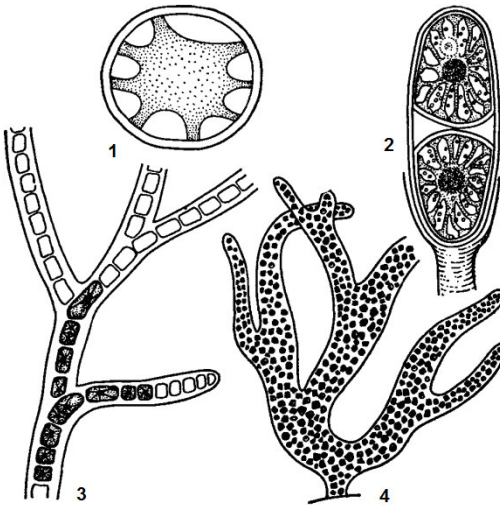
Червоні водорості широко розповсюджені у всіх морях, але у напрямку високих широт загальна кількість видів багрянок поступово зменшується і різко падає в Арктичному басейні. Близько 2% видів багрянок зустрічається у прісній воді. Таломи їх прикріплюються до підводних субстратів — каменів, скель, водних рослин. Завдяки наявності червоних пігментів, які здатні засвоювати навіть незначну кількість світла у спектральному діапазоні, який недоступний для інших водоростей, багрянки можуть рости на глибині 100-200 м.

Серед червоних водоростей є епіфіти, ендоефіти і паразити. Ендоефітизм буває частковим або повним. У другому випадку талом ендоефіта, який живиться автотрофно за рахунок фотосинтезу, повністю занурений в тканини водорості-господаря, а на поверхню виносяться тільки нитки з органами розмноження. Багато багрянок ведуть паразитичний або напівпаразитичний спосіб життя. Їх таломи значно редуковані і виступають над поверхнею водорості-господаря у вигляді кульок або лопатеподібних утворень.

Господарське значення морських багрянок визначається присутністю в оболонках деяких водоростей великої кількості фікоколідів — слизистих речовин з групи полісахаридів. Найбільш відомим промисловим продуктом є агар, що одержується з видів родів *Gelidium*, *Gracilaria*, *Ahnfeltia* і інших агарофітів. Агар широко застосовують в медицині, мікробіології, харчовій, целюлозно-паперовій і текстильній промисловості. З інших фікоколідів істотне значення мають карагенін і агароїд. Карагенін одержують в основному з видів роду хондрус (*Chondrus*), агароїд — з чорноморської філофори (*Phyllophora nervosa*). Морські червоні водорості разом з іншими водоростями використовують також для виготовлення водоростевої муки, що йде на корм домашнім тваринам і на добриво. Ряд морських багрянок їстівні. Перше місце серед їстівних багрянок займають види родів *Rhodomenia* і *Porphyra*. У Японії розвинене промислове культивування порфіри в природних умовах. Аквакультура деяких червоних водоростей широко практикується в США, Канаді, Франції, Норвегії, Данії, Великобританії і інших країнах. З багатьох червоних водоростей отримують йод.

Відділ червоних водоростей нараховує близько 4000 видів і 600 родів. Червоні водорості діляться на два класи: бангієві і флоридові.

Клас бангієві (Bangiophyceae) включає одноклітинні, колоніальні, а також багатоклітинні водорості трихальної, гетеротрихальної і пластинчасто-паренхіматозної структури (рис. 6.34). Вегетативне розмноження поділом клітини на дві або більше дочірніх клітин. Нестатеве розмноження відоме тільки у високоорганізованих представників. Гамети формуються в результаті прямого перетворення вегетативних клітин, жіночі по одній, чоловічі — багато в кожній клітині. Зигота ділиться і вся перетворюється на карпоспори. Моноспори і карпоспори голі, здатні до амебоїдного руху.



Більшість представників класу, особливо серед примітивних, — прісноводні і наземні мешканці. Морські форми поширені в прибережній зоні літоралі всіх морів. Є близько 20 родів і 70 видів.

Рис. 6.34. Бангієві водорості: 1 – Porphyridium; 2 – Chroothecae; 3-4 – одноклітинні і багатоклітинні нитчасті колонії Goniotrichum

У країнах Східної Азії види порфіри (*Porphyra*) вживають у їжу.

До порядку компсопогонових (*Compsorogonales*) відноситься рід компсопогон (*Compsorogon*), представники якого можуть утворювати обростання – «чорну бороду» на листках акваріумних рослин. У компсопогону талом кушчикоподібний, він прикріплюється до субстрату підшоною, а також ризоїдними виростами (рис. 6.35).

Клас флоридові (*Florideophyceae*) об'єднує багатоклітинні водорості найрізноманітнішої форми, переважно складної анатомічної будови. Слань їх представлена системою розгалужених ниток. Ріст апікальний за рахунок верхівкової клітини. У деяких форм талом ясно просочений вапном.

Клітини одноядерні, рідше багатоядерні, з одним або декількома хлоропластами, найчастіше без піреноїдів.

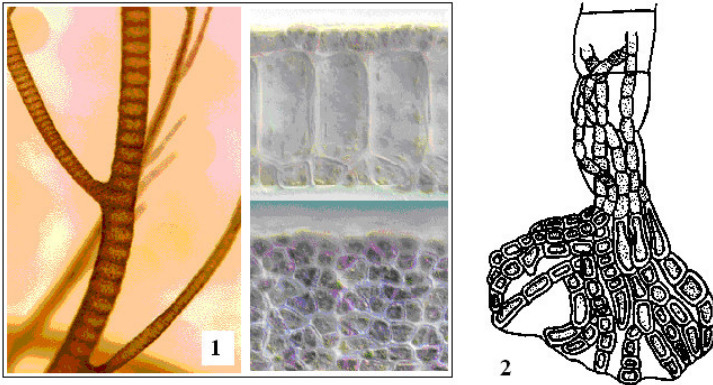


Рис. 6. 35. Компсопогон (*Compsopogon chalybeus*): 1 – фрагмент талому (справа – мікроскопічна будова тканин); 2 – базальна частина талому з ризоїдами, які утворюють підшву

Переважає більшість флоридових — типові морські мешканці, широко розповсюджені у всьому Світовому океані.

До **порядку гігартинові (*Gigartinales*)** належать водорості різноманітних розмірів і форми, талом нитчастий, плоский, пластинчастий або шкірковидний, розгалужений або розітнутий на лопаті, складної анатомічної будови (рис. 6.36). У циклі розвитку відбувається чергування гаметофіта і спорофіта, схожих за зовнішньою і внутрішньою будовою.

Гігартинові — надзвичайно різноманітна група морських водоростей. Найвідоміші родини: *Phyllophoraceae*, *Gigartinaceae*, *Gracilariaceae*, *Rhodophyllidaceae* і ін.

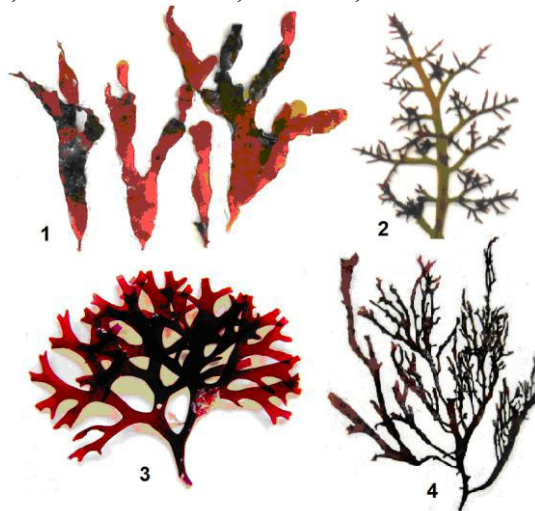


Рис. 6.36. Гігартинові водорості: 1 – філофора (*Phyllophora crispa*), 2 – гігартина (*Gigartina* sp.), 3 – хондрус кучерявий (*Chondrus crispus*), 4 – грацілярія (*Gracilaria* sp.)

Порядок родименієві (*Rhodymeniales*). Талом від циліндричного до пластинчастого, простий або розгалужений, складної анатомічної будови, багатоосової типу (рис. 6.37). У циклі розвитку відбувається чергування гаметофіта і спорофіта, схожих за зовнішньою і внутрішньою будовою. Поширені по всіх морях від тропіків до Північного Льодовитого океану; найбагатше представлені в теплих морях. Порядок представлений двома родинami: *Champiaceae* і *Rhodymeniaceae*.

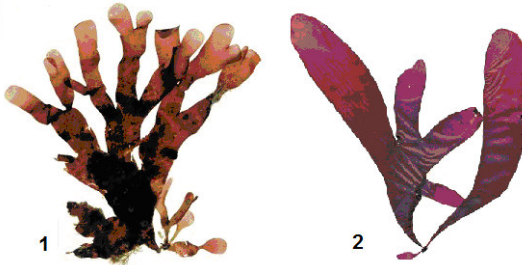


Рис. 6.37. Родименієві водорості: 1 – *Rhodymenia pacifica*, 2 – *R. palmata*

6.4.10. Бурі водорості (*Phaeophyta*)

До відділу бурих водоростей відносяться переважно морські макроскопічні водорості, загальною зовнішньою ознакою яких служить жовтувато-буре забарвлення. Бурі водорості — багатоклітинні рослини, великі, складно розчленовані, прикріплені до субстрату. Відомо близько 1500 видів бурих водоростей, що відносяться до 240 родів. У прісних, переважно холодних проточних водах помірних широт виявлено лише п'ять видів бурих водоростей.

Розміри таломів від кількох десятків мікрометрів до 30-50 м (у деяких видів родів *Laminaria*, *Macrocystis*, *Sargassum*). Слань має різну форму (нитчаста, куляста, мішкоподібна, пластинчаста, кущоподібна і ін.). Слані деяких представників мають повітряні пухирі пневматофори, які утримують гілочки у вертикальному положенні. Усі бурі водорості прикріплюються до ґрунту чи інших водних рослин за допомогою ризоїдів, базальних дисків.

У високоорганізованих бурих водоростей (*Laminaria*, *Fucus*, *Sargassum*) таломи диференційовані і нагадують квіткові рослини. У них є стебло-, листко- і коренеподібна частини, деякі представники мають повітряні міхурі, що утримують гілки у вертикальному положенні. Слань має примітивні тканини: асиміляційну, запасуючу, механічну і провідну.

Галуження бурих водоростей моноподіальне. Бічні гілочки чер-

гові розсіяні або супротивні. При швидкому доростанні їх до розмірів головної нитки виникає дихотомоподібне галуження.

Клітини бурих водоростей одноядерні. Оболонка їх складається з внутрішнього целюлозного шару і зовнішнього пектинового. Целюлоза бурих водоростей за своїми властивостями відрізняється від целюлози квіткових рослин, і тому її іноді називають *альгульозою*.

Сусідні клітини сполучаються за допомогою пор і плазмодесм.

Хлоропластів декілька, вони маленькі, дископодібні, стрічкоподібні, пластинчасті з дуже дрібними піреноїдами. До їх складу входять пігменти: хлорофіли а і с, каротини і ксантофіли, особливо фуккоксантин інтенсивно бурого кольору. Різні співвідношення цих пігментів обумовлюють забарвлення бурих водоростей від оливково-жовтуватого до темно-бурого, майже чорного кольору.

Клітини бурих водоростей мають одну велику або декілька дрібних вакуолей. Крім того, зустрічаються фізоди — це дуже дрібні вакуолі (до 4 мкм в діаметрі) із таніноподібною речовиною.

Запасною поживною речовиною є полісахарид ламінарин, шестиатомний спирт маніт і в невеликих кількостях олія.

Розмножуються бурі водорості вегетативно, нестатевим і статевим способами.

Вегетативне розмноження відбувається при випадковому відокремленні гілок від слані. Спеціальні бруньки вегетативного розмноження є лише у видів роду сфацелярія (*Sphaelaria*).

Нестатеве розмноження здійснюється зооспорами, нерухливими тетраспорами і моноспорами. Зооспори і гамети утворюються у одно- і багатогніздних вмістищах (рис. 6.38).

Статевий процес ізо-, гетеро- і оогамний. Гамети зазвичай утворюються в багатогніздних гаметангіях, по одній в кожній камері.

Більшість бурих водоростей мають самостійні форми розвитку — спорофіт і гаметофіт або гаметоспорофіт (рис. 6.39). Гаметофіт і спорофіт можуть мати як однакову будову і розміри, так і різну, тобто у бурих водоростей існує ізоморфна і гетероморфна зміна форм розвитку. Найчастіше більші розміри і складнішу будову має спорофіт.

До бурих водоростей, що не мають зміни форм розвитку, а лише зміну ядерних фаз, відносяться представники родин фукусових (*Fucaceae*), цистозейрових (*Cystoseiraceae*) і саргасових (*Sargassaceae*).

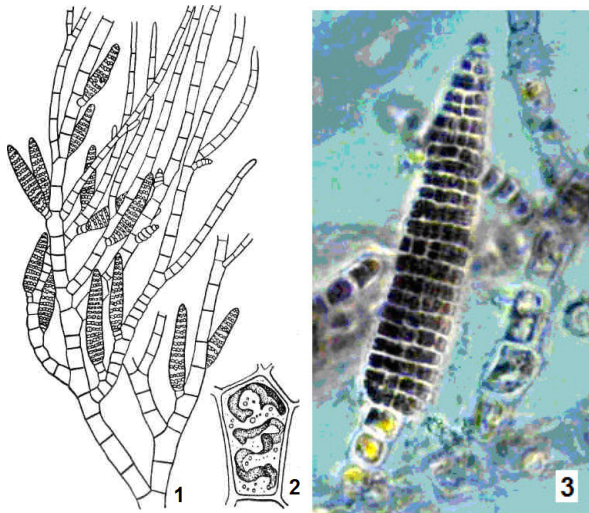


Рис. 6.38. Ectocarpus siliculosus: 1 – фрагмент талому з багатоніздними спорангіями; 2 — клітина із стрічкоподібними хлоропластами; 3 – спорангій (мікрофотографія)

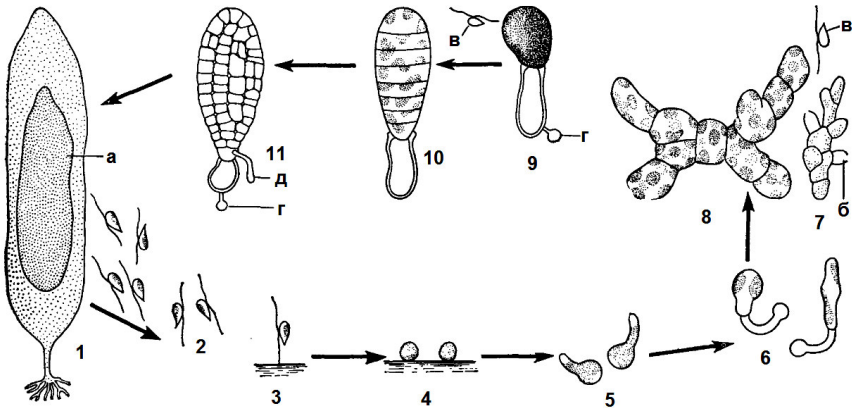


Рис. 6.39. Цикл розвитку ламінарієвих водоростей

1 – талом зі спорами: а – пляма спорангіїв; 2 – плаваючі зооспори; 3 – зооспора прикріпилася переднім джгутиком до ґрунту; 4 – ембріоспори; 5 – ембріоспори з проростковою трубкою; 6 – утворення перших клітин гаметофітів (зліва – жіночий, справа – чоловічий); 7 – чоловічий гаметофіт: б – антеридій, в – антерозоїди; 8 – багатоклітинний жіночий гаметофіт; 9 – одноклітинний жіночий гаметофіт після виходу яйцеклітини з оогонію; г – оболонка ембріоспори; 10-11 – початок розвитку слані спорофіта: д – первинний ризоїд

Нормальне відтворення їх можливе лише статевим шляхом. Статевий процес — типова оогамія. Статеві органи розвиваються в концептакулах. Із стінки концептакула виростають довгі волоски — парафізи, що заповнюють майже всю його порожнину (рис. 6.40). Особливо довгі волоски розвиваються в жіночих концептакулах, де вони у вигляді пучка видаються з отвору концептакула. Серед цих волосків розвиваються оогонії і антеридії.

Майже усі бурі водорості винятково морські рослини. Найбільші за розмірами їх форми (ламінарієві, деякі фукусові) зустрічаються у морях приполярної і полярної зон. Тут для них сприятливі помірна і низька температура води і підвищений у порівнянні з водами тропічних морів вміст біогенних речовин. Селяться вони переважно на скелях і камінні на глибині 6-15 м.

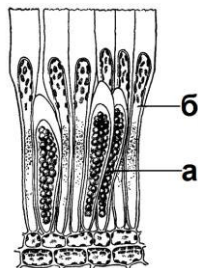


Рис. 6.40. Спорангії (а) і парафізи (б) ламинарієвих водоростей

Серед бурих водоростей є види з ефемерними, однорічними і багаторічними таломами. На тривалість існування таломів великий вплив мають екологічні умови. Багаторічні таломі бурих водоростей бувають декількох типів. У одних водоростей талом багаторічний, щороку відмирають тільки пагони, на яких розвивалися органи розмноження (Fucales), у інших (Laminariales) багаторічними є стовбур і органи прикріплення, пластинчаста частина — однорічна.

У деяких тропічних видів саргасових водоростей багаторічним буває лише диск, що служить для прикріплення талому.

У розвитку бурих водоростей спостерігається сезонність. Так, у помірних субарктичних поясах вони найбільше відростають влітку, хоч посилене збільшення їх сланей починається вже наприкінці зими, коли температура води близько 0°C. У тропічних морях масовий розвиток бурих водоростей спостерігається взимку.

Найскладніша будова у представників порядку ламинарієвих.

Роль у природі бурих водоростей надзвичайно велика. Вони є одним з основних джерел органічної речовини в прибережній зоні, особливо в морях помірних і приполярних широт, де їх біомаса може досягати десятків кілограмів на 1 м². Крім того, зарості бурих водоростей служать місцем розмноження, укриття і живлення бага-

тох прибережних тварин; вони створюють також умови для поселення мікроскопічних і макроскопічних водоростей інших систематичних груп.

Велике і господарське значення бурих водоростей, особливо як сировина для отримання різних речовин (наприклад, альгінатів — солей альгінової кислоти, зокрема альгінату натрію). Цю речовину широко використовують для стабілізації різноманітних розчинів і суспензій. Додавання невеликої кількості альгінату натрію підвищує якість харчових продуктів (консервів, морозива, фруктових соків і т. д.), різноманітних фарб і клеїв. Вони входять до складу змащувальних матеріалів для машин, розчинних хірургічних ниток, мазей і паст у фармацевтичній і парфумерній промисловості.

Бурі водорості використовують також як сировину для отримання маніту, який використовується для виготовлення таблеток і дієтичних продуктів харчування, у виробництві синтетичних смол, фарб, паперу, вибухових речовин, для дублення шкіри, при проведенні хірургічних операцій.

Здавна у медицині бурі водорості використовують для виготовлення заміників крові, препаратів, що запобігають згортанню крові, для виведення радіоактивних речовин з організму.

Бурі водорості, особливо ламінарієві, споживають у їжу. Вони багаті на мікроелементи, і борошно, виготовлене з них, використовується як домішка до корму сільськогосподарським тваринам. У свіжому і переробленому вигляді їх застосовують як добрива.

Інтенсивне використання дикорослих морських макрофітів, зокрема бурих водоростей, призвело до вичерпання їх природних запасів і поставило людство перед необхідністю їх штучного вирощування. Тому в деяких морських країнах у останні 50 років значного розвитку одержала аквакультура водоростей (у Норвегії, Великобританії, Франції, США і ін.). Штучно вирощують види родів *Laminaria* і *Macrocystis*.

Відомо близько 1500 видів бурих водоростей. Вони діляться на два класи: феозооспорові і циклоспорові.

Клас феозооспорові (*Phaeozoosporophyceae*) об'єднує 11 порядків, найважливішим з яких є ламінарієві.

Порядок ламінарієві (*Laminariales*). Це найбільші за розміром водорості. Спорофіти ламінарієвих — це рослини висотою до 20-50 м. Талом має паренхіматозну структуру, кілька листових пласти-

нок, розташованих на простому або розгалуженому стовбурі, прикріплюється до ґрунту диском чи ризоїдами (рис. 6.41). У місці переходу листової пластинки у стовбур знаходиться інтеркалярна меристема, за рахунок якої наростає стовбур і пластинка. Швидкість росту слані 10-14 см на добу. Листкова пластинка у багаторічних представників щорічно відмирає, а зимує лише стовбур з ризоїдами. У стовбурах багаторічних ламінарій помітні річні кільця.



Рис. 6.41. Морські бурі водорості порядку ламінарієвих:
1 — *Macrocystis*; 2 — *Lessonia*; 3 — *Postelsia*

Спорофіти ламінарієвих утворюють одноклітинні спорангії, що розвиваються серед одноклітинних булавоподібних парафіз.

Гаметофіти багатоклітинні, у вигляді розгалужених ниток. Чоловічі гаметофіти утворюють на окремих клітинах вирости, які розвиваються у антеридії, що формують по одному сперматозоїду. На оогоній може перетворитися будь-яка клітина жіночого гаметофіту. Крізь отвір на верхівці оогонію яйцеклітина виходить назовні, але залишається прикріпленою до краю отвору. Статевий процес — оогамія. Із зиготи розвивається новий макроскопічний спорофіт.

До роду макроцистіс належить понад 20 видів водоростей, поширених переважно в холодних морях, у тому числі гігантська водорість макроцистіс (*Macrocystis*) до 60 м завдовжки, що росте на узбережжі Тихого океану на глибині 10-20 м.

Рід ламінарія (*Laminaria*) налічує 30 видів, більшість з яких поширена в північній півкулі; більше всього видів ламінарій у Ти-

хому океані. Талом до 22 м завдовжки, розчленований на листковидну пластинку, циліндричний черешок і ризоїди, якими кріпиться до субстрату (рис. 6.42). Пластинка у цих водоростей рівна або зморшкувата, без волосків, ціла або розітнута, без отворів, іноді з двома подовжніми рядами вм'ятин і опуклостей або з двома подовжніми складками. Найбільше промислове значення мають ламінарії цукриста (*L. saccharina*), пальчаста (*L. digitata*), північна (*L. hyperborea*), японська (*L. japonica*), вузька (*L. angustata*).

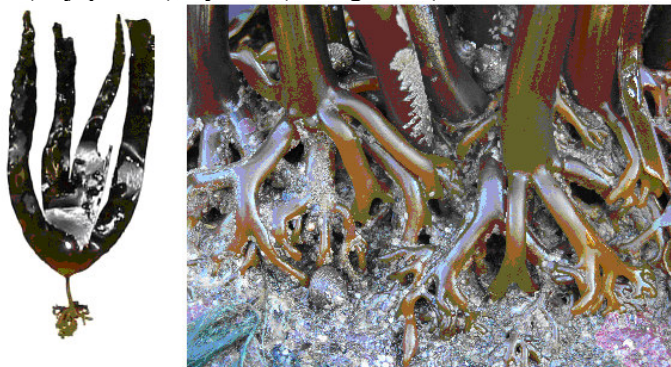


Рис. 6.42. Ламінарія пальчаста (*Laminaria digitata*)

Клас циклоспорові (Cyclosporophyceae) об'єднує морські водорості. Талом циклоспорових великий (1-12 м), складається з стовбура, підшови і листоподібних утворень. Росте верхівковою клітиною.

Циклоспорові не мають чергування поколінь, а лише змінюють ядерні фази. Нестатевого розмноження немає. Статевий процес — оогамія. Мейоз відбувається при утворенні гамет. З настанням періоду розмноження на кінцевих розгалуженнях талому в особливих заглибленнях — *скафідіях* — утворюються гаметангії. Скафідії у більшості роздільностатеві. Всередині одних розвиваються антеридії, всередині інших — оогонії. При дозріванні статеві клітини виходять із скафідія і запліднюються у воді. Зигота вкривається оболонкою і без періоду спокою проростає у нову рослину — спорофіт.

Циклоспорові ростуть у всіх морях від Арктики до Антарктики. Усі вони мають промислове значення. Найпоширенішим є рід фукус (*Fucus*), види якого використовують як добрива, на корм худобі, для виробництва борошна, альгінатів.

Клас поділяють на 3 порядки, найважливіший з яких **порядок фукусові (*Fucales*)**. Талом досить великий, різноманітної форми,

складної морфологічної і анатомічної будови, розчленовується на основну, циліндричну або пластинчасто-стрічкоподібну частину, зазвичай короткий стовбур і конусовидну або дисковидну підшову. Основна частина талому найчастіше дуже розгалужена або розчленована, шкіряста або м'ясиста.

Органи розмноження розвиваються в концептакулах, розкиданих по всьому талому або сконцентрованих в певних місцях, — у рецептакулах. Мешкають у всіх морях від Арктики ка Антарктики, крім Каспійського і Аральського.

Саргасові водорості (Sargassaceae) мають кушевидну слань довжиною близько 1-2 м (іноді до 10 м). Основа і стовбур часто багаторічні, гілочки однорічні, ростуть з пазух листовидних пластинок. Є понад 150 видів, які ростуть на дні біля берегів теплих морів. У західній частині Атлантики відомі величезні плаваючі скупчення саргасових водоростей, що колись відірвалися від субстрату і розмножувалися вегетативно. Ця акваторія відома під назвою Саргасове море. Саргасові водорості використовують для отримання альгінатів; деякі види в Південно-східній Азії вживають в їжу.

З бурих водоростей у Чорному морі найчастіше зустрічається цистозейра бородата (*Cystoseira barbata*). Її слань має вигляд великих, сильно розгалужених кущиків, рясно вкритих гілочками, схожими на листя папороті. У вертикальному положенні цистозейру підтримують повітряні бульбашки, що розташовані на верхніх частинах гілочок і виконують роль поплавків. Мешкає вона на каменях і скелях, до яких дуже щільно прикріплюється виростом на нижній частині стовбура — підшовою. Під час штормів частина особин відривається і викидається на піщані береги, де її можна спостерігати практично цілий рік.



Рис. 6.43. Фукусові: 1 – фукус (*Fucus* sp.), 2 – саргаса плаваюча (*Sargassum natans*), 3 – цистозейра бородата (*Cystoseira barbata*)

6.4.11. Зелені водорості (Chlorophyta)

Це найчисленніша група водоростей, що об'єднує понад 20 тис. видів, яким характерне зелене забарвлення, зумовлене наявністю в хлоропластах хлорофілів а і в, α -, β -, γ -, ξ -каротинів і близько десяти різних ксантофілів. Пігментний склад зелених водоростей подібний до вищих рослин.

Зелені водорості бувають одноклітинні, колоніальні, ценобіальні та багатоклітинні. Їм властиві майже всі типи морфологічної структури водоростей, крім амебоїдної і харофітної, — монадна, кокоїдна, пальмелоїдна, нитчаста, пластинчаста, сифональна. Зелені водорості мають розміри від 1-2 мкм у одноклітинних форм до кількох десятків сантиметрів.

Монадні форми і стадії мають різну кількість джгутиків: від одного у пединомонади (*Pedinomonas*) до багатьох (монадні стадії едогонію і ін.).

У більшості зелених водоростей утворюються клітинні оболонки, що зберігають більш менш постійну форму клітин.

В оболонці багатьох зелених водоростей є два шари — внутрішній — целюлозний і зовнішній — пектиновий. Проте у деяких водоростей оболонка містить більшу кількість шарів, наприклад, оболонка гематокока (*Haematococcus*), за даними електронної мікроскопії, складається з чотирьох шарів (рис. 6.44).

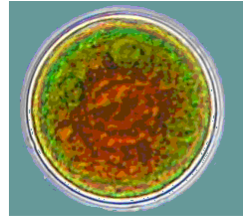


Рис. 6.44. Гематокок (*Haematococcus*)

Оболонки можуть бути інкрустовані солями заліза або кальцію.

У видів роду едогоній (*Oedogonium*) на поверхні оболонки виділяється додатковий твердий покрив (кутикула), що складається з кутикули.

Клітини примітивних зелених водоростей не мають відокремленої від цитоплазми оболонки, вони оточені лише плазмалеюю.

Обмін клітин з навколишнім середовищем відбувається через *пори*, що утворюються унаслідок неповного змикання оболонок при цитокінезі (первинні) або під впливом ферментів (вторинні пори). У деяких колоніальних і багатоклітинних зелених водоростей через пори зв'язок між сусідніми клітинами здійснюється за допомогою

плазмодесм, у інших — через пори виділяється слиз, який сприяє утворенню колоній.

Клітини зелених водоростей містять від одного (*Chlamydomonas*) до кількох сотень (*Cladophora*) ядер. Хлоропласт у клітині один або їх багато. Часто в хлоропластах є піреноїди.

У хлоропластах знаходяться фотоасиміляційні пігменти, що обумовлюють зелене забарвлення водоростей. Проте у деяких видів, що мешкають в екстремальних умовах (на снігу, в ропі гіпергалинних водойм) спостерігається інтенсивне утворення каротину, що маскує зелений колір хлорофілів і що обумовлює оранжево-червоне забарвлення клітин (*Chlamydomonas nivalis*, *Dunaliella salina*).

Запасною поживною речовиною у більшості зелених водоростей, як і у вищих рослин, є крохмаль, рідше олія.

Розмноження вегетативне, нестатеве, статеве, за допомогою вегетативних і спеціалізованих клітин. Вегетативне розмноження у одноклітинних водоростей відбувається поділом клітини надвое, у колоніальних і багатоклітинних — фрагментацією талому. Ценобіальні (*Volvox*, *Hydrodictyon*, *Scenedesmus*) утворюють дочірні ценобії усередині клітин материнського ценобію. Багато зелених водоростей розмножуються за допомогою акінет.

Нестатеве розмноження здійснюється за допомогою спор. Спори бувають рухомими (зооспори) і нерухомими (апланоспори).

Статеве розмноження представлено різноманітними типами і формами: хологамія, ізогамія, гетерогамія, оогамія, кон'югація. Зигота проростає після мейотичного поділу, тому більшість зелених водоростей у вегетативному стані гаплоїдні. Диплоїдною є лише зигота. Деякі водорості характеризуються зміною поколінь.

Зелені водорості широко розповсюджені у воді, ґрунті, в наземних екотопах на різних географічних широтах, у всіх морях і на всіх континентах земної кулі. Серед них є планктонні, перифітонні і бентосні організми. Є епіфіти, паразити і симбіонти. Усі зелені водорості, крім вольвоксових, у вегетативному стані нерухливі.

Масовий розвиток мікроскопічних зелених водоростей може викликати зелене або червоне «цвітіння» води, ґрунту, снігу тощо.

Відділ поділяється на три класи: справжні зелені водорості, сифонові і кон'югати.

Клас справжні зелені водорості (*Chlorophyceae*). Це різноманітні зелені водорості монадної, гемімонадної, кокоїдної, сарциноїд-

ної, нитчастої, різнонитчастої, паренхіматозної, псевдопаренхіматозної, сифональної і сифонокладальної структури, одно-, багатоклітинні або неклітинні, одиночні або в угрупованнях різного типу, мікро- і макроскопічні, прикріплені і неприкріплені. Нестатеве розмноження вегетативне або за допомогою спор різної будови, включаючи зооспори. Статевий процес холо- або мерогамія; остання представлена ізо-, гетеро-або оогамією. Статеві органи одноклітинні, у драпарнальдієвих (*Draparnaldiella*) – багатогнізні.

Порядок вольвокальні (*Volvocales*). До цього порядку належать одноклітинні, колоніальні, ценобіальні організми, рухливі у вегетативному стані. Є понад 1000 видів. Клітини дво-, чотириджгутикові, однопідклетинні, вкриті оболонкою, рідко голі.

Хлоропласти мають різну форму, у більшості є піреноїди.

З пластидами пов'язане світлочутливе вічко (стигма) різноманітної форми, зазвичай яскраво-червоного кольору.

Характерним органом усіх прісноводних вольвокових є скоротливі (пульсивні) вакуолі.

Від переднього кінця клітини відходять джгутики.

Колонії водоростей утворюються як за допомогою слизу, так і без нього. Колоніальні вольвокові утворюють ряд, що поступово ускладнюється, від простих колоній, що випадково виникають у процесі поділу клітин (*Dangeardinella*), до ценобіїв, як у пандорини (*Pandorina*) з генетично обумовленим числом клітин, і до великих ценобіїв вольвоксу (*Volvox*), що включають десятки тисяч сполучених плазмодесмами клітин, що реагують як цілісний організм, в якому спостерігається складна диференціація клітин на вегетативні і генеративні (рис. 6.45)

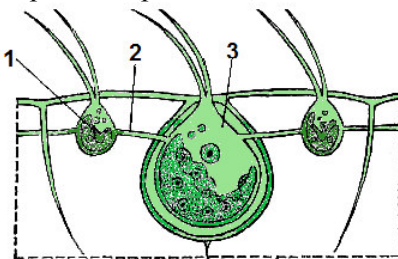


Рис. 6.45. Невелика ділянка колонії *Volvox aureus* (схематизовано): 1 — вегетативна особина колонії; 2 — цитоплазматичний місток; 3 — більша особина, в результаті розвитку якої утворюються нові дочірні колонії

У видів вольвоксу (*Volvox*), крім того, спостерігається диференціація особин на нестатеві і статеві, останні можуть бути двостатевими або роздільностатевими. Складно побудовані колонії вольвоксу іноді розглядають як багатоклітинні організми. Проте від багато-

клітинних рослин вольвокс відрізняється нездатністю до вегетативного поділу клітин і необмеженого росту протягом вегетативної фази циклу розвитку.

Вегетативне розмноження відбувається поділом клітини, статеве — способами хологамії, ізогамії, гетерогамії, оогамії, нестатеве — зооспорами. З зиготи найчастіше утворюються чотири зооспори, які дають початок новим особинам.

Переважає більшість вольвоксових харчується фотоавтотрофно, рідше сапротрофно. Вони поширені переважно у прісних водах, є мешканцями мілких, стоячих водойм, забруднених органічними речовинами (калюжі, канави, болота, відстійники, ставки), де розвиваються часто у величезній кількості, забарвлюючи воду в зелений колір. Деякі види викликають червоне «цвітіння» солоних водойм і снігу. У морях представлені одиничні види.

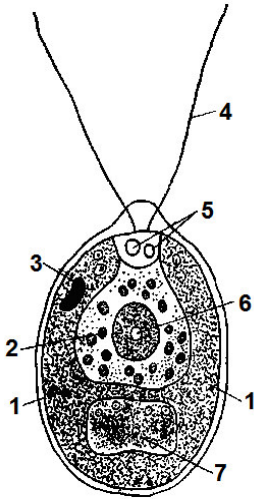
Вольвоксові беруть активну участь у самоочищенні забруднених вод, є важливою ланкою в трофічному ланцюзі біоценозів. Це перспективні об'єкти біотехнології як продуценти гліцерину, β -каротину, аскорбінової кислоти тощо.

Найкраще вивченими є три підпорядки вольвоксових: поліблефаридові, хламідомонадові, вольвоксові.

Підпорядок поліблефаридові (*Polyblepharidales*) включає одноклітинні водорості, які не мають сформованої клітинної оболонки і вкриті тонким перипластом.

Найвідоміша з цього порядку дуналієла солоноводна (*Dunaliella salina*) поширена на півдні України у водоймах з різним рівнем солоності — від майже прісних до перенасичених. У процесі життєдіяльності в клітинах дуналієли нагромаджуються каротиноїди, що надають їм рожево-жовтого або цегляно-червоного забарвлення, чим пояснюється червоне «цвітіння» водойм. Ця водорість є джерелом одержання каротину (провітаміну А).

До підпорядку хламідомонадові (*Chlamydomonadales*) відноситься рід хламідомонада (*Chlamydomonas*), що включає близько 500 видів. Це одноклітинні дводжгутикові водорості з м'якою пектиново-геміцелюлозною оболонкою, що спереду утворює помітний вигін — носик, від якого відходять два джгутики рівної довжини. У цитоплазмі знаходиться чашоподібний хлоропласт з піреноїдом і добре помітним червоним вічком (стигмою) у верхній частині, ядро і дві пульсівні вакуолі (рис. 6.46).



Види роду хламідомонада (*Chlamydomonas*) селяться в калюжах і невеликих водоймах, забруднених органічними відходами, спричиняють їх зелене «цвітіння». В Україні поширені хламідомонади Рейнхарда (*Ch. reinhardii*), пронизана (*Ch. pertosa*) та ін.

Рис. 6.46. Будова хламідомонади:

- 1 – хроматофор;
- 2 – цитоплазма;
- 3 – вічко;
- 4 – джгутики;
- 5 – вакуолі;
- 6 – ядро;
- 7 – піреноїди

Підпорядок вольвоксові (*Volvocales*) об'єднує понад 1000 видів одноклітинних або колоніальних, зокрема ценобіальних, переважно мікроскопічних зелених водоростей, представлених індивідами монадної організації, здатних активно пересуватися протягом вегетативної фази життєвого циклу за допомогою джгутиків.

Лише деякі колоніальні вольвоксові можуть досягати макроскопічних розмірів, наприклад, колонії *Volvox* до 2 мм в діаметрі.

Клітинна оболонка переважно багатошарова, складається з глікопротеїну; целюлоза не виявлена. Відкладення солей кальцію, заліза або марганцю додає оболонці твердість, перетворюючи її на своєрідний будиночок (*Scolecmonas*).

Серед ценобіальних форм найпоширеніші роди гоніум (*Gonium*), евдорина (*Eudorina*) і пандорина (*Pandorina*) (рис. 6.47). *Ценобієм* називається багатоклітинне тіло, утворенне клітинами однієї генерації, з'єднаних між собою в певному порядку. При розмноженні кожна клітина ценобію утворює самостійний дочірний ценобій.

У гоніуму ценобій пластинчастий, кулястої, чотирикутної форми. У водоймах України поширений гоніум грудний (*G. pectorale*). Евдорина має еліпсоїдний ценобій. У водоймах України поширений вид евдорина елегантна (*E. elegans*).

У пандорини (*Pandorina*) ценобій кулястий. В Україні поширений планктонний вид пандорина тутова (*P. togum*).

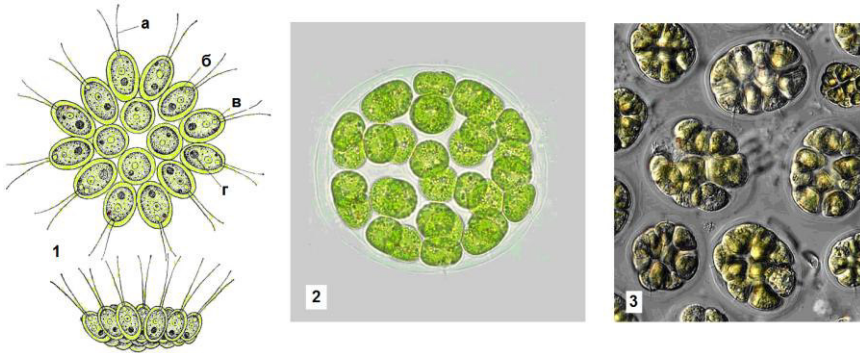


Рис. 6.47. Ценобіальні вольвоксові: 1 – *Gonium pectorale* (зверху — вигляд колонії зверху; а — джгутики; б — вічко (стигма); в — скоротлива вакуоля; г — ядро; знизу — вигляд колонії збоку); 2 – *Eudorina*; 3 – *Pandorina morum*

Крім нестатевого розмноження, у ценобіальних форм наприкінці вегетації здійснюється статевий процес — ізогамія у гоніумів, гетерогамія у пандорин і оогамія в евдорин.

До колоніальних вольвоксових форм належить рід вольвокс (*Volvox*). Колонії вольвоксу кулясті, до 2 мм у діаметрі, в периферійному шарі яких розташовано до 20 і навіть 50 тис. хламідомонадоподібних клітин, що зрослися між собою бічними ослизненими стінками. В межах колонії спостерігається диференціація і спеціалізація клітин. Між вегетативними клітинами розміщуються більші за розмірами репродуктивні.

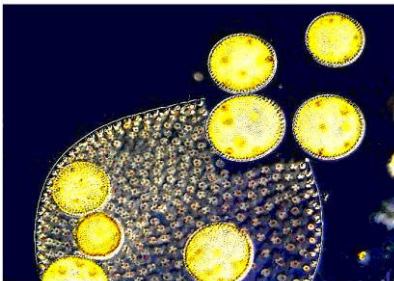


Рис. 6.48. Розмноження вольвоксових (всередині материнського ценобію формуються дочірні)

Найпоширеніший у прісноводних водоймах вольвокс кулястий (*V. globator*). Вольвоксів дали початок протококовим водоростям.

Порядок хлорококових (*Chlorococcales*). Більшість хлорококових водоростей має талом кокоїдної структури. Це одноклітинні, ценобіальні, зрідка колоніальні і навіть багатоклітинні (нитчасті і

пластинчасті) водорості (рис. 6.49). Клітини хлорококових за будовою подібні до вольвоксових, але не мають джгутиків і нерухливі у вегетативному стані. Рухливі лише зооспори і гамети. Клітина має пектинову, целюлозну, часто ослизнену на поверхні оболонку, одноподібна, рідше, багатоядерна, хлоропласт чашоподібний з піреноїдом. Є вакуоля. Пульсивні вакуолі є лише у нижчих представників і в зооспорах. Запасні поживні речовини — крохмаль, рідше олія.

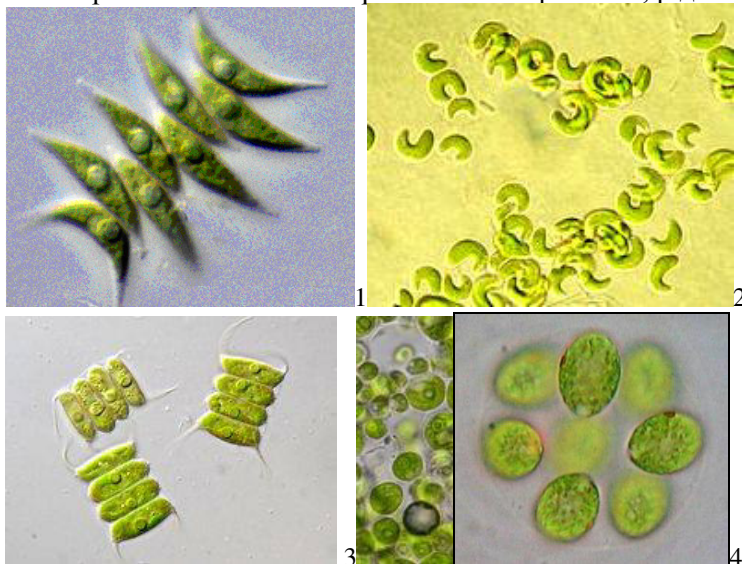


Рис. 6.49. Хлорококові: 1 – *Scenedesmus*, 2 – *Kirchneriella*, 3 – *Desmodesmus*, 4 – *Chlorococcum*

У прісних водоймах хлорококові утворюють планктон, бентос на підсихаючому ґрунті, корі дерев. Зазвичай планктонні види мешкають на глибині 0,5—1 м. Найсприятливіші для розвитку хлорококових водоростей стави, особливо рибницькі, де вони є однією з домінуючих груп. Найчастіше в рибоводних ставах спостерігається одночасна вегетація декількох видів, що створюють домінуючий ценоз конкретної водойми. «Цвітіння» води можуть викликати види родів *Scenedesmus*, *Pediastrum*, *Crucigeniella* та інші.

Найпоширенішими родами серед протококових є представники родів хлорокок, хлорела, протокок, гідродикціон.

Хлорокок (*Chlorococcum*) зустрічається в прісних водоймах, на ґрунті, корі дерев, в таломі лишайників. Клітини кулясті, поодинокі

або зібрані купками, вкриті целюлозною оболонкою, однадерні. Хлоропласт глибокочашоподібний з піреноїдом. Розмноження здійснюється тільки зооспорами.

Хлорела (*Chlorella*) — одноклітинна водорість, поширена в тих же місцях, що і хлорокок. Клітини зелені, кулястої форми, 15 мкм у діаметрі. Хлоропласт чашоподібний з одним піреноїдом. Ядро одне. Розмножується автоспорами, які утворюються по 4-8 в одній клітині. Хлорела невибаглива до умов життя і швидко розмножується, завдяки чому є об'єктом масового культивування для практичного використання в різних галузях. Хлорелу широко культивують як харчову і кормову культуру. З одного гектара водної поверхні можна зібрати до 30 т сухої органічної речовини. У біомасі хлорели виявлено більше десяти різних вітамінів.

Протокок (*Protococcus*) — одноклітинна водорість, що живе на корі дерев, а також у ґрунті. Розмножується прямим поділом клітини, який відбувається у двох взаємно перпендикулярних напрямках, завдяки чому може утворювати пластинчасті, різнонитчасті таломі.

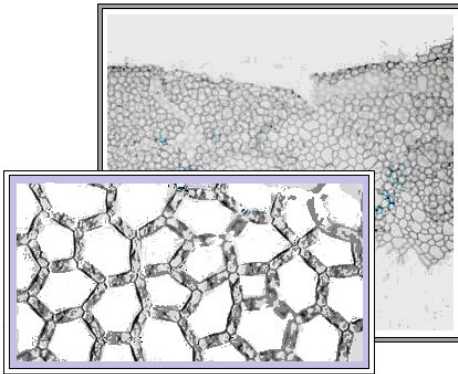


Рис. 6.50. Водяна сіточка (*Hydrodictyon*)

Водяна сіточка (*Hydrodictyon*) зустрічається в тихих забруднених затоках річок, ставах, ямах. Ця водорість має вигляд сітчастого мішка, що досягає розмірів до 1 м (рис. 6.50). Стінка мішка утворена довгими (до 1,5 см) циліндричними клітинами, з'єднаними кінцями в п'яти-, шестикутники.

Порядок улотриксові (*Ulothrichales*) включає близько 460 видів водоростей, що належать до 70 родів. Це переважно багатоклітинні водорості нитчастої, різнонитчастої або пластинчастої структури, часто макроскопічні, до декількох дециметрів у довжину, забарвлені переважно в зелений колір різних відтінків.

Таломі живуть вільно або прикріплюються до субстрату за допомогою базальної клітини, ризоїдів або підшви.

Переважає більшість улотриксових мешкає в прісних проточних

і стоячих водах, значно менше видів зустрічається в лужних, вапняних і кислих водах, а також у солонуватих водоймах і морях. Улотриксові водорості переважно прикріплені, зрідка пасивно плавають у товщі води. Переважна більшість улотриксових епіфіти, деякі — ендоефіти, що зберігають самостійне автотрофне живлення.

Своєрідну екологічну групу складають ендолітофітні організми, які, проникаючи у вапняний субстрат, розрихлюють його, і він легко піддається дії фізичних і хімічних чинників.

Нарівні з багатьма іншими групами водоростей улотриксові відіграють певну роль в процесах природного самоочищення вод. Деякі види, які чутливо реагують на гідрохімічні зміни середовища, використовують як біологічні індикатори для швидкого визначення ступеня забрудненості води.

Підпорядок улотриксові (Ulothrichales). Мають слань у вигляді однорядної нерозгалуженої нитки, що прикріплюється базальною клітиною до субстрату. Центральним тут є рід улотрикс (*Ulothrix*), види якого зустрічаються в прісних гірських струмках, річках і в прибережній зоні озер (рис. 6.51).



Рис. 6.51. Улотриксові: 1 – улотрикс (*Ulothrix*), 2 – ульва салатна (*Ulva lactuca*)

Підпорядок ульвові (Ulvineae). Це макроскопічні багатоклітинні водорості, що мають паренхімну будову. Їх талом являє собою двошарову пластинку або має мішкоподібну, трубчасту структуру. Талом у нижній частині звужений і має ризоїди, за допомогою яких водорості прикріплюються до субстрату. Поширені ульвові переважно в морях. До порядку відносяться дві родини – *Monostromataceae* і *Ulvaceae*.

У Чорному морі зустрічаються види ульви (*Ulva rigida*, *U. lactuca*). Ульва салатна (*U. lactuca*), відома під назвою морського

салату, вживається в їжу (див. рис. 6.51).

Підпорядок хетофорові (Chaetophorineae). Водорості цього порядку мають різнонитчасту слань, що складається з однорядних ниток. Нитки розгалужуються, і вся слань диференціюється на систему сланких і вертикально розгалужених ниток. Нитки до кінців потоншуються і закінчуються тонким волоском — хетою, звідки і походить назва порядку.

Представниками родини хетофорових є рід хетофора (*Chaetophora*), види якого поширені в прісних водоймах.

Порядок кладофорові (Cladophorales). Порядок об'єднує понад 100 видів водоростей, що відносяться до 15 родів. Це багатоклітинні водорості у вигляді довгих або коротких простих або розгалужених ниток, що ростуть одиночно або зібрані у скупчення, прикріплені протягом всього життя або пов'язані з субстратом лише на початковій стадії розвитку, а пізніше відриваються і живуть вільно в товщі води або у вигляді скупчень переплутаних ниток («твані») на дні водойм. Деякі види (наприклад, *Cladophora aegagropila*) утворюють плаваючі кулясті скупчення до 10-20 см в діаметрі, що складаються з розгалужених ниток. Кладофорові зазвичай забарвлені в зелений колір різних відтінків.

Власне нестатеве розмноження здійснюється за допомогою зооспор. Зооспори грушовидні, дво-, чотирижгутикові, формуються в майже незмінених вегетативних клітинах — зооспорангіях (рис. 6.52).

Статеве розмноження здійснюється двожгутиковими гаметами, які виникають в незмінених материнських клітинах — гаметангіях. Статевий процес переважно ізогамний.

Деякі види родів кладофора (*Cladophora*) і хетоморфа (*Chaetomorpha*) утворюють таломи різної статі і злиття гамет відбувається тільки в тому випадку, якщо вони розвинулися на різних

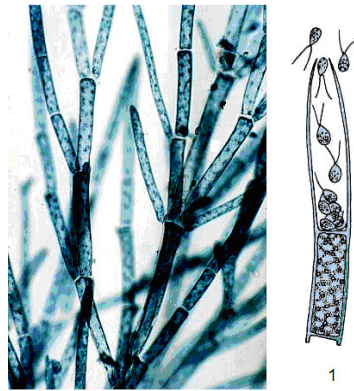


Рис. 6.52. Кладофора (*Cladophora glomerata*): 1 – вихід зооспор

таломах.

У результаті злиття гамет утворюється зигота, яка проростає відразу після утворення або після деякого періоду спокою.

Мейоз відбувається перед утворенням зооспор.

Кладофорові водорості широко розповсюджені в природі. Їх можна виявити всюди, за винятком найпівнічніших широт. Вони мешкають в різноманітних прісних і солонуватих водоймах, а також у морях. У водоймах помірних широт кладофорові вегетують, як правило, в теплий період року. Переважно ведуть прикріплений спосіб життя, зустрічаються на листі і стеблах водних квіткових рослин, деревині, каменях, черепашках молюсків, різних гідротехнічних спорудах.

Масовий розвиток кладофор згубно впливає на рибне господарство. Їх нитки іноді утворюють природні шари завтовшки 20—50 см. Вони пригнічують ріст корисної м'якої рослинності, а в хащах цих ниток заплутується і гине молодь риб.

Істотна і позитивна роль кладофорових. Вони служать кормом для численних безхребетних тварин і цінних промислових риб. Велика їх роль в збагаченні води киснем і очищенні її від забруднень.

Найчастіше в прісних і солоних континентальних водоймах зустрічаються представники родів *Chaetomorpha*, *Rhizoclonium*, *Cladophora*, *Amoldiella*.

В Україні найпоширеніша кладофора (*Cladophora glomerata*), яка утворює скупчення на дні прісних водойм. У Чорному морі широко розповсюджена *Cladophora dalmatica*.

Порядок едогонієві (*Oedogoniales*). Ці водорості мають простий (*Oedogonium*) або розгалужений (*Bulbochaete*) нитчастий талом, прикріплений до субстрату. Таломи можуть досягати в довжину до 50 см, але зазвичай не перевищують декілька міліметрів.

Нестатеве розмноження здійснюється зооспорами, які утворюються по одній в кожній клітині.

Статеве розмноження у едогонієвих водоростей завжди оогамне, причому утворення жіночих і чоловічих статевих клітин може відбуватися на одній і тій же рослині (однодомні види) або на різних рослинах (дводомні види). За будовою чоловічих рослин дводомні види можна розділити на дві групи: 1) з чоловічими талломами, аналогічними за будовою жіночим; 2) з карликовими чоловічими одноклітинними і багатоклітинними рослинами — наннандріями.

Антеридіальні клітини як у однодомних, так і у дводомних видів за формою відмінні від вегетативних (рис. 6.53). Вони значно коротші за вегетативні клітини, зустрічаються одиночно або групами. У кожному з антеридіїв утворюється один або два сперматозоїди. Оогонії зазвичай більші за вегетативні клітини, в кожному з них розвивається по одній ооспорі. Оогонії можуть розташовуватися одиночно або групами.

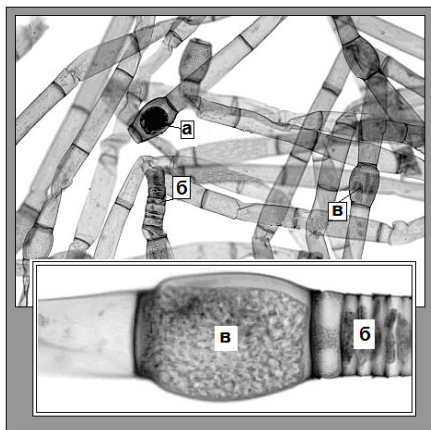


Рис. 6.53. Едогоній (*Oedogonium* sp.): а – зигота, б – антеридій, в – оогоній

Запліднення у едогонієвих водоростей — складний багатоступінчастий процес. Наприклад, у *Oedogonium borisianum*, андрозооспори хемотаксично притягуються до ініціальної клітини оогонію, розвиток якого починається тільки після завершення розвитку наннандрію; що вже сформований оогоній виділяє масивну слизисту оболонку. Запліднена яйцеклітина перетворюється на зиготу (ооспору), яка зазвичай оточена товстою тришаровою оболонкою.

Після періоду спокою ооспора ділиться мейотично і проростає, утворюючи чотири мейозоспори, які, проплававши якийсь час, прикріплюються до субстрату і проростають у нові нитки.

У деяких випадках едогонієві можуть розвиватися масово і засмічують водойми. Масовий розвиток цих водоростей частіше відбувається в заплавах водоймах, ставах і в евтрофних озерах. На Україні найбільше видове багатство едогонієвих водоростей (видів родів *Oedogonium* і *Vulbochaete*) виявлене в евтрофних болотах і дрібних, періодично пересихаючих водоймах, найменше — в річках і оліготрофних болотах.

Клас сифонові (*Siphonophyceae*). Це дуже древня група зелених водоростей, що мають сифональну (неклітинну) будову. Талом їх багато- чи одноядерний. Для внутрішньої будови талому сифонових водоростей характерна центральна вакуоля і пристінний шар цитоплазми, в якому розташовані одне або кілька ядер і один або кілька

хлоропластів. Більшість сифонових (90%) — це морські організми.

Сифонові — одна з найстародавніших груп морських водоростей, що пережила свій розквіт у віддалені геологічні епохи. Сучасні представники є залишками стародавньої, колись могутньо розвиненої флори цих водоростей. В даний час їх налічується біля 400—500 видів, що відносяться до 60 родів.

Сучасні представники морських сифонових водоростей — зазвичай макроскопічні, деякі до 0,5 м і більше, відрізняються не лише значною різноманітністю зовнішнього вигляду, але і дуже складним розчленуванням тіла на стебло-, листко- і кореневищеподібні частини. Прісноводні сифонові водорості зазвичай помітні неозброєним оком, рідше мікроскопічні, мають вигляд малорозгалужених ниток, іноді одиночних округлих клітин, здатних утворювати довгі, трубчасті, позбавлені перегородок вирости.

У сифонових водоростей спостерігається нестатеве і статеве розмноження. Вегетативне розмноження відбувається шляхом фрагментації талому, за допомогою вивідкових бруньок, що виникають на верхівках гілочок, зрідка акінетами. Власне нестатеве розмноження здійснюється зооспорами з двома і більш джгутиками (у деяких сифонових зооспори мають віночок джгутиків на передньому безбарвному кінці клітини), зрідка апланоспорами; у деяких видів нестатеве розмноження відсутнє.

Статеве розмноження представлено ізо-, гетеро- і оогамією. Зигота проростає без стадії спокою (рис. 6.54). У деяких сифонових статеве розмноження відсутнє.

Сифонові поширені переважно в морях, і лише деякі представники проникли і розселилися у прісних водах.

У класі є три порядки: сифонові, дазикладові, сифонокладові.

До *порядку сифонових, або бріопсидових (Bryopsidales)*, належать 5 родин, 3 з яких (Bryopsidaceae, Caulerpaceae і Codiaceae) поширені переважно в морях, а представники родин Protosiphonaceae і

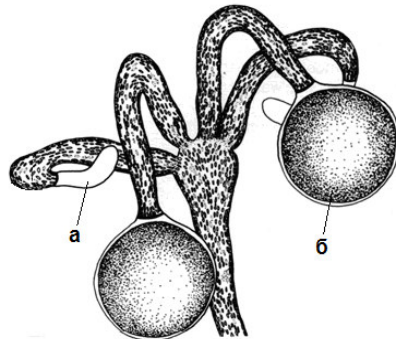


Рис. 6.54. Дихотомосифон (Dichotomosiphon): а – антеридій, б – оогоній

Dichotomosiphonaceae мешкають у прісних водах помірних широт.

Морська водорість каулерпа (*Caulerpa*) в довжину досягає до 50 см (рис. 6.55). Слань розчленована на стеблоподібну, листовидну і ризоїдну частини, в середині яких є численні целюлозні перетинки (трабекули), що утворюють внутрішній скелет і механічно зміцнюють рослину.



Рис. 6.55. Бриопсидові: 1 – *Caulerpa peltata*, 2 – *Codium tomentosum*

Порядок дазикадкові (*Dasycladales*). Мають слань, що являє собою однадерну гігантську клітину складної морфології. Вона складається з нерозгалуженої центральної осі, на якій розташовані кільця гілок, а в нижній частині — розгалужені ризоїди. Численні хлоропласти дископодібні, еліптичні без піреноїдів. Статевий процес ізогамний.

Найвідоміший рід — ацетабулярія (*Acetabularia*). У стерильному стані представники його складаються з одноклітинного стовбура до 10 см завдовжки, прикріпленого до субстрату нижнім кінцем за допомогою ризоїдів (рис. 6.56). На вершині цієї осі поступово утворюється перше кільце бічних сегментів. До кінця першого року вегетації вертикальна частина талому відмирає, залишається лише багаторічна ризоїдна система. На другий рік з ризоїдів знову виростає одна або декілька стерильних осей з кільцями бічних гілочок. Цей процес може повторюватися декілька сезонів, поки не наступить час плодоношення. Тоді утворюються специфічні фертильні (плодоносні) пагони з великих одноклітинних мішковидних гілочок — гаметангіїв, що зростаються своїми боками в парасольку. У гаметангіях утворюються товстостінні багатоядерні цисти із спеціальною кришкою. Зрілі цисти містять безліч ізогамет. При руйнуванні стінок гаметангію цисти виходять в зовнішнє середовище і з них вивільняються гамети. Зигота проростає без періоду спокою.

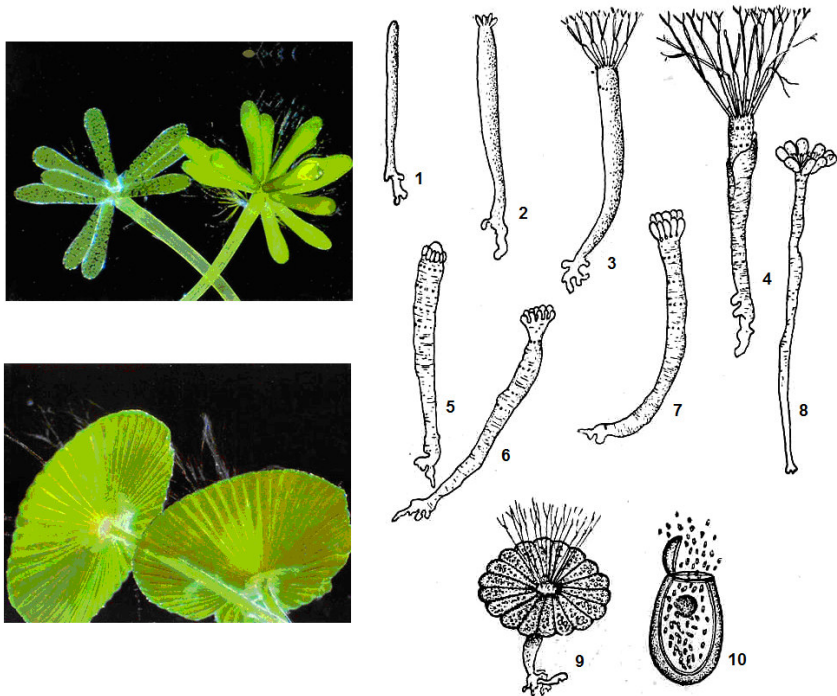


Рис. 6.56. Сифонові (під *Acetabularia*): 1- 8 — ранні стадії розвитку; 9 — доросла рослина, парасолька утворена зрощеними гаметангіями; 10 — вихід гамет із зрілої цисти

Ацетабулярія середземноморська (*Acetabularia mediterranea*) зустрічається у Чорному морі.

Клас кон'югати (*Conjugatophyceae*) — одна з найбільших груп зелених водоростей, представлена переважно прісноводними організмами. До класу відносяться близько 4700 видів переважно мікроскопічних одноклітинних, колоніальних і багатоклітинних нитчастих водоростей. Нитки не розгалужені і не прикріплені.

Найяскравіша відмінна риса кон'югат, що дозволяє об'єднати їх в особливий клас, — повна відсутність рухомих стадій розмноження, тобто зооспор і рухомих гамет, і наявність своєрідного статевого процесу, що одержав назву — кон'югація.

Більшість кон'югат — це одноклітинні, симетрично побудовані водорості (*Mesotaeniales*, *Desmidales*) яскраво-зеленого, смарагдового, рідше темно-зеленого кольору. Деякі види кон'югат особливо

круглі форми, мають в діаметрі 10 мкм і навіть менше, тоді як паличкоподібні форми можуть досягати в довжину 1 мм і більше, і їх видно неозброєним оком.

Більшість одноклітинних кон'югат мають клітини перетягнуті посередині, і складаються з двох частинок (десмідієві). У нитчастих форм клітини не перетягнуті. Клітинна оболонка целюозна, суцільна або сегментована на дві й більше частин, без пор чи з добре помітними порами, гладенька чи з багатою орнаментацією, тому кон'югати вважають найгарнішими водоростями.

Клітини одноядерні. Розміри ядер дуже різноманітні і, як правило, залежать від розмірів клітин. Дуже велике, гомогенне, з яскраво помітним ядром посередині, ядро у видів роду *Spirogyra* (*Zygnematales*). Хлоропластів декілька, різної форми з піреноїдами.

Розмноження кон'югат здійснюється нестатевим і статевим шляхом. Статеве розмноження у кон'югат здійснюється в результаті дуже своєрідного статевого процесу — кон'югації (рис. 6.57). Під час кон'югації відбувається злиття протопластів двох клітин, які виконують тут функцію гамет. У результаті злиття, що відбувається через канал, який спеціально утворюється, виходить одноклітинна, покрита товстою оболонкою *зигоспора*. Дві клітини, що зливаються (кон'югуючі), зовні абсолютно не відрізняються; фізіологічна диференціація на чоловічу і жіночу клітини хоч і визначена, але дізнатися її можна лише опосередковано за положенням зигоспори.

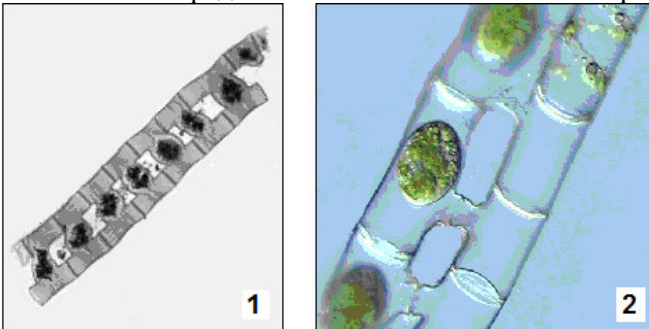


Рис. 6.57. Кон'югація: 1 – у зигнеми (*Zygnema*), 2 – у спірогіри (*Spirogyra*)

Іноді зигота утворюється в кон'югаційному каналі, розростаючись аж до стінок кон'югуючих клітин — гаметангіїв. У цьому випадку розділення клітин на чоловічу і жіночу умовне, а сам процес злиття гамет називається ізогамією. Ця форма статевого процесу

характерна для більшості кон'югат. У розвиненіших в еволюційному відношенні зигнемових і десмідієвих поряд з ізогамією існує і фізіологічна анізогамія, або гетерогамія. У цьому випадку одна гамета (чоловіча) активно перетікає через кон'югаційний канал у приймаючу клітину, де і зливається з порівняно нерухомою гаметою (жіночою). В цьому випадку зигота формується тільки в приймаючій (жіночій) клітині.

Після утворення зиготи її оточує тришарова оболонка, і вона перетворюється на зигоспору. Зигоспора після тривалого періоду спокою, який може продовжуватися всю зиму і довше, проростає, даючи початок новим організмам — проросткам (від 1 до 4).

У багатьох видів десмідієвих водоростей зигоспори не виявлені. Кон'югація триває 7—14 днів.

Поширені кон'югати в прісних водоймах, на мохах, скелях, вологому ґрунті і на високогірних льодовиках.

Багато видів кон'югат використовують в їжу різні безхребетні тварини, а також риби. Деякі види масово розмножуються в стічних водах, сприяючи їх очищенню, інші — здатні виділяти біологічно активні речовини, подібні до пеніциліну.

Поділяють цей клас на чотири порядки: мезотенієві, гонатозигові, зигнемові і десмідієві, з них найпоширеніші два останні.

Порядок зигнемові (*Zygnematales*) включає близько 700 видів нитчастих, нерозгалужених, не прикріплених водоростей. Нитка утворена циліндричними однаядерними клітинами з ослизненою оболонкою. Хлоропласти – осьовий пластинчастий, осьовий зірчастий або пристінний спіральноподібний (рис. 6.58).

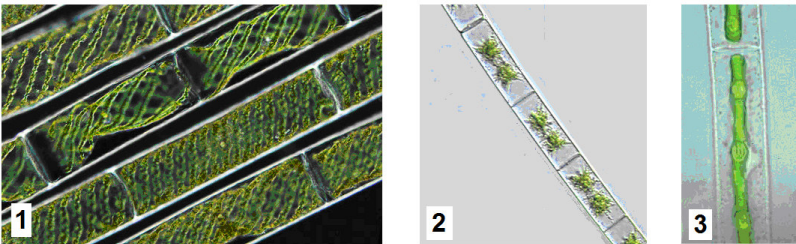


Рис. 6.58. Хлоропласти зигнемових: 1 – спірогіра (*Spirogyra* sp.) зі спіральними хлоропластами, 2 – зірчасті хлоропласти зигнеми (*Zygnema* sp.), 3 – пластинчастий хлоропласт у мужоції (*Mougeotia* sp.)

Розмноження вегетативне — розривом нитки на частини або статеве — кон'югацією.

Поширені зигнемові в прісних водоймах всіх континентів.

Спірогіра (Spirogyra) являє собою нитку, утворену витягнутими циліндричними одноядерними клітинами, з одним або кількома стрічкоподібними спіральними хлоропластами з піреноїдами. Утворює зелену твань у водоймах з повільною течією.

За будовою зигнема (Zygnema) подібна до спірогіри, але в цитоплазмі її клітин знаходяться по два зірчастих хлоропласти з піреноїдом в центрі кожного. Між хлоропластами знаходиться ядро, оточене цитоплазмою. Поширена на болотах і заболочених водоймах.

На відміну від спірогіри мужоція (Mougeotia) має один пластинчастий хлоропласт, розташований у центрі клітини.

Порядок десмідієві (Desmidiiales) об'єднує понад 4 тис. видів. Ці водорості характеризуються дивовижною різноманітністю контурів, красою форм і чудовою симетрією (рис. 6.59). Химерність контурів клітин у поєднанні з різноманітною скульптурою і зеленими хлоропластами завжди привертала до себе увагу не лише науковців, але і любителів, завдяки чому ці водорості є найкраще вивченими у всьому світі.

Клітини десмідієвих складаються з двох симетричних частинок — напівклітин, з'єднаних між собою вузькою частиною — перешийком. Зовнішній вигляд клітин у більшості випадків залежить від того, з якого боку їх роздивляються під мікроскопом. Клітини десмідієвих мають три площини симетрії. Різноманітність контурів клітини при розгляді з різних боків має велике значення в систематиці десмідієвих. Деякі види мають дуже схожі контури при розгляді їх спереду, але при цьому різко відрізняються один від одного при розгляді збоку або зверху. Своєрідною будовою відрізняються клітини видів роду Closterium. Вони зазвичай звужені до кінців, неперешнуровані і мають серповидну форму: спинний край — більшменш опуклий, а черевний — увігнутий або майже прямий. Проте яскрава симетрія напівклітин і в цьому випадку зберігається.

Розмноження вегетативне — поділом клітини по перешийку. Кожна напівклітина відновлює відсутню частину клітини (рис. 6.60). Статеве розмноження — кон'югація. Зигота проростає двома проростками.

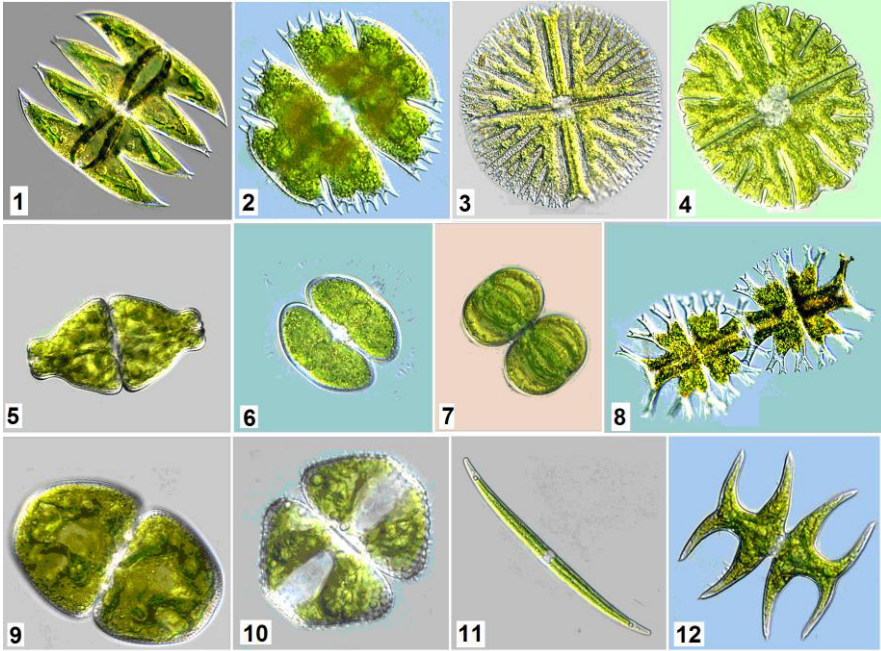


Рис. 6.59. Десмідієві водорості: 1 – *Micrasterias laticeps*, 2 – *Micrasterias truncata*, 3 – *Micrasterias radiosa*, 4 – *Micrasterias denticulate*, 5 – *Euastrum didelta*, 6 – *Cosmarium depressum*, 7 – *C. contractum*, 8 – *Micrasterias radiata* (два екземпляри), 9 – *Cosmarium pyramidatum*, 10 – *C. botrytis*, 11 – *Closterium littorale*, 12 – *Micrasterias arcuata*

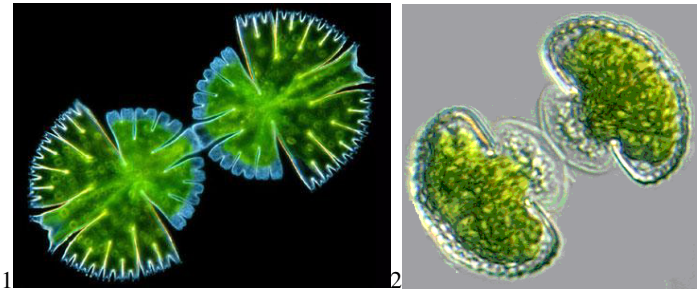


Рис. 6.60. Вегетативне розмноження у *Micrasterias rotata* (1) та у *Cosmarium undulatum* (2)

6.4.12. Харові водорості (Charophyta)

Харові водорості, харофіти, об'єднують близько 300 видів макроскопічних водоростей. Харові — найбільші з прісноводних водоростей. Довжина їх талому зазвичай складає 20-30 см, але може досягати і 1—2 м. Всі частини їх тіла, включаючи органи розмноження, добре помітні неозброєним оком. Талом зеленого кольору, безбарвні лише ризоїди.

Харові водорості мають складно і своєрідно побудоване тіло, не зовсім типове для нижчих рослин, членисто-кільчастої будови. За зовнішнім виглядом талому харові водорості нагадують вищі рослини, зокрема хвощі. Вони мають осьову частину, схожу на стебло і бічні вирости, подібні до розташованих у вигляді кілець листків. Місця розташування кілець листків називають вузлами, а частина стебла між ними — міжвузля. Кожне міжвузля талому має довжину кілька сантиметрів і складається з однієї багатоядерної гігантської видовженої клітини, часто вкритої дрібними клітинами кори. Вузол складається з кількох дрібних одноядерних, зібраних у диск, клітин, які у процесі поділу диференціюються у бокові гілочки стебла, а також у кільця листків.

Оболонка клітин щільна, зсередини целюлозна, а ззовні утворена калозою, у якій може відкладатися вуглекисле вапно.

Всю центральну частину клітини займає центральна вакуоля з клітинним соком, а протоплазма розподілена по периферії клітини. У товстішому внутрішньому шарі протоплазми, що межують з вакуолею, розташовані численні ядра, в тонкому шарі, що прилягає до оболонки, зосереджені численні хлоропласти. Вони мають форму дрібних дисковидних тілець, подібних до хлорофілових зерен вищих рослин. Хлоропласти розподіляються рівномірно, забарвлюючи всю клітину в яскраво-зелений колір.

Для харових водоростей характерне статеве і нестатеве розмноження. Вегетативне розмноження відбувається шляхом вкорінення і подальшого розростання частин основних пагонів або за допомогою особливих одноклітинних або багатоклітинних бульб. Цій же меті служать особливі відростки, або вторинні пагони, що ростуть із старих листових вузлів і бульб. Статеве розмноження відбувається за допомогою статевих органів: антеридіїв і оогоніїв. Антеридії і оогонії утворюються з особливих клітин, що утворюються деякими периферичними клітинами листових вузлів. Вони можуть виникати

або на одному таломі (однодомні види), або на різних таломках (дводомні види).

Оогоній має розміри близько 1 мм і складається з яйцеклітини і покриву, утвореного з п'яти вузьких спіральних клітин. Знизу оогоній має одноклітинну ніжку, а зверху – коронку з 5-10 коротких клітин.

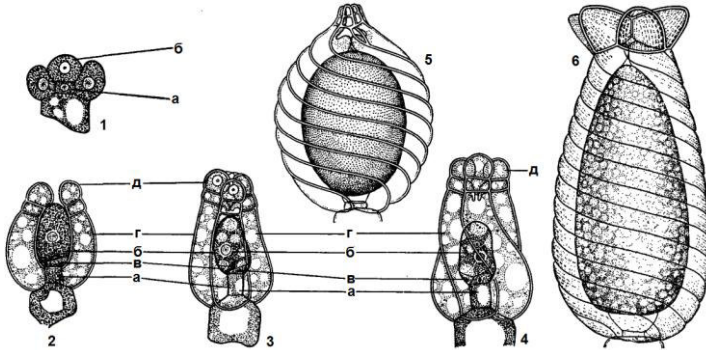


Рис. 6.61. Будова оогонію харових:

1–4 – послідовні стадії утворення оогонію (1 – початкова стадія, 2–4 – наступні стадії формування яйцеклітини і покривних спіральних клітин); 5 – зрілий оогоній нителі 6 – зрілий оогоній хари а – клітина листового вузла, б – яйцеклітина, в – поворотні клітини, г – покривні клітини, д – клітини коронки

Антеридій має розміри близько 0,5 мм. Він кулястий, вкритий ззовні вісьмома плоскими клітинами, що зрослись своїми краями (рис. 6.62). В середину антеридію від кожної клітини відходять вирости з голівками, на яких утворюються антеридіальні нитки. Кожна з клітин ниток дає численні дводжгутикові сперматозоїди.

Антеридії та оогонії утворюються з клітин листових вузлів (рис. 6.63).

Із заплідненої яйцеклітини розвивається ооспора, вкрита чотирма оболонками. Після періоду спокою ядро ооспори ділиться мейозом. Одна з гаплоїдних клітин ооспори дає початок новій рослині, а інші утворюють запас поживних речовин.

Живуть харові водорості переважно у прісних водоймах — ставках і озерах, але зустрічаються і в тимчасових невеликих водоймах: ямах, канавах, рідше в струмках і ріках. Є види, що населяють солонуватоводні водойми. У типово морських умовах харові не зустрічаються. У більшості випадків, вони утворюють густі зарості. Для багатьох харових необхідний підвищений вміст у воді вап-

на. Харові водорості поширені по всій земній кулі, у водоймах всіх континентів, окрім Антарктиди і островів.

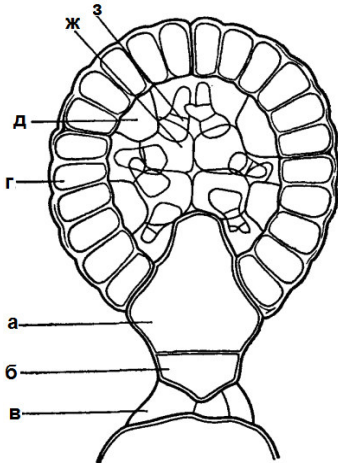


Рис. 6.62. Будова антеридію харових:
а – внутрішня базальна («пляшкоподібна») клітина, б – зовнішня базальна клітина, в – клітини листового вузла, г – стінка, д – вирости, ж – головки, з – антеридіальні нитки

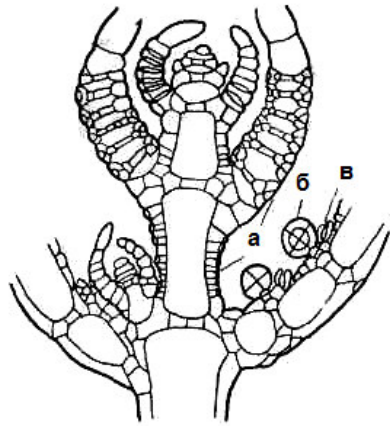


Рис. 6.63. Частина стебла хари (поздовжній зріз): а — клітини стеблової і листової кори; б — антеридії, в — оогонії

Походять харові водорості від високоорганізованих зелених водоростей з порядку хетофторових класу улотриксових.

Роль у природі харових водоростей порівняно невелика, проте там, де вони поселяються, виявляється їх вплив на гідрологічний режим і біологічні особливості водойм. Їх жорсткі зарості є чудовим захистом для молоді риби і дрібних тварин. Відмерлі таломі утворюють лікувальні грязі. Зібрані водорості використовують як добриво, особливо на кислих ґрунтах, завдяки високому вмісту вапняку в їх таломі. У водоймах, де ростуть харові водорості, пригнічується розвиток личинок комарів. Досить великі ооспори харових поїдаються водоплавними птахами.

Відомо близько 300 видів сучасних харових, об'єднаних в 3 родини і 6 родів: Nitellaceae (2 роди), Nitellopsidaceae (1 рід) і Characeae (3 роди). На Україні до найбільш поширених видів харових відносяться *Chara vulgaris*, *Ch. canescens* *Ch. tomentosa*.

6. 5. Роль водоростей у природі

Водорості разом із вищими рослинами і автотрофними бактеріями складають ланку продуцентів у трофічних ланцюгах. Згідно оцінок різних учених внесок водоростей у загальну продукцію органічних речовин на планеті складає 26-90%.

У процесі фотосинтезу водорості продукують вільний кисень у водному середовищі, який йде на дихання водних тварин і рослин. Крім того, водорості відіграють важливу роль у загальному балансі кисню в атмосфері. Дуже багато кисню, який виділяється наземною рослинністю, витрачається у процесах окислення органічних сполук мікроорганізмами. У той же час, у водоймах розклад речовин проходить на дні в анаеробних умовах, а кисень виділяється у процесі фотосинтезу фітопланктоном з товщі води. Так відновлюється запас кисню в атмосфері. Океани служать головним регулятором балансу кисню атмосфери.

Значення водоростей в еволюції атмосфери і біосфери Землі. Найдревнішим виявленим залишкам фотоавтотрофних організмів приблизно 3,2 млрд. років. Вважається, що життя виникло на Землі приблизно 4 млрд. років тому. Тоді в атмосфері Землі, яка переважно складалася з водяної пари, вуглекислого газу, азоту, оксиду сірки, аміаку, метану і соляної кислоти, переважали відновлювальні процеси. Озоновий шар в атмосфері, який захищає все живе на планеті від згубної дії жорсткого ультрафіолетового випромінювання, тоді був відсутній.

Коли кількість кисню, який виділявся древніми синьозеленими водоростями, перевищила здатність водного середовища до його зв'язування, газ почав виділятися над поверхнею океану. Відновлювальні властивості атмосфери почали перетворюватися в окислювальні. Поступово в атмосфері сформувався шар озону. Це дало можливість живим організмам освоювати сушу.

Геологічне значення водоростей. Накопичуючи у своєму тілі карбонат кальцію разом з коралами брали участь у формуванні підводних скель і рифів, поширених у тропічній частині океанів (переважно червоні, деякі зелені і синьозелені водорості).

В утворенні крейдяних порід, крім форамініфер, брали участь золотисті водорості з вапняковою черепашкою. Це встановлено за допомогою електронного мікроскопа – крейда майже на 95% складається з коколітів – залишків панциря.

Водорості також були вихідним матеріалом для утворення рідких і твердих нафтоподібних сполук – сапропелів, горючих сланців, нафти.

Золотисті водорості накопичують у черепашках солі кальцію, діатомові – кремнезем.

Водорості у ґрунті сприяють збереженню родючості. Вони освоюють непридатні для життя субстрати: вулканічну лаву, туф, відвали гірських порід.

Отже, водорості відіграли і відіграють дуже важливу роль в розвитку життя на планеті. Однак вони зазнають зростаючого антропогенного впливу. Особливої охорони потребують водорості-макрофіти, які є об'єктом промислу. В деяких західноєвропейських країнах уже розроблені законодавство, яке обмежує промисел водоростей.

Охорона мікроводоростей повинна базуватися на стабілізації екологічних зв'язків у водних екосистемах. Через забруднення води окремі види водоростей можуть викликати «цвітіння» води.

Під «цвітінням» води розуміють інтенсивний розвиток водоростей у товщі води, у результаті чого вона набуває різного забарвлення. При цьому колір води змінюється від синьо-зеленого, яскраво-зеленого, сірого до жовто-зеленого, яскраво червоного, червоно-бурого і коричневого. Це залежить від забарвлення організмів, які викликають «цвітіння» і від їх чисельності.

Цвітіння води спостерігається і у континентальних водоймах (прісних і солоних), і в морях і океанах. В морях і океанах найчастіше «цвітіння» викликають діатомові і динофітові водорості, а також синьозелені. Для морів тропіків і субтропіків (прибережні частини Південної Америки і Африки, біля берегів Індії і Японії) характерні червоні припливи, обумовлені інтенсивним розвитком динофітових водоростей. Червоне море отримало свою назву через масовий розвиток синьозеленої водорості *Oscillatoria erythroga* червоного кольору. В континентальних водоймах теж спостерігається червоне цвітіння.

У прісних водоймах літом «цвітіння» води найчастіше викликається синьозеленими і динофітовими водоростями, а весною і восени – діатомовими. Біомаса водоростей дніпровських водосховищ у період «цвітіння» досягає $0,5 \text{ кг/м}^3$ і більше.

Вода набуває неприємного запаху, у ній з'являються токсичні

сполуки, проявляється дефіцит кисню, що може призвести літнього замору риб і до загибелі гідробіонтів. У людини вживання такої води може викликати *гаффську хворобу*.

Контрольні запитання та завдання

1. Описати особливості будови тіла водоростей.
2. У чому полягають особливості монадного типу структури водоростей? Серед яких водоростей він поширений?
3. У чому полягають особливості амебоїдного типу структури водоростей? Серед яких водоростей він поширений?
4. У чому полягають особливості гемімонадного типу структури водоростей? Серед яких водоростей він поширений?
5. У чому полягають особливості паренхіматозного типу структури водоростей? Серед яких водоростей він поширений?
6. У чому полягають особливості нитчастого і різнонитчастого типів структури водоростей?
7. У чому полягають особливості сифонального типу структури водоростей? Серед яких водоростей він поширений?
8. У чому полягають особливості сифоноклаального типу структури водоростей? Серед яких водоростей він поширений?
9. Які існують екологічні групи водоростей?
10. У чому полягають особливості водоростей водних місцезростань? Які пристосування до водного способу життя у водоростей планктону? У чому полягають особливості нейстонних водоростей?
11. У чому полягають особливості бентосних водоростей?
12. Які пристосування є у аерофільних водоростей?
13. У чому полягають особливості ґрунтових водоростей?
14. Як класифікують водорості? Назвіть відділи водоростей.
15. Описати особливості будови синьозелених водоростей.
16. Дати характеристику найважливіших представників синьозелених водоростей.
17. Які ціанеї викликають «цвітіння» води?
18. Яке значення синьозелених водоростей у природі і в житті людини?
19. Описати особливості будови евгленових водоростей.
20. Яке значення евгленових водоростей у природі і в житті людини? Назвати основних представників.

21. Описати особливості будови і розмноження динофітових водоростей.
22. Яке значення динофітових водоростей у природі і в житті людини?
23. Описати особливості будови і розмноження рафідофітових водоростей. Яке значення рафідофітових водоростей у природі і в житті людини?
24. Описати особливості будови і розмноження криптофітових водоростей. Яке значення криптофітових водоростей у природі і в житті людини?
25. Які особливості будови і розмноження золотистих водоростей?
26. Яке значення золотистих водоростей у природі і в житті людини? Назвати основних представників.
27. Які особливості будови і розмноження жовтозелених водоростей?
28. Яке значення жовтозелених водоростей у природі і в житті людини? Назвати основних представників.
29. Описати особливості будови і розмноження червоних водоростей.
30. Як класифікують червоні водорості?
31. Дати характеристику найважливіших представників червоних водоростей.
32. Яке значення червоних водоростей у природі і в житті людини?
33. Описати особливості будови і розмноження бурих водоростей.
34. Як класифікують бурі водорості?
35. Дати характеристику найважливіших представників бурих водоростей.
36. Яке значення бурих водоростей у природі і в житті людини?
37. Описати особливості будови і розмноження зелених водоростей.
38. Як класифікують зелені водорості? Описати особливості будови різних класів зелених водоростей.
39. Дати характеристику найважливіших представників зелених водоростей і їх значення у природі.
40. Описати особливості будови і розмноження харових водоростей.
41. Яке значення водоростей у природі і в житті людини?
42. Як виникає «цвітіння» води і у чому його небезпека?

7. МІКСОМІЦЕТИ, АБО СЛИЗОВИКИ (МУХОМУСОТА)

Характерною особливістю цих організмів є будова вегетативного тіла у вигляді плазмодію — голої сітчастої безформної маси протоплазми, яка позбавлена оболонки і містить численні ядра. Внаслідок цього вони одержали назву слизистих грибів.

Життєвий цикл міксоміцетів включає такі стадії: плазмодію і його склеротизації за певних умов, утворення плодових тіл і спор, їх проростання, утворення амеб і їх агрегації в плазмодій (рис. 7.1).

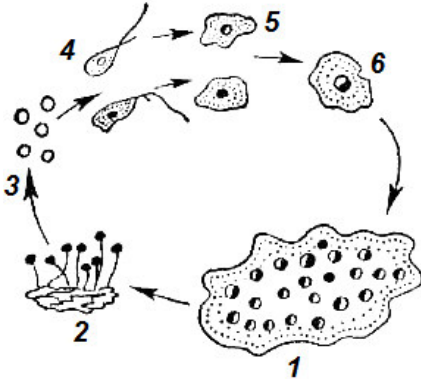


Рис. 7.1. Цикл розвитку слизивиків:
1 — плазмодій; 2 — спороношення; 3 — спори; 4 — зооспори; 5 — гаплоїдні міксамеби (можуть копулювати або вони, або зооспори); 6 — диплоїдна міксамеба

Плазмодій рухається, як амеба. Часто можна виявити плазмодій міксоміцетів у вигляді слизу між корою і деревиною дерев або їх залишків, на гної. Плазмодій різних видів відрізняється за формою, розмірами, кольором. Розміри коливаються від декількох міліметрів до 1 м в діаметрі. Поступальне переміщення плазмодію відбувається унаслідок однонаправленого руху протоплазми. Рухома протоплазма утворює тупі лопаті (псевдоподії), які потім витягуються, розгалужуються, утворюючи нову ділянку. Швидкість руху плазмодію у різних напрямках може досягти до 1 мм за хвилину.

На стадії спороутворення плазмодій виходить на поверхню субстрату. Тут на поверхні плазмодію утворюються у вигляді виростів спорангії, що мають тверду оболонку, яка називається *перидієм*. Спорангії в більшості випадків мають округлу або овальну форму і біля основи зазвичай звужуються в ніжку.

Спори округлі, мають тверду, гладеньку або з виступами оболонку, зазвичай однадерні, містять багато глікогену. У сухому вигляді спори зберігаються тривалий час, не втрачаючи життєздатності.

Спори, проростаючи у воді, утворюють однадерні зооспори, зазвичай витягнутої форми із загостреним переднім кінцем з двома

джгутиками. При проростанні на вологому субстраті утворюються амеби. Зооспори розмножуються поділом на дві. Потім зооспори втрачають джгутики і перетворюються в амеби (міксамеби). Амеби також розмножуються поділом, попарно копулюють і зливаються в загальну масу, утворюючи плазмодій.

При копуляції амеб відбувається злиття їх ядер і в плазмодії містяться амеби з диплоїдними ядрами. У плазмодії диплоїдні амеби розмножуються, під час спороутворення відбувається поділ диплоїдних ядер і спори містять гаплоїдні ядра.

Слизовики широко розповсюджені в природі, це звичайно сапрофіти, живуть на старій, гниючій деревині або на інших рослинних субстратах, що розкладаються. Слизовики представляють досить численну групу, що складається з 70 родів і понад 400 видів.

Плазмодіофора капусти (*Plasmodiophora brassicae*) — це найхарактерніший представник слизовиків. Це збудник захворювання капусти, яке називається «кілою». Вперше грибок як збудник захворювання капусти описаний мікологом М. С. Вороніним (1875).

Зооспора гриба проникає в рослину через кореневі волоски. Потім, проникаючи в крупніші клітини паренхіми кореня, зооспора розростається в амебоподібні плазматичні тіла, які можуть зливатися, утворюючи плазмодій. Плазмодій потім розпадається на декілька зооспорангіїв, в яких після багатократного поділу ядер утворюються гаплоїдні, округлі зооспори. Вони копулюють, перетворюючись на диплоїдні амебоїди, які розповсюджуються по клітинах тканин кореня. Потім декілька амебоїдів зливаються і утворюється багатоядерний плазмодій. У плазмодії відбувається двократний поділ всіх ядер і утворення спор, що перебувають у стані спокою. Ці спори звільняються після зігнивання кореня і наступного року проростають, утворюючи по одній зооспорі з одним джгутиком, направленим вперед. У ґрунті вони здатні тривалий час (6—7 років) зберігати життєздатність. Захворювання може знижувати врожайність капусти на 30—40 % і більше.

Контрольні запитання та завдання

1. Дати загальну характеристику міксоміцетів.
2. Як розмножуються слизовики?
3. Яке значення слизовиків у природі і житті людини?

8. ГРИБИ (FUNGI)

8.1. Загальна характеристика грибів

Є близько 100 тис. видів грибів. Це древня група живих організмів, але і зараз перебуває на стадії активного видоутворення.

Гриби — відособлена група клітинних ядерних організмів, що мають риси схожості як з рослинами (розмноження за допомогою спор, поглинання поживних речовин завдяки різниці осмотичного тиску і ін.), так і з тваринами (гетеротрофне живлення, особливості обміну речовин). Наука, яка вивчає будову, особливості розмноження і різноманітність грибів, — *мікологія*.

Тіло більшості грибів представляє міцелій, або грибницю, що складається з тонких трубчастих ниток — гіф. Міцелій може бути з однієї клітини — нечленистий або розділений перегородками на багато клітин — членистий. У перегородках є пори. Клітини грибів мають клітинні стінки, що складаються у більшості видів з полісахаридів і хітину, лише у ооміцетів — з целюлози. У клітинах є цитоплазма, вакуолі, одне або декілька ядер. Запасними речовинами служать волютин, ліпіди, глікоген і білки. Пластид у грибів немає. У деяких видів у цитоплазмі, вакуолях або стінках клітин присутні пігменти. Гриби містять багато різних ферментів.

Розмножуються гриби вегетативним, нестатевим і статевим способами. Вегетативне розмноження здійснюється частинами міцелію, брунькуванням, склероціями, оїдіями і хламідоспорами; нестатеве — спорами, зооспорами, спорангіоспорами, конідіями; статеве — в результаті ізогамії, гетерогамії, оогамії, зигогамії, гаметангіогамії і соматогамії. При статевому розмноженні деякі гриби утворюють плодові тіла — сплетення гіф (плектенхіму). У побуті плодові тіла і називають грибами, хоча насправді — це лише частина організму гриба, що утворюється на певній стадії його розвитку і далеко не у всіх видів. Решта частин гриба залишається в субстраті, на якому він виростає.

Гриби живляться готовими органічними речовинами, поглинаючи їх з відмерлих залишків (гриби-сапрофіти) або з живих організмів (гриби-паразити). Живуть гриби в ґрунті і воді, на рослинах і тваринах, на різноманітних органічних поживних субстратах. Окрім поживних речовин, грибам для нормального існування потрібні волога і тепло (1...40°C). За деяким винятком — це аеробні організми.

Мінералізуючи органічні рештки відмерлих істот, гриби приносять велику користь, беручи участь у кругообігу речовин у природі. В той же час гриби-паразити, поселяючись на рослинах і тваринах, викликають їх захворювання і тим самим завдають збитки сільському господарству і, зокрема, рибництву. На нижчих хребетних тваринах – рибах, амфібіях, рептиліях – паразитують переважно нижчі гриби – хітридієві, базидіоболєві й ін., викликаючи поверхневі ураження, уражаючи органи дихання і травного каналу. Види сапролегнії (*Saprolegnia*), ахлії (*Achlya*), афаноміцесу (*Aphanomyces*), пітіуму (*Pythium*), лептомітусу (*Leptomitus*), алломіцесу (*Allomyces*) вражають дорослих особин риб. Частіше уражаються риби, ослаблені дією інших факторів.

Є гриби, плодові тіла яких використовують у їжу, – це пластинчасті і трубочасті базидіальні гриби.

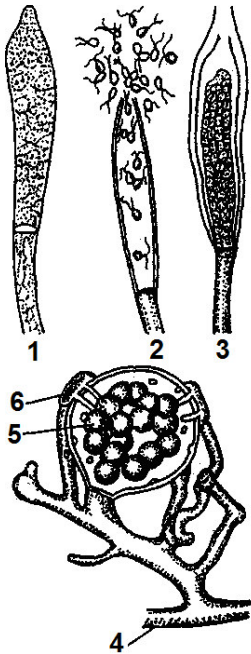
8.2. Класифікація грибів

Гриби підрозділяють на шість класів: хітридіоміцети, ооміцети, зигоміцети, аскоміцети, базидіоміцети і дейтероміцети. Гриби перших трьох класів, для яких характерне утворення плазмодію або нечленистого міцелію, відносять до групи Нижчих грибів. Решта три класи складають групу Вищих грибів. Для видів останніх трьох класів характерний членистий міцелій.

До **класу ооміцетів** належить порядок сапролегнієві (*Saprolegniales*). Це група грибів, що живуть у прісних і морських водах як сапрофіти на трупах тварин та інших органічних субстратах і як паразити водоростей, деяких водних грибів, ікри, молоді та ослаблених риб (рис. 8.1). Деякі живуть у вологому ґрунті.

У представників родів сапролегнія і ахлія міцелій добре розвинений. Більш тонкі і розгалужені гіфи його вкорінюються у субстрат, а основна маса товстіших і малорозгалужених гіф росте вільно в боки від субстрату.

У водоймах зі слабкою течією і недостатньою аерацією сапролегнієві гриби вражають ікру риб, а також ослаблену і травмовану рибу. Поселенню гриба на тілі риби передують переважно різка зміна температури або її поступове зниження нижче межі, допустимої для того чи іншого виду риб. Хвора риба треться об предмети, стає млявою. Потім на її тілі з'являється легкий білий наліт, який при подальшому розростанні перетворюється на пухнасті голівки гриба.



7

Рис. 8. 1. Сапролегнія:

- 1 — зооспорангій, 2 — вихід зооспор,
- 3 — проліферація зооспорангій,
- 4 — запліднення, 5 — оогоній,
- 6 — антеридій,
- 7 — риба, уражена сапролегнією

Основним засобом боротьби з сапролегніозом є забезпечення достатньої аерації і чистоти водойм.

До **класу зигоміцетів** відносяться муковорові гриби, міцелій яких складається з добре розвинених і розгалужених гіф. Муковорові гриби досить часто розвиваються на різних кормах і харчових продуктах, зумовлюючи їх псування (рис. 8.2).

До **класу аскоміцетів** відносяться дріжджі (пивні, винні, хлібні і т.д.), які здійснюють бродіння і використовуються для отримання харчових продуктів (рис. 8.3). До аскоміцетів відноситься паразит квіткових рослин клавіцепс пурпуровий (*Claviceps purpurea*), або ріжки жита.

Базидіоміцети – вищі гриби з багатоклітинним міцелієм. Серед них є паразити рослин, ґрунтові сапрофіти, шапкові гриби, гриби, які утворюють мікоризу, руйнують деревину тощо.

До порядку холобазидіальних відносяться дереворуйнуючий гриб трутовик справжній (*Fomes fomentarius*), їстівні – лисичка (*Cantharellus cibarius*), білий гриб (*Boletus edulis*), печериця (рід *Agaricus*), маслюк звичайний (*Suillus luteus*), польський гриб (*Xerocomus badius*), червоноголовець дубовий (*Leccinum guercinum*) і ін.

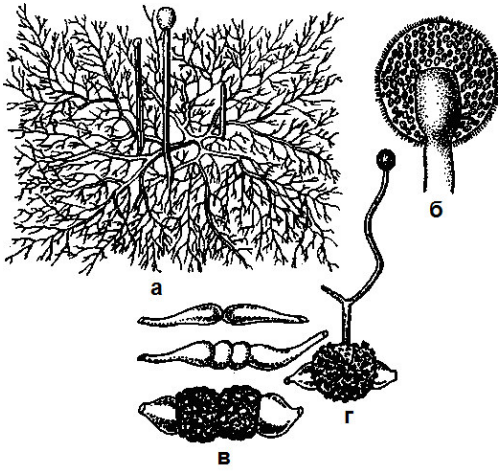


Рис. 8.2. Мукор: а – міцелій зі спорангієносцями і спорангіями, б – спорангій, в – статевий процес (зигогамія), г – зріла зигозигота та її проростання

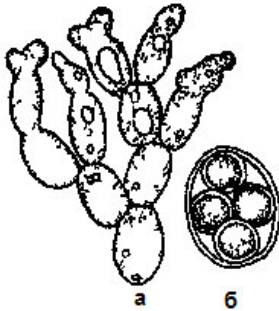


Рис. 8.3. Дріжджі: а – клітини дріжджів, які брунькуються; б – сумка з аскоспорами

Отруйні гриби (наприклад чортів, або сатанинський гриб) викликають розлади травлення і навіть смерть.

Сажкові гриби (*Ustilago avenae*, *U. hordei*, *U. nuda*, *U. maydis*, *Tilletia tritici*) вражають зернові і завдають великої шкоди сільському господарству, викликаючи зниження врожаю в окремі роки на 20-30% і більше. Уражені частини рослин при вживанні у їжу можуть викликати отруєння людей і тварин. Іржасті гриби паразитують на папоротях, голонасінних і покритонасінних. Вражені частини рослини мають вигляд смужок, плям найчастіше іржасто-бурого кольору. Збудник хлібної лінійної іржі – пукцинія злакова (*Puccinia graminis*) – починає розвиток на барбарисі, а потім спори потрапляють на злакові рослини.

До **дейтероміцетів** (незавершених грибів) відносяться гриби-пеніцили (*Penicillium notatum*, *P. chrysogenum*), які продукують антибіотик пеніцилін. Пеніциліни – перші антибіотики грибів, які пе-

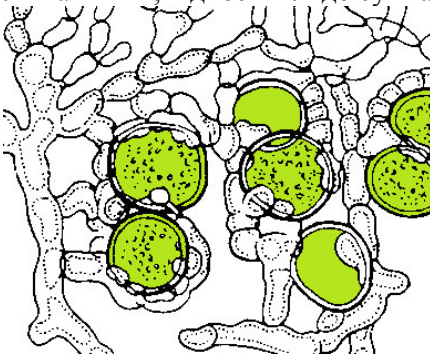
ршими добули у промисловому масштабі. Зараз відомі і інші антибіотики грибів, які використовують у медицині та ветеринарії (гризофульвін, фумаглілін тощо).

Контрольні запитання та завдання

1. Яку будову мають гриби? Як розмножуються гриби?
2. Як класифікують гриби? Назвіть найважливіших представників класів.
3. Описати значення грибів у природі і житті людини.

9. ЛИШАЙНИКИ (LICHENOPHYTA)

Відділ налічує 18-20 тис. видів. Лишайники – це складний організм на основі симбіозу гриба і водорості, які у процесі еволюції пристосувалися до тісного співжиття і утворили якісно новий організм, відмінний від своїх компонентів. Гриби, які входять до складу лишайників, відносяться до сумчастих, рідше – до базидіальних.



Водорості належать до відділів синьозелених або зелених. Кожен вид лишайника включає певний вид гриба і водорості.

Рис. 9.1. Будова лишайника *Cladonia furcata*: клітини водорості (кулясті), охоплені гіфами гриба

Подвійна природа лишайників встановлена Фамінциним і Баранецьким у 1867 р. У 1936 р. Генкель і Южакова виявили третій компонент лишайника – бактерії, які здатні засвоювати вільний азот з повітря. Усі компоненти тісно пов'язані розвитком і обміном речовин. Гриб може формувати гаусторії (присоски), якими він занурюється у клітини водоростей і поглинає їх вміст. Дослідженнями встановлено, що це свосерідний паразитизм гриба на водорості. Але гіфи гриба також захищають клітини водоростей від висихання і механічних ушкоджень, постачають їм воду і мінеральні речовини. При штучному розділенні водорість здатна жити, гриб найчастіше гине.

Фотосинтез і накопичення органічної речовини у лишайників іде дуже повільно: у коркових – приріст за один рік – 1-8 мм, у листоватих і куцєвидних – 1-35 мм.

За будовою слані лишайники поділяються на три групи (рис. 9.2). *Накипні* – у вигляді накипу або шкірки, що дуже щільно проростає до субстрату, до кори, каменю, і, нерідко, вростає у нього. *Листуваті* – у вигляді дихотомічно надрізаних лопастей, що слабо прикріплені до субстрату. *Куцєвидні, або куцїсті*, – у вигляді галузистих стебел, що слабо прикріплюються до субстрату.



Рис. 9.2. Будова лишайників: 1 – накипний (лобарія легенева – *Lobaria pulmonaria*), 2 – листоватий (пельтигера собача – *Peltigera canina*), 3 – куцєвидний (кладонія оленяча, «оленячий мох» – *Cladonia rangiferina*)

Розмножуються лишайники переважно вегетативно: шматками талому або спеціальними органами – соредіями або ізидіями. *Соредії* утворюються всередині талому і складаються з кількох клітин водоростей, обплетених гіфами гриба. Через розрив у таломі вони випадають назовні і розносяться вітром. *Ізидії* теж містять кілька клітин водорості, обплетені грибом, але утворюються як вирости на поверхні талому. Кожен із компонентів здатний розмножуватися самостійно. Гриб – спорами, які проростають у міцелій. Але лишайник утворюється лише тоді, коли відновлений міцелій гриба «зустріне» на своєму шляху відповідну водорість, яка розмножується поділом клітин.

Лишайники поділяють на три нерівноцінні групи: 1 – клас сумчасті лишайники (*Ascolichenes*), утворені сумчастими грибами; 2 – клас базидіальні лишайники (*Basidiolichenes*), утворені базидіальними грибами; 3 – штучна група «недовершених лишайників»

(Lichenes imperfecti), у яких плодові тіла зі спорами не виявлені, тому їх місце в системі лишайників поки залишається невідомим.

За характером водного режиму лишайники відносяться до пойкилогідричних рослин, що не мають спеціальних органів для поглинання і віддачі води і практично позбавлені фізіологічного контролю над цими процесами. Вода поглинається всією поверхнею слані і утримується в капілярах між гіфами і клітинами водоростей, а також розбухаючими оболонками деяких гіф; у слизистих лишайників значна кількість води утримується слизом. Здатність лишайників активно поглинати водяну пару не тільки із насиченої, але і з не насиченої вологою атмосфери — значна екологічна перевага лишайників перед іншими рослинами. Разом з водою поглинаються розчинені в ній неорганічні і органічні поживні речовини. Лишайники можуть переносити сильніше у порівнянні з іншими рослинами зневоднення протягом тривалих періодів.

Лишайники пристосувалися до життя у екстремальних умовах, де жоден з компонентів окремо жити не може. Тому лишайники першими заселяють незаселені простори (скелі, кору дерев тощо).

Значення лишайників. Лишайники широко розповсюджені у тундрі, лісотундрі, де служать основним кормом для північного оленя (різні види кладонії, які називають ягелем, або оленячим мохом).

Лишайники не витримують затінення і потребують чистого повітря для розвитку, тому використовуються як біоіндикатори забруднення. Поселяються на найбільшійших ресурсах місцях.

Лишайники використовують як барвники, із них виготовляють лакмус, фіксатори для парфумерних виробів, антибіотики. Деякі з них придатні для використання в їжу.

Контрольні запитання та завдання

1. Описати особливості будови і розмноження лишайників.
2. У чому полягають особливості поширення лишайників?

10. ВИЩІ РОСЛИНИ

10.1. Особливості будови вищих рослин

Ускладнення і удосконалення будови відрізняє вищі рослини від нижчих. Вищі рослини (Cormophyta) мають сформовані вегетативні і генеративні органи. Формування вищих рослин пов'язане з їх виходом на сушу. Замість однорідного водного середовища рослини опинилися у незрівнянно складніших і мінливіших умовах водозабезпечення та коливань температури. Періодичне зволоження та періоди посухи сприяли формуванню вегетативних органів. Розчленування тіла на органи зумовило ускладнення їх внутрішньої будови – виникли різноманітні тканини.

Пройшла еволюція органів розмноження. З одноклітинних, які характерні для більшості нижчих рослин, вони стають багатоклітинними. Зовнішні шари клітин стали безплідними (стерилізувалися), утворивши захисну стінку.

Жіночий статевий орган вищих рослин – архегоній – має вигляд колби, в здутій частині якої (черевці) міститься яйцеклітина, а над яйцеклітиною – черевцева каналцева клітина (рис. 10.1). В звуженій частині архегонію – шийці розташовані шийкові каналцеві клітини, які при дозріванні архегонію руйнуються і ослизнюються, відкриваючи канал, по якому пересуваються сперматозоїди.

Рослини, які мають жіночий статевий орган — архегоній називаються архегоніальними (Archegoniatae). Архегоній зустрічається у всіх вищих рослин, крім покритонасінних і деяких голонасінних (Gnetum, Welwitschia).

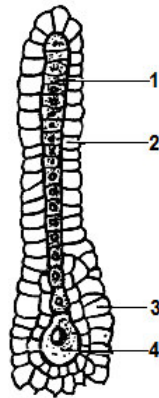


Рис. 10.1. Архегоній у мохів:

- 1 – шийкові каналцеві клітини; 2 – шийка; 3 – черевце; 4 – яйцеклітина

У процесі еволюції вищих рослин відбувається спрощення будови архегонію, аж до повної його втрати.

Чоловічий статевий орган — антеридій. У папоротеподібних і

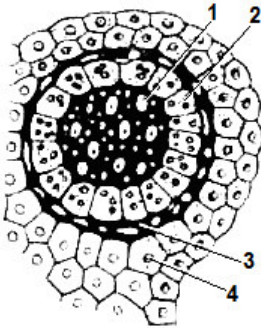
мохоподібних він багатоклітинний з одношаровою стінкою, зовні схожий на багатоклітинні гаметангії бурих водоростей. Всередині антеридій наповнений спермагенною тканиною, з якої розвивається велика кількість рухомих гамет – сперматозоїдів.

Для всіх вищих рослин характерне чергування поколінь у життєвому циклі. Рослина представлена двома фазами розвитку, які закономірно змінюють одна одну – спорофітом і гаметофітом. Архегонії і антеридії утворюються на гаметофіті.

Спорофіт — це нестатеве покоління рослин, яке утворює спори і розвивається із зиготи. Спорофіт – це диплофаза в розвитку рослин. Спорофіт домінує у судинних рослин (сама рослина є спорофітом). На спорофіті формуються спорангії – багатоклітинні органи, в яких утворюються спори.

У мохоподібних спорангій представлений коробочкою спорогонію. Спорангії папоротеподібних і насінних рослин розвиваються на спорофілах або в їх пазухах; спорангії папоротеподібних іноді розміщуються групами, утворюючи соруси.

Спорангій оточений оболонкою з одного або кількох шарів клітин. Всередині спорангію міститься спорогенна тканина – археспорій (рис. 10.2). Це група материнських клітин, з яких у мохоподібних і рівноспорових папоротеподібних утворюються спори, а в різноспорових папоротеподібних і насінних рослин — мікроспори і мегаспори. Із спори виростає гаметофіт, який містить і чоловічі, і жіночі статеві органи.



У різноспорових папоротеподібних і насінних рослин утворюються мікроспори, з яких розвивається чоловічий гаметофіт, і мегаспори, що дають початок жіночому гаметофіту.

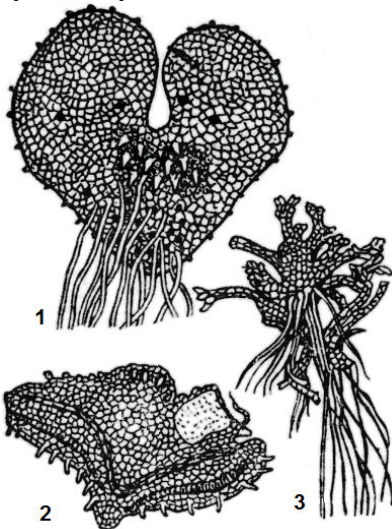
Рис. 10.2. Археспорій у пилковому гнізді: 1 — археспорій; 2 — вистилаючий шар; 3 — шар відмерлих клітин; 4 — фіброзний шар

Утворення мікроспор (мікроспорогенез) і утворення мегаспор (мегаспорогенез) проходять в результаті двох послідовних поділів мейозу. При цьому з материнських клітин — мікро- та мегаспороцитів утворюються відповідно 4 мікроспори або 4 мегаспори. Кож-

на з цих спор має гаплоїдний набір хромосом. З чотирьох мегаспор у більшості випадків далі розвивається тільки одна, яка формує жіночий гаметофіт. Всі чотири мікроспори розвиваються в чоловічий гаметофіт.

Гаметофіт – це гаплоїдне статеве покоління вищих рослин.

У папоротей, хвощів, плаунів і селлагінеї гаметофіт представлений заростком (рис. 10.3). Заростки являють собою різної форми невеликі (від кількох міліметрів до 5 см), зі спрощеною анатомічною будовою рослини, що розвиваються зі спор у ґрунті або на його поверхні. На заростках розвиваються генеративні органи — антеридії й архегонії.



У рівноспорових вищих рослин (папороті, хвощі й плауни) заростки бувають одностатеві й двостатеві, у різноспорових (водяні папороті, селлагінеї) — роздільностатеві. Після запліднення на заростку із зиготи виростає нестатеве покоління — спорофіт, тобто відбувається чергування поколінь.

Рис. 10.3. Заростки (гаметофіти):
1 – папороті, 2 – плауна; 3 – хвоща

У водяних папоротей спостерігається редукція вегетативної частини заростка до кількох клітин.

У голонасінних рослин заростку гомологічний ендосперм, а у покритонасінних — зрілий зародковий мішок.

З моменту виходу на сушу вищі рослини розвивалися в двох основних напрямках, утворивши дві великі еволюційні гілки – гаплоїдну і диплоїдну.

Гаплоїдна представлена мохоподібними (*Bryophyta*). Вони характеризуються переважанням у циклі розвитку гаметофіта. Гаметофіт моху – це зелена рослина, яка нагадує пагін зі стеблом і листками (філодіями) або має вигляд листоподібного талому (слані).

Спорофіт мохоподібних являє собою округлу або еліптичну коробочку на ніжці, що розвивається на гаметофіті, отримує від нього поживні речовини і воду та самостійно існувати не може. Еволюційний розвиток мохоподібних йшов від таломних до листостеблових рослин.

Друга еволюційна гілка представлена рештою відділів вищих спорових і насінних рослин. Розвиток цієї групи пов'язаний з удосконаленням спорофіта. Спорофіт краще пристосований до існування в умовах суші і нерідко має великі розміри та складну будову. Гаметофіт цієї групи рослин, навпаки, має просту будову, і його розміри не перевищують декілька сантиметрів. У нижчих спорових він ще існує як окремий організм і представлений заростком, але вже у різноспорових він дуже спрощений. Запліднення у папоротей, хвощів і плаунів відбувається тільки у присутності води, завдяки якій сперматозоїди підпливають до яйцеклітини.

У високоорганізованих насінних рослин гаметофіт втратив здатність до самостійного життя і розвивається в тканинах спорофіта. Запліднення у насінних рослин не потребує води.

Спорові рослини протиставляють насінним рослинам, які розмножуються і розповсюджуються насінням, проте пилкові зерна і зародкові мішки вищих рослин гомологічні мікроспорам і мегаспорам.

До **вищих спорових** рослин відносять відділи Ринієподібні (Rhyniophyta), Псилотоподібні (Psilotophyta), Мохоподібні (Bryophyta), Плауноподібні (Lycopodiophyta), Хвощеподібні (Equisetophyta), Папоротеподібні (Polypodiophyta, синонім Pteridiophyta). Ринієподібні – це перші наземні рослини, які вимерли. З псилотоподібних дотепер збереглися лише два роди. Інші відділи представлені і вимерлими, і сучасними формами.

Вищі спорові рослини поділяються на безсудинні й судинні. До безсудинних належать мохоподібні.

Контрольні запитання та завдання

1. Описати походження і шляхи розвитку вищих рослин.
2. Які існують пристосування вищих рослин до життя на суші?
3. Які рослини називаються архегоніальними?

10.2. РИНІЄПОДІБНІ (RHYNIOPSIDA)

Ринієподібні (риніофіти) — відділ найдавніших і найпримітивніших вищих рослин. Існували в кінці силурійського — на початку середньодевонського періодів. Риніофіти були невеликими рослинами, без листків та коренів, з дихотомічно розгалуженим спорофітом. Різні за розміром та формою спорангії з численними спорами містилися на верхівці. Провідна система риніофітів — типова простела, ксилема складалася з кільчастих, спіральних, рідше східцевих (у псилофіта) трахеїд. Риніофіти жили на вологих та болотяних місцях, деякі були водяними рослинами. Найдавніший представник риніофітів — куксонія (*Cooksonia*) — відомий з силурійських відкладів Поділля. Вважають, що риніофіти — вихідна предкова група для мохів, хвощів та папоротей.

Ринія (*Rhynia*) — рід найдавніших викопних вищих рослин з порядку *Rhyniales* класу *Rhyniopsida*. Обидва відомі види *R. (R. major* і *R. gwynnevaughanii*) існували в ранньому і середньому девоні. Ринії були невеликими рослинами (до 50 см заввишки) з тонкими, циліндричними, дихотомічно розгалуженими пагонами діаметром близько 5 мм, на кінцях яких містилися великі довгасті спорангії. Наземна частина спорофіта безлиста. За допомогою горизонтального кореневищеподібного ризоїда з численними ризоїдами ринії розмножувалися вегетативно. Провідна система представлена концентричним провідним пучком із слабо розвиненою ксилемою, що складалася з кільчастих трахеїд, оточена 4-5 рядами видовжених клітин флоєми.

Ринієфіти були вологолюбними рослинами, утворювали густі зарості на заболочених ґрунтах.

Контрольні запитання та завдання

1. Описати історію виникнення, особливості будови і філогенетичне значення риніофітів.

10.3. МОХОПОДІБНІ (BRYOPHYTA)

Це порівняно просто побудовані спорові трав'янисті рослини, невеликого розміру (від 1 мм до кількох см висоти, рідко більше як 40 см). Багаторічні, рідше однорічні рослини, поширені переважно в помірних і холодних кліматичних умовах в зоні тундри і лісовій.

Також зустрічаються на вологих луках, болотах, скелях.

Мохоподібні від решти вищих рослин різко відрізняються переважанням у циклі розвитку гаметофіта. Спорофіт самостійно не існує, розвивається і знаходиться на гаметофіті, отримуючи від нього воду і поживні речовини.

Веgetативне тіло мохоподібних — гаметофіт — має вигляд слані, т. з. талому (у антоцеротових і деяких печіночників), або простого чи розгалуженого облісненого пагона, т. з. стебла, позбавленого коріння, з простою внутрішньою будовою, без розвиненої провідної системи. Талом з нижнього боку, а стебло здебільшого в основі (крім сфагнових мохів) вкриті ризоїдами. Статеві органи — антеридії й архегонії. Після запліднення яйцеклітини дводжгутиковим сперматозоїдом всередині архегонія виникає зародок — зигота, з якої розвивається спорогон (стадія спорофіта). Він залишається з'єднаним із гаметофітом і по суті є споротвірним спороносним органом. Основна частина спорогона — коробочка, в ній з спорогенної тканини після редукційного поділу клітин утворюються одноклітинні спори, а в деяких (печіночні мохи) одночасно й особливі стерильні пружинки — елатери, що сприяють розпушуванню маси спор і висіванню їх. Достигла коробочка відкривається кришечкою, рідше — поздовжніми розривами, щілинами. З проростанням спори виникає багатоклітинний передросток — протонема, яка, розвиваючись, дає початок таломному чи листостебловим гаметофітам. Крім розмноження спорами, мохоподібним властиве й вегетативне — підземними пагонами, відокремленими частинами гаметофіта і за допомогою особливих органів — вивідкових бруньок, тілець, ниток, бульбочок пагонів та ін.

Мохоподібні — давня група рослин, рештки яких відомі з карбону. Це дозволяє припустити можливу появу їх ще в девонський період. Походження мохоподібних здебільшого пов'язують з водоростями. Є думки про можливе виникнення їх від однієї з найдавніших груп рослин — псилофітів. Мохоподібні поширені по всій земній кулі, переважно в помірних і холодних зонах Північної півкулі, в тропічних районах, переважно у горах. Ростуть у різних екологічних умовах, на різноманітному субстраті, створюючи суцільний покрив, особливо на болотах, а також у лісах певних типів. Відомо близько 25 000 видів мохоподібних. За особливостями гаметофіта і спорофіта в межах відділу мохоподібних розрізняють три класи:

антоцеротові (Anthocerotopsida), печіночні мохи (Hepaticopsida) і справжні мохи, або листостеблові мохи (Bryopsida).

До печіночних мохів належить маршанція (*Marchantia polymorpha*). У цих мохів немає стебел і листків. Талом являє собою дихотомічно розгалужені пластинки, які за формою нагадують бурі водорості.

У складі класу листостеблових мохів розрізняють три підкласи: Сфагнові мохи (Sphagnidae), Андрееві мохи (Andreaeidae), Зелені, або Брієві мохи (Bryidae).

Значення у природі і житті людини. Окремі представники мохоподібних домінують у рослинному покриві, особливо тундри, на болотах, у лісах. Суцільний моховий покрив зумовлює водоохоронне значення в житті лісу, місцями сприяє заболочуванню місцевості.

Причиною заболочування і утворення торфу найчастіше є сфагнові мохи. Ці мохи мають здатність поглинати воду усією поверхнею тіла. У листках розташовані великі відмерлі *гіалінові* клітини. Під час дощу вони всмоктують велику кількість води, через це маса моху збільшується в 30-40 разів.

Здебільшого сфагнум густим килимом вкриває торфове болото. Стебла моху ростуть верхівками, нижні частини поступово відмирають і повільно розкладаються при малому доступі кисню. У шарі торфу постійно підтримується низька температура, розвивається висока кислотність, тому процеси гниття тут йдуть повільно, що сприяє тривалому збереженню рослинних решток. Так утворюється торф. Сфагновий торф накопичується дуже повільно: шар в 1 м – за 1 тис років і більше.

Торф використовується як добриво, паливо і у якості цінної хімічної сировини.

Хоча торф є цінною сировиною, але заболочування великих територій, яке викликається мохами (особливо сфагновими), - явище негативне, оскільки заважає росту і відновленню лісу.

Мохи є піонерами в заселенні відкритих та порушених місцевостань (лісових згарищ, стежок), відіграють важливу роль у ґрунтоутворенні.

Мохи-гідрофіти живуть у воді; вони прикріплюються ризоїдами до стовбурів або гілок дерев, що потонули, або до підводних каменів (наприклад, брієвий мох фонтиналіс протипожежний — *Fontinalis antipyretica*) або вільно плавають на поверхні або в товщі

води (наприклад, печіночний мох річчія плаваюча — *Riccia fluitans*). Річчія росте у вигляді заплутаної маси зелених вилчато розгалужених ниток (рис. 10.4).

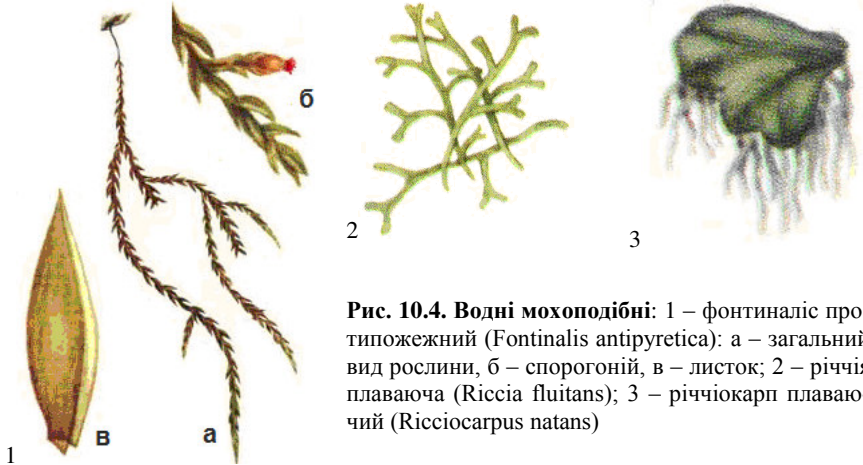


Рис. 10.4. Водні мохоподібні: 1 – фонтіналіс протипожежний (*Fontinalis antipyretica*): а – загальний вид рослини, б – спорогоній, в – листок; 2 – річчія плаваюча (*Riccia fluitans*); 3 – річчіокарп плаваючий (*Ricciocarpus natans*)

Деякі рослини можуть поводитися і як гідрофіти, і як гігрофіти: наприклад, печіночник річчіокарп плаваючий (*Ricciocarpus natans*) може плавати на поверхні води або жити на вологому мулистому ґрунті по берегах водойм.

Контрольні запитання та завдання

1. Дати загальну характеристику мохоподібних.
2. Описати особливості будови і розмноження мохоподібних.
3. Описати особливості поширення і значення мохів у природі та діяльності людини.

10.4. ПЛАУНОПОДІБНІ (LYCOPODIOPHYTA)

Плауноподібні відносяться до вищих судинних рослин. Це багаторічні трав'янисті рослини, найчастіше зустрічаються у вологих хвойних і змішаних лісах. Плауноподібні – це рівноспорові або різноспорові рослини з коренями і стеблом, що галузяться дихотомічно, стебла густо всіяні жорсткими листками. Листки переважно прості, лише в деяких протолепідодендрових — вилчасті, дрібні.

Літом від стебла плауна вверх відходять безлисті гілочки, які несуть спороносні колоски. Спороангії містяться з верхнього боку спорофілів або при їхній основі. Тут у спороангіях після мейотичного по-

ділу утворюються гаплоїдні спори. Зі спор виростають дуже дрібні (2-3 мм) підземні безколірні заростки з ризоїдами. Через 15-20 років на верхній стороні заростка утворюються антеридії і архегонії. Після запліднення яйцеклітини дводжгутиковим сперматозоїдом з зиготи розвивається спорофіт.

Заросток у рівноспорових плауноподібних здебільшого добре розвинутий, часто підземний, у різноспорових плауноподібних заросток редукований, особливо чоловічий, який зовсім не виходить зі спори. Характерним для плауноподібних є чергування поколінь.

Плауноподібних поділяють на 2 класи — плаунові (*Lycopodiopsida*) і молодильники (*Isoetopsida*), що об'єднують 6 порядків, з яких 3 порядки представлені вимерлими формами, відомими лише у викопному стані.

Плауноподібні є однією з найдавніших гілок судинних рослин. Найбільшого розвитку плауноподібні досягли в кам'яновугільний період палеозойської ери, коли були поширені деревовидні плауни, наприклад, лепідодендрон та сигілярії, які утворювали ліси. Тепер існують лише трав'янисті форми плауноподібних. Сучасних плауноподібних налічують близько 450 видів, вони поширені у тропічній і помірних областях. В Україні зустрічаються 9 видів.

Клас плаунові (*Lycopodiales*) включає три порядки: протолепідендронові, астероксиллові і плаунові. Лише останній порядок представлений сучасними видами.

Плаун, п'ядич (*Lycopodium*) — рід рослин родини плаунових класу плаунових. Багаторічні вічнозелені рівноспорові трав'янисті рослини з розгалуженими стеблами, заввишки до 25 см. Листки численні, дрібні, голчасті або лусковидні, без язичків, розміщені спіралью або в 4 ряди. Спорангії двогнізді, розкриваються щілиною. Заростки бульбовидні, підземні. Близько 140 видів, поширені в тропічних, помірних та помірно-холодних областях земної кулі. В Україні — 6, з них найпоширеніший плаун булавовидний (*L. clavatum*) з повзучими стеблами, від яких відходять висхідні гілки; споролистки зібрані в довгі колоски. Спори його та деяких інших видів використовують (під назвою «лікоподій») у медицині. Деякі плауни використовують як фарбувальні рослини. Окремі плауни, наприклад, плаун баранець, отруйні.

Селагінелові (*Selaginellales*). Селагінела (*Selaginella*) — рід рослин порядку селагінелових відділу плауноподібних. Це трав'янисті

різноспорові рослини з розгалуженим стеблом. Є понад 700 видів, поширені переважно в тропіках. В Україні (в Карпатах) два види — С. плауновидна (*S. selaginoides*) і С. швейцарська (*S. helvetica*). Багато видів селягінел культивують як декоративні рослини в кімнатах і оранжереях.

Клас молодильникові (*Isoëtopsida*) включає трав'янисті і деревні рослини, здатні до вторинного потовщення.

Порядок молодильникові (*Isoëtales*) включає одну родину, один рід молодильник (*Isoëtes*) з 62 видами.

Молодильник озерний (*I. lacustris*) – підводна рослина 8-25 см висотою (рис. 10.5). Стебло його коротке, цибулиноподібно потовщене. Листки сидять тісною спіраллю; всередині листків знаходяться повітряні порожнини (зазвичай їх 4). В пазухах зовнішніх листків, біля їх основи, розвиваються мегаспорангії, далі розташовані листки з мікроспорангіями. Над спорангіями розвивається язичок. Внутрішні листки вегетативні. Сперматозоїди багатоджгутикові. Чоловічі і жіночі заростки дуже редуковані і подібні на заростки селягінели. Вид занесено до Червоної книги України.

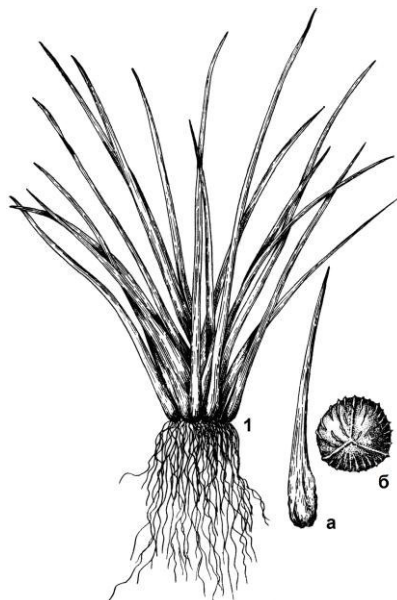


Рис. 10.5. Молодильник озерний (*Isoëtes lacustris*):

1 — загальний вигляд, а — спорангій, б — макроспора

Контрольні запитання та завдання

1. Опишіть особливості будови і розмноження плауноподібних.
2. Обґрунтуйте поняття про рівноспоровість та різноспоровість.
3. Як класифікують плауноподібні?
4. Опишіть значення окремих представників у природі та у господарській діяльності людини.

10.5. ХВОЩЕПОДІБНІ (EQUISETOPHYTA)

Хвощі – це здебільшого невисокі (до 1-1,5 м) багаторічні трав'янисті рослини з членистими підземними кореневищами та надземними пагонами, з прямим борозенчастим простим або кільчасто розгалуженим стеблом з недорозвиненими листками, що зростаються у зубчасті піхви. Стебла і гілочки зелені.

Характерною ознакою хвощеподібних є наявність у них своєрідних структур, які несуть спорангії — спорангіофорів, що відрізняються за своєю будовою від спорофілів інших безнасінних рослин. Кільця спорангіофорів або утворюють на стеблі спороносні зони, що чергуються із звичайним вегетативним листям, або сидять на кінцях осей, утворюючи чисті (що складаються тільки із спорангіофорів) або змішані (із спорангіофорів і стерильного листя) стробіли.

Статеве покоління — гаметофіт, або заросток, — у сучасних хвощів, представлений одно- або двостатевими недовговічними, дуже маленькими, зеленими рослинами, розміром у декілька міліметрів. На гаметофітах утворюються антеридії і архегонії. У антеридіях розвиваються багатоджгутикові сперматозоїди, в архегоніях — яйцеклітини (рис. 10.6).

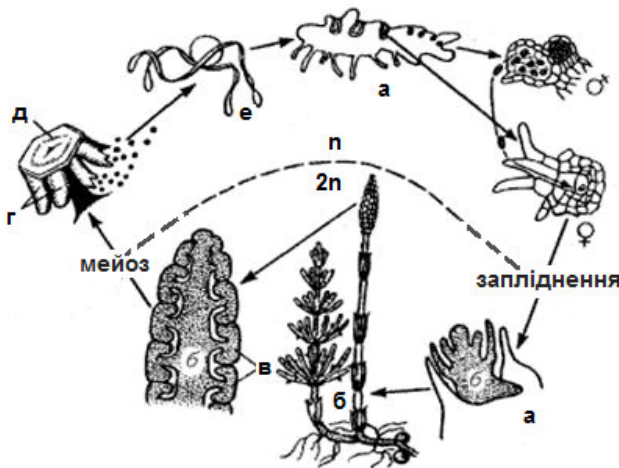


Рис. 10.6. Чергування поколінь в життєвому циклі хвоща польового (*Equisetum arvense*): а – гаметофіт (заросток); б – спорофіт (вегетативний, або літній і спороносний, або весняний пагони); в – спорангіофор; г – спорангії; д – щиток спорангіофора; е – елатери

Запліднення здійснюється за наявності води, і із зиготи без періоду спокою виростає нове нестатеве покоління — спорофіт.

Переважає більшість хвощеподібних — рівноспорові рослини, і лише деякі викопні форми були різноспоровими.

Відділ хвощеподібних включає три класи, два з яких (гієнієві — *Huaniopsida* і клинолистові — *Sphenophyllopsida*) повністю вимерли.

Сучасні хвощі належать до класу хвощові (*Equisetopsida*). Дотепер зберігся лише один рід – хвощ (*Equisetum*), представлений 25 трав'янистими видами. Хвощі зустрічаються на вологому кислому ґрунті в лісах, на болотах, на вологих полях і луках. У Південній Америці поширений хвощ велетенський (*E. giganteum*) висотою до 10 м. На Україні зустрічаються 9 видів хвощів, з них найпоширеніший хвощ польовий (*E. arvense*) — злісний бур'ян полів. Хвощ річковий (*E. fluviatile*) росте на мулистих берегах річок і озер, на вологих та заболочених луках, болотах, утворюючи місцями значні зарості (рис. 10.7).



Рис. 10.7. Хвощ річковий (*Equisetum fluviatile*)

Контрольні запитання та завдання

1. Дати коротку характеристику сучасних і викопних хвощів.
2. Які особливості морфології та анатомічної будови хвощів?
3. Яке значення хвощів у природі і у господарській діяльності людини?

10.6. ПАПОРОТЕПОДІБНІ (POLYPODIFORMITA, PTERIDIOPHYTA)

Це великий (близько 10 тис. видів) відділ вищих судинних рослин. Зустрічаються великі деревовидні папороті висотою до 25 м заввишки і 0,5 м у діаметрі і невеликі трав'янисті рослини розміром кілька мм.

Спорофіт папороті має складну будову, розчленований на корінь, стебло і листки. У сучасних трав'янистих папоротей листки за розмірами переважають стебло, яке часто буває повзучим, і тоді його називають кореневищем. Від кореневища вертикально відходять листки (вайї), а донизу додаткові корені.

Розмножуються папороті спорами, зібраними у спорангії, які утворюються на листках. Після дозрівання спори потрапляють у ґрунт, проростають, утворюючи гаметофіт, або заросток, у вигляді невеликої серцевидної пластинки (у видів помірної зони) з статевими органами розмноження. Першими утворюються антеридії, а пізніше архегонії. Під час дощу або значної роси антеридії розкриваються, сперматозоїди проникають в архегонії і запліднюють яйцеклітину. Із заплідненої яйцеклітини утворюється зародок нестатевої фази — спорофіт, з якого розвивається нова рослина.

Відділ папоротеподібних поділяють на 7 класів, три із яких представлені сучасними видами: офіоглосопсиди (*Ophioglossopsida*), або вужачкові; маратіопсиди (*Marattiopsida*), або маратієві; поліподіопсиди (*Polypodiopsida*), або багатоніжкові. Представники інших чотирьох класів вимерли ще у палеозойській ері й відомі у викопному стані.

Найчисленнішими є клас багатоніжкових. Близько 300 родів і понад 10 тис. видів сучасних папоротеподібних, поширених майже по всій земній кулі в різноманітних екологічних умовах — від пустель до боліт, озер і солонуватих вод; найбільш пишного розвитку і видового багатства папоротеподібні досягли в вологих тропічних лісах. У тропічній зоні крім різноманітних трав'янистих зустрічаються деревовидні папороті. Папоротеподібні поселяються в воді, на ґрунті, на стовбурах і гілках дерев (епіфіти).

В Україні зустрічаються лише трав'янисті папоротеподібні. Найхарактернішими у нашій країні є орляк звичайний, чоловіча папороть, страусове перо звичайне, асплений волосовидний; значно рід-

ше трапляються вужачка звичайна, гронянка, ключ-трава; дуже рідко — вудсія альпійська, марсилія чотирилиста, сальвінія плаваюча, занесені до Червоної книги України. Останні два види – водні рослини, які часто утримують в акваріумах (рис. 10.8).

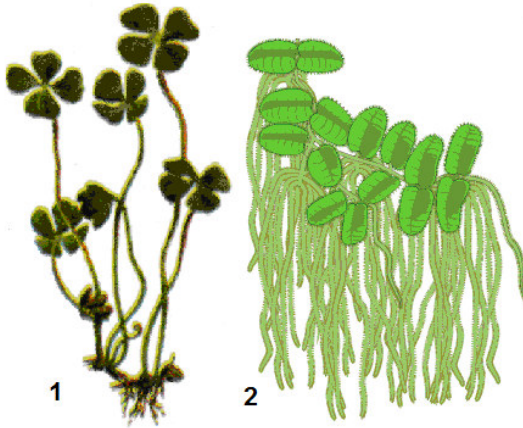


Рис. Рис. 10.8. Водні папороті: 1 – марсилія чотирилиста (*Marsilea quadrifolia*), 2 – сальвінія плаваюча (*Salvinia natans*)

Папоротеподібні — одна з найдавніших груп рослин, ровесник хвощеподібних, виникла в кінці силурійського періоду.

Найбільшого розвитку папороті, хвощі і плауни досягли у кам'яновугільний період. Вони панували в рослинному покриві земної кулі, утворюючи ліси, які залишили нам величезні запаси кам'яного вугілля. З появою багатой рослинності цього періоду пов'язано утворення перегною, який дав разом з піском і глиною початок родючим ґрунтам, яких до того не було. Пишна рослинність наситила повітря киснем, дуже змінивши склад атмосфери. Ця обставина мала велике значення для подальшого розвитку наземних тварин. Практичне значення цих вимерлих представників непорівнянне з тою незначною роллю, яку відіграють їх нащадки.

Контрольні запитання та завдання

1. Опишіть особливості будови і розмноження папоротеподібних.
2. Як класифікують відділ папоротеподібних?
3. Обґрунтуйте значення окремих представників папоротеподібних у природі та господарській діяльності людини.

10.7. НАСІННІ РОСЛИНИ (SPERMATOPHYTA)

Насінні рослини – велика група вищих рослин, які утворюють насіння. У циклі розвитку переважає спорофіт. Гаметофіт редукований до кількох клітин, розвивається на спорофіті. До насінних рослин відносять два відділи: голонасінні, або соснові, і покритонасінні, або квіткові.

Насінні рослини у процесі еволюції рослинного світу виникли від спорових рослин. Насінні рослини краще пристосовані до наземних умов існування. Одна з основних проблем спорових рослин, з якою вони стикаються на суходолі, – вразливість гаметофітного покоління. Наприклад, у папоротей гаметофіт – ніжний заросток, який утворює сперматозоїди і яйцеклітини, але для руху сперматозоїдам потрібна вода. А у насінних рослин гаметофіт захищений і дуже сильно редукований.

Отже, насінні рослини мають три дуже важливі переваги перед споровими: різноспоровість, утворення насіння і поява неплаваючих гамет

Різноспоровість – це поява рослин, які утворюють спори двох типів – мікроспори і мегаспори. З мікроспори розвивається чоловічий гаметофіт, а з мегаспори – жіночий. І у першому, і в другому випадку гаметофіт дуже сильно редукований і не виходить зі спори. Мегаспори утворюються в мегаспорангіях на мегаспорофілах, а мікроспори – в мікроспорангіях на мікроспорофілах. У насінних рослин структура еквівалентна мегаспорангію, називається *насінним зачатком*. Всередині насінного зачатка розвивається лише одна мегаспора, або один жіночий гаметофіт, який називається зародковим мішком. Структура еквівалентна мікроспорангію, називається *пилковим мішком*. У пилковому мішку утворюється багато мікроспор, які називаються пилковими зернами, або пилком.

Еволюція насіння. У насінних рослин мегаспори не відділяються від спорофіта. Мегаспори залишаються всередині насінних зачатків (мегаспорангіїв), прикріплених до спорофіта. Всередині мегаспори розвивається жіночий гаметофіт (зародковий мішок) і утворюється одна або декілька жіночих гамет, або яйцеклітин. Після запліднення жіночої гамети насінний зачаток називають уже насіниною. Отже, насінина – це запліднений насінний зачаток.

Насінні зачатки забезпечені запасом поживних речовин і захищені (у покритонасінних) щільним покривалом від несприятливих

умов довкілля. Органом розмноження і розселення всіх насінних рослин являється не спора, а насінина, яка має переваги у порівнянні зі спорою. Спора у спорових рослин представляє собою одну погано захищену клітину, яка розвивається і проростає в сприятливих умовах на ґрунті.

Насінина – це складний багатоклітинний утвір, що розвивається на материнській рослині. Насінина складається з зародка майбутньої рослини, певної кількості запасних поживних речовин і шкірочки. Для більшості насіння характерна наявність більшого чи меншого періоду спокою, що дає їм можливість пережити несприятливу пору року і сприяє розселенню. У насінних рослин виробилися різні пристосування до розповсюдження насіння.

Насінні рослини зайняли домінуюче становище у рослинному світі. Покритонасінні у наш час посідають перше місце серед рослин як за кількістю видів, так і за зайнятою ними територією на суходолі.

Контрольні запитання та завдання

1. Дайте загальну характеристику насінних рослин.
2. Опишіть особливості їх будови та основні відмінності від спорових рослин.
3. Обґрунтуйте еволюційне значення насінних рослин.

10.8. ГОЛОНАСІННІ, АБО СОСНОВІ

(GYMNOSPERMATOPHYTES АБО PINOPHYTES)

Сучасні голонасінні — це невелика група, близько 800 видів рослин, поширених на всій земній кулі. Вважають, що голонасінні походять від однієї з бокових гілок древніх різноспорових папороте-подібних і з'явилися біля 370 млн. років тому в девонський період палеозойської ери. Широке розповсюдження голонасінних рослин пізніше зумовило виникнення пристосувань до умов меншої вологості: з'явився головний корінь, який глибоко проникає у ґрунт, статевий процес став незалежним від вологи, утворилося насіння з запасом поживних речовин і захищене шкірочкою.

У голонасінних насінний зачаток, а потім і насіння розташовуються на поверхні особливих листків, які називаються мегаспорофілами, або насінними лусочками. Ці лусочки зібрані у шишки (стробіли).

Голонасінні представляють собою проміжну ланку між папоротеподібними і покритонасінними рослинами. Предків голонасінних слід шукати серед різноспорових папоротеподібних. Дрібнолиста (мікрофільна) гілка еволюції сучасних голонасінних виникла, можливо, від кордаїтів. Останні походять від спільних з насінними папоротями давніх різноспорових папоротеподібних. Кордаїти найбільш вірогідно дали початок гінкговим і хвойним. З ними гінкгові зближує характер розміщення насінних зачатків і внутрішня будова стебла, а з хвойними — будова стробілів, анатомічна будова хвої.

Голонасінні досягли найбільшого розвитку у кінці палеозойської і в мезозойській ерах. З крейдяного періоду почалося вимирання більшості видів відділу і швидкий розвиток покритонасінних.

У теперішній час голонасінні – це переважно дерева (до 100 м висоти), рідше чагарники, деревовидні ліани і навіть епіфіти. Майже усі великі хвойні – стрункі дерева з конічною кроною. Ріст стовбура догори випереджує розвиток великих бічних гілок і рослина з висотою звужується. У міру старіння дерева на відкритому місці його нижні гілки можуть зберігатися, доходючи майже до землі, а в густому лісі вони, як правило, відмирають через брак світла. У результаті цього довга нижня частина стебла оголюється – залишається майже без гілля, що дуже цінується при заготівлі деревини.

Найвище хвойне дерево – секвойя вічнозелена, або гігантська (*Sequoia sempervirens*). Росте у Західній частині Північної Америки, досягає висоти понад 100 м (120), 6-7 м у діаметрі живе понад 2000 років. Близький до неї вид – секвойдендрон гігантський (*Sequoiadendron giganteum*), мамонтове дерево, веллінгтонія – найбільше у світі дерево, 80 – 100 м заввишки з червоно-бурим стовбуром до 10 м у діаметрі, вкритим корою в 60-70 см завтовшки. Мамонтове дерево живе до 4 тис. років – це одне з найдовговічніших у світі дерев. Ці види культивують у Криму.

Всі голонасінні — різноспорові, одно- або дводомні рослини. Це переважно вічнозелені рослини.

Мікроспори розвиваються в мікроспорангіях, які утворюються на мікроспорофілах чоловічої шишечки. Мегаспори розвиваються в насінних зачатках.

Голонасінним також властива зміна поколінь і ядерних фаз, але порівняно з папоротеподібними статеве покоління дуже спрощене. Чоловічий гаметофіт розвивається в середині мікроспори і склада-

ється із кількох клітин. Він зовсім позбавлений антеридіїв, у більшості голонасінних чоловічі гамети не мають джгутиків і перетворені у спермії. Жіночий гаметофіт розвивається у нуцелусі насінного зачатка (мегаспорангії), ніколи не контактує з навколишнім середовищем, тому голонасінні належать до ендоспорофітних (внутрішньозаросткових) рослин.

У більшості голонасінних листки голкоподібні (хвоя) або лусковидні, у небагатьох голонасінних великі, густо розсічені листки, схожі на листки папороті чи листя пальми. Голчасті або лусковидні листки розміром від 1 мм (наприклад, у туї) до 30 см (у деяких сосен). Хвоя у більшості рослин багаторічна, опадає неодноразово.

Розмножуються насінням, що містить зародок майбутнього спорофіта і запас поживних речовин. Насіння утворюється з насінного зачатка, видозміненого в процесі еволюції мегаспорангія, що розташовується відкрито на стеблі або на лусках жіночої шишечки (стробіла), тому вони називаються голонасінними.

Гаметофіти живуть 1-3 роки. Запліднення здійснюється в середині нуцелуса і не залежить від наявності води.

Спорофіти голонасінних досить розвинені – це дерева, кущі з головним коренем, моноподіальним галузженням, наявністю камбію, більш досконалою провідною системою, довговічні.

Незалежне від води запліднення у голонасінних, захищеність зародка майбутнього спорофіта, наявність насінини — великий крок вперед на шляху еволюції рослинного світу.

Практичне значення. Голонасінні формують ліси на величезних територіях, в яких мешкають промислові звірі, птахи, комахи. Вони дають основну масу будівельної деревини, являються вихідним матеріалом для лісозаготівельної промисловості. З деревини і хвої отримують віскозу, шовк, целюлозу, смоли, камфору, спирт, оцтову кислоту, дубильні речовини вітаміни. Насіння багатьох видів містить олію. Хвойні ліси мають цілюще значення. На відміну від деревини квіткових рослин, деревина хвойних позбавлена твердих волокон і великих пор (судин) і часто просочена смолою, з якої одержують каніфоль, дьоготь, скипидар і лаки.

Значення у природних екосистемах голонасінних рослин величезне. Як первинна ланка харчових ланцюгів (продуценти), вони забезпечують існування наступних ланок. Продукуючи кисень під час фотосинтезу, відновлюють газовий склад повітря, збагачуючи його

леткими ароматичними речовинами, які мають цілюще значення. Хвойні і мішані ліси мають виключне водоохоронне значення, затримуючи поверхневий стік під час опадів. Сучасні наслідки знищення лісів – це руйнівні повені і селі під час танення снігу і великих дощів у гірських районах, пересихання багатьох малих водотоків, забруднення води біогенними і токсичними речовинами.

Відділ Голонасінні підрозділяють на 6 класів: насінні папороті, саговникові, бенетитові, гнетові, гінкгові, хвойні. Насінні папороті і бенетитові – вимерлі групи.

Клас Саговникові (Cycadopsida) – переважно мешканці тропічних і субтропічних областей Азії, Африки, Австралії і Америки. Саговники – це реліктова група рослинного світу, що досягли свого розквіту в палеозої, у наш час зустрічаються близько 120-130 видів і 9 родів, що належать до однієї родини — саговникові, або цикадові. Зовні саговники нагадують пальми або деревовидні папороті. Це дерев'янисті рослини, деякі до 20 м заввишки, що несуть на вершині великі (довжиною 2 м і більше) перисті листки.

Саговники – це дводомні рослини. Вони досягли свого розквіту в палеозої, в наш час у тропіках їх близько 90 видів.

Клас гінкгові (Ginkgopsida). З дуже поширених у юрському періоді гінкгових дотепер зберігся лише один вид – гінкго дволопатеве (*Ginkgo biloba*). Це дводомне дерево висотою до 30-40 м. Листки шкірясті на довгому черешку, віялоподібні, з дихотомічним жилкуванням, опадають на зиму. Насіння гінкго м'ясисте, їстівне. Часто культивується у субтропіках, на Україні росте на Південному березі Криму і зрідка у інших місцях.

Клас хвойні, або Пінопси (Pinopsida) найбільший, об'єднує близько 600 сучасних видів, що належать до 55 родів і 8 родин. Хвойні з'явилися в пермський період (350-370 млн. років тому). Більшість росте в Північній півкулі. Клас хвойних поділяється на два підкласи: кордаїтиди (вимерли) і хвойні.

Хвойні – це одно-, рідше дводомні дерева і кущі, переважно моноподіально розгалужені. Переважно вічнозелені, але є і листопадні (модрина) і навіть гілкопадні (таксодіум, метасеквойя) рослини. Хвойні – вітрозапильні рослини. Макроспорофіли, на яких відкрито розміщені насінні зачатки разом з покривними лусками, як правило, зібрані в жіночі шишки; мікроспорофіли зібрані в стробіли.

На території України, де у палеогеновий період хвойні були представлені 22 родами, збереглися представники лише 6 родів, а саме: тис, ялиця (смерека), ялина, сосна, модрина, ялівець (деякі автори виділяють ще два окремі роди), сабінус і кедрина. Найпоширенішим видом в Україні є сосна звичайна (*Pinus silvestris*), що росте по всій території, крім Пд. Степу, сосна Фоміна (*P. fominii*), яка росте у тих же місцях, крім Криму і Українських Карпат, сосна Палласа, або кримська (*P. pallasiana*) — в Криму та сосна муго (*P. mugo*) — у високогір'ї Карпат. Деякі хвойні, що ростуть в Україні, є реліктами, зокрема тис ягідний (*Taxus baccata*), модрина польська (*Larix polonica*), сосна Станкевича (*P. stankeviczi*).

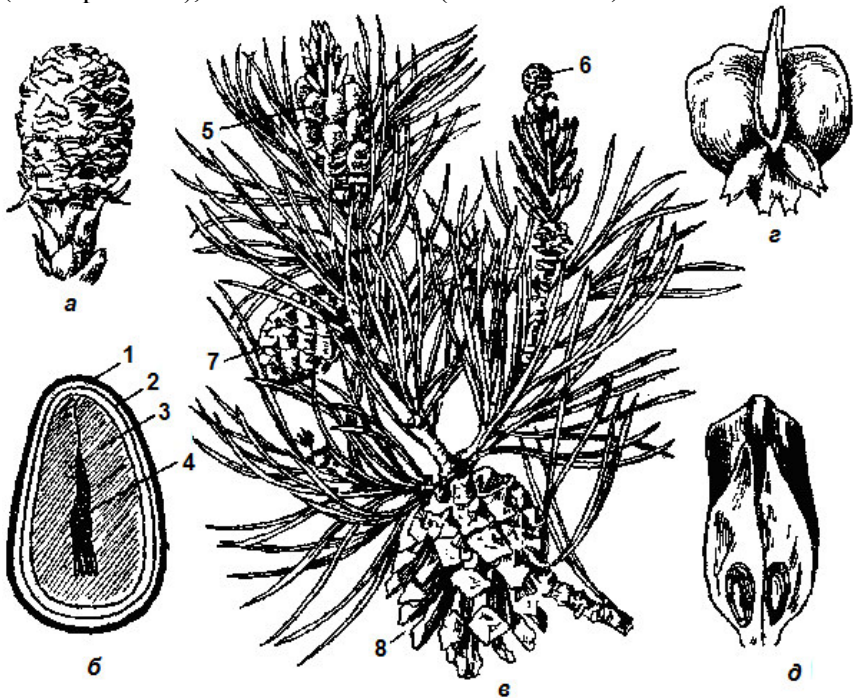


Рис. 10.9. Сосна звичайна (*Pinus silvestris*):

б — подовжній розріз насінини: 1 — шкірка; 2 — плівочка (залишки нуцелуса); 3 — первинний ендосперм; 4 — зародок; *в* — пагіт з шишками; 5 — чоловічі шишки; 6 — жіноча шишка першого року життя (*а* — те ж, при збільшенні); 7 — жіноча шишка другого року життя після запилення і запліднення; 8 — зріла жіноча шишка з висипаним насінням; *с* — насінна луска з насінними зачатками; *д* — насінна луска з насінням

Клас гнетові (Gnetopsida), або оболонконасінні (Chlamidospermatopsida). Гнетові відомі з палеогенового періоду, тепер зустрічається близько 100 видів. Гнетові мають певні особливості будови: є зачаткова «оцвітина» і трахеї, немає смоляних ходів. Стебла у них членисті. Це дерева, деревовидні ліани і кущі.

Навколо мікроспорофілів і макроспорофілів формуються покриви, які розростаються і огортають насінину своерідною оболонкою, схожою з оплоднем. Звідси їх назва *оболонконасінні*. Чоловічий і жіночий гаметофіти дуже редуковані. Зародок з двома сім'ядолями.

Лікарська рослина ефедра двоколоса (*Ephedra distachya*) – розгалужений кущик із зеленими членистими стеблами і дрібними редукованими супротивними листками, які рано опадають. Функцію фотосинтезу виконують стебла.

Представники роду гнетум (*Gnetum*) поширені в тропічних областях Східної Азії, Африки і Південної Америки. Переважно це ліани, хоча зустрічаються невеликі дерева або кущі. Це дводомні рослини. В тропічній Азії деякі види гнетів культивують заради їстівних насіння та молодих листків і стробілів.

Порядок вельвічієві (*Welwitschiales*) включає лише один рід вельвічія (*Welwitschia*) з єдиним видом – вельвічією дивною (*W. mirabilis*), що росте тільки у пустелях Південно-Західної Африки.

Контрольні запитання та завдання

1. Опишіть еволюційний зв'язок голонасінних рослин з іншими архегоніальними.
2. Які особливості будови вегетативних органів голонасінних?
3. Які особливості та значення насінини? Опишіть відмінність насінини від спори.
4. Як класифікують голонасінні?
5. Дайте морфологічну характеристику насінних папоротей, саговників, бенетитових, гінкгових, хвойних, оболонко насінних
6. Яке значення мають голонасінні в природі та житті людини?

10.9. ВІДДІЛ ПОКРИТОНАСІННІ, АБО КВІТКОВІ РОСЛИНИ (MAGNOLIOPHYTA)

Покритонасінні – найбільша група рослин (понад 390 родин, близько 13 тис. родів і 240 тис. видів), що мають особливий орган – маточку, утворену одним або декількома мегаспорофілами (плодолистиками), які зрослися між собою. Насінні зачатки у покритонасінних містяться у зав'язі маточки, на відміну від голонасінних, у яких насіння лежить відкрито на насінних лусках жіночої шишечки. Характерними ознаками покритонасінних є також подвійне запліднення, удосконалена провідна система (справжні судини, поряд із трахеїдами) та складніший за будовою асиміляційний орган (листки різноманітні за формою, жилкуванням, жилки з анастомозами).

У квіткових відбулася подальша редукція статевого покоління (гаметофіта), що свідчить про їх вищу біологічну організацію у порівнянні з голонасінними. Жіночий гаметофіт у них представлений зародковим мішком, який складається з восьми клітин, тоді коли у голонасінних він складається з багатоклітинної тканини (первинний ендосперм). Чоловічий гаметофіт 3-клітинний, дві клітини – гамети (у голонасінних чоловічий гаметофіт 4-клітинний і більше).

У результаті подвійного запліднення в насінні утворюється диплоїдний зародок і триплоїдний ендосперм. Насіння знаходиться всередині плоду.

Покритонасінні – наймолодший відділ рослинного світу, представники якого поширені в усіх кліматичних зонах та виробили пристосування до перенесення різноманітних екологічних умов. Число видів трав'янистих квіткових рослин значно перевищує число видів дерев і чагарників. Трави являють собою прогресивнішу життєву форму: в онтогенезі у них швидше утворюється насіння, площа живлення кожної рослини порівняно невелика тощо.

Запилення покритонасінних здійснюється за допомогою комах, вітру, птахів, води, часто має місце самозапилення.

Квіткові рослини стали панівною групою у флорі Землі в середині крейдяного періоду. Предками їх могли бути викопні представники насінних папоротей.

Покритонасінні мають надзвичайно велике значення у біосфері Землі та житті людини, до них належать більшість харчових, кормових та технічних рослин тощо.

10.9.1. Особливості статевого розмноження покритонасінних

Квітка – орган статевого розмноження покритонасінних рослин, являє собою укорочений та обмежений у рості видозмінений пагін. Квіти розвиваються з квіткових бруньок. Можуть бути верхівковими і пазушними, поодинокими або зібраними у суцвіття.

Здебільшого квітка складається з *квітконіжки* (частини стебла, що несе квітку), *квітколожа* (вкороченої розширеної стеблової частини, на якій розташовані усі елементи квітки), *оцвітини*, що складається із *чашечки* і *віночка*, *тичинок*, сукупність яких називається *андроцеєм*, і однієї або багатьох *маточок*. Сукупність плодолистиків, що утворюють маточки називають *гінецеєм*.

За формою і кольором оцвітини квіти надзвичайно різноманітні. У деяких рослин, які запилюються вітром (анемофіли), оцвітини немає (очерет звичайний, комиш озерний тощо). Залежно від наявності в квітці тичинок і маточок розрізняють квіти двостатеві, або гермафродитні, – з тичинками і маточками (у більшості рослин) і одностатеві – лише з тичинками або лише з маточками. Тичинкові (чоловічі) й маточкові (жіночі) квіти можуть розвиватися на одній рослині (*однородні рослини*) або на різних (*двородні рослини*). До двородних рослин належить занурена рослина елодея канадська (*Elodea canadensis*). В Україні поширена елодея з маточковими квітами, а рослини з тичинковими квітами зустрічаються лише на території Ірландії і Шотландії. Елодея широко розповсюджена в Україні і через інтенсивне вегетативне розмноження називається «водяною чумою».

Іноді у квітці зовсім немає тичинок і маточок. Такі квіти лише приваблюють комах-запилювачів до інших – статевих квіток.

Елементи квітки у більшості рослин розташовані колами, у деяких – спіралью. Трапляються й такі, у яких оцвітина розташована колами, а тичинки й маточки – спіралью.

Оцвітина, у якій є чашечка і віночок, називається подвійною. Якщо чашечка і віночок одного кольору, то це проста оцвітина, яка буває віночкоподібною (півники водяні, калюжниця болотна) або чашечкоподібною (щавель прибережний). Квітки, які не мають оцвітини і складаються тільки з тичинок і маточок, називаються голими (осоки, рдесники).

Квітка, через оцвітину якої можна провести кілька осей симетрії (у латаття, незабудки і ін.), є правильною (актиноморфною), а через

яку можна провести лише одну вісь симетрії, — неправильною, або зигоморфною (пухирники). Бувають й асиметричні квітки, через які не можна провести жодної площини симетрії (образки болотні).

Ближче до середини квітки розміщені тичинки. Їх може бути від однієї до більш як 100 (розові). Частіше кількість їх невелика (айстрові — 5, лілійні — 6, бобові — 10) і є постійною для одного й того ж роду. В одній і тій самій квітці можуть бути різні за довжиною тичинки. Велика різноманітність тичинок дала підставу К. Ліннею побудувати за цією ознакою свою систему рослин.

Тичинка складається із тичинкової нитки і пиляка. Пиляк має дві половинки, відділені одна від одної в'язальцем — продовженням пилкової нитки. Кожна половинка пиляка (тека) має по два пилкових гнізда, в яких утворюються мікроспори, а потім пилкові зерна.

У центрі квітки на квітколожі розміщена маточка (іноді маточки), яка має зав'язь, стовпчик і приймочку. Зав'язь формується із плодолистків і може мати одне або кілька гнізд. У гніздах зав'язі формуються насінні зачатки (рис. 10.10).

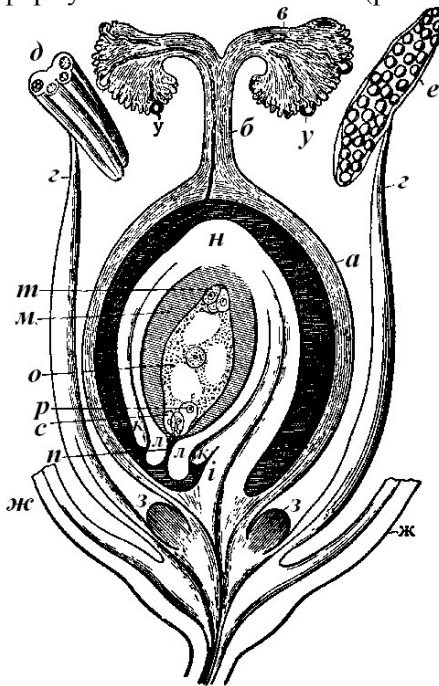


Рис. 10.10. Схема будови зав'язі: а — зав'язь; б — стовпчик; в — приймочка; г — дві тичинки; пиляк однієї (д) розрізаний упоперек, пиляк інший (е) — уздовж; ж — частина оцвітини; з — нектарники. У зав'язі один обернений насінний зачаток: і — сім'яніжка; к — зовнішній інтегумент (покрив); л — внутрішній інтегумент; м — нуцелус; н — халаза; о — зародковий мішок; п — сім'явхід (мікропіле). У зародковому мішку: р — яйцеклітина; с — дві синергіди; т — антиподи (три клітини), в центрі вторинне ядро зародкового мішка; у — пилкові зерна, пророслі на приймочці, і пилкові трубки; одна з них проросла через тканину стовпчика зав'язі і підійшла через мікропіле до зародкового мішка

Насінний зачаток — це утвір гнізда зав'язі, з якого формується

насінина після запліднення або партеногенетично (зрідка насіння може утворюватись і без запліднення, шляхом апоміксису). В гнізді зав'язі є один або кілька насінних зачатків. До стінки зав'язі насінний зачаток прикріплюється насінною ніжкою, яка далі переходить в один або два покриви зачатка, або інтегументи. Краї інтегументів не змикаються і утворюють мікропіле (пилковхід). Під інтегументами розміщений нуцелус (ядро, мегаспорангій) із зародковим мішком. Саме в ньому відбуваються спорогенез і гаметогенез, запліднення й розвиток насінина. Місце злиття нуцелуса та інтегументів називається халазою. По халазі поживні речовини надходять до зародкового мішка.

При дозріванні зародкового мішка в ньому з'являється одна або кілька археоспоральних клітин. Одна з них (або єдина за одноклітинної археоспорії) стає безпосередньо материнською клітиною макроспор. У більшості покритонасінних формується 4 макроспори, з яких лише одна (частіше та, що розміщена ближче до халази) дає початок жіночому гаметофіту.

Після поділу її ядра утворюється два ядра, які розходяться до полюсів видовженої клітини. При цьому материнська клітина істотно подовжується з утворенням великої центральної вакуолі. Згодом кожне новоутворене ядро поділяється двічі, в результаті чого утворюється по чотири ядра біля кожного полюса, тобто настає восьми-ядерна стадія розвитку зародкового мішка. Від кожної чотири-ядерної групи по одному ядру (полярна клітина) відходить до центра мішка, де вони зливаються й утворюють вторинне, або *центральне*, ядро зародкового мішка.

Ядра, що залишилися біля полюсів, виокремлюються з прилеглими шарами цитоплазми в індивідуальні клітини. Зокрема, на халазальному кінці розміщуються три антиподи, а на протилежному мікропілярному — дві синергіди й одна яйцеклітина. Отже, дозрілий зародковий мішок має сім клітин: центральне ядро, яйцеклітина, синергіди й антиподи.

У статевих квітах відбуваються мегаспорогенез і мікроспорогенез, а також запилення і запліднення. Будова квітки є найважливішою ознакою в систематиці квіткових рослин.

Опис морфологічних ознак квітки складають за її формулою і діаграмою. Діаграма квітки — це схематична проєкція її елементів на горизонтальну площину.

Суцвіття, їхнє різноманіття та біологічне значення. Сукупність квіток, об'єднаних спільною віссю, називається суцвіттям. Основне значення суцвіть — збільшення можливості перехресного запилення рослин. Суцвіття бувають прості й складні. У простих суцвіть квітки містяться безпосередньо на осі першого або на верхівках осей другого порядку. Це колос, сережка, початок, китиця, щиток, зонтик, головка, кошик, завійка (монохазій) (рис.10.11).

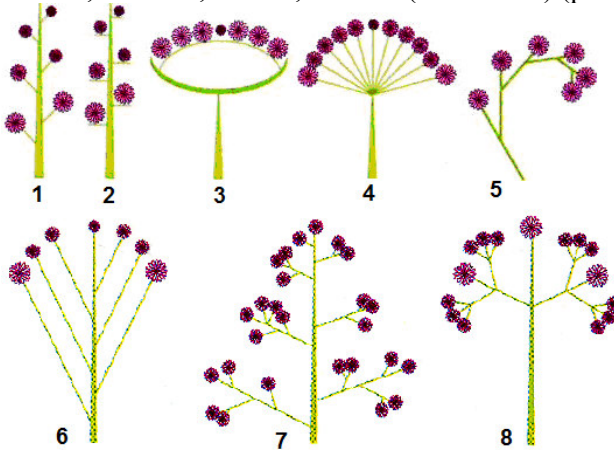


Рис. 10.11.
Типи суцвіть
 1 – китиця,
 2 – колос,
 3 – головка,
 4 – зонтик,
 5 – монохазій,
 6 – щиток,
 7 – плейохазій,
 8 – дихазій

У складних суцвіттях на осях другого порядку розміщені не квіти, а осі третього порядку завершуються квітками. До прикладу, у складному колосі на головній осі сидять не окремі квіти, а прості колоски (пшениця, жито). Те саме стосується і складних зонтика, китиці, щитка. Нерідко трапляються суцвіття змішаного типу, коли галузнення першого й другого порядків не є однотипними. Зокрема, у пижма та деревію на розгалуженнях типу щитка розміщені кошики, волоть злаків завершується колосками, у плюща зонтики на китиці тощо.

Запилення насінних рослин. *Запилення* – це процес перенесення пилку з пиляків тичинок на приймочку маточки (у покритонасінних) або пилковхід насінного зачатка (у голонасінних).

Є два основних типи запилення: перехресне (ксеногамія) і самозапилення (автогамія).

Існують різні пристосування рослин до перехресного запилення і запобігання самозапиленню. Найкраще пристосування – це утворення одностатевих квітів (береза, дуб, кукурудза, верба, тополя).

У рослин з двостатевими квітами є такі пристосування:

- *автостерильність (самобезплідність)*: нездатність пилку проростати на приймочці маточки тої самої квітки (зустрічається у більшості сортів яблуні, груші, вишні, деяких орхідних);
- *дихогамія*: неоднчасне дозрівання в двостатевих квітах тичинок і маточок; є дві форми дихогамії – протерандрія (пиляки дозрівають раніше за маточки – бобові, гвоздичні, геранієві, складноцвіті, зонтичні), протерогінія (маточки дозрівають раніше за тичинки – хрестоцвіті, розоцвіті, злакові)
- *гетеростилія (різностовпчастість)*: у одних особин у квітах утворюються довгі стовпчики, що переважають розмір тичинок, у інших стовпчики короткі, а тичинки довгі (первоцвіт, медунка). За способом перенесення пилку з однієї на приймочку маточки іншої рослини поділяють на *анемофіли* (вітрозапильні), *гідрофіли* (переноситься водою) та *ентомофіли* (переноситься комахами).

Яскраве забарвлення квітів, приємний аромат, істинний пилок і солодкий нектар – це пристосування квіткових рослин до приваблення тварин. У деяких випадках комахи узагалі не можуть обходитися без квітів. Еволюція квіткових рослин і комах йшла паралельно, у результаті чого виникли різноманітні пристосування одне до одного. У *ентомофільних* рослин адаптація квітки, як правило, була спрямована на максимальне збільшення шансів для переносу пилку комахами, тому цей процес більш надійний, ніж запилення вітром. Рослинам, які запилюються комахами, не потрібно такої кількості пилку, як при запиленні вітром (*анемофільні*).

Пристосувань до вітрозапилення є декілька.

- *Раннє цвітіння*, до або під час розпускання листя (листопадні вітрозапильні дерева та кущі).
- *Будова квітки*: маленькі, невиразні без оцвітини (рдесники, осоки) або зі слабо вираженою оцвітиною, адже велика оцвітина заважає запиленню.
- *Пиляки* на довгих тичинкових нитках, які розгойдуються вітром.
- *Приймочки опушені*, легко вловлюють пилок.
- *Розташування на кроні*: жіночі квіти в дводомних рослин розташовуються на кінцях пагонів по периферії і зверху крони.
- *Будова і кількість пилку*: рослини утворюють величезну кількість пилку. Пилок дрібний і легкий, летить на величезні відстані (наприклад, у Новій Зеландії виявлено пилок вільхи і берези).

Штучне запилення та його значення. Цей вид запилення ши-

роко застосовують у плодовому й декоративному садівництві, овочівництві, лісовому господарстві та селекційній роботі. При цьому пилок штучно переносять із тичинок на приймочку маточки запилюваної рослини. Завдяки штучному перехресному запиленню врожай культур значно підвищується. Завдяки штучному запиленню виведено багато сортів цінних культур.

Запліднення у рослин. Пилкове зерно, потрапивши на приймочку маточки, проростає (якщо немає гальмівних чинників) і за допомогою пилкової трубки досягає зав'язі й насінного зачатка. При цьому оболонка зародкового мішка розчиняється після контакту з кінчиком пилкової трубки, яка теж розривається, і з неї виходять ява спермії. Один спермій зливається з яйцеклітиною — і утворюється диплоїдна зигота, з якої потім розвивається зародок насінини. Другий, зливаючись із вторинним ядром, утворює триплоїдну клітину, з якої розвивається ендосперм насінини (його, на відміну від ендосперму голонасінних, називають вторинним). Відбувається так зване подвійне запліднення. Саме таке запліднення є характерною особливістю покритонасінних рослин.

Біологічне значення подвійного запліднення полягає в комбінативній мінливості, що виникає при злитті гамет із різних особин рослини. Утворення триплоїдної клітини, з якої розвивається ендосперм, супроводжується збільшенням вмісту ДНК в ядрі цієї клітини, що, в свою чергу, зумовлює інтенсифікацію процесів біосинтезу, зокрема синтезу білків, тобто збільшення запасів поживних речовин для зародка. Це пришвидшує накопичення поживних речовин в насінні, а отже, дозрівання її після запліднення.

Особливості процесу запліднення у квіткових рослин полягають у наявності подвійного запліднення, яке властиве тільки покритонасінним. При цьому утворюється вторинний (триплоїдний) ендосперм. У голонасінних запліднюється лише одна яйцеклітина й ендосперм має гаплоїдний набір хромосом.

Утворення насіння і плодів. Після подвійного запліднення зигота переходить у стан спокою, тривалість якого залежить від виду рослини та умов середовища. Наприклад, в айстрових і злаків цей період триває кілька годин. Потім відбувається інтенсивний поділ центрального ядра без цитокінезу з утворенням клітин ендосперму. Вони розміщуються по стінці зародкового мішка, котрий розростається і заповнюється спільною цитоплазмою, яка має вигляд мо-

лочної рідини, багатой на білки, жири та вуглеводи. Це особливо характерно для односім'ядольних рослин. У хлібних злаків цю фазу розвитку насіння називають молочною стиглістю. Ядра продовжують ділитися і заповнюють увесь зародковий мішок. Утворюються оболонки клітин. Синергіди й антиподи відмирають.

Перший поділ зиготи супроводжується утворенням поперечної перегородки термінальної (зародкової) клітини, що розміщена ближче до центра зародкового мішка, і базальної (підвіскової). Подальший поділ базальної клітини зумовлює утворення підвіска, який забезпечує живлення утворів із термінальної клітини. Поділ термінальної клітини зумовлює формування зародка. Спочатку формуються сім'ядолі зародка, які забезпечують його живлення за рахунок поживних речовин ендосперму.

У двосім'ядольних рослин сім'ядолі забезпечують розвиток зародка утворенням зародкових корінця і бруньки. Залишок ендосперму акумулюється в сім'ядолях.

В односім'ядольних одна сім'ядоля рано редукується, а друга нездатна перевести запас поживних речовин ендосперму в зародок, тому він залишається в односім'ядольній насінині і має менші розміри. Сім'ядоля виконує роль щитка, який відокремлює зародок насінини від ендосперму. Поступово насінний зачаток перетворюється в насінину. Шкірка насінини утворюється з інтегументів, частково — з нуцелуса. Із стінки зав'язі утворюється оплодень, а з усієї зав'язі — плід. У деяких рослин в утворенні плода беруть участь й інші частини квітки, наприклад квітколоже в яблуні.

Хімічний склад насіння. Насіння багате на вуглеводи, білки, жири, мінеральні солі, органічні кислоти, вітаміни та ін. Залежно від того, які поживні речовини найбільше накопичуються в плодах чи насінні, культурні рослини поділяються на зернові, що містять багато крохмалю (пшениця, жито, ячмінь, овес тощо); бобові з підвищеним вмістом білка (арахіс, соя, люпин, горох, квасоля тощо); олійні, що дають цінну продовольчу й технічну олію (соняшник, рицина, мак олійний, ріпак, рижій, гірчиця сиза й біла, льон, коноплі тощо).

Особливості будови плодів. Плоди утворилися в процесі еволюційного розвитку покритонасінних рослин, а деякі плоди забезпечують проростаюче насіння вологою і живленням. Це сприяло значному поширенню покритонасінних на земній кулі.

Плід як характерний орган квіткової рослини має оплодень, в

якому може бути одна або багато насінин. Він захищає насіння від механічних пошкоджень, висихання, дії підвищених або низьких температур. Після дозрівання плода у значній частині рослин оплодень розкривається і насіння розкидається. За цією ознакою розрізняють плоди розкривні й нерозкривні.

Оплодень складається з трьох шарів. У різних рослин співвідношення товщини й щільності цих шарів неоднакове і часто є видовою ознакою. Зовнішній шар — екзокарпій утворюється з епідерми зав'язі. Його поверхня часто вкрита кутикулою, волосками різних типів. Внутрішній шар оплодня — ендокарпій у кісточкових порід (слива, персик, вишня та ін.) перетворюється на масивний товстостінний утвір (кісточку). Середній шар — мезокарпій часто розростається, стає м'ясистим і соковитим, і формуються соковиті плоди м'якуш яких містить багато розчинних цукрів (слива, виноград) або олії (маслина). Всі три шари інколи загалом називають перикарпієм. У сухих плодів шари оплодня здебільшого зростаються в одне ціле.

Характерною ознакою хлорофілоносних клітин екзокарпію соковитих плодів є поступове перетворення одних типів пластид на інші, що можна спостерігати, наприклад, у помідорів, горобини, конвалії та у плодів інших рослин, коли вони із зелених стають спочатку білуватими (хлоропласти перетворюються на лейкопласти) і при дозріванні набувають оранжевого або червоного кольору (утворюються хромопласти). В інших рослин колір плодів змінюється внаслідок синтезу інших пігментів (антоціани, флавоноли).

Різноманітність плодів: соковиті й сухі, прості та збірні, супліддя тощо. За вмістом води в оплодні розрізняють плоди сухі й соковиті, а за кількістю насінин у них — однонасінні й багатонасінні. Крім того, плоди розрізняють за їх походженням. Простим є плід, що розвивається із квітки з однією маточкою. Збірний (складний) плід формується із квітки з кількома маточками. Супліддя утворюється із суцвіття.

Багатонасінні сухі плоди (біб, стручок, стручечок, коробочка) при дозріванні розкриваються розкидаючи насіння. Біб (квасоля, горох) — одногніздий плід, розкривається від вершка до основи двома лушпинами по обох швах. Насіння в ньому прикріплюється до лушпин біля черевного шва. Стручок (капуста, хрін) і стручечок (грицики, гикавка) — двогніздий плід, розкривається від основи до вершка двома лушпинами, між якими є плівчата перегородка з на-

сінинами. Короткий стручок, довжина якого не більша за ширину або перевищує її не більш як у 1,5—3 рази, називається стручечком. Коробочка — плід, який має вигляд коробочки, що розкривається кришечкою (блекота), отворами (мак), зубцями (гвоздикові), стулками (дурман). Коробочка може бути одно- і багатогніздуою.

До нерозкривних сухих плодів належать горіх або горішок із твердим дерев'янистим оплоднем (ліщина), сім'янка — із шкірястим оплоднем (айстрові), зернівка — із шкірястим оплоднем, який щільно зрісся з насінною (злаки). Сім'янки й горішки з оплоднем у вигляді розширеного перетинчастого додатка називають крилатками (в'яз, ясен, граб, береза). Жолудь (дуб) має твердий дерев'янистий оплодень, що зрісся з насінною.

Соковиті плоди — ягода, кістянка, яблуко, гарбузина. Ягода — це соковитий оплодень, зовнішня частина якого в деяких рослин може бути шкірястою або навіть жорсткою. Насінин у ягодах буває від однієї до кількох (виноград, смородина, агрус). Кістянка — це однонасінний соковитий нерозкривний плід із твердим ендокарпієм (терен, вишня, абрикос). У деяких видів (мигдаль) мезокарпій сухий, шкірястий. Такі кістянки називаються сухими. Яблуко — плід, у якого мезокарпій утворюється із тканин розрослого квітколожа, а насіння оточене хрящуватим ендокарпієм (яблуко, горобина тощо). У гарбузини зовнішній шар оплодня твердий, а насіння міститься в соковитому м'якуші (диня, гарбуз, кавун). Лимон, апельсин, грейпфрут мають плід, який називається померанцем, або гесперидієм, і утворюється внаслідок зростання кількох плодолистків. Зовнішній шар оплодня потовщений. У ньому є залозисті утвори, що виробляють ефірні олії. Середній шар оплодня білий, волокнистий, внутрішній — роздільний, соковитий, м'ясистий.

До збірних плодів належить збірна сім'янка, характерна для полуниці. На соковитому розрослому випуклому квітколожі містяться численні дрібні сім'янки. Збірним плодом є також гіпантій, або збірний горішок, — усередині соковитого розрослого келихо-подібного квітколожа лежить багато сухих плодів-горішків (шипшина). Збірна кістянка у малини, ожини — на білому сухому розрослому випуклому конічному квітколожі містяться соковиті плоди кістянки. Супліддя — це сукупність плодів одного суцвіття, що зрослися оплоднями соковитими (шовковиця) чи сухими (буряк).

За способом розповсюдження плодів і насіння у квіткових рос-

лин розрізняють кілька еколого-біологічних груп, кожна з яких має специфічні пристосування. Наприклад, рослини, які розповсюджуються за допомогою тварин (*зоохори*) можуть мати соковиті м'ясисті плоди, але сама насіннина оточена міцною оболонкою, яка не перетравлюється у шлунково-кишковому тракті. Вони охоче поїдаються тваринами і у такий спосіб переносяться ними на нові місця зростання. Рослини-зоохори також можуть мати сухі плоди з гачками і зачіпками, які зачіпляються за шерсть тварин і одяг людей (череда, лопух).

Рослини, які розповсюджуються вітром (*анемохори*), мають легке насіння з виростами, опушенням, «парашутиками» і іншими пристосуваннями, які збільшують парусність плодів і насіння (кульбаба, ясен, береза, клен).

Види, що пристосувалися до розповсюдження водними течіями (*гідрохори*), теж мають спеціальні пристосування для утримання на воді плодів і насіння і збільшення їх плавучості (латаття біле, деякі види осок, кокосова пальма).

Плоди і насіння можуть переноситися птахами, коли разом із землею прилипають до їхніх лап; під час перельоту прилипла маса підсихає і разом з насінням обсіпається й розсіюється в просторі. Деякі рослини розселяються за допомогою мурашок, які поїдають їстівні придатки насіння (чистотіл, петрів хрест).

У поширенні плодів і насіння велику роль відіграє людина. Завдяки її господарській діяльності посіви й насадження багатьох культурних рослин займають нові райони, де раніше їх не вирощували. Наприклад, межі вирощування кукурудзи, томатів, цукрового буряку та інших культур значно просунулися на північ. Разом із насінням культурних рослин поширюються бур'яни, також завойовуючи нові життєві простори.

Дуже часто людина несвідомо спричинює міграцію багатьох видів у нові райони. Поширенню різних рослин сприяє також використання сіна й соломи як пакувального матеріалу, в яких можуть бути насіння і плоди. Вони розсіюються дорогою під час перевезення, проростають і часто знаходять для себе другу батьківщину.

Вірменський вчений А.Л.Тахтаджян створив найсучаснішу **систему квіткових рослин**. За цією системою покритонасінні поділяються на два класи: дводольні (магноліопсиди) й однодольні (ліліопсиди).

10.9.2. Клас Дводольні рослини (Magnoliopsida)

Для дводольних характерна наявність у зародку двох зародкових листків — сім'ядолей, між якими міститься верхівкова брунька. В дводольних, на відміну від однодольних, провідні пучки розміщені колом; між лубом (флоемою) й деревиною (ксилемою) є твірна тканина — камбій (т. з. відкриті пучки), завдяки якому стебло здатне розростатися в товщину; листкова пластинка часто почленована, з виїмчастими або зубчастими краями, жилкування сітчасте; число частин квітки дорівнює або кратне 4 чи 5; первинний корінець у більшості видів дводольних розвивається в головний корінь. Для дводольних характерна значна різноманітність (навіть у межах роду) розмірів, морфологічної й анатомічної будови.

Дводольні представлені великою кількістю форм дерев'янистих і трав'янистих рослин і ростуть у різних екологічних умовах. Їх поділяють на декілька підкласів (за іншою системою – на два підкласи). Дводольні є найбільшою групою насінних рослин — налічують понад 200 000 видів (близько 300 родин); у флорі України поширені види 144 родин.

До дводольних належить багато корисних рослин: більшість видів харчових, кормових, олійних, дубильних, лікарських, декоративних, каучуконосних та ін.

Питання походження дводольних досі остаточно не розв'язане. Спірним є питання щодо їхніх предків і часу виникнення. Раніше вважали, що дводольні виникли з однодольних; тепер більше поширена думка, що однодольні розвинулися з дводольних. Деякі ботаніки вважають поділ покритонасінних рослин на однодольні й дводольні штучним.

Підклас Магноліїдні (Magnoliidae)

Надпорядок Магнолієподібні (Magnoliales)

До надпорядку належать рослини з квітами, що мають велике невизначене число частин (оцвітини, тичинок, маточок), розташованих, як правило, по спіралі. Всі частини квітки, зокрема маточки, залишаються вільними (апокарпний гінецей). Сюди належать як деревні, так і трав'янисті рослини. У деяких представників в деревині є тільки трахеїди, судин немає. Ці ознаки в будові квітки і вегетативних органів зближують магнолієподібних з голонасінними, і це змушує розглядати їх як одну з найбільш примітивних груп пок-

ритонасінних.

До магнолієподібних належить декілька порядків: магнолієцвіті, лавроцвіті, хвилівниковоцвіті і лататтецвіті.

Порядок лататтецвіті (*Nymphaeales*)

До порядку належать переважно водяні рослини, найвідомішими з яких є дві родини – лататтевих і куширових.

Родина лататтеві (*Nymphaeaceae*). Лататтеві налічують 8 родів і близько 100 видів, поширених в тропічних, субтропічних і помірних областях. Це виключно водні рослини з листям плаваючим, зануреним або рідше підносяться над поверхнею води. В Україні поширено два роди: латаття і глечики. Угруповання цих рослин мають водоохоронне і рибогосподарське значення.

Рід латаття, або водяна лілея (*Nymphaea*), об'єднує багаторічні безстеблі трави з товстим горизонтальним кореневищем (рис. 10.12). Листки на довгих черешках із суцільною цілокраєю глибоко-серцевидною пластинкою, що плаває на поверхні води. Квітки поодинокі, на довгих квітконіжках, плаваючі, з численними пелюстками і тичинками. В Україні зустрічаються 3 види. Найчастіше зустрічається латаття біле (*N. alba*), рідше – латаття сніжно-біле (*N. candida*). Це декоративні, лікарські і кормові рослини.



Рис. 10.12. Лататтеві:

1 – латаття біле (*Nymphaea alba*), 2 – глечики жовті (*Nuphar lutea*)

В умовах посилення антропогенного забруднення водойм життє-

вість і продуктивність популяцій видів латаття різко знижуються.

Рід глечики (*Nuphar*) включає багаторічні трави з товстим кореневищем. Листки шкірясті овально-серцевидні, квітки одиночні, на довгих квітконіжках. Плід ягодоподібний, формою нагадує глечик. Є близько 15 видів, поширених в помірному поясі Північної півкулі. В Україні один вид: глечики жовті (*N. lutea*) — ростуть всюди у стоячих та повільно текучих водах. Це лікарська рослина.

До роду *Nymphaea* належить також блакитний лотос (*N. coerulea*), що росте в дельті р. Нілу і має блакитні квіти, та священний білий лотос стародавніх єгиптян — єгипетський лотос (*N. lotus*). Ці види культивують у оранжереях і декоративних водоймах.

До родини лататтевих належить рід вікторія (*Victoria*), що включає гігантські рослини, які ростуть у Південній Америці в басейнах річок Амазонки і Оріноко. *V. regia* має плаваюче, із заломленими вгору краями листя понад 1 м у поперечнику, яке витримує вантаж до 50 кг. Іноді для ілюстрації плавучої сили вікторії публікують фотографії дитини, яка спокійно сидить на такому листку. Квіти вікторії великі – до 35 см в діаметрі.

Родина лотосові (*Nelumbonaceae*). Родину лотосових іноді об'єднують з родиною лататтевих.

Лотос горіхоносний (*Nelumbo pucifera*) багаторічна, трав'яниста, водна рослина, що має листки трьох типів: щитовидне повітряне листя до 50 см в діаметрі, яке підноситься над водою на прямих черешках довжиною 1-2 м, зверху вкрите восковим нальотом; плаваюче листя значно дрібніше повітряного, округле, плоске з гнучкими черешками; підводне листя лусковидне.

Квіти великі (до 23 см в діаметрі), рожеві, піднімаються на довгих квітконосах вище листків. У губчасто-м'ясисте квітколоже зачурені плоди – однонасінні горішки.

Вид лікарський і декоративний, має кормове і харчове значення. Кореневище і насіння лотосу їстівне. Лотос інтродукований в гирлових ділянках Дунаю і Дніпра.

Родина кабомбові (*Sabombaceae*). Рід кабомба (*Sabomba*) має тричленні квіти, подібні до однодольних. Кабомбу каролінську (*S. caroliniana*) часто розводять в акваріумах через красиве розсічене підводне і щитовидне плаваюче листя. Родом вона з Північної Америки.

Родина куширові (*Ceratophyllaceae*). Це невелика родина з 1 ро-

дом і 10 видами, поширеними на всій земній кулі. Це багаторічні трав'янисті рослини з кільчасто розміщеними листками, що дихотомічно розсічені на лінійні або нитчасті сегменти. Квіти дрібні, роздільностатеві.

Види роду кушир (*Ceratophyllum*) мають тонке і ламке стебло у верхній частині сильно розгалужене. Корені не розвинуті. Листки вилчато розділені на лінійні по краю шипувато-зубчасті частинки, розташовані на стеблі у кільцях. В Україні зустрічаються 4 види куширу, серед них кушир донський (*C. tanaiticum*) – реліктовий ендемік Південно-Східної Європи.

В Україні найчастіше зустрічається кушир занурений (*C. demersum*), з темно-зеленими жорсткими листками, довжиною 1,5-2 см (рис. 10.13). Розмножується переважно вегетативно. Цвіте дуже рідко, при досягненні температури води 25-27°C.

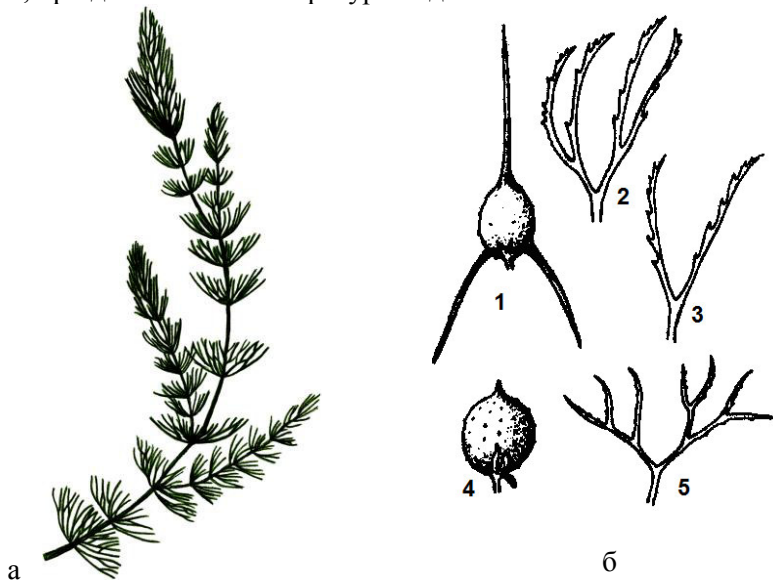


Рис. 10.13. Куширові: а – кушир занурений (*Ceratophyllum demersum*), б – плоди і листки куширу зануреного (1, 2, 3) і напівзануреного (4, 5)

Кушир занурений поширений в замкнутих і малопроточних водоймах. Цей вид має кормове і технічне використання. Кушир занурений – злісний бур'ян мілководь, який впливає на гідрохімічний режим водойм і може сповільнити течію у магістральних каналах. Кількість виду можна регулювати за допомогою риб-фітофагів.

Кушир напівзанурений (*C. submersum*) у водоймах зустрічається рідше і від попереднього виду відрізняється м'якими, світло-зеленими листками.

Куширі першими заселяють мілководні ділянки водойм і водотоків, мають здатність накопичувати токсичні речовини.

Підклас Ранункулідні (*Ranunculidae*)

Надпорядок Жовтецевоподібні (*Ranunculanae*)

Відносно примітивна група покритонасінних рослин, яка філогенетично зв'язана з магнолієцвітими, але має прогресивні ознаки.

Порядок жовтецевоцвіті (*Ranunculales*)

Це переважно трав'янисті рослини. До порядку відносять ряд родин, з яких ми розглянемо родини жовтецевих і барбарисових.

Родина жовтецеві (*Ranunculaceae*). Жовтецеві – це велика родина (близько 45 родів і понад 2000 видів) трав'янистих рослин, рідше кушів або ліан, представники якої поширені переважно в помірних і холодних країнах північної півкулі. Більшість трав багаторічні. Будова квітки дуже різна у різних представників. Оцвітина проста або подвійна. Зав'язь верхня, квіти зазвичай з сильно опуклим, рідше плоским квітколожем. Розташування частин квітки або спіральне, або спіраль-но-циклічне, рідше циклічне. Зустрічаються і геміциклічні квіти, коли одні частини, наприклад пелюстки і чашолистки, розташовані по колу, а тичинки і маточки — по спіралі. Тичинок багато, найчастіше невизначена кількість, розташовані вони по спіралі. Маточок кілька, рідше одна. Гінецей апокарпний – з вільних, не зрощених плодолистиків. Плід – проста або збірна лисянка, рідше сім'янка, рідко ягода або коробочка.

У більшості видів великі квіти мало спеціалізовані відносно запилення. У деяких форм нектарники лежать відкрито і доступні різним комахам. У зв'язку з цим розвивається велика кількість тичинок, що утворюють величезну кількість пилку, частина якого збирається комахами в їжу.

Як видно вже з цього короткого огляду, родина жовтецевих дуже різноманітна.

Центральним родом родини є жовтець (*Ranunculus*), який в нашій флорі представлений великим числом видів. Найпоширеніші в Україні жовтеці їдкий (*R. acris*) і повзучий (*R. repens*) – отруйні рос-

лини, що ростуть на полях, вологих луках, вздовж струмків і річок.

На берегах річок, вологих луках часто зустрічається жовтець отруйний (*R. sceleratus*) – однорічна або багаторічна рослина до 50 см висотою, з порожнистим всередині стеблом (рис. 10.14). Зустрічається по берегах річок, струмків, в канавах. Квітки жовті, дрібні, 5-10 мм у діаметрі, правильні, з подвійною оцвітиную. Чашолистиків 5, пелюсток 5-6. Тичинок і маточок багато. Дуже отруйна рослина.



До роду водяних жовтеців (*Batrachium*) відносяться декілька видів водних рослин, які мають білі квіти.

Рис. 10.14. Жовтецеві:
1 – водяний жовтець (*Batrachium Gilibertii*);
2 – жовтець отруйний (*Ranunculus sceleratus*); 3 – калюжниця болотна (*Caltha palustris*)

У водяного жовтеця водного (*B. aquatile*) листя двох типів – занурене і плаваюче. Занурене листя сидяче або майже сидяче, на вигляд округло-віялоподібне з нитковидними частинками, середня частина листка коротша від бічних. Плаваюче листя напівкругле, нирковидне або округло-щитовидне, розсічено-лопатево, складається з 5 (рідше 3, 7) частин, іноді вони відсутні.

Близькою до жовтеців є калюжниця (*Caltha*). В Україні зустрічаються 3 види калюжниці. Калюжниця болотна (*C. palustris*) цвіте ранньою весною. Українська і російська назви характеризують умови життя калюжниці – на вологих луках, заболочених місцях, багатих на поживні речовини. Це багаторічна трав'яниста рослина, яка має м'ясисте стебло, серцеподібні або ниркоподібні блискучі лист-

ки. Квіти калужниці великі, побудовані подібно до квітів жовтецю.

Серед жовтецевих багато лікарських рослин, зокрема горцивіт весняний (*Adonis vernalis*), аконіт (*Aconitum*) і ін. Багато жовтеців є декоративними рослинами (півонії, аконіти, анемони і ін.).

Підклас Каріюфіліди (*Caryophyllidae*)

Надпорядок Гвоздикоподібні (*Caryophyllanae*)

Порядок Гвоздикоцвіті (*Caryophyllales*)

Порядок характеризується зігнутими насінними зачатками. Насінні зачатки прикріплюються до центрального сім'яносця, через це цю групу рослин ще називають центронасінними.

Ми розглянемо дві родини: гвоздикових і лободових.

Родина Гвоздикові (*Caryophyllaceae*). Велика родина, що містить 70 родів і 1750 видів, поширених у всій помірній смузі північної півкулі. Трав'янисті рослини і кущі, з супротивним листорозміщенням. Листя цілісне. Квітки правильні, п'ятичленні. Плід – здебільшого коробочка, рідше горішок. Зав'язь завжди верхня.

Найпоширеніші гвоздикові – кукіль (*Agrostemma githago*), гвоздика (*Dianthus*), зірочник (*Stellaria media*).

На вологих луках і болотистих місцях часто зустрічається коронарія зозуляча (*Coronaria flos-cuculi*) — трав'янистий багаторічник заввишки 30-90 см (рис. 10.15). Уся рослина опушена короткими притиснутими волосками. Стебло прямостояче. Віночок блідо-рожевий або білий.



Рис. 10.15. Коронарія зозуляча (*Coronaria flos-cuculi*):

1 — квітучий пагін; 2 — пелюстки і тичинка; 3 — квітка без оцвітини; 4 — плід (коробочка); 5 — насінина

Родина лободові (*Chenopodiaceae*) об'єднує близько 100 родів і понад 1500 видів. Це переважно трав'янисті рослини (рідко кущі або дерева) з черговим, часто м'ясистим листям. Квіти дрібні дво- або одностатеві, частіше у клубочках, які зібрані у складні волоте-подібні або колосоподібні суцвіття. Плід горішкоподібний, рідше ягодоподібний або у вигляді супліддя.

До цієї родини відносяться багато культурних рослин. Найбільше значення має буряк (*Beta vulgaris*), із коренеплодів якого отримують цукор, коренеплоди і листя використовуються для кормових і харчових цілей. На засмічених місцях і городах широко розповсюджений бур'ян – лобода біла (*Chenopodium album*).

Серед лободових багато солончакових рослин, солянок (галофітів), поширених в напівпустелях і пустелях та по берегах морів.

Курай содовий (*Salsola soda*) накопичує так багато соди, що використовується для її добування (після спалювання).

Є і деревні форми, наприклад саксаул білий (*Haloxylon aphyllum*) і чорний (*H. persicum*), які поширені у пустелях і використовуються як кормові рослини.

Порядок гречкоцвіті (*Polygonales*)

Родина гречкові (*Polygonaceae*) включає 40 родів і близько 900 видів, поширених на всій земній кулі, але переважно у північній і помірній зонах.

Важливе господарське значення має гречка посівна (*Fagopyrum esculentum*), її вирощують в Україні. З зерна гречки виготовляють крупи та борошно. В Україні зустрічається також дикорослий вид — гречка татарська (*F. tataricum*).

По берегах прісних водойм, на болотах і вологих луках, біля доріг росте пряна, лікарська й фарбувальна рослина – гірчак перцевий, або водяний перець (*Polygonum hydropiper*). Ця рослина поширена майже по всій території України (рис. 10.16).

Гірчак земноводний (*P. amphibium*) – велика багаторічна рослина з повзучим, довгим, розгалуженим кореневищем. Це одна з небагатьох рослин, здатних рости у воді та на суші. Має дві екологічні форми – водну (f. *aquaticus*) та наземну (f. *terrestre*). «Сухопутна» форма з прямим стеблом, густо вкритим листям, 15-50 см заввишки, опушеним притиснутими щетинистими волосками. У водяної форми — стебла довгі, розгалужені, а листки — довгочерешкові, голі,



Рис. 10. 16. Гірчаки: 1 – перцевий (*Polygonum hydropiper*),
2 – земноводний (*P. amphibium*)

чергові, від довгасто-еліптичних до лінійно-ланцетних. Квітки рожеві, двостатеві, правильні (актиноморфні). Зібрані у безлисті густі циліндричні колосоподібні суцвіття, які піднімаються над водою.

Росте в Україні по всій території, крім Степу та Криму.

Серед гірчаків багато бур'янів, із них найпоширеніший гірчак березковидний (*P. convolvulus*) — однорічна рослина з витким, іноді лежачим стеблом, що спричинює вилягання хлібів.

Підклас Діленіїди (*Dilleniidae*)

До підкласу відносяться порядки чайноцвіті, фіалкоцвіті, страстноцвіті, каперсоцвіті, вербоцвіті, вересоцвіті, мальвоцвіті, первоцвіті, молочаєцвіті і ін.

Порядок каперсоцвіті (*Capparales*)

Родина капустяні, хрестоцвіті (*Brassicaceae*, або *Cruciferae*) об'єднує 350 родів і понад 3000 видів. Це одно-, дво- і багаторічні трави, деякі — невеликі напівкущі або кущі. Квітки у різних родів побудовані однаково. Оцвітина подвійна. Квітки здебільшого білі або жовті, рідше рожеві чи фіолетові, зібрані у китиці або щиткові суцвіття. Чашечка з 4 чашолистків; віночок з 4 пелюсток, розміщених навхрест (звідки і назва родини). Тичинок 6, з них 2 короткі і 4 довгі, нитки тичинок іноді розширені і мають крилоподібні зубці. Зав'язь верхня, двогнізда. Плід — стручок або стручечок, іноді — горішок. Насіння без ендосперму. В насінні хрестоцвітих містяться

жирні олії і глікозиди. Плоди різних хрестоцвітих сильно варіюють за формою і розміром і є найважливішою систематичною ознакою.

Хрестоцвіті поширені майже по всій земній кулі, переважна більшість росте в Північній півкулі, зокрема в Середземномор'ї. В Україні близько 200 видів (57 родів).

Серед хрестоцвітих є цінні овочеві культури — капуста, ріпак, ріпа, редиска, редька та ін.; пряні — гірчиця, хрін та ін., лікарські — ложечниця лікарська, жовтушник лакфіолевидний; декоративні — лакфіоль, левкой та ін.; медоноси — гірчиця біла, катран понтійський та ін. Є багато бур'янів — грицики звичайні, талабан польовий та ін.

До роду настурція (*Nasturtium*) належить вид, поширений в Україні — настурція лікарська (*N. officinale*), листки якої містять вітамін С, каротин, йод.



Рис. 10.17. Настурція лікарська (*Nasturtium officinale*)

Порядок вербоцвіті (*Salicales*) включає одну родину – вербові (*Salicaceae*), яка об'єднує 350 видів, що поширені майже на усій земній кулі. Дерева або кущі, іноді кущики, з черговим цілісними або лопатевими листками з прилистками. Це дводомні рослини, квітки зібрані у сережки, безпокриті, пристосовані до анемофілії.

Усі вербові швидкорослі рослини, легко розмножуються вегетативно. Часто використовуються для укріплення земляних дамб на рибницьких ставах. В Україні поширені такі види, як тополя біла (*Populus alba*), сіра (*P. canescens*), чорна, осокір (*P. nigra*), осика (*P. tremula*), верба біла (*Salix alba*), гостролиста (*S. acutiformis*) і ін.

До **порядку молочасцвіті (*Euphorbiales*)** відноситься **родина руслицеві (*Elatinaceae*)**, яка влючає рід руслиця (*Elatine*). Відомо 25 видів однорічних трав, поширених у помірній і тропічній зонах обох півкуль.

В Україні є 4 види. Це рослини з слабкими, густо улисненими

стеблами, які часто у вузлах вкорінюються. Листки цілісні, супротивні або кільчасті. Квітки дрібні, правильні, двостатеві, поодинокі чи зібрані пучками в пазухах листків. Плід — коробочка (рис. 10.18).

Ростуть в мілких стоячих і повільно текучих водах, на болотах, заплавах луках тощо. Часто утворюють зарості. Найпоширеніша в Україні руслиця мокрична (*Elatina alsinastrum*); на Закарпатті зрідка зустрічається руслиця сумнівна (*E. ambigua*), у степу і Прикарпатті — руслиця угорська (*E. hungarica*).

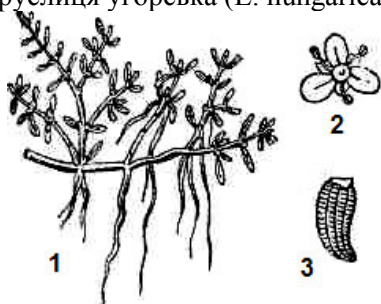


Рис. 10.18. Руслиця (*Elatina*):

1 — частина рослини;

2 — квітка;

3 — плід

Порядок первоцвіті (*Primulales*)

Родина первоцвіті (*Primulaceae*) включає 20 родів і 1 тис. видів, поширених на всій земній кулі. Це багаторічні трави, рідко кущики.

Рід водяних рослин плавущик, турча (*Hottonia*) включає рослини з гребінчасто-перисто-роздільними зануреними листками в кільцях. Висота рослини 15—40 см, коріння відсутнє. Квітки білі або блідо-рожеві з жовтим зівом, розміщені кільцями, зібраними у китицевидне суцвіття на верхівці квітконоса, що виступає з води. У глибоких водах в квітах, що не розкриваються, можливе самозапилення. Плід — коробочка.

В Україні зустрічається плавущик болотяний (*H. palustris*) у стоячих та повільно текучих водах, на болотах (рис. 10.19).



Рис. 10.19. Плавущик болотяний (*Hottonia palustris*)

До роду вербозілля (*Lysimachia*) відносяться широко розповсюджені в Україні трав'янисті багаторічники — в. звичайне (*L. vulgaris*)

і в. лучне (*L. nummularia*), які ростуть на вологих луках, болотах, вздовж берегів річок і струмків, у мішаних лісах (рис. 10.20).



Рис. 10.20. Вербозілля: 1 – звичайне (*Lysimachia vulgaris*), 2 – лучне (*L. nummularia*)

Ці два близькі види, зовсім не схожі один на одного зовні. Якщо вербозілля лучне має повзуче стебло, то вербозілля звичайне — досить висока (160-200 см) рослина, з прямим залозисто-волосистим, дещо розгалуженим вгорі стеблом. Рослини лікарські і медоносні.

Підклас Розиди (*Rosidae*)

Порядок макоцвітні (*Papaverales*)

Родина Росичкових (*Droseraceae*) включає трав'янисті рослини з прикореневою розеткою листя. Листя здатне перетравлювати тваринну їжу, оскільки має залозки, що виділяють сік, у складі якого містяться речовини, схожі на пепсин.

Існує близько 100 видів росичкових, поширених майже по всій земній кулі (більшість — в Австралії, Південній Африці, Новій Зеландії та на о. Мадагаскар). В Україні зустрічаються три види, які ростуть переважно на мохових болотах.

На сфагнових болотах росте росичка круглолиста (*Drosera rotundifolia*) з округлим листям до 1 см в поперечнику. На листку, з верхнього їх боку, розвинені чутливі волоски, що закінчуються на верхівці залозками. Залозки виділяють липку рідину, блискучу, як

роса (звідки рослина і одержала свою назву). Приваблена краплею рідини, комаха (дрібні мухи, комарі і ін.) сідає на листок, викликаючи подразнення волосків. Зазнавши подразнення, волоски загинаються всередину. Від війок подразнення передається пластинці листка, яка стає увігнутою, і залозки дотикаються до комахи.

Окрім росички круглолистої у нас росте ще довголиста (*D. longifolia*), що має видовжене листя.

До родини росичкових відноситься альдрованда пухирчаста (*Aldrovanda vesiculosa*) — занурена у воду комахоїдна рослина (рис. 10.21). Листя у неї кільчасте. Пластинка листка, розташована на довгому черешку, може складатися уздовж середньої жилки при зачіпанні дрібними водними тваринами особливих чутливих залозок, розташованих на внутрішній стороні пластинки. Листок при цьому набуває форми пухирця. Комаха при цьому виявляється спійманою. Тоді травні залозки виділяють сік, що перетравлює жертву.



Рис. 10.21. Альдрованда пухирчаста (*Aldrovanda vesiculosa*)

Альдрованда зустрічається поодинокі на всій території України. Перебуває під охороною.

Схожий апарат для відловлювання комах має венерина мухоловка (*Dionaea muscipula*), що росте на болотах Північної Америки.

Порядок розоцвіті (*Rosales*)

Родина Розові (*Rosaceae*). До родини належать 100 родів і понад 3 тис. видів, поширених на всій земній кулі. Це листопадні, іноді вічнозелені дерева і кущі, здерев'янілі ліани, одно- і багаторічні трави.

Розові поділяють на п'ять підродин, із яких в Україні поширені чотири: спірейні (*Spiraeoideae*), розові (*Rosoideae*), яблуневі (*Pomoideae*), сливові (*Prunoideae*).

Більшість розових комахозапильні, зрідка — вітро- та самозапи-

льні. В Україні дико росте і культивується понад 300 видів (понад 40 родів). Серед розових велика кількість корисних рослин: харчових (абрикос, айва, вишня, полуниця, слива, суниця, черешня, яблуня і ін.), лікарських (глід, горобина, черемха, шипшина і ін.), декоративних (таволга, троянда і ін.), ефіроолійних, кормових тощо.

Біля берегів водних об'єктів часто зустрічається перстач гусячий (*Potentilla anserina*), на болотах досить звичайною рослиною є вовче тіло болотне (*Comarum palustre*) (рис. 10.22).



Рис. 10.22. Розові: 1 – перстач гусячий, гусячі лапки (*Potentilla anserina*), 2 – вовче тіло болотне (*Comarum palustre*)

Вовче тіло болотне (*Comarum palustre*) – трав'янистий багаторічник 30-70 см заввишки. Вид часто можна побачити на болотах й у вологих місцях по всій лісовій зоні України. Інколи вид заходить у лісостепову і степову зони, тоді росте по берегах водойм.

Гравілат річковий (*Geum rivale*) — трав'янистий багаторічник заввишки 25-80 см. Рослина широко розповсюджена в Україні, росте у вогких лісах, на заболочених місцях, заплавних луках, по берегах водойм та водотоків.

Порядок бобоцвіті (*Fabales*)

Родина Бобові (*Fabaceae*) включає близько 600 родів і 13 000 видів, поширених по всій земній кулі. Однорічні та багаторічні трав'янисті рослини, напівкущі, кущі, зрідка дерева, ліани. Листки здебільшого з прилистками, перисто- або пальчастоскладні, рідше прості; іноді пластинки листків малорозвинені або редуковані, їхню функцію виконують листовидні черешки (філодії) або зелені стебла

(кладодії). Квітки двостатеві, здебільшого зигоморфні, рідше правильні, з подвійною оцвітиною, поодинокі або в суцвіттях, частіше в китицях. Пелюсток здебільшого 5. Тичинок 10 або більше. Плід — біб, здебільшого багатонасінний, розкривний, рідше — однонасінний, нерозкривний.

В Україні зустрічаються близько 300 видів. Бобові мають велике господарське значення. Серед них є чимало багатих на білкові речовини та вітаміни харчових (квасоля, горох, боби, сочевиця, арахіс тощо) та кормових (види люцерни, конюшини, чини, горошку та ін.) рослин. Деякі види дають цінні речовини: бальзами, дубильні речовини, барвники, цінну деревину. Деякі які види бобових використовують у медицині (термопсис, солодець, буркун, касія).

Багато бобових — декоративні рослини (альбіція, гліцинія, робінія, запашний горошок та ін.). Бобові підвищують родючість ґрунту, оскільки на їхньому корінні селяться бульбочкові бактерії, що засвоюють атмосферний азот.

Надпорядок рутоподібні (Rutanae)

Порядок рутоцвіті (Rutales)

Родина рутових (Rutaceae) налічує близько 900 видів і 120 родів. Сюди відноситься надзвичайно важливий у господарському відношенні рід цитрус (Citrus), більшість видів якого культивуються людиною. Вони мають соковиті плоди (ягоди): апельсин (C. sinensis), лимон (C. limon), мандарин (C. reticulata) і т.д.

Родина столісникові (Haloragaceae) об'єднує водні, болотяні, рідше наземні трави. Листя переважно в кільцях, сильно розчленоване, без прилистків, рідше супротивне або чергове. Квітки зазвичай дрібні, одностатеві або двостатеві. У родині близько 150 видів. Поширені переважно в південній півкулі.

До роду водопериця (Muriophyllum) відносяться багаторічники, з гребеневидним перисто-розітнутим листям в кільцях. Квіти дуже дрібні, верхівкові суцвіття підносяться над водою.

Водопериці кільчаста (M. verticillatum) і колосиста (M. spicatum) — це занурені у воду рослини, поширені майже по всій Україні (рис. 10.23).

Види водопериці — хороший корм для диких тварин

Родина Плакунові (Lythraceae). До родини плакунових відно-

ситься рід плакун (*Lythrum*). Одно- і багаторічні трави. Листки видовжені. Квітки пурпурові або рожеві, в пазухах листків або зібрані у верхівкове китицевидне суцвіття. Плід — коробочка.

В Україні зустрічаються 10 видів плакунів. На берегах водойм, луках, болотах найчастіше зустрічається плакун верболистий, або звичайний (*L. salicaria*) (рис. 10.24).

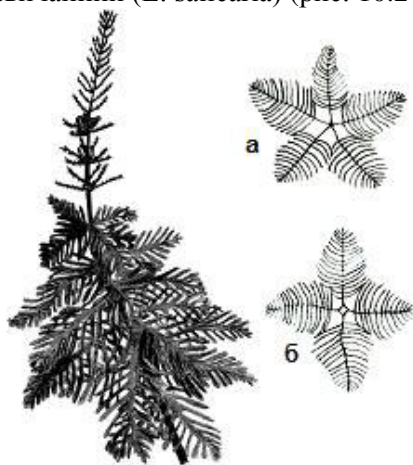


Рис. 10.23. Водопериця кільчаста (*Myriophyllum verticillatum*); а – зріз її стебла, б – зріз стебла водопериці колосистої (*M. spicatum*)



Рис. 10.24. Плакун верболистий (*Lythrum salicaria*)

До родини онагрові (*Onagraceae*) належить людовігія болотна (*Ludwigia palustris*) – однорічна рослина заввишки 10-50 см. Цей вид занесений до Червоної книги України. Зрідка зустрічається на Закарпатті. Ростає на мілководді замкнених малопроточних невеликих водойм, на болотах і зникає через їх меліорацію.

Родина Водяногоріхові (*Trapaeseae*) включає однорічні рослини. Стебло нитковидне, у верхній частині розгалужується і закінчується розеткою плаваючого ромбічного листя. Квітки надводні, чашечка чотирироздільна, залишається біля плодів. Пелюсток і тичинок по 4. Плід — односім'яна кістянка.

У родині один рід – водяний горіх (Трапа) та близько 25 видів, поширених у водоймах майже всієї земної кулі. На Україні зустрічаються 9 видів, які ростуть переважно в басейнах Дніпра, Пд. Бугу, Дністра, Дунаю.

У заплавних водоймах, старицях і плавнях південних річок найпоширеніший водяний горіх плаваючий (*T. natans*) (рис. 10.25).

Плід — «горіх», на початку розвитку оточений м'якою тонкою оболонкою, що швидко руйнується у воді. Плід має одну насінину з конічною підставкою і чотири супротивними рогами (іноді 2).



Рис. 10.25. Водяний горіх плаваючий (*Trapa natans*)

Насіння водяного горіха їстівне, містить близько 15% білків, 7,5% жиру, 52% крохмалю і 3% цукру. Культура водяного горіха відома з давніх часів. Належить до вимираючих реліктових видів, потребує охорони.

Родина зонтичні, селерові (*Apiaceae*) об'єднує 300 родів і 3 тис. видів, поширених переважно у тропіках і субтропіках. Це в основному трав'янисті рослини, іноді напівкущі або кущики.

Стебло розділене на порожнисті міжвузля. Листки чергові, здебільшого з перисторозсіченими пластинками, листкові черешки при основі розширені в піхви, які охоплюють стебло. Характерною ознакою родини є суцвіття — складний зонтик (рідко в простий зонтик або головчасте суцвіття), за яким родина отримала назву. Квітки переважно двостатеві (іноді одностатеві), 5-членні, дрібні, білі, жовті, зеленуваті або рожеві. Квітка звичайно правильна, але в суцвіттях часто краєві квітки стають неправильними, завдяки чому суцвіття стає краще помітним для комах, що проводять запилення. Плід — двосім'янка.

Зонтичні рослини в усіх своїх частинах містять ефірні олії або смолоподібні речовини. Okремі зонтичні використовуються як харчові: морква (*Daucus carota*), петрушка (*Petroselinum sativum*), кріп (*Anethum graveolens*), кмин (*Carum carvi*), пастернак, селера (*Apium graveolens*) та ін. Є зонтичні, які застосовують у медицині, парфумерії і кондитерській промисловості (аніс, фенхель, коріандр і ін.).

Деякі зонтичні дуже отруйні.

Цикута, вех отруйний (*Cicuta virosa*) росте по берегах річок, струмків, канав і т.д. має коротке кореневище, розділене на порожнисті камери (рис. 10.26). Це рослина висотою 50-150 см. Суцвіття — складний зонтик, складається з дрібних білих квіток. Цикута — одна з найотруйніших рослин. У корені і стеблі містить отруйний алкалоїд цикутин (цикутотоксин), що володіє нервопаралітичною дією. Застосовується в медицині.

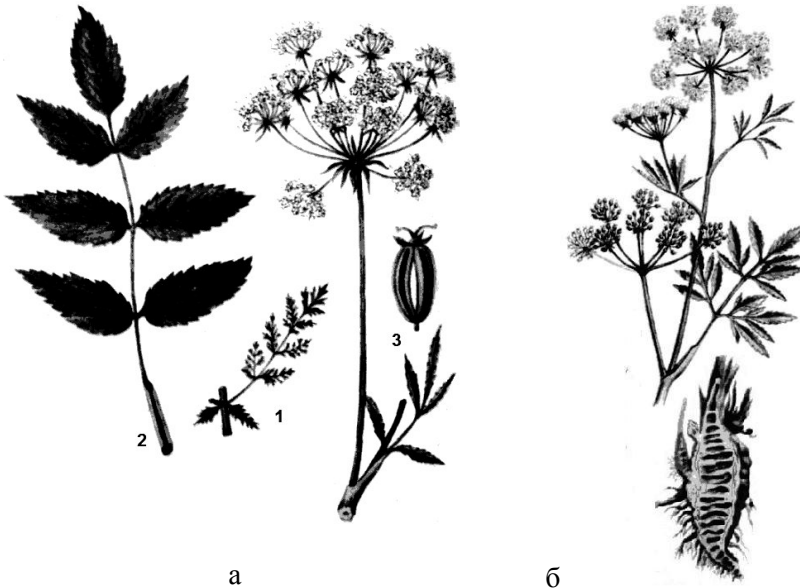


Рис. 10.26. Зонтичні: а – вех широколистий (*Sium latifolium*):
1 — занурений у воду листок, 2 — повітряний листок, 3 — плід;
б – цикута отруйна (*Cicuta virosa*)

Біля берегів водойм і на сирих місцях можна зустріти вех широколистий (*Sium latifolium*) і омег водяний (*Oenanthe aquatica*). Омег водяний містить енантин, близький за складом до цикутотоксину.

З найпоширеніших дикорослих форм зонтичних згадаємо болюголов плямистий (*Conium maculatum*). Це дворічна рослина з неприємним мишачим запахом, поширена як бур'ян на городах і в садах. Всі частини рослини дуже отруйні. У тінистих лісах росте лікарська і кормова рослина яглиця (*Aegopodium podagraria*).

Підклас Астериди (Asteridae)

Родина Валеріанові (Valerianaceae) об'єднує 13 родів і близько 400 видів.

Рід валеріана (*Valeriana*) включає багаторічні трав'янисті рослини. Є понад 200 видів, в Україні 13. Найпоширеніша валеріана лікарська (*V. officinalis*), яка росте у вологих тінистих лісах. Кореневища й корені валеріани містять ефірну олію, валеріанову, оцтову та мурашину кислоти, алкалоїди, дубильні та ін. речовини. Препарати валеріани застосовують у медицині як заспокійливий засіб.

Порядок синюхоцвіті (Polemoniales)

Родина Шорстколисті (Boraginaceae) об'єднує 100 родів і 2 тис. видів. Переважно трав'янисті рослини, у яких стебла і листки вкриті жорсткими волосками. Квітки 5-членні із зрослою чашечкою і зрослопелюстковим віночком, зібрані у завійки. Всі шорстколисті – ентомофільні рослини. Серед представників родини є медоносні, лікарські (воловик лікарський, живокіст лікарський), кормові рослини. Деякі вирощують як декоративні.



Рід незабудка (*Myosotis*) об'єднує багато- або однорічні трави. Квіти правильні, блакитні, рідше білуваті або блідо-рожеві, зібрані в довгасті завитки або китиці. В Україні 22 види незабудок. Найпоширеніші: незабудка болотна (*M. palustris*) з блакитними, рідше з білуватими квітами; незабудка лісова (*M. silvatica*) з блакитними, часом блідо-рожевими, квітами.

Рис. 10.27. Незабудка болотна (*Myosotis palustris*)

Порядок ранникоцвіті (Scrophulariales)

Родина Пасльонові (Solanaceae) об'єднує близько 90 родів і 2700 видів, поширених переважно у Центральній і Південній Америці. Більшість одно- або багаторічні трави, деякі — кущі та не-

лікі дерева (в тропіках). Характерною рисою родини є наявність глікозидів і алкалоїдів, тому деякі пасльонові належать до отруйних рослин, наприклад, блекота чорна (*Hyoscyamus niger*), дурман звичайний (*Datura stramonium*).

В Україні 18 родів пасльонових. Найбільший рід паслін (*Solanum*) включає одно- і багаторічні трав'янисті рослини, напівкущі та кущі з прямими, лазячими або виткими стеблами.



Рис. 10.28. Паслін солодко-гіркий (*Solanum dulcamara*)

Листки пасльону чергові або парні, цілісні або перисто-складні. Квітки — двостатеві у суцвіттях або одиночні. Плід — ягода. Близько 2200 (за ін. даними, близько 1700) видів, поширених переважно в тропічних і субтропічних зонах.

В Україні 7 дикорослих видів, з них найпоширеніші пасльони чорний (*S. nigrum*) і солодко-гіркий, або глісник (*S. dulcamara*). Паслін солодко-гіркий часто росте по берегах водойм (рис. 10.28).

Серед пасльонових є харчові рослини: картопля, помідор, баклажан, перець стручковий та ін.; лікарські: беладонна (*Atropa belladonna*), дурман, скополія та ін.; декоративні: петунія, тютюн пахучий, деякі види фізалісу, пасльону та ін.

Родина Ранникові (*Scrophulariaceae*) об'єднує 220 родів і близько 3 тис. видів, поширених по всій земній кулі. Трав'янисті рослини, рідше кущі або дерева.

Рід вероніка (*Veronica*) включає близько 300 видів, в Україні ростуть 43 види. На вогких місцях часто зустрічається вероніка стручкова (*V. beccabunga*) і джерельна (*V. anagallis-aquatica*).

Родина Подорожникові (*Plantaginaceae*) об'єднує багаторічні і однорічні трави з прикореневими і черговими листками із дугоподібним жилкуванням. Найпоширеніші в Україні подорожники великий (*P. major*), середній (*P. media*), ланцетолистий (*P. lanceolata*).

Родина Глухокропикові (*Lamiaceae*) об'єднує близько 200 родів і 3500 видів. Це здебільшого трав'янисті рослини із чотиригранним стеблом; рідше напівкущі, кущі, ліани.

В Україні поширені 229 видів (40 родів). Майже всі губоцвіті багаті на ефірні олії. Деякі використовуються у парфумерії й харчовій промисловості: мелісу, лаванду, розмарин, мускатну шавлію, пачулі та ін.; у медицині: шавлію лікарську, м'яту, материнку, соба-чу кропиву та ін.; як гострі приправи до їжі: майоран, чебрець, гісоп та ін. Є і декоративні рослини — шавлія блискуча та ін.

Біля берегів водойм України часто зустрічаються такі види: вовконіг європейський (*Lysoopus europaeus*), м'яти водяна (*Mentha aquatica*), довголиста (*M. longifolia*), кільчаста (*M. verticillata*).

Порядок айстроцвіті (Asterales)

Родина Айстрові, Складноцвіті (*Asteraceae, Compositae*) включає приблизно 20 тис. видів (понад 1000 родів), поширених по всій земній кулі, крім Антарктиди. В Україні зустрічаються понад 450 дикорослих видів.

Родина об'єднує багаторічні, рідше однорічні трави і напівкущі (в помірних широтах), деякі — ліани, кущі і невеликі дерева (в тропіках). Квіти невеликі, правильні і неправильні, одно- або двостатеві, іноді стерильні, зібрані в різної форми кошики, які часто зовні схожі на окремі великі квітки. Кошики розміром від кількох мм (напр., у жабника) до 30–40 см (у соняшника), з обгорткою при основі. Чашечки немає, часто замість неї розвинені невелика зубчаста облямівка, пливчасті щетинки або волоски, які зберігаються при плодах і відіграють велику роль у їх поширенні. Квітки п'ятичленні. Віночок зрослопелюстковий, правильний (трубчастий) або неправильний (язичковий). В кошику складноцвітих або всі квітки однакові (трубчасті чи язичкові), або різні: найчастіше крайові — язичкові (роман, соняшник) чи лійковидні (волошка), а серединні — трубчасті. Плід — сім'янка.

Серед складноцвітих є олійні рослини (соняшник, сафлор та ін.), каучуконоси (гваюла, кок-сагиз та ін.), овочеві та пряні рослини (латук, цикорій, артишок та ін.), лікарські (ромашка, деревій, полин, оман та ін.), декоративні (айстри, жоржини, хризантеми, чорнобрівці та ін.) рослини. Багато складноцвітих — злісні бур'яни (осот, будяк, амброзія, гірчак та ін.). Чимало складноцвітих — медоноси.

Складноцвіті поділяються на дві підродини: трубкоцвіті і язичкові. До підродини трубкоцвітих належать соняшник (*Helianthus annuus*), топінамбур (*H. tuberosus*), ромашка (*Matricaria recutita*), де-

ревій звичайний (*Achillea millefolium*), полин гіркий (*Artemisia absinthium*).

На берегах водойм часто зустрічається важлива лікарська рослина череда трироздільна (*Bidens tripartita*). Це трав'янистий однорічник заввишки 15-60 см. Череда широко розповсюджена по всій території України. Росте на вологих луках, болотах, біля водойм, у канавах. Поширюється чіпляючись насінням (плодиками) за шерсть тварин і одяг людини.

До підродини язичкових належать рослини, у яких кошики мають тільки язичкові квітки, найпоширенішими з яких є кульбаба лікарська (*Taraxacum officinale*), цикорій звичайний (*Cichorium intybus*) і ін.

З еволюційного погляду складноцвіті є найпрогресивнішою групою вищих рослин.



Рис. 10.29. Череда трироздільна (*Bidens tripartita*)

Підклас Ламеїди

Родина Водянососонкові (*Hippuridaceae*) включає багаторічники з повзучим кореневищем і з членистими трубчастими стеблами.

Є один рід водяна сосонка (*Hippuris*) з 2 видами. В Україні один вид — водяна сосонка звичайна (*H. vulgaris*).

Водяна сосонка – рослина звичайно напівзанурена, іноді росте у воді. Зустрічається в дрібних стоячих або малопроточних водоймах.

Висота рослини 15-100 см.

Надводне листя в зближених кільцях, лінійне, довжина листка 1-см, ширина 0,1-0,5 см. Підводне листя в розставлених кільцях, лис-



Рис. 10.30. Водяна сосонка звичайна (*Hippuris vulgaris*)

тки відхилені вниз, м'якші і тонші. Квіти дрібні в пазухах листків; нижні квіти жіночі, верхні — чоловічі. Плід — кістянка. Зустрічається по всій країні, крім Пд. Степу.

Родина Бобівникові (Menyanthaceae) включає багаторічні болотяні або водяні трави. Листя велике, без прилистків. Квіти правильні, двостатеві із п'ятичленною чашечкою. Плід коробочка.

Рід бобівник, вахта (*Menyanthes*) включає єдиний вид — бобівник трилистий (*M. trifoliata*) (рис. 10.31). Це багаторічна трав'яниста рослина з повзучим стеблом і трійчастими черговими листками на довгих черешках. Квіти з майже білим зовні й рожевим зсередини віночком зібрані в китицю. Бобівник росте на болотах, заболочених луках та берегах річок і озер. Поширений майже по всій країні, крім Криму.



Рис. 10.31. Бобівникові: 1 – бобівник трилистий (*Menyanthes trifoliata*); 2 – плавун щитолистий (*Nymphoides peltata*)

Рід плавун (*Nymphoides*) включає рослини з плаваючим листям з п'ятичленими квітками. Плавун щитолистий (*N. peltata*) – багаторічна рослина з тонким повзучим кореневищем, довжина — до 1,5 м. Стебла довгі, листя з довгими черешками з плаваючою на поверхні пластинкою. Квіти яскраво-жовті, розташовані у вигляді парасольки на довгих квітконіжках, оцвітина подвійна. Плід — яйцевидна сплюснута коробочка. Часто зустрічається в дельтах, плавнях і розливах річок, зазвичай на мілководді. В умовах тимчасового пересихання може розвивати наземне листя.

Плавун щитолистий занесено до Червоної книги України. Це ре-

літковий вид, відомий з дольдовикової епохи (третинний період). Зростає по всій території України. Ростає у водоймах непроточних або із повільною течією на мілководдях. Чисельність зменшується через осушення, забруднення та засолення водою.

Рослини з родини бобівникових добре поїдаються промисловими тваринами.

Родина Вириницеви (*Callitrichaceae*) включає рід вириницею (*Callitriche*) із кількома видами, серед яких найрозповсюдженіший в Україні вид - вириниця звичайна (*C. palustris*). Залежно від умов зростання вид дуже мінливий, має ряд форм: наземні форми квітнуть рясніше від водних. Листя супротивне, але верхні утворюють розетку, плаваючу на поверхні води, занурені більше плаваючих.

Ростає в калюжах, канавах, болотах, на мілководді. В Україні зустрічається майже повсюдно.

Родина Пухирникові (*Lentibulariaceae*) включає рослини, прискотосовані до живлення тваринною їжею (дрібні комахи і водні безребетні).

Рід Пухирник (*Utricularia*) об'єднує багаторічні рослини, що тільки плавають у воді, коренева система відсутня. Особливість роду — наявність ловильних мішечків-пухирців, що мають збоку невеликий отвір, прикритий клапаном. Клапан відгинається всередину, пропускаючи дрібних тварин в мішечок, де вони гинуть. Продукти розкладання частково засвоюються рослиною. Квітковий пагін виступає з води вертикально і несе китицеве суцвіття жовтих квіток з двогубим віночком. В Україні 5 видів пухирника.

Пухирник звичайний (*U. vulgaris*) — це занурена рослина, що зустрічається в стоячих водоймах і болотах.

Більшість інших представників родини пухирників — мешканці тропіків, і багато є наземними рослинами.

Родина Лобелієві (*Lobeliaceae*) об'єднує одно- та багаторічні трав'янисті, напівкущові або кущові рослини. Це в основному тропічні і субтропічні види південної півкулі. В Україні в дикому стані немає.

Рід Лобелія (*Lobelia*) включає близько 300 видів. Водна рослина лобелія Дортмана (*L. dortmanna*) — це багаторічник висотою 30-70 см, листя в розетці лінійне, тупе, до 60 см, із зігнутими донизу верхівками. Стебло просте, під час цвітіння піднімається над поверхнею води. Квітки дрібні, на верхівці довгого квітконосу. Віночок

зрослопелюстковий, двогубий, білий з голубуватою трубкою.

10.9.3. Клас Однодольні або Ліліопсиди (Liliopsida)

Однодольні, односім'ядольні переважно одно-, дво- і багаторічні трави, рідше — дерева, кущі та ліани. Однодольні мають один зародковий листок (сім'ядолю), головний корінь здебільшого не розвивається, замість нього розвиваються додаткові та бічні корені; на відміну від дводольних судинно-волокнисті пучки стебла розкидані, закриті (без камбію); листки переважно прості, цілісні і цілокраї, сидячі, дворядно розташовані на стеблі, з паралельним або дуговидним жилкуванням; квітки переважно тричленного типу; запасні речовини та продукти метаболізму (ефірні олії, дубильні речовини, алкалоїди, глікозиди та ін.) менш різноманітні, ніж у дводольних. Більшість однодольних добре витримують несприятливі умови життя. У багатьох з них органи вегетативного розмноження — кореневища, бульби, цибулини — зберігаються в ґрунті (геофіти). Деякі однодольні ростуть за вологих умов (на болотах, берегах водойм), інші, навпаки, є рослинами посушливих місць (ксерофіти). Однодольні складають значну частину травостою лук, степів і саван. Клас однодольних включає багато корисних і економічно важливих с.-г. рослин світу: хлібні злаки, зокрема пшеницю, жито, ячмінь, овес, кукурудзу, рис, просо, цінні кормові трави та овочеві культури, декоративні рослини — лілії, тюльпани, конвалії, амаріліси, півники, крокуси тощо, лікарські, волокнисті та ін. рослини. До однодольних належать, зокрема, водні і прибережно-водні рослини з родин злакових, лілійних, півникових, рогузових, ситникових та ін.

Клас включає близько 65 тис. видів, поширених на всіх континентах.

Підклас Алісмідні (Alismidae)

Надпорядок Частухоподібні (Alismanae)

Включає 18 родин, що об'єднуються у 3 порядки. Еволюція цих рослин полягала у пристосуванні до водного способу життя. Це рослини, які у своєму житті пов'язані з водою – справжні водні і прибережні повітряно-водні.

Порядок Частухоцвіті (Alismatales) – це один з найпримітивніших порядків класу, який включає прибережні повітряно-водні

рослини.

Родина Сусакові (*Butomaceae*) включає рід сусак (*Butomus*) з 2 видами, поширеними в помірній зоні Євразії. Листки прикореневі, лінійно-тригранні, 20-30 см завдовжки. Квіти двостатеві, рожево-білі, в зонтиковидному суцвітті. Плід — збірна листянка.

В Україні росте один вид – сусак зонтичний (*B. umbellatus*). Вид трапляється по всій Україні (по берегах водойм, на заболочених луках). Це цінна харчова рослина. Істивні бульбоподібні утворення на коренях містять до 30 % крохмалю, 5-10 % білків, 0,5 % жиру, 2-3 % цукру.

Це багаторічна трав'яниста рослина з товстим повзучим кореневищем. Квіти двостатеві, біло-рожеві на довгих квітконіжках, зібрані у рідкі зонтичні суцвіття на кінці стебла, цвітуть у червні-липні.

Родина Частухові (*Alismataceae*) включає 13 родів і 90 видів, поширених на всій земній кулі. В Україні зустрічаються представники 4 родів. Найпоширенішими є роди частуха та стрілолист.

Частуха (*Alisma*) — рід водяних та болотяних багаторічних трав'янистих рослин родини частухових. Листки зібрані в прикореневу розетку. Квіти двостатеві, з тричленною подвійною оцвітиною, зібрані у велике розгалужене волотевидне суцвіття. Плід складний, з багатьох сім'янок. В Україні зустрічаються 3 види, із яких найпоширеніша частуха подорожникова (*A. plantago-aquatica*); росте на берегах річок, заболочених луках, болотах; отруйна (рис. 10.33).

Стрілолист стрілолистий (*Sagittaria sagittifolia*) — багаторічна трав'яниста рослина, що росте на мілководдях й у болотистих місцях. Листки стрілолиста утворюють прикореневу розетку: підводні — стрічкоподібні, плаваючі — довгочерешкові, овальні чи яйцеподібні, надводні — стрілоподібні, за що рослина і отримала свою на-



Рис. 10.32. Сусак зонтичний (*Butomus umbellatus*)

зву. Квіти одностатеві, запилюються комахами, цвітуть у червні-липні. Плоди поширюються водою. Стрілолист стрілолистий росте майже повсюдно у водоймах з тихоплинною чи стоячою водою в Україні. Маловідома, але важлива харчова рослина.



Рис. 10.33. Частухові: 1 – частуха подорожникова (*Alisma plantago-aquatica*); 2 – стрілолист стрілолистий (*Sagittaria sagittifolia*), 3 – зіркоплідник частуховидний (*Damasonium alisma*)

Зіркоплідник частуховидний (*Damasonium alisma*) – багаторічна трав'яниста рослина заввишки 10-30 см. Росте у Причорноморському Степу. Росте по берегах невеликих водойм та на степових подах. Чисельність зменшується через господарську діяльність.

Охороняється у біосферному заповіднику Асканія-Нова.

Порядок жабурникоцвіті (*Hydrochariales*) включає одну **родину жабурникові (*Hydrocharitaceae*)**, яка об'єднує 15 родів і близько 100 видів, поширених у водних об'єктах тропічної і помірної зон. В Україні найпоширеніші роди жабурник, водяний різак і елодея.

Жабурник (*Hydrocharis*) — рід водяних вільноплаваючих рослин (6 видів). Листки зібрані в розетку; мають довгі черешки і округлі, при основі глибокосерцевидні пластинки, що плавають на поверхні

води. Квіти роздільностатеві, білі, поодинокі або зібрані у суцвіття. В Україні зустрічається один вид — жабурник звичайний (*H. morsus-ranae*) у стоячих та повільно текучих водах (рис. 10.34).



Рис. 10.34. Жабурникові: 1 – жабурник звичайний (*Hydrocharis morsus-ranae*), 2 – елодея канадська (*Elodea canadensis*), 3 – водяний різак алоевидний (*Stratiotes aloides*)

Рід елодея (*Elodea*) об'єднує 5 видів, поширених у Пн. і Пд. Америці. Водяна рослина з розгалуженим, зануреним у воду стеблом завдовжки до 1,5 м. Листки дрібні, зібрані по 3—4 у кільця. Квітки одно-або двостатеві. У водоймах України трапляється один вид — елодея канадська, або «водяна чума» (*E. canadensis*) — у стоячих і повільно текучих водах, розмножується вегетативно і засмічує водойми (див. рис. 10.34).

Рід водяний різак (*Stratiotes*) включає один вид — В. р. алоевидний, або звичайний (*S. aloides*). Це багаторічна дводомна рослина із укороченим стеблом, росте у воді, під час цвітіння спливає. Листки мечовидні, утворюють великі розетки. Квітки одностатеві, великі, з трьома білими пелюстками, зібрані в суцвіття. Плід — ягодоподібний. Водяний різак росте в стоячих і повільно текучих водах, на Україні — спорадично по всій території.

Рід валіснерія (*Vallisneria*) включає два види, поширені у прісних водах тропічної, субтропічної і помірної областей обох півкуль. В Україні найбільш відома валіснерія спіральна (*V. spiralis*) — з лінійними листками, зібраними в прикореневу розетку. Жіночі квітки одиночні, на довгих, спірально закручених ніжках; чоловічі — дрі-

бні (0,5 мм у діаметрі), зібрані в суцвіття — клубочки, обгорнені покривалом, з яким вони відриваються і спливають на поверхню води. Після запилення, що відбувається над водою, квітконоси жіночих квіток спіралью скручуються і квітка занурюється у воду, де й розвивається плід. Часом утворює суцільний килим на дні водойми. Є кормом для риб і водоплавної птиці; розводять в акваріумах.

Родина Різухові (*Najadaceae*) включає єдиний рід — різуха (*Najas*). Це водяні (цілком занурені) однорічні, одно- або дводомні трав'янисті рослини. Листки супротивні або в кільцях, лінійні, вищерблено-зубчасті або пилчасті. Квітки одностатеві, непоказні, поодинокі. Запилення відбувається під водою. Плід кістянкоподібний.

Є 35 видів різух, поширених майже по всій земній кулі. Ростуть у прісних, рідше в солонуватих водах. В Україні зустрічаються два види: різуха морська (*N. marina*) і мала (*N. minor*). Вони ростуть стоячих і повільно текучих водах.

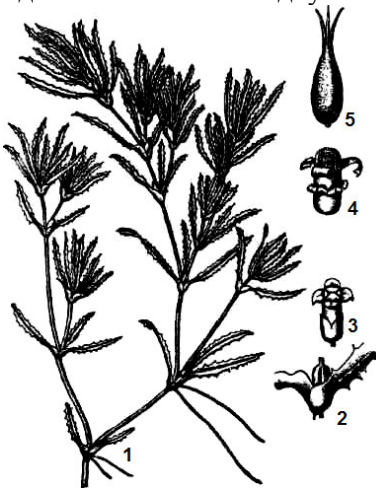


Рис. 10.35. Різуха морська (*Najas marina*):

1 — частина рослини, 2 — пуп'янок тичинкової квітки, 3 — напіврозкрита тичинкова квітка, 4 — розкрита тичинкова квітка, 5 — плід

Родина рдесникові (*Potamogetonaceae*) включає декілька родів. Рід рдесник (*Potamogeton*) — це водні, рідко болотяні трав'янисті рослини з повзучим кореневищем і довгим тонким стеблом. Листки чергові, різноманітної форми, здебільшого підводні, іноді плаваючі. Квітки двостатеві, дрібні, без оцвітини, зібрані в колосовидне суцвіття, яке підноситься над поверхнею води. Плоди горішковидні.

Є близько 100 (за ін. джерелами — приблизно 150) видів рдесників, які поширені у прісних (деякі — в солонуватих) водах теплих і помірних областей земної кулі. В Україні зустрічаються 17 видів (рис. 10.36). Найпоширеніші види — рдесники плаваючий (*P. natans*), кучерявий (*P. crispus*), гребінчастий (*P. rectinatus*). Зарості рдесників — місця нересту та нагулу риб. Деякі види добре їдять водоплавної птахи.

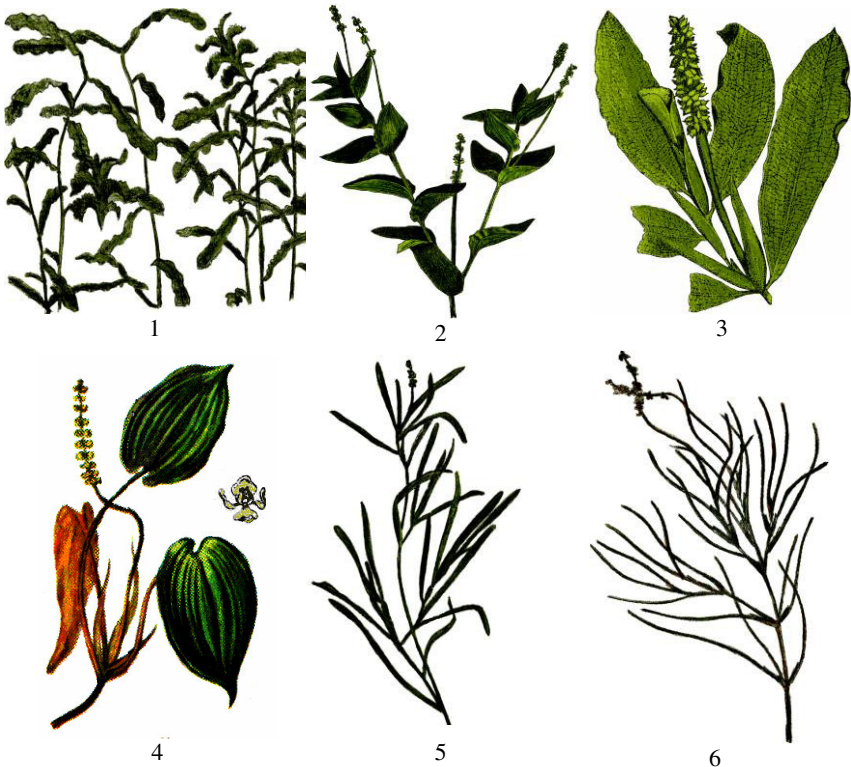


Рис. 10.36. Рдесники: 1 – кучерявий (*Potamogeton crispus*), 2 – пронизанолистий (*P. perfoliatus*), 3 – блискучий (*P. lucens*), 4 – плаваючий (*P. natans*) 5 – малинький (*P. pusillus*), 6 – гребінчастий (*P. pectinatus*)

Рід заннікелія (*Zannichelia*) включає однодомні рослини, з повзучими кореневищами, зануреними стеблами і нитковидними, при основі розширеними в піхви, листками з великими прилистками. Квіти заннікелії пазушні, одностатеві. Плоди — сім'янки. Для визначення потрібні рослини зі стиглими плодами.

Найчастіше в прісних водоймах України зустрічається заннікелія болотна (*Z. palustris*) (рис. 10.37).

У солонуватих і солоних водоймах Лісостепу (Слов'янськ Донецької обл.), Степу (приморські райони) зустрічається заннікелія стеблиста (*Z. pedunculata*, або *Z. pedicellata*). У морських лиманах, у приморських районах Степу – заннікелія велика (*Z. major*).

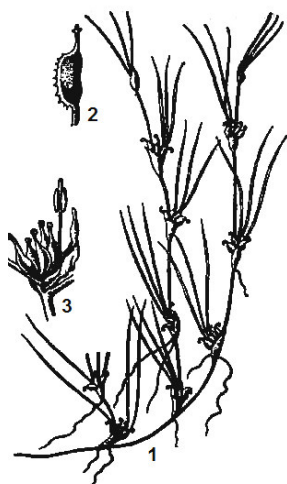


Рис. 10.37. Заннікелія болотна (*Zannichelia palustris*): 1 — частина рослини, 2 — плодик, 3 — квіти

До родини камкових (*Zosteraceae*) належить рід камка, морська трава (*Zostera*) — рід однодомних морських рослин родини камкових. Це багаторічні трави з повзучим кореневищем і плескатым розгалуженим стеблом.

В Україні зустрічаються два види: камки морська (*Z. marina*) і мала (*Z. minor*); обидва зустрічаються біля берегів у Чорному і Азовському морях та в приморських солоноводних лиманах (рис. 10.38).

Сухі рослини камки під назвою «морська трава» використовують як набивний і пакувальний матеріал.

До родини рупієвих (*Ruppiaceae*) належить рід рупія (*Ruppia*), який включає рослини з зануреними стеблами і черговими, при основі розширеними в піхву, листками. Квіти двостатеві, без оцвітини, зібрані двоквітковими колосами. Тичинок 2; нитки їх дуже коротенькі. Маточок здебільшого 4 (до десяти); при розпусканні квіток маточки сидячі, пізніше з довгими плодоніжками. Плоди кістянковидні, розкриваються кришечкою.

Рупія морська (*Ruppia maritima*) росте у солоних водоймах (морях, лиманах, засолених озерах). Зустрічається у Лісостепу (Слов'янськ Донецької обл.) і в приморських районах Степу.



Рис. 10.38. Камка мала (*Zostera minor*): 1 — загальний вигляд рослини; 2 — суцвіття; 3 — плід

До *родини шейхцерієвих (Scheuchzeriaceae)* належить рід шейхцерія (*Scheuchzeria*).

Шейхцерія болотна (*S. palustris*) — багаторічна трав'яниста рослина, до 25 см заввишки (рис. 10.39). Листки вузькі з довгими піхвами. Квітки непоказні, зеленувато-жовті, зібрані в китицевидні суцвіття. Плід сухий, складений з трьох плодиків.

Поширена у північній півкулі, у т.ч. в Україні. Росте на сфагнових болотах, зрідка в лісових районах і в Лісостепу.

До *родини тризубцевих (Juncaginaceae)* належать бага-

торічні рослини, з дворядно розміщеними листками, зібраними в китиці двостатевими квітками. Оцвітина трав'яниста, шестилиста. Плід сухий.

Рід тризубець (*Triglochin*) — це багаторічні кореневищні трави. Листки прикореневі, вузьколінійні або шиловидні. Квіти двостатеві, непоказні, в колосовидному суцвітті. Відомо 13 видів, поширених майже по всій земній кулі. В Україні два види: тризубець болотний (*T. palustre*) і морський (*T. maritima*) (рис. 10.40).

Тризубці ростуть на вологих луках, мокрих солончаках, болотах, по берегах водойм тощо.

Рис. 10.40. Тризубець болотний (*Triglochin palustre*): 1 — загальний вигляд рослини, 2 — стиглий плід



Рис. 10.39. Шейхцерія болотна (*Scheuchzeria palustris*):
1 — загальний вигляд рослини,
2 — гілочка з плодами



Підклас Ліліїдні (Liliidae)

Порядок півникоцвіті (Iridales)

Родина Півникові (Iridaceae) включає 70 родів і близько 1,5 тис. видів, поширених по всій земній кулі.

Рід півники, ірис (Iris) включає багаторічні трав'янисті рослини. Листки мечовидні або лінійні, дворядні. Квіти різних кольорів, одиначні або зібрані в суцвіття. Плід — коробочка. Є понад 200 видів, поширених в помірній зоні Північної півкулі.

В Україні поширені дикоростучі види: півники болотні (I. pseudacorus), сибірські (I. sibirica), угорські (I. hungarica) та ін.

Півники бліді (I. pallida), німецькі (I. germanica), флорентійські (I. florentina) вирощують як ефіроолійні і декоративні рослини; походять з Середземномор'я. Ефірна олія міститься в кореневищах (0,1—0,4%) і квітках (0,15%); застосовується в медицині й парфумерії. Багато сортів півників використовують в декоративному садівництві.



Рис. 10.41. Півники болотні (Iris pseudacorus)

Порядок зозулинцевоцвіті (Orchidales)

Включає одну **родину зозулинцеві (Orchidaceae)**, яка об'єднує 800 родів і до 30 тис. видів, більшість яких поширена в тропіках. У помірних широтах зозулинцеві ростуть на луках, болотах, у вологих лісах. Це епіфіти або трав'янисті ліани. Більшість зозулинцевих — зелені рослини, але серед них є і безхлорофільні сапрофіти. Квіти двостатеві, іноді одностатеві, різноманітного забарвлення, часто запашні, зигоморфні, пристосовані до запилення певними комахами, поодинокі або зібрані в китицевидні суцвіття. Оцвітина віночковидна, складається з двох тричленних кіл пелюстковидних листочків. Один листочок внутрішнього кола (т. з. губа) відрізняється від ін. листочків оцвітини формою, розміром, а часто й забарвленням. Плід — коробочка з численним дрібним насінням, що розноситься

вітром.

Багато тропічних зозулинцевих вирощують як декоративні. З ванілі одержують прянощі.

Усі зозулинцеві в Україні занесені до Червоної книги. Чисельність видів зменшується через порушення людиною місць зростання, зокрема внаслідок вирубування лісів та меліоративних робіт.

В Україні найбільшою кількістю видів (26) представлений рід зозулинець, або орхідея (*Orchis*). В лісах ростуть зозулині черевички (*Cypripedium calceolus*), любка дволиста (*Plantanthera bifolia*) та ін. види. Коручки болотна (*E. palustris*), темно-червона (*E. atrorubens*), дрібнолиста (*E. microphylla*) ростуть у тінистих лісах, по берегах струмків, на торфових болотах та заболочених луках.

Порядок ситникоцвіті (*Juncales*)

Родина Ситникові (Juncaceae) об'єднує 9 родів і близько 400 видів поширених майже на усій земній кулі. В Україні поширені два роди: ситник і ожика (рис. 10.42).



Рис. 10.42. Ситникові: 1 – ожика волосиста (*Luzula pilosa*), 2 – ситник жаб'ячий (*Juncus bufonius*), 3 – С. розчепірений (*J. effusus*) частина суцвіття і плід

Рід ситник (*Juncus*) включає багато-, рідше однорічні трави з трубчастими, стебловидними або більш-менш видовженими ліній-

ними листками. В Україні — 30 видів ситників, які ростуть на вологих місцях — луках, болотах, берегах водойм.

Види з роду ожика (*Luzula*) зрідка зустрічаються в покриві листяних і мішаних лісів і на заболочених луках.

Порядок осокоцвіті (*Cyperales*)

Родина Осокові (*Cyperaceae*) об'єднує близько 90 родів 4600 видів, поширених майже по всій земній кулі. Трав'янисті, багаторічні, рідше однорічні рослини, іноді дерев'янисті форми (у тропіках). Стебла тригранні, рідше округлі з непотовщеними вузлами. Листки лінійні, переважно із замкнутими піхвами, без язичка. Квіти дрібні, в колосках, одно- або двостатеві. Колоски зібрані в складні колосовидні, волотисті, зонтиковидні або головчасті суцвіття. Вітрозапильні рослини. Плід — тригранний горішок або горішок, що міститься в зрослому плівчастому приквітку. В Україні зустрічаються близько 140 видів. Господарське значення осокових незначне, бо сіно з осокових рослин жорстке, малопоживне, бідне на білки.

Рід осока (*Carex*) об'єднує кореневищні, однодомні рослини (зрідка дводомні) з тригранними стеблами. Листки лінійні, жорсткі, переважно з піхвами. Квітки одностатеві, в колосках, зібраних у суцвіття. Зав'язь вкрита плівчастою або шкірястою оболонкою — мішечком. Плід — горішок. Близько 2 тис. видів, поширених переважно в холодних і помірних зонах обох півкуль. В Україні 90 видів. Ростуть на болотах, луках, в лісах, частково в степах. Осока містить багато кремнезему, який надає їй жорсткості й зменшує перетравність. Найпоширеніші на Україні великостеблові (40-160 см заввишки) види: осока струнка (*C. acuta*, або *C. gracilis*), дерниста (*C. caespitosa*), гостровидна (*C. acutiformis*) та ін. Осоки дрібностеблові (10-50 см заввишки) — звичайна (*C. vulgaris*), жовта (*C. flava*) та ін. використовують як кормові рослини.

Рід комиш, куга (*Scirpus*) об'єднує понад 250 видів, поширених по всій земній кулі. Комиш озерний (*S. lacustris*) – багаторічна рослина із безлистим довгим циліндричним стеблом, висотою 1-4 м (рис. 10.43). Квітки дрібні, двостатеві, зібрані в бурі колоски, які утворюють волотисте суцвіття на верхівці стебла. Росте на берегах водойм, у воді по всій Україні.

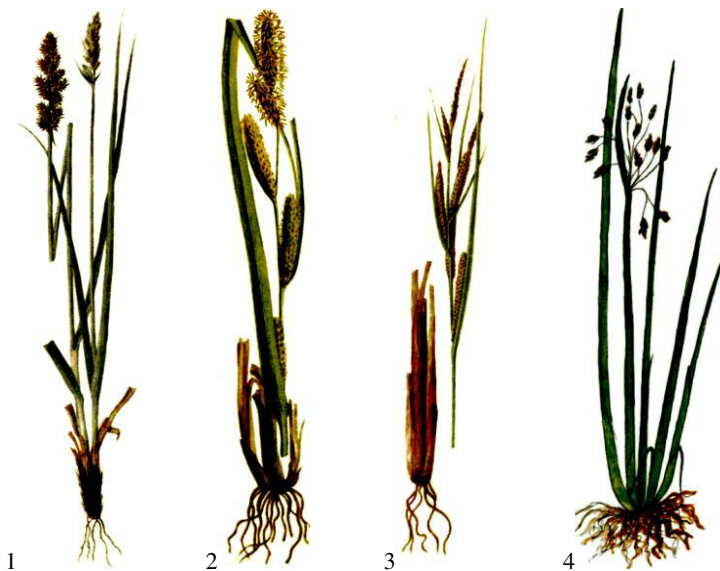


Рис. 10.43. Осокові. Осоки: 1 – лисяча (*Carex vulpina*), 2 – гостровидна (*C. acutiformis*), 3 – водяна (*C. aquatilis*). 4 – Комиш озерний (*Scirpus lacustris*)

До роду меч-трава (*Cladium*) належить рідкісний вид – меч-трава болотна (*C. mariscus*), занесений до Червоної книги України. Це багаторічна трав'яниста рослина заввишки 100-150 см з широколінійними листками. Дуже рідко зустрічається на болотах заходу України та на солонцюватих ґрунтах чорноморського узбережжя.

Скорочення чисельності відбувається через осушувальні роботи та господарське освоєння приморського узбережжя.

До роду бульбокомиш (*Bulboschoenus*) відноситься б. морський (*B. maritimus*) – багаторічна трав'яниста рослина висотою 30-50 см, на кореневищі якої утворюються бульбоподібні потовщення, з яких розвиваються нові пагони. Бульбокомиш зустрічається майже по всій Україні, найчастіше в Лісостепу і Степу, на вогких луках, на болотах, при берегах, особливо на засолених ґрунтах.

Надпорядок комеліноподібні (*Commelinanae*)

Порядок тонконогові (*Poales*)

Родина злакові, тонконогові (*Poaceae*) – це одна з найчисленніших родин квіткових рослин; налічує близько 10 тис. дикорос-

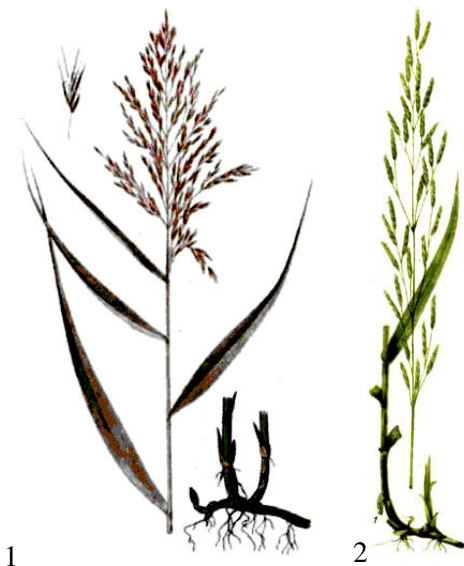
лих і культурних видів, 700 родів, поширених у помірних, холодних та тропічних областях, у горах і на рівнині. Одно-, дво- або багаторічні трави, окремі види — кущовидні або деревовидні рослини (бамбуки та ін.). Мають мичкувату кореневу систему або підземні кореневища. Стебло — соломину здебільшого з порожнистими міжвузлями, у більшості злакових галузиться в нижній частині — вузлі кущіння. Листки лінійні або лінійно-ланцетні. Квітки дрібні, двостатеві, рідше одностатеві, зібрані в колоски, що утворюють складний колос, китицю або волоть, як правило, на верхівці стебла. Анемофіли, окремі види — самозапильні. Плід — здебільшого зернівка, у деяких бамбуків — горішкоподібний або ягодоподібний.

Родина злакових поділяється на 3 підродини: бамбукоподібні, мітлицеподібні, просоподібні. До підродини бамбукоподібних належать багаторічники з дерев'янистими стеблами. До підродини мітлицеподібних відносять основні хлібні культури — пшеницю, жито, ячмінь та важливі кормові трави — житняк, овес, тонконіг, бромус, ковилу, а до підродини просоподібних — важливі харчові і технічні рослини — кукурудзу, рис, сорго, просо, цукрову тростину.

У природних рослинних угрупованнях, насамперед у лучних і степових, представники родини є домінантами. Кормова цінність природних луків і сіножатей визначається наявністю в них злакових. Найважливіше кормове значення мають види родів костриця, тимофіївка, мітлиця, пажитниця та ін. Стебла злакових широко використовують у целюлозно-паперовій промисловості, у будівництві, для плетіння різних виробів тощо. Серед злакових є також багато бур'янів, що завдають збитків сільському господарству.

Очерет (*Phragmites*) — рід багаторічних трав із повзучим кореневищем. Стебла високі, від 2-4 до 9 м заввишки, до верхівки вкриті довгими лінійно-ланцетними листками. Суцвіття — велика розлога волоть. В Україні один вид: очерет звичайний (*Ph. australis*); росте на вологих луках, болотах, по берегах річок, озер тощо; утворює великі зарості у пониззях Дніпра, Дунаю, Дністра (рис. 10.44).

Очерет витримує значне засолення, росте по берегах солоних озер і заток Чорного та Азовського морів. Молодий очерет (до викидання волотей) придатний як кормова рослина, для виготовлення силосу, трав'яного борошна.



Рід лепешняк (*Glyceria*) об'єднує багаторічні або од-норічні трави з повзучими кореневищами. В Україні 6 видів. Найпоширеніші – ле-пешняки плавучий (*G. fluitans*), дібровний (*G. nemoralis*), великий (*G. ma-xima*). Ростуть на дуже зво-ложений ґрунтах — на річко-вих терасах, по берегах, лу-ках, тінистих лісах тощо.

Рис. 10.44. Злакові:
1 – очерет звичайний (*Phragmites australis*), 2 – лепешняк плавучий (*Glyceria fluitans*)

Рід очеретянка (*Thyphoides*) включає 20 видів, поширених в пн. і пд. помірних областях. В Україні зустрічається очеретянка звичай-на (*Th. agudinacea*). Росте по берегах водойм, на болотистих луках. Молоді рослини — добрий корм для худоби.

Підклас Арециди (*Arecidae*) Порядок ароїдоцвіті (*Arales*)

Родина Ароїдні (*Araceae*) включає понад 115 родів і близько 2000 видів, поширених переважно у тропіках. Здебільшого багато-річні трав'янисті рослини з великими потовщеними кореневищами або бульбами, часто з прикорневими листками; серед них є ліани, куші, напівкуші, іноді деревоподібні форми, епіфіти. Дрібні одно-статеві, рідко двостатеві квітки ароїдних зібрані в початок, прикри-тий листком, т. з. покривалом. Плід — ягода.

Білокрильник болотяний, образки болотяні (*Calla palustris*), — багаторічна трав'яниста рослина з повзучим кореневищем і серце-видними загостреними листками на довгих черешках. Квіти двоста-теві, без оцвітини, зібрані в початок, обгорнений покривалом. Плід ягодоподібний, червоний. Образки поширені на Поліссі. Ростуть на болотах і грузьких берегах річок. Вид отруйний (рис. 10.45).

Рід лепеха (*Asorus*) включає багаторічні трави з повзучим коре-невищем і довгими (1 м) мечовидними листками.



Рис. 10.45. Ароїдні: 1 – образки болотні (*Calla palustris*), 2 – лепеха звичайна (*Acorus calamus*)

Квітки дрібні, двостатеві, зеленувато-жовтуваті, зібрані в початок. Лепеха звичайна (*A. calamus*) поширена в Європі, Азії, Пн. Америці. Рoste на болотах, по берегах річок і озер.

Плоди (багатонасінна ягода) утворює лише на батьківщині, оскільки там є відповідні комахи-запилювачі; в інших місцях розмножується вегетативно.

Кореневище лепехи містить ефірну олію; застосовується в медицині, парфумерії та лікерному виробництві.

Порядок рогозоцвіті (*Typhales*)

Родина Рогозові (Typhaceae)

включає багаторічні трав'янисті рослини, поширені вздовж берегів водойм.

Рогіз (*Typha*) — єдиний рід рослин родини. Це високі (до 3 м) водяні або болотяні однодомні трав'янисті рослини з потовщеним повзучим кореневищем. Листки великі, лінійні з довгими піхвами.

Рис. 10.46. Рогозові: а – рогіз широколистий (*Typha latifolia*); б – суцвіття: 1 – рогозу вузьколистого (*T. angustifolia*); 2 – р. широколистого (*T. latifolia*)



Квіти одностатеві, без оцвітини, зібрані на верхівці стебла в колосовидне циліндричне суцвіття. Плоди дрібні, горішковидні.

В Україні — 5 видів, найпоширеніші — рогіз широколистий (*T. latifolia*) і вузьколистий (*T. angustifolia*), які часом утворюють зарості на великих площах.

Родина їжачоголівкові (*Sparganiaceae*) включає лише один рід — їжача голівка (*Sparganium*), який об'єднує багаторічні трав'янисті однодомні рослини (20 видів). Листки лінійні, кореневища повзучі. Квіти одностатеві в щільних голівках; верхні голівки складені з чоловічих квіток, нижні — з жіночих. Плід — кістянка. Ростуть на болотах, у водоймах, а також на їхніх берегах. В Україні — 5 видів, найпоширеніші — їжачі голівки пряма (*S. erectum*) і маленька (*S. minimum*).

До родини **ряскових (*Lemnaceae*)** належить рід ряска (*Lemna*) — це дрібні багаторічні трав'янисті рослини. Стебла мають вигляд круглястих або довгастих пластинок; занурені у воду або плавають на її поверхні.



Рис. 10.47. Їжача голівка пряма (*Sparganium erectum*)

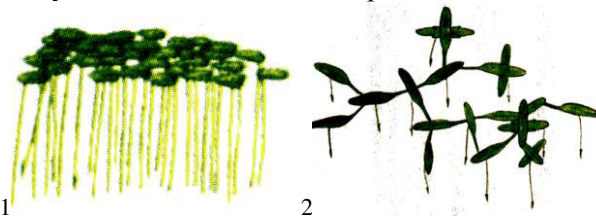


Рис. 10.48. Ряскові: 1 – ряска мала (*Lemna minor*), 2 – триборозенчаста (*L. trisulca*)

Листки у ряскових не розвинені. Корінці нитковидні. Суцвіття з двох тичинкових і однієї маточкової редукованих квіток. Відомо 7 видів, поширених по всій земній кулі, крім Антарктиди. В Україні 3 види — ряски горбата (*L. gibba*), мала (*L. minor*), триборозенчаста (*L. trisulca*). Ряска є поживою для водних тварин.

До родини відносяться також роди спіродела (*Spirodela*) і воль-

фія (*Wolffia*), які теж об'єднують дрібні водні рослини.

Контрольні запитання та завдання

1. Чому покритонасінні вважаються найважливішим ступенем еволюції царства рослин? Морфолого-анатомічні особливості будови і розмноження покритонасінних як приклад досконало-сті пристосування до умов суходолу.
2. Опишіть систематику покритонасінних рослин.
3. Які існують теорії походження квітки?
4. Подайте загальну характеристику класу двосім'ядольних або магноліопсид.
5. Які особливості будови вегетативних і генеративних органів?
6. Опишіть поширення та місце двосім'ядольних рослин у рос-линному покриві України.
7. Яке значення дводольних рослин для сільського господарства і водних біоресурсів України?
8. Охарактеризуйте основні підкласи і родини класу дводоль-них.
9. Підклас магноліїди: родини магнолієві, лататтеві, німфейні, куширові, лотосові.
10. Підклас ранункуліди: родини жовтецеві, макові.
11. Підклас каріофіліди: родини гвоздичні, лободові, гречкові.
12. Підклас діленіїди: родини хрестоцвіті, молочайні, руслицеві, первоцвіті.
13. Підклас розиди: родини росичкові, бобові, розові, столиснико-ві, плакунові, бальзамінові, онагрові, валеріанові, водяногорі-хові, зонтичні.
14. Підклас астериди: родини маренові, тирличеві, складноцвіті.
15. Підклас ламейди: родини водянососонкові, бобівникові, шорст-колисті, губоцвіті, вириницеві, подорожникові, пасльонові, ранникові, пухирникові.
16. Охарактеризуйте основні підкласи і родини з класу однодоль-них.
17. Підклас алісматиди: родини сусакові, частухові, жабурникові, різухові, рдесникові, тризубцеві, рупієві, камкові, шейхцерієві.
18. Підклас ліліїди: родини півникові, ситникові, осокові, зозулин-цеві, злакові. Підклас арециди: родини рогозові, ароїдні, їжачо-голівкові, ряскові.

11. ОСНОВИ ГІДРОЕКОЛОГІЇ РОСЛИН І ФІТОЦЕНОЛОГІЇ

Вивчення рослин і тварин свідчить, що в однотипних умовах існування в них виникають схожі пристосування незалежно від їх систематичної спорідненості. Саме екологічні фактори визначають характер та особливості тих чи інших адаптацій організмів.

Різноманітність екологічних умов і відповідно різноманітність адаптацій організмів стало об'єктивною передумовою створення значної кількості різних екологічних класифікацій і виділення численних екологічних груп організмів. Серед усієї різноманітності екологічних факторів досить важко виділити найважливіші для класифікації. Крім того, використовуючи який-небудь один фактор, неможливо відобразити всі сторони пристосованості організмів до середовища.

Екологічна група – це сукупність організмів різних видів незалежно від їх систематичної належності, що характеризуються подібними адаптаційними особливостями до конкретного екологічного фактора. Екологічна група виділяється, як правило, на основі відношення різних організмів до якогось одного фактора; адаптації організмів до дії комплексу різних екологічних факторів знаходять своє вираження в *життєвій формі* або *екоморфі*.

Екологічні групи рослин можна виділяти за відношенням до різних екологічних факторів.

11.1. Класифікація екологічних факторів

У широкому розумінні *оточуюче середовище (довкілля)* – це сукупність матеріальних тіл, явищ і енергії, які впливають на живий організм. Впливають ці елементи по-різному. Деякі з них практично байдужі для організму рослин (наприклад інертні гази у повітрі). Інші чинять на рослини істотний вплив – це екологічні фактори.

За традиційною (класичною) екологічною класифікацією фактори, які впливають на розвиток усіх живих організмів і рослин у тому числі, розділяють на *абіотичні*, не пов'язані з життєдіяльністю організмів, *біотичні*, обумовлені такою діяльністю, і *антропогенні*, обумовлені діяльністю людини. Одні види легко переносять значні коливання тих або інших факторів середовища, інші, навпаки, можуть існувати в межах невеликих їх змін. Багато чинників, особливо абіотичних, є лімітуючими, тобто тими, які обмежують існу-

вання гідробіонтів.

Абіотичні фактори розділяються на декілька груп:

Кліматичні: світло, температура, повітря (його склад і рухи), вологість ґрунту і повітря, а також опади.

Едафічні (ґрунтові) – механічний і хімічний склад ґрунтів, їх фізичні властивості і ін.

Топографічні (або орографічні) – вплив особливостей рельєфу на рослинність.

Хімічні фактори (мінералізація води і т.д.)

Всі ці чинники неживої природи безпосередньо або опосередковано впливають на наземні рослини. Водні рослини зазнають впливу іншого комплексу факторів водного середовища.

Біотичні фактори – це форми впливу живих організмів один на одного. Кожен організм постійно відчуває на собі прямий чи опосередкований вплив інших істот, вступає у зв'язки з представниками свого виду і інших видів – рослинами, тваринами, мікроорганізмами, залежить від них і сам здійснює на них вплив.

Антропогенні (антропічні) фактори – це форми діяльності людського суспільства, які призводять до зміни природних екосистем як середовища існування інших видів або безпосередньо відбиваються на їх житті.

У ході розвитку людського суспільства спочатку мисливство, а потім сільське господарство, промисловість і транспорт дуже змінили природу планети. Антропогенний вплив на біоту Землі продовжує стрімко зростати.

Реакція рослин на вплив середовища. На несприятливий вплив зовнішнього середовища живий організм реагує або певною дією – *униканням несприятливих впливів* (наприклад, зміною поведінки), або зміною стану і фізіологічних функцій – *набуття витривалості* (толерантності) до негативних чинників. Ці реакції забезпечують виживання виду у несприятливих умовах.

Уникання несприятливих умов більш властиве тваринам, які переміщуються з несприятливого середовища у сприятливе (таксиси, міграції тварин тощо). Вищі рослини можуть переміщувати частини тіла у сприятливіші умови завдяки ростовим реакціям і повільним змінам положення певних частин тіла (наприклад повертанням листків перпендикулярно до напрямку падаючого проміння). Нижчі рослини (водорості) у несприятливих умовах можуть утворювати

спори, які мають міцну оболонку і дуже легкі, можуть переноситися вітром і течіями.

Отже, основна «стратегія життя» рослин – це пластичність структур і функцій, пристосування будови і процесів життєдіяльності до навколишнього середовища.

Ці зміни можуть бути *не спадковими* – модифікаційна мінливість, або *спадковими* – змінами генотипу.

Морфологічні адаптаційні зміни можна побачити на різних рівнях організації – від клітинного до рівня цілого організму (зміна розміру, форми, співвідношення різних органів і ін.)

Фізіологічна і біохімічна пластичність проявляється у зміні хімічного складу, інтенсивності і стійкості фізіологічних процесів.

Адаптація проявляється у динамічній відповідності морфофізіологічної організації і пристосувальних реакцій тварини або рослини до типових і провідних умов середовища, в яких організм формувався. Адаптивна організація забезпечує не лише виживання індивідууму, але й успішне існування виду.

Вплив рослини на середовище. Усі рослини певним чином впливають на навколишнє середовище. Маленькі накипні лишайники на скелях виділяють органічні кислоти у процесі життєдіяльності і таким чином сприяють біологічному вивітрюванню косої неорганічної речовини. Під кроною дерева формується особливий мікроклімат – тінь, нижча температура, інший вміст газів і летких речовин. Ще більший вплив на довкілля мають великі рослинні угруповання. Вони не лише впливають на середовище, але і на інші живі організми і самі зазнають впливу.

Отже, розрізняють два поняття місцезростання рослини і комплексу діючих на неї факторів: *екотоп* – первинний комплекс факторів фізико-географічного середовища; *біотоп* – умови середовища, видозмінені життєдіяльністю живих організмів.

Наприклад, зарості вищих водних рослин негативно впливають на проникнення сонячної радіації в товщу води. Так, у порівнянні з відкритими акваторіями, на поверхню води з рогозом широколистим (50-60 % проективного вкриття) потрапляє 40 %, а з очеретом звичайним (90-95 % проективного вкриття) – тільки 25 % сонячної радіації. Ще менше сонячної енергії проникає в товщу води. Наприклад, на глибину 0,3 м в заростях лепешняка плаваючого із покриттям 90 % поступає 15 %, а при вкритті 60 % – 80 % сонячній енергії.

Поглинання у верхніх шарах води значної частини сонячної радіації різко обмежує розповсюдження в товщі води фотосинтезуючих рослин. Вони можуть розвиватися на відносно невеликій глибині в континентальних водоймах, морях і океанах.

11.2. Екологічні фактори і екологічні групи рослин

Вода як екологічний фактор. Живі організми не можуть існувати без води, вона є їх невід'ємною частиною, займаючи від 40 до 90% об'єму рослин. Вода необхідна для фотосинтезу, транспірації, ферментативної активності, поглинання і переміщення ґрунтового розчину, пластичних речовин, дихання, запліднення. Велику частину рослинної клітини складає вода. Цитоплазма в середньому містить 85—90 % води, і навіть такі багаті ліпідами клітинні органоїди, як хлоропласти і мітохондрії, містять не менше 50 % води. Вода в рослинній клітині існує в двох формах: конституційна вода, зв'язана водневими зв'язками із структурами макромолекул, і резервна вода, не зв'язана, яка міститься у вакуолях. У резервній воді зазвичай розчинені вуглеводи, різні органічні кислоти і т. п., унаслідок чого вона може брати участь в стабілізації внутріклітинного осмотичного тиску.

У різних точках земної кулі співвідношення між надходженням вологи і її витратами нерівномірне. В полярних областях, пустелях, тропіках, поблизу океанів випаровування води досягає великих розмірів. Області, де випаровування перевищує річну суму опадів, а рослини відчувають нестачу вологи, називають *аридними*, а області, де рослини забезпечені вологою, — *гумідними*.

За відношенням до води виділяють такі екологічні групи рослин (гідроморфи): ксерофіти, мезофіти, гігрофіти, гідрофіти, гідатофіти. Між ними можуть бути перехідні форми.

Ксерофіти (гр. *xeros* — сухий) — рослини, що зростають в місцях з недостатнім зволоженням і мають пристосування, які дозволяють їм добувати воду при її нестачі, обмежувати випаровування води або запасати її на період посухи. Ксерофіти краще, ніж інші групи рослин, здатні регулювати водний обмін і тому під час тривалої посухи залишаються в активному стані. Вони поділяються на два основні типи — сукуленти та склерофіти. *Сукуленти* — це м'ясисті рослини з сильно розвинутою водозапасаючою паренхімою в різних органах. Їх коренева система неглибока, але сильно розпрос-

терта. Прикладами сукулентів є: кактуси, кактусовидні молочаї, алое, агави, молодило, очиток, аспарагус. *Склерофіти* — це сухі на вид рослини, часто з вузькими і дрібними листками, які покриті волосками або восковим нальотом. Вони мають добре розвинуту склеренхіму, тому без значних наслідків можуть втрачати до 25% води не в'янувши. Прикладами склерофітів є ковила, тонконіг вузьколистий, костриця овеча, полини та деякі інші рослини).

Мезофіти (гр. *mesos* — середній) — рослини, що потребують для свого розвитку помірного ґрунтового-повітряного зволоження. Це найчисленніша екологічна група, що об'єднує рослини, які можуть переносити нетривалу і не дуже сильну засуху. Це рослини, що зростають при середньому зволоженні, помірному тепловому режимі і досить хорошему забезпеченні мінеральним живленням. Вони мають добре розвинену кореневу систему, швидко ростуть за умов достатньої родючості ґрунту. Тканини листка мезофітів мають стовпчасту і губчасту паренхіму, розвинену сітку жилок, середнього розміру міжклітинники.

За здатністю регулювати свій водний обмін одні з цих рослин подібні до гідрофітів, інші — до посухостійких форм. До цієї групи можна віднести вічнозелені дерева верхніх ярусів тропічних лісів, листопадні дерева саван, літньозелені листяні породи лісів помірних широт, кущі підліску, трав'янисті рослини широколистяних, рослини заплавної і не дуже сухих суходільних лук, пустельні ефемери та ефемероїди, багато бур'янових і більшість культурних рослин.

Гідрофіти (гр. *hydros* – вологий) — рослини вологих місцевостей: боліт, берегів рік та озер, вологих луків і лісів. Вони не переносять дефіциту вологи і не пристосовані до її обмеження. Для них характерним є розвиток гідатод, або водяних продихів, що виділяють краплиннорідку воду. Їх листки часто тонкі, слабо розвинута кутикула, обводненість тканин — до 80%. Найтипівішими гідрофітами є трав'янисті рослини і епіфіти вологих тропічних лісів: епіфітні види папоротей, болотні пальми, папірус та інші рослини, а в наших широтах калюжниця, вовче тіло болотне, болотні осоки, очерет, рогіз та багато інших рослин. Із культурних рослин до гідрофітів належить рис. Характерними особливостями гідрофітів є великі листки з добре розвиненими міжклітинниками, розміщення коренів у поверхневих горизонтах ґрунту, розвиток так званих дихальних коренів. Структура листків і стебел, характерна для гідрофітів, на-

зивається гігроморфною. Ця їх структура разом із слабкою проди-
ховою регуляцією транспірації спричинює швидке в'янення гігрофі-
тів при зменшенні вологості повітря і ґрунту.

Між типовими гігро- і мезофітами є перехідні групи. Це перева-
жно болотні і лучні злаки і осоки, їх відносять до гігрозомефітів.
Болотяні трав'янисті рослини називають також *гелофітами* (рис. 11.1).

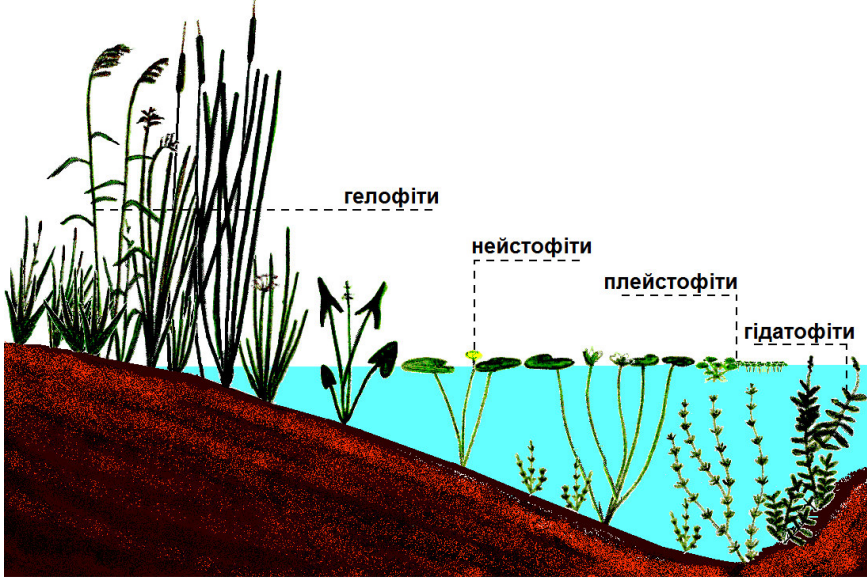


Рис. 11.1. Екологічні групи водних рослин

Гідрофіти (гр. hydro — вода) — це наземно-водні рослини, що частково занурені у воду і зростають вздовж берегів, на мілководді, на болотах. У них краще, ніж в гідатофітів, розвинуті провідні та механічні тканини, добре виражена аеренхіма, досить висока інтенсивність транспірації. До цієї групи відносяться такі рослини, як очерет звичайний, калюжниця болотна, частуха подорожникова, бобівник трилистий та інші види.

Гідатофіти (гр. hidatos — вода, волога + гр. phyton — рослина) — види рослин, що повністю або значною мірою занурені у воду. До групи гідатофітів відносяться такі рослини, як елодея канадська, рдесники, кушир, водяний жовтець, жабурник. Рослини, які повністю занурені у воду, а над поверхнею підносяться лише генеративні органи, називають *еугідатофітами* (рдесники, водопериця, елодея).

Серед гідатофітів є рослини листя яких плаває на поверхні води. Частина з них вільно плаває на поверхні води – *плейстофіти* (ряска мала, спіродела багатокоренева), а інші укорінені – *нейстофіти* (латаття біле, глечики жовті).

Водне середовище має ряд особливостей, до яких у рослин виробились різноманітні пристосування (редукція продихів, добре розвинута аеренхіма, відсутність кутикули тощо). Вищі водні рослини є вторинноводними організмами – наземними рослинами, що пристосувалися до життя у воді. Їх види належать до дуже різних і віддалених одна від одної родин.

До основних пристосувань вищих рослин до водного середовища існування відносяться такі:

- 1) переважання вегетативного розмноження;
- 2) посилений ріст, порівняно з наземними рослинами;
- 3) недорозвинутість або відсутність деревини в стеблах;
- 4) редукція кореневої системи або зміна її функцій;
- 5) порівняно велика площа поверхні тіла для кращого газообміну, відсутність диференціації паренхіми на палісадну і губчасту;
- 6) гетерофілія;
- 7) добре розвинута аеренхіма
- 8) виділення слизу спеціальними залозками, що запобігає вимиванню поживних речовин з рослини;
- 9) переважна більшість ВВР є багаторічниками.

У гідатофітів дуже поширена *гетерофілія* (різнолистість). Листки, що плавають на поверхні води, цілісні й більші за розміром, а занурені у воду — розсічені на дрібні частки, їх епідерміс дуже тонкий, позбавлений кутикули, пластинка тонка, без продихів (рис. 11.2). Плаваючі листки, навпаки, мають складнішу будову, епідерміс верхнього боку листка має кутикулу, велику кількість продихів, а мезофіл диференційований на стовпчасту і губчасту паренхіми.

Коренева система у плаваючих рослин розвинена слабо, листки мають гідатоци.

Водні рослини відрізняються за розміром, і за цією ознакою виділяють дві групи – мікрофіти і макрофіти. *Мікрофіти* – це мікроскопічні водні рослини, водорості. Відповідно, макрофіти – це видимі неозброєним оком водні рослини. *Макрофітами* називають вищі водні рослини і нижчі рослини – макроскопічні водорості (харові, зелені тощо).

У нижчих рослин (водоростей) тіло не розчленоване на органи і тканини, на відміну від вищих, у яких є складно побудовані вегетативні і генеративні органи: стебло, листок, корінь, квітка.

Для більшості водоростей вода — постійне місце існування, проте багато водоростей можуть жити і поза водою. За стійкістю до висихання, серед рослин, що мешкають на суші, виділяють *пойкілогідричні* — не здатні підтримувати постійний вміст води в тканинах, і *гомойогідричні* — здатні підтримувати постійну гідратацію тканин. У пойкилогідричних рослин (синьозелені і деякі зелені водорості) клітини при висиханні стискаються без необоротної зміни ультраструктури і, отже, не втрачають життєздатності. При зволоженні вони відновлюють нормальний метаболізм. Мінімальна вологість, при якій можлива нормальна життєдіяльність таких рослин, різна. Її значення зумовлює, зокрема, розповсюдження аерофітів (повітряних водоростей).

Для гомойогідричних рослин обов'язкова наявність крупної центральної вакуолі, за допомогою якої стабілізується водний запас клітини. Проте клітини з крупними вакуолями в значній мірі втрачають здатність до висихання. До гомойогідричних водоростей відносяться, наприклад, деякі повітряні зелені і жовтозелені водорості (*Ulotrichales*, *Vaucheriales*), що зазвичай поселяються в умовах постійної надмірної зволоженості.

Рух води. Величезну роль в житті водних рослин відіграє рух води. Абсолютно стоячої, нерухомої води не існує, отже, практично всі водні рослини — мешканці текучих вод. У будь-яких континентальних і морських водоймах спостерігається відносний рух водних мас, що забезпечує притік поживних речовин і видалення продуктів життєдіяльності рослин.

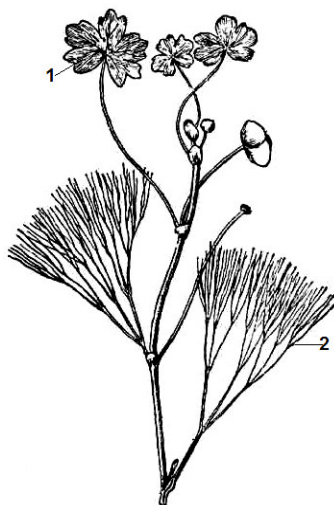


Рис. 11. 2. Гетерофілія у водяного жовтеця: 1 — підводне листя; 2 — надводне листя

Швидкість течії – фактор, який за своєю значимістю прирівнюється до впливу антропогенного забруднення водою. Thienemann A. (1912) році запропонував поділити водні організми за відношенням до швидкості течії на три групи: реофіли, реобіонти та реоксени. До групи *реофілів*, здатних рости при швидкості течії від 0,7 до 1,2 м/с, відносяться лепешняк плаваючий (*Glyceria fluitans*), очерет звичайний (*Phragmites australis*), сусак зонтичний (*Butomus umbellatus*), рдесник злаколистий (*Potamogeton gramineus*), рдесник пронизанолистий (*Potamogeton perfoliatus*), плавун щитолистий (*Nymphoides peltata*). Більшість занурених водних рослин є *реобіонтами*, ростуть в проточних водах (від 0,2 до 0,7 м/с). У стоячих та малопроточних водах переважно зустрічаються *реоксени* – лепеха звичайна (*Acogus calamus*), калюжниця болотна (*Caltha palustris*), плавушник болотний (*Hottonia palustris*).

На ділянках із швидкою течією знижується видова різноманітність до одного-двох пристосованих до таких умов рослин та проективне вкриття до 10-15%. На ділянках з повільною течією зростає гострота конкуренції між водними рослинами, адже тут значно ширший видовий спектр та високе проективне вкриття (до 100%).

Донні *водорості*, що ростуть в умовах проточності, мають переваги в порівнянні з водоростями, що ростуть в малорухливих водах. Один і той же рівень фотосинтезу може бути досягнутий рослинами в умовах течії при меншій освітленості, що сприяє росту більших за розмірами водоростей з великим вмістом поживних речовин. Рух води запобігає осіданню на скелях і каменях мулистих частинок, які заважають закріпленню зачатків водоростей, змиває з поверхні ґрунту тварин, що харчуються водоростями. Хоча при сильній течії або сильному прибої відбувається пошкодження водоростей або відривання їх від ґрунту, рух води перешкоджає поселенню мікрowodоростей і мікроскопічних стадій макрowodоростей. Як правило, місця з інтенсивним рухом води відрізняються значним розвитком донних водоростей.

В Арктиці багаторічні бурі водорості (*Fucus*, *Laminaria*) найлегше знайти біля берега серед валунів і виступів скель, що перешкоджають руху льоду, який може знищити зарості рослин.

Світло. Основне джерело енергії у біосфері – сонячне випромінювання. Енергію світла засвоюють фототрофні організми (вищі і нижчі рослини), перетворюючи її на доступну для консументів фо-

рму – енергію хімічних зв'язків органічних речовин.

Світло необхідне для пересування поживних речовин у рослині, здійснення транспірації та якісних біохімічних перетворень. Енергія сонячного променя витрачається на здійснення морфогенетичних процесів: проростання насіння, закладення і розвиток вузла кущіння у злаків, росту проростків, формування стебел, розвиток квітки, визрівання плодів тощо. Всі ці процеси потребують певної кількості й тривалості освітлення.

Сонячна радіація відіграє виключно важливу роль у функціонуванні водних екосистем. З нею пов'язана поведінка і розселення гідробіонтів у біотопі. Серед гідробіонтів є організми, що інтенсивно розвиваються у верхніх шарах води, куди поступає найбільша кількість сонячної енергії. Це переважно автотрофні організми: водорості, фотосинтетичні бактерії, вищі водні рослини. В процесі фотосинтезу вони запасують велику кількість енергії у вигляді органічної речовини (первинній продукції), яка потім використовується організмами інших трофічних рівнів.

Автотрофні водні організми (водорості, вищі водні рослини) використовують спектр сонячної радіації в діапазоні 380-710 нм. Саме така радіація найадекватніше впливає на фізіологічні процеси, пов'язані з фотосинтезом водних рослин. Ця область спектру називається *фотосинтетично активною радіацією* (ФАР). Пряма сонячна радіація містить 28-43 % ФАР, а розсіяна – 50-60 %.

Світловий промінь, що падає на водну поверхню, крім віддзеркалення і заломлення зазнає дифракції, поляризації і спектрального розщеплення. Крім того, він поглинається під час проходження крізь товщу води і відбивається від завислих у воді частинок, унаслідок чого на різні горизонти доводиться різна кількість сонячної енергії, а це обумовлює зниження освітленості з глибиною.

Важливою з екологічного погляду властивістю води є здатність пропускати сонячне світло. Вона залежить від кольору води і її прозорості. Остання визначається молекулярною структурою і концентрацією розчинених органічних, переважно забарвлених (гумінові кислоти, фульвокислоти і т. п.), речовин, завислих частинок і планктонних організмів.

Верхній шар води, в який проникає достатня кількість світла для синтезу рослинами органічної речовини з використанням сонячної енергії, називається *фотичним*, нижній шар, куди не поступає соня-

чна енергія, – *афотичним*. Зона проникнення світла, в якій інтенсивність фотосинтезу перевищує інтенсивність дихання рослин, має назву *евфотичної зони*. Її нижня межа, де фотосинтез врівноважує інтенсивність дихання, називається *компенсаційним горизонтом*.

У воді найінтенсивніше поглинаються довгі хвилі сонячної радіації, яка найбільш важлива для фотобіологічних процесів. Крізь товщу прісних і морських вод проникає переважно випромінювання блакитної частини спектру з довжиною хвилі 475-480 нм. У процесі фотобіологічних реакцій енергія сонячної радіації поглинається дискретними частинками, що називаються *фотонами*, або *квантами*. Фотосинтез у бактерій протікає в спектральному діапазоні 400-900 нм, вищих зелених рослин – 400-700 нм, водоростей – 400-660 нм. Якщо хвилі коротше 300 нм, порушується молекулярна структура білків і нуклеїнових кислот і відповідно — нормальне функціонування живих систем. От чому представляють загрозу для біосфери зменшення і розриви озонового шару, який затримує проникнення на Землю саме таких квантів сонячного випромінювання.

За відношенням до світла виділяють декілька екологічних груп рослин, або *геліоморф*: геліофіти (гр. helios — сонце + гр. phyton — рослина) — світлолюбні рослини, що віддають перевагу яскраво освітленим місцям зростання; сціофіти (гр. scia — тінь) — тіневитривалі рослини, що здатні переносити значне затінення; геліосціофіти — рослини, які добре ростуть на освітлених місцях, але можуть переносити більше чи менше затінення.

Світлолюбні рослини, або *геліофіти*, з оптимальним розвитком при повному освітленні. Ці види погано переносять навіть незначне затінення – лепеха звичайна (*Acorus calamus*), частуха подорожникова (*Alisma plantago-aquatica*), сусак зонтичний (*Butomus umbellatus*), півники водяні (*Iris pseudacorus*), лотос горіхоносний (*Nelumbo nucifera*), глечики жовті (*Nuphar lutea*), латаття біле (*Nymphaea alba*), рдесники блискучий (*Potamogeton lucens*) і пронизанolistий (*P. perfoliatus*), спіродела багатокоренева (*Spirodela polyrrhiza*).

Тіньові рослини, або *сціофіти*, з оптимальним розвитком в межах від 1/10 до 1/3 повного освітлення. З водних рослин сціофітами є образки болотні (*Calla palustris*), кушир занурений (*Ceratophyllum demersum*), хвощ річковий (*Equisetum fluviatile*), молодильник озерний (*Isoetes lacustris*), м'ята водяна (*Mentha aquatica*), пухирник зви-

чайний (*Utricularia vulgaris*).

Тиньовитривалі рослини, або **геліосціофіти**, різного ступеня. До цього типу належать види, що краще ростуть при освітленні, але здатні переносити затінення без особливого пригнічення – альдрованда пухирчаста (*Aldrovanda vesiculosa*), меч-трава болотна (*Cladium mariscus*), вовче тіло болотне (*Comarum palustre*), елодея канадська (*Elodea canadensis*), лепешняк великий (*Glyceria maxima*), ряска триборозенчаста (*Lemna trisulca*), рдесник плаваючий (*Potamogeton natans*), сальвінія плаваюча (*Salvinia natans*).

Водорості, особливо мікроскопічні, характеризуються найвищим ККД засвоєння світлової енергії у порівнянні з іншими фотосинтезуючими організмами. Багато видів здатні до міксотрофізму і ефектної утилізації світла низької інтенсивності.

Водорості по відношенню до світла поділяють на дві групи: геліофільні і геліофобні.

Геліофільні (світлолюбні) водорості потребують значної кількості світла для нормальної життєдіяльності і фотосинтезу. До них відносяться більшість синьозелених і значна кількість зелених водоростей, що масово розвиваються в літній час у поверхневих шарах води.

Геліофобні водорості пристосовані до умов низької освітленості. Наприклад, більшість діатомових водоростей уникають яскраво освітленого поверхневого шару води і в малопрозорих водах озер інтенсивно розвивається на глибині 2-3 м, а в прозорих водах морів — на глибині 10-15 м.

У водоростей різних відділів залежно від складу пігментів — фоторецепторів, максимальна інтенсивність фотосинтезу спостерігається при різній довжині світлових хвиль. У наземних умовах якісні характеристики світла досить постійні, так само як інтенсивність фотосинтезу. При проходженні крізь воду світло червоної і синьої області спектру поглинається і на глибину проникає зеленувате світло, що слабо сприймається хлорофілом. Тому там виживають в основному червоні і бурі водорості, що мають додаткові фотосинтезуючі пігменти (фікоціани, фікоеритрини тощо), здатні використовувати енергію зеленого світла. Це зумовлює вертикальний розподіл водоростей в морях і океанах: у приповерхневих шарах, як правило, переважають зелені водорості, глибше — бурі, на найбільш глибоководних ділянках — червоні. Проте подібна закономі-

рність не є абсолютною. Багато водоростей здатні існувати в умовах крайньої низької, не властивої їм, освітленості, а іноді і в повній темряві. При цьому у них можуть відбуватися певні зміни в пігментному складі або в способі живлення. Так, у синьозелених водоростей в умовах низької освітленості пігментний склад може змінюватися у бік переважання фікобілінів, колір трихомів при цьому змінюється від синьо-зеленого до пурпурного. Представники багатьох відділів водоростей (наприклад, евгленові) здатні за відсутності світла і надлишку органічних речовин переходити до сапротрофного способу живлення.

Лише 10% морської води має достатні світлові умови для фотосинтезу. 90% води знаходиться в абсолютній темряві й отримує поживні речовини передусім завдяки опусканню їх із евфотичної зони. Ультрафіолетове та довгохвильове світло проникає на меншу глибину, ніж синьо-зелене. Рослини, що живуть близько від поверхні, наприклад *Ulva* sp., абсорбують частину світла подібно до наземних рослин. Червоні водорості використовують жовто-зелене світло, яке глибоко проникає в воду, за допомогою спеціальних пігментів, які переносять енергію на хлорофіл а.

Абсорбція бактеріальних пігментів проникає далеко в невидимий діапазон світлового випромінювання (рис. 11.3). Продуценти можуть існувати в морських екосистемах завдяки пристосуванню абсорбційної системи до різних світлових зон на глибині до 200 м.

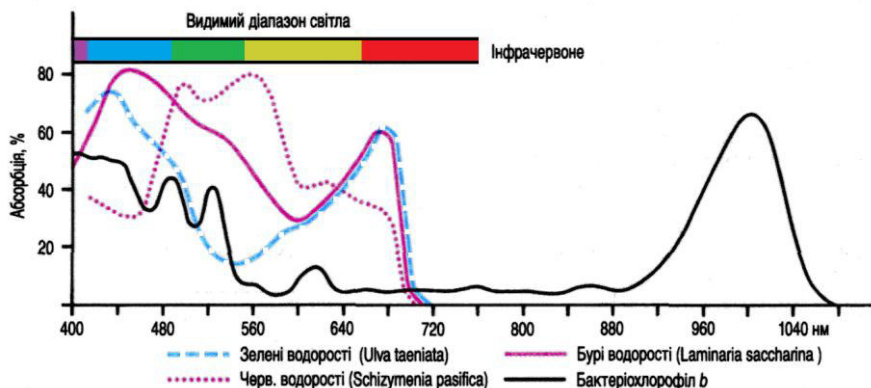


Рис. 11. 3. Абсорбція світла водоростями і бактеріальними пігментами

Інші процеси, що протікають за участю сонячної енергії, не по-

в'язані безпосередньо з перетворенням сонячного світла в енергію хімічних сполук. Світло може виступати як інформативний чинник, що визначає фотоперіодичні реакції рослин, що синхронізують етапи їх репродуктивного циклу, здійснюються за допомогою пігменту фітохром.

Фототаксис – це рух організмів під впливом одностороннього освітлення. У водоростей, найпростіших, деяких багатоклітинних організмів він виражається у переміщенні в більш освітлені ділянки водойм. Найбільш активний фототаксис викликають ультрафіолетові, фіолетові і сині промені сонячного спектру.

Фототропізм виявляється в зміні напрямку росту гідробіонтів у відповідь на односторонню дію світла.

Температура. Водні екосистеми характеризуються повільним охолодженням і нагріванням води внаслідок надзвичайно високої її теплоємності. Це обумовлено витрачанням певної частини теплової енергії на розрив водневих зв'язків в асоційованих молекулах. При значному підвищенні температури повітря вода стає теплішою, але її температура ніколи не досягає атмосферної через високу теплоту пароутворення. У спекотні дні зростає інтенсивність випаровування води, а відповідно і віддача тепла, що запобігає її перегріву. І навпаки, при зниженні температури нижче 0°C і утворенні льоду вивільняється значна кількість тепла, і тому вода охолоджується поволі. Завдяки високій теплоємності води діапазон коливань температури водного середовища, в якому живуть гідробіонти, рідко перевищує 1-35 °C. У порівнянні з гідробіонтами наземні організми вимушені пристосовуватися до значно більшого діапазону коливань температури навколишнього середовища.

Екологічне значення температури у першу чергу проявляється через вплив на розподіл гідробіонтів у водоймах і на швидкість протікання різних життєвих процесів. Види, які живуть в широкому температурному діапазоні, називаються *евритермними* (наприклад, зелені водорості з порядку едогонієвих, стерильні нитки яких можна знайти в дрібних водоймах з ранньої весни до пізньої осені), а у вузькому – *стенотермними*. До стенотермних відносяться, наприклад, *криофільні* (холодолюбні) водорості, що ростуть тільки при температурах, близьких до точки замерзання води. Серед *криофільних* водоростей переважають зелені, синьозелені і діатомові. Розвиваючись у масовій кількості, вони можуть викликати зелене, жовте,

блакитне, червоне, коричневе, буре або чорне «цвітіння» снігу або льоду. Зелене забарвлення снігу викликає *Raphidonema nivale*, червоне — *Chlamydomonas nivalis*, коричневе — *Ancydonema nordenskiöldii*. Ці водорості знаходяться в поверхневих шарах снігу або льоду та інтенсивно розмножуються при температурі близько 0°C. Лише небагато з них мають стадії спокою, більшість позбавлені будь-яких спеціальних морфологічних пристосувань для переживання низьких температур.

Ці види об'єднує здатність витримувати замерзання без порушення клітинних структур і потім, при відтаненні, швидко відновлювати вегетацію, використовуючи мінімальну кількість тепла.

Загалом, водоростям властивий, напевно, найширший діапазон температурної стійкості. Вони здатні існувати в крайніх температурних умовах — як на поверхні льоду і снігу, так і в гарячих джерелах, температура яких близька до точки кипіння води.

Термофільні водорості ростуть при температурі води 35—52 °C, а в окремих випадках до 84 °C і вище, нерідко при підвищеному вмісті мінеральних або органічних речовин (забруднені гарячі стічні води заводів, фабрик, електростанцій або атомних станцій). Типовими мешканцями гарячих вод є ціанеї, у меншій мірі — діатомові і деякі зелені водорості. Специфічно термофільних видів небагато. Більшість водоростей, виявлених в гарячих джерелах, здатні витримувати високі температури, але краще розвиваються в умовах звичайних температур, тобто по суті є *мезотермними* видами.

Відношення водоростей до температурного чинника впливає на їх вертикальний розподіл у водоймах. У різних водоймах і водотоках унаслідок поглинання сонячного випромінювання верхніми шарами води прогріваються тільки ці шари. Тепла вода має меншу густину, ніж холодна, а течії, що викликаються вітром, вирівнюють її густину тільки до певної глибини. З початком вегетаційного сезону, сезону інтенсивного сонячного випромінювання, в достатньо глибоких континентальних непроточних водоймах виникає дуже стійка температурна стратифікація водної товщі. У цих водоймах утворюються обмежені один від одного маси води: теплий і легкий поверхневий шар — *епілімніон* і під ним маса холоднішої і щільнішої води — *гіполімніон*. Восени вода у водоймі охолоджується і температурна стратифікація зникає. У морях і океанах також є постійний шар температурного стрибка. Водорості можуть розвиватися тільки

в епілімніоні (а саме в евфотичній зоні), причому найбільш теплолюбиві і світлолюбні організми поселяються в поверхневих шарах води, що добре прогріваються.

Вплив температури на водорості, що розвиваються у водному середовищі, дуже великий. Саме температура визначає їх географічне розповсюдження. Так, види бурої водорості роду *Lessonia* зустрічаються тільки в межах літньої ізотерми 10 °С, види родів *Laminaria*, *Agarum*, *Alaria* не перетинають літньої ізотерми 20 °С, деякі види *Sargassum* мешкають тільки при температурі 22—23 °С (Саргасове море). В цілому, за винятком широко розповсюджених евртермних видів (наприклад, деякі *Fucales*), у розповсюдженні водоростей спостерігається географічна зональність: конкретні таксони морських водоростей приурочені до певних географічних поясів. Так, крупні бурі водорості (*Macrocystis*) домінують в північних морях. У міру просування на південь помітнішу роль починають відігравати червоні водорості, а бурі відходять на другий план.

Добре виражена географічна зональність і у морських планктонних водоростей. Для морського тропічного фітопланктону характерне значне видове багатство при дуже низькій продуктивності. У планктоні тропічних вод надзвичайно багато представлени дінофітові і золотисті водорості. Води тропіків бідні діатомовими водоростями, які панують у північних морях.

Серед **вищих водних рослин** України є види-термофіли: глечики жовті (*Nuphar lutea*), латаття біле (*Nymphaea alba*), водяний хрін земноводний (*Rorippa amphibia*), сальвінія плаваюча (*Salvinia natans*), вех широколистий (*Sium latifolium*), водяний горіх плаваючий (*Trapa natans*), азола каролінська (*Azolla caroliniana*)/

Хімічний склад води. У воді в розчиненому стані присутні гази і мінеральні солі. Велике екологічне значення має кількість розчиненого у воді **кисню**. Наявність у природних водах розчиненого кисню є необхідною умовою існування більшості гідробіонтів. Кисень потрапляє у воду з повітря і виділяється водною рослинністю в процесі фотосинтезу (фотосинтетична реаерація).

Концентрація кисню в воді залежить від температури та вмісту в воді відновників (серед них проміжних речовин, що утворюються і накопичуються в результаті діяльності мікроорганізмів, які розкладають органічні рештки). Розчинність газу незначна і залежить від температури – при 0° С – 69,5, 10° С – 53,7, 20° С – 43,3 (мг/л). У

солоній воді розчинність кисню на 20% нижча, ніж у прісній. Пере-насиченість киснем можна спостерігати у водних об'єктах багатих на рослинність, яка збагачує їм воду у процесі фотосинтезу.

До факторів, що ведуть до зменшення концентрації розчиненого кисню, належить і дихання живих організмів. Дихання та окиснення проходять в водоймах безперервно, посилюючись з підвищенням температури. А фотосинтез можливий лише за наявності денного світла. Крім того, проникнення кисню з атмосфери відбувається лише за відсутності льодового покриву. В результаті цих процесів існують значні сезонні та добові коливання вмісту розчиненого кисню в воді; мінімуми спостерігаються вночі та взимку на замерзаючих водних об'єктах.

Забезпечення водних рослин життєво необхідним їм киснем ускладнене. Вищі водні рослини пристосувалися до нестачі кисню у водному середовищі формуванням розвинутої системи провітрювання, яка складається тканиною, що містить дуже великі міжклітинники – *аеренхімою*. Часто в ній міжклітинні простори перевищують розміри клітин. Аеренхіма складається з живих тонкостінних клітин. Атмосферне повітря проникає в рослину через продихи або сочевички органів, що перебувають над водою, і по міжклітинниках досягає клітин і тканин органів, яким не вистачає кисню, де і накопичується у великих міжклітинниках (рис. 11.4).

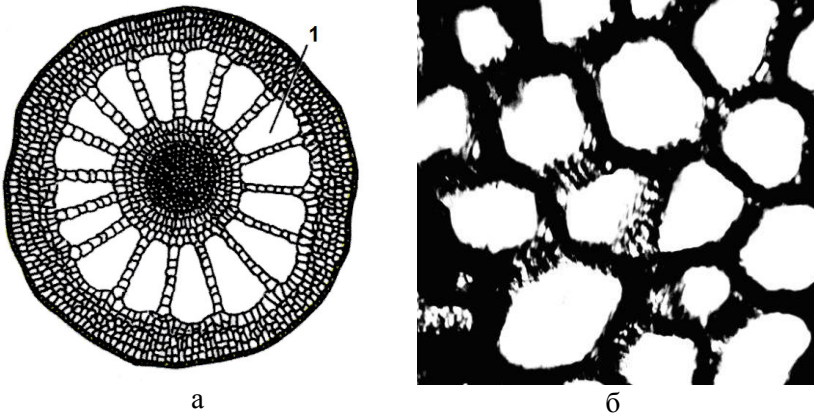


Рис. 11. 4. Аеренхіма: а – зріз стебла водопериці, б – зріз листка їжачої голівки

В умовах глибоководних об'єктів, особливо Світового океану, з добре розвинутим термоклинном, надлишковий кисень, який проду-

кується фітопланктоном, виділяється в атмосферу.

Внутрішні водні об'єкти звичайно належать до числа споживачів, а не продуцентів кисню. Частково такий негативний баланс складається тому, що в умовах антропогенного тиску багато забруднюючих речовин в процесі окиснення є додатковими споживачами кисню.

Велике значення для життя рослин має **вуглекислий газ**. Він є умовою існування рослин і необхідний для фотосинтезу. У прісній і особливо морській воді значна кількість вуглекислого газу. Наприклад, у морській воді його міститься від 40-50 см³/л (у вільній або зв'язаній формі, що в 150 разів перевищує його концентрацію в атмосферному повітрі). Багато занурених гідрофітів здатні поглинати вуглець із води лише у формі CO₂, наприклад, мохоподібні, а гелофіти – з атмосфери.

Солоність і мінеральний склад води – це найважливіші чинники, що впливають на розподіл водоростей і вищих рослин.

Мінералізація морських (океанічних) вод визначається, в основному, хлоридами натрію і магнію. У одному кубічному кілометрі морської води міститься близько 35 млн. т твердих речовин, зокрема 19,8 млн. т хлориду натрію, 9,5 млн. т магнію, 6,3 млн. т сірки, 31,0 тис. т бром, 3,9 тис. т алюмінію, 79,3 т марганцю, 79,3 т міді, 11,1 т урану, 3,8 т молібдену і ін.

На відміну від океанічних і морських вод, прісні води річок, озер, водосховищ і інших водних об'єктів менш насичені розчиненими солями і містять переважно карбонати.

Залежно від солестійкості водоростей, серед них виділяють *олігогалінні, мезогалінні, евгалінні, ультрагалінні, прісноводні* і інші види. Видове багатство (чисельність видів) тісно пов'язане з солоністю води.

Практично в кожному з відділів **водоростей** можна знайти види, здатні мешкати в умовах крайнього засолення, і види, що живуть у водоймах з дуже низькою мінералізацією. Так, синьозелені водорості — в переважній більшості прісноводні організми, проте серед них є види, здатні розвиватися в ультрагалінних водоймах. Серед типово морських мешканців — золотистих водоростей порядку коколітофорид (*Coccolithophoridales*) — зустрічаються види, поширені і в континентальних водоймах з дуже низькою мінералізацією. Діатомові водорості поширені і в морських, і в континентальних водой-

мах; вони зустрічаються в умовах з різною солоністю. Проте конкретні види діатомових нерідко розвиваються тільки при певній солоності і настільки чутливі до її змін, що можуть бути використані як індикаторні організми.

Дуже чутливі до змін солоності і бурі водорості. Багато з них не може рости навіть при незначному опрісненні, тому вони бідно представлені у водах Балтійського моря з порівняно низькою солоністю. Схожу залежність від солоності водойм проявляють і червоні водорості: у Середземному морі (солоність 37—39 ‰) виявлено більше 300 видів червоних водоростей, в Чорному (17—18 ‰) — 129, в Каспійському (10 ‰) — 22. Зелені водорості переважно прісноводні організми, лише 10 % з них зустрічаються в морях. Проте серед них є види, здатні витримувати значне засолення і навіть викликати «цвітіння» ультрагалинних водойм (наприклад, *Dunaliella salina*, *Asteromonas gracilis*).

Таким чином, водоростям в цілому властива дуже широка амплітуда солестійкості. Що стосується конкретних видів, то небагато з них здатні існувати у водоймах з різною солоністю, тобто більшість водоростей — *стеногалинні* види. *Евригалинних* видів, здатних існувати при різній солоності, порівняно небагато (наприклад, *Bangia*, *Enteromorpha*, *Dunaliella*).

При полімеризації високоактивних дрібних молекул в макромолекули (наприклад, при перетворенні глюкози на крохмаль) і при зворотному процесі — гідролізі високомолекулярних з'єднань, осмотичний тиск в клітині здатний швидко змінюватися. Цей механізм забезпечує стійкість окремих видів водоростей до висихання і до різких коливань солоності води.

Водорості солоних водойм — *галобіонти*, — ростуть при підвищеній концентрації у воді солей, що досягає 285 г/л в озерах з переважанням кухонної солі і 347 г/л в глауберових озерах. У міру збільшення солоності кількість видів водоростей зменшується; дуже високу солоність переносять лише небагато з них. У пересолених (гіпергалинних) водоймах переважають одноклітинні рухомі зелені водорості — гіпергалоби, клітини яких позбавлені оболонки і оточені лише плазмалею (види родів *Dunaliella*, *Asteromonas*, *Pedinomonas*). Ці водорості відрізняються підвищеним вмістом хлориду натрію в протоплазмі, високим внутріклітинним осмотичним тиском (до $250 \cdot 10^3$ ГПа), накопиченням в клітинах каротиноїдів і

гліцерину, високою лабільністю ферментних систем і обмінних процесів. У солоних водоймах півдня України вони нерідко розвиваються в масовій кількості, викликаючи червоне або зелене «цвітіння» солоних водойм.

Більшість видів *судинних макрофітів* дуже чутливі до концентрації солі у воді. Але очерет звичайний, наприклад, відноситься до видів, які здатні рости в умовах значного засолення, – *галофітів*. Вид росте по берегах морів і заток, солених озер і інших солонуватоводних водойм, часто на околицях солончаків. Очерет звичайний росте в умовах хлоридного (до 2,5-3%) і сульфатного (до 5%) засолення. Відмирає на другий рік лише в умовах сильного хлоридного засолення (до 5%).

Екстремально галофільний вид – рдесник гребінчастий (*Potamogeton pectinatus*), виявлено на ділянках, де солоність складала 16-17 ‰.

До групи глікогалофітів відносяться руппія морська, камка морська (*Zostera marina*), камка мала (*Zostera nana*).

До галофобів відноситься плавушник болотний (*Hottonia palustris*).

Кислотність води. Ефект підвищеної концентрації в воді і в ґрунті іонів водню здійснює на рослини токсичний ефект, обмежуючи поглинання кореневими системами біогенних елементів. В кислом середовищі підвищується розчинність токсичних речовин. Підкислення середовища призводить до зміни гідробіоценозів, заміни видів судинних рослин на мохоподібні, що має наслідком зміну складу та властивостей ґрунту під рослинами, а у деяких випадках призводить до заболочування місцевості.

Кислотність води має велике значення для життєдіяльності *водоростей*. За відношенням до кислотності середовища виділяють види, що живуть в лужних водах — *алкалофіли (базофіли)* і живуть у кислих водах, при низьких значеннях рН — *ацидофіли*. Ацидофілами, наприклад, є більшість десмідієвих (*Desmidiaceae*). Найбільше видове багатство десмідієвих водоростей спостерігається в евтрофних і мезотрофних болотах, в умовах зниженої кислотності, проте деякі десмідієві можуть зустрічатися і в лужних водах з високою мінералізацією (наприклад, *Closterum acerosum*, *C. leibleinii*). Харові, навпаки, переважно алкалофіли. Їх найбільша видова різноманітність спостерігається в слаболужних водах, проте деякі з них

(*Chara vulgaris*) розвиваються і в кислих водах, при рН 5,0.

Більшість вищих водних рослин віддають перевагу нейтральному середовищу. До *ацидофілів* належать мохи (р. *Sphagnum*), настурція лікарська (*Nasturtium officinale*), жовтець язиколістий (*Ranunculus lingua*), щавель прибережний (*Rumex hydrolapathum*), водяний різак алоевидий (*Stratiotes aloides*), осока пухирчаста (*Carex vesicaria*), бобівник трилистий (*Menyanthes trifoliata*), мох сфагнум, слабкий ацидофіл – глечики жовті (*Nuphar lutea*), ситник бульбистий (*Juncus bulbosus*). До *базифілів* належать водяні жовтеці – водний (*Batrachium aquatile*) і закручений (*B. circinatum*), елодея канадська (*Elodea canadensis*), кушир напівзанурений (*Ceratophyllum submersum*), перстач гусячий (*Potentilla anserina*), рдесник гребінчастий (*Potamogeton pectinatus*) і ін. **Індиферентні** види можуть рости при різних значеннях рН — їжача голівка мала (*Sparganium minimum*), рогіз вузьколистий (*Typha angustifolia*).

Біогенні речовини. Наявність в середовищі макро- і мікроелементів, що є необхідними компонентами тіла водних рослин, має вирішальне значення для інтенсивності їх розвитку. Концентрація мінеральних елементів у звичайній природній воді досить низька, тому коефіцієнт накопичення (відношення елементів у біоті і природній воді) складає декілька порядків.

Елементи і їх сполуки, що відносяться до **макроелементів**, потрібні організмам у порівняно великих кількостях. Наприклад, азот входить до складу всіх білкових молекул.

За вибагливістю до **азотного живлення** рослини діляться на нітрифілів і нітрифобів.

Нітрифіли — рослини, що вимагають для свого розвитку багато легкозасвоюваних сполук азоту. Типовими нітрифілами є плавушник болотний (*Hottonia palustris*) і ряска триборозенчаста (*Lemna trisulca*), помірним нітрифілом є жабурник звичайний (*Hydrocharis morsus-ranae*).

Нітрифоби — рослини, що уникають багатого азотного живлення. Вони мало вибагливі до азотних сполук і розвиваються там, де цей елемент у мінімумі.

Кальцій необхідний для обміну речовин у рослині. Він нейтралізує отруйні властивості щавлевої кислоти, знижує кислотність ґрунтового розчину, чим сприяє росту рослин. Відсутність або ж нестача кальцію в ґрунті порушує фізіологічні процеси життєдіяльності

рослин, зумовлює карбонатний хлороз. Цей елемент у великих кількостях використовується морськими і прісноводними водоростями, що відкладають навколо тіла «чохли» з солей кальцію (деякі червоні і харові водорості).

За відношенням до кальцію рослини діляться на такі екологічні групи: кальцифіли, кальцифоби та індіферентні.

Кальцифіли — рослини, вибагливі до вмісту кальцію в середовищі. Серед судинних макрофітів до кальцифілів належить елодея канадська.

Кальцифоби — рослини, що уникають багатого карбонатного живлення. До них належать сфагнові мохи, водяний горіх плаваючий (*Typha patans*) і ін.

Індіферентні — рослини, байдужі до наявності кальцію в середовищі (грунті).

Мікроелементи необхідні рослинам в дуже малих кількостях, але мають величезне значення для їх життя, оскільки входять до складу багатьох життєво важливих ферментів. Причому при невеликій потребі рослин в мікроелементах їх вміст в навколишньому середовищі також малий. Мікроелементи нерідко виступають як лімітуючі чинники. До них відносяться 10 елементів: Fe, Mn, Zn, Cu, B, Si, Mo, Cl, V, Co (залізо, марганець, цинк, мідь, бор, кремній, молібден, хлор, ванадій і кобальт).

Такі елементи, як мідь, марганець, цинк, фтор, що зустрічаються в водоймах у малих кількостях, відіграють значну роль у житті водних організмів (вплив на ріст, дихання, обмін, харчування, розмноження та ін.) При збільшенні вмісту цих речовин у воді до певних концентрацій, вони стають токсичними для гідробіонтів.

В організмі рослин мідь входить до складу ферментів-оксидаз та білка пластоціаніну. Надлишок сполук міді має токсичну дію. Занурені рослини накопичують важкі метали (Mn, Cu, Cr) в 4-9 разів більше, ніж повітряно-водні.

Іони заліза та марганцю зустрічаються в природних водах у вигляді гідрокарбонатів, сульфатів, хлоридів, фосфатів, а залізо також у гуміновому комплексі. Нестача заліза у ґрунті або порушення його засвоєння затримують розвиток рослин, призводять до виникнення хлорозів та інших патологічних аномалій. Несприятливо впливає на рослини і надлишок заліза.

Водорості різних відділів мають неоднакові потреби в макро- і

мікроелементах. Так, для нормального розвитку діатомових водоростей необхідні досить значні кількості кремнію, який використовується для побудови їх панцирю. За відсутності або нестачі кремнію панцирі діатомових стоншуються.

11.3. Екологічне значення біотичних факторів

Між живими організмами, що населяють атмосферу, літосферу і гідросферу, складаються відносини, при яких кожний з компонентів впливає на інші безпосередньо або внаслідок зміни екологічного середовища і виступає в ролі біотичного фактора. Тому всю сукупність різноманітних і опосередкованих впливів рослин, тварин і мікроорганізмів один на одного називають біотичними факторами. Вони надзвичайно різноманітні і включають фітогенні, зоогенні і мікробогенні дії, серед яких виникають прямі й опосередковані, антагоністичні і симбіотичні відносини, механічні й хімічні дії.

Фітогенні фактори – впливи інших рослин-співмешканців: прямий (механічні контакти, симбіоз, паразитизм, поселення епіфітів), так і опосередкований (фітогенні зміни середовища існування рослин – виявляються у формі перехоплення води, поживних речовин ґрунту, вуглекислого газу та світла, необхідних для фотосинтезу тощо).

Зоогенні фактори – вплив тварин (поїдання, витоπτування і інші механічні впливи, запилення квітів, розповсюдження насіння, опосередкований вплив на середовище).

Мікогенні фактори – вплив грибів (паразитів і симбіонтів).

Водний фітоценоз відзначається специфічним видовим складом, який включає вищі й нижчі рослини. Між ними створюються складні фітоценотичні взаємовідносини, які викликаються *фітогенними факторами*.

Серед представників рослинного царства є види, що належать до факультативних або облігатних гетеротрофів, які одержують готову органічну речовину. До них належать сапрофіти, паразити та комахоїдні рослини.

Сапрофітний спосіб живлення передбачає використання органічної речовини відмерлих залишків рослин і тварин. Цей спосіб живлення широко відомий у водоростей, але трапляється й у покритонасінних.

Паразитизм рослин — одна з форм співжиття різних організмів,

з яких один, втративши здатність до синтезу органічних речовин, живе за рахунок іншого. Паразитизм буває постійний і тимчасовий. Паразити поселяються на поверхні або в середині тіла рослини і живляться її соками. Вони позбавлені справжньої кореневої системи або ж вона дуже редукована, і замість неї утворюються кореневі присоски, за допомогою яких паразити поглинають воду, пластичні речовини, вітаміни. Серед паразитів є бактерії, гриби і квіткові рослини.

Флора покритонасінних включає чимало паразитних і напівпаразитних видів. До цієї групи належать види повитиці, вовчкових і петрів хрест. Вони паразитують на трав'яних і чагарникових рослинах, а деякі на деревах.

Напівпаразитами називаються рослини, що поселяються на інших рослинах, за рахунок яких частково живляться, частково самостійно виробляють поживні речовини (льонолижник, ремнецвітник європейський, омела біла і ін.).

Рослини істотно впливають на тварин. Відомо понад 500 видів рослин, які живляться за рахунок тварин, зокрема комах. Вони створюють специфічну групу комахоїдних рослин. Це зелені рослини, які мають спеціальні пристосування для ловлі й перетравлювання різних дрібних тварин, найчастіше комах. Так вони доповнюють своє автотрофне живлення однією з форм гетеротрофного живлення. Найчастіше такі рослини трапляються на ґрунтах, де замало азоту, тому готова органічна речовина для них насамперед є джерелом азотного живлення. Такі рослини приваблюють комах певним забарвленням, запахом, солодкими виділеннями, захоплюють їх специфічними ловильними механізмами пасивного або активного типу, а потім виділяють спеціальні ферменти, які забезпечують внутрішньоклітинне перетравлення.

В Україні трапляються комахоїдні рослини з родини росичкових – росички (*Drosera rotundifolia*, *D. longifolia*). У росички є речовини, які характеризуються паралітичною дією на комах (рис. 11.5). Після прилипання бічні волоски росички нахилиються до жертви і виділення посилюється.

Листки росички мають хлорофіл і здійснюють фотосинтез. Якщо ж цю рослину позбавити тваринної їжі, вона хоча і не гине, проте розвивається дуже повільно. Процес всмоктування продуктів розкладу забезпечується видільними залозами, що з'єднані з провідною

системою рослини.

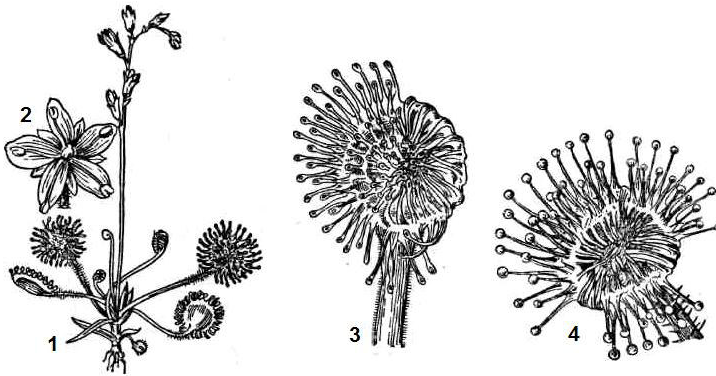


Рис. 11.5. Росичка круглолиста (*Drosera rotundifolia*):

1 – загальний вигляд, 2 – квітка, 3 – окремий листок, 4 – половина війок заломлена до центру, де знаходиться комаха

Специфічні ловильні апарати мають пухирники (*Utricularia*). Це розгалужені прикореневі листки, що мають глечикоподібну форму (рис. 11.6). Вздовж країв вони мають щетинки, які заважають комасі вийти з ловильного апарату. Комаха, що потрапила в ловильний апарат, гине і розчиняється під дією ферментів, що виділяються листком, а її соки поглинаються всмоктуючими клітинами, які вистилають стінки пастки.

Відомо більш як 400 видів покритонасінних рослин, здатних одержувати поживні речовини подібним способом.

Симбіоз рослин — це форма співіснування різних організмів, від якого обидва компоненти одержують взаємну користь. Симбіоз дуже поширений у природі і буває облігатний і факультативний.

Облігатний симбіоз виявляється між бобовими рослинами і вільноіснуючими азотфіксуючими. Бульбочкові бактерії зв'язують вільний азот повітря в солі азотної кислоти, які доступні для споживання вищими рослинами. Самі ж бактерії в процесі життєдіяльності одержують від бобових готові органічні речовини. Ці симбіотичні відношення між рослинними організмами людина використовує в практичній діяльності. Посіви бобових збагачують ґрунт на азот, потім ці площі використовуються для сівби злакових, які позбавлені цієї можливості.

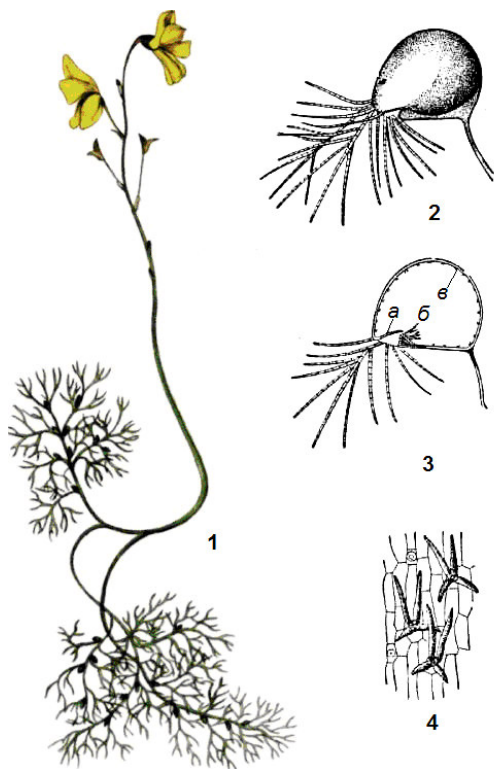


Рис. 11.6. Пухирник (Utricularia)

1 – загальний вигляд; на підводному стеблі розвиваються у великій кількості дрібні бульбашки;
 2 – бульбашка в збільшеному вигляді; 3 – бульбашка в розрізі — видно клапан (а), вії (б) і всмоктуючі клітини (в);
 4 – всмоктуючі клітини при великому збільшенні

Мікориза — це співжиття, асоціація кореня вищих рослин і непато­генного гриба. Мікотрофний тип живлення характерний для рос­лин, які мають мікоризу на коренях і добувають поживні речовини із ґрунту за допомогою гіфів грибів, симбіотично зв'язаних з коре­невою системою.

За таких взаємовідносин обидва партнери приносять користь один одному. До симбіозу з грибами здатні більшість деревних і багато трав'янистих рослин. Як правило, гриби інфікують молоді корені. При цьому кореневі волоски в них не розвиваються. Гриб одержує від вищої рослини органічні речовини і своєю чергою за­безпечує доступність для рослин води та мінеральних речовин. Гриб допомагає вищій рослині у засвоєнні важкодоступних речовин гумусу. Своєю ферментативною системою гриб сприяє обміну вуг­леводів, активізує діяльність ферментів вищих рослин. Явище міко­ризи дуже поширене у природі.

Особливий інтерес представляють випадки співжиття *водоростей* з іншими організмами. Найчастіше водорості використовують живі організми як субстрат. За характером субстрату, на якому поселяються водорості обростань, серед них виділяють *епіфіти*, що поселяються на рослинах, і *епізоїти*, що живуть на тваринах. Так, на вапнякових черепашках молюсків можна зустріти види родів *Cladophora* або *Oedogonium*, в обростаннях губок звичайні деякі зелені, синьозелені і діатомові водорості. В угрупованнях обростань між рослиною-господарем і рослиною, що утворює обростання, встановлюються неміцні і короткочасні зв'язки.

Водорості можуть жити також в тканинах інших організмів — за межами клітини (у слизі, міжклітинниках водоростей, іноді в оболонках мертвих клітин), і внутріклітинно. Водорості, що живуть в тканинах або в клітинах інших організмів, називають *ендофітами*. Позаклітинні і внутріклітинні ендоефіти з числа водоростей утворюють досить складні симбіози — *ендосимбіози*. Для них характерна наявність постійних і міцних зв'язків між партнерами. Ендосимбіонтами можуть бути різні водорості — синьозелені, зелені, бурі, червоні та інші, але найчастіше зустрічаються ендосимбіози одноклітинних зелених і жовтозелених водоростей з одноклітинними тваринами. Водорості, що беруть участь в них, мають назву зоохлорел і зооксантел.

Жовтозелені і зелені водорості утворюють ендосимбіози і з багатоклітинними організмами — прісноводними губками, гідрами і ін. Своєрідні ендосимбіози синьозелених водоростей з найпростішими і деякими іншими організмами одержали назву синціанозів. При цьому виникає морфологічний комплекс, який називають ціаномом, а синьозелені водорості в ньому — ціанелами.

Вищий ступінь розвитку симбіотичних відносин характеризується строгою постійністю компонентів симбіотичної системи. Наприклад, у тілі прісноводної папороті азолли (*Azolla filiculoides*), незалежно від того, де б вона не розвивалася, завжди поселяються колонії певного виду — *Anabaena azollae*. Всі спроби зараження азолли представниками інших родів або видів синьозелених водоростей успіху не мали. Це свідчить про те, що між учасниками даного симбіозу існує специфічний фізіологічний взаємозв'язок.

Ендосимбіотичний спосіб життя, як правило, призводить до зміни зовнішнього вигляду учасників симбіозу. Так, у синьозеленої

водорості *Arhanocapsa*, що живе в тканинах морської губки *Aplisilla*, товщина оболонки значно менша, ніж у вільноживучих видів синьозелених водоростей. Ще серйознішим змін зазнають водорості — внутріклітинні ендосимбіонти: вони втрачають оболонку, будова їх джгутиків спрощується, зникає стигма, так що часто стає неможливим встановити таксономічну належність водорості.

Серед симбіозів, що утворюються водоростями, найбільший інтерес представляє їх симбіоз з грибами, в результаті якого виникла своєрідна група рослинних організмів — лишайники. Цей симбіоз демонструє унікальну біологічну єдність, яка призвела до появи принципово нового організму. Разом з тим кожен партнер симбіозу лишайника зберігає риси тієї групи організмів, до якої він відноситься. Лишайники є єдиним доведеним випадком виникнення нового організму в результаті симбіозу двох.

Конкуренція. На розвитку окремих видів водоростей можуть позначатися і відносини конкуренції. Так, бурі водорості з роду фукус зазвичай мешкають в зоні припливів і зазнають періодичного (іноді до двох діб) пересихання. Нижче, в постійно затоплюваній зоні, як правило, розташовуються щільні зарості інших бурих і червоних водоростей. Проте в тих місцях, де ці зарості не дуже щільні, фукуси виростають і на більшій глибині.

Алелопатія — це хімічний вплив речовин одних видів рослин на інші за допомогою фізіологічних виділень. Рослини виділяють леткі або краплинно-рідкі речовини, при цьому одні види стимулюють або гальмують розвиток інших.

Бентосні водорості, наприклад, починають чинити взаємний вплив з моменту осідання і проростання спор. Експериментально доведено, що зооспори ламінарії (*Laminaria*) не проростають поблизу з фрагментами слані бурої водорості з роду аскофілюм (*Ascophylum*).

Мікроорганізми виділяють маразміни — фізіологічно активні речовини, що зумовлюють в'янення і старіння рослин. Разом з тим мікроорганізми і гриби виділяють антибіотики, гіберелін і дуже отруйні алкалоїди. Бактерії, що продукують антибіотики, при високій концентрації їх можуть отруюватися, а при незначній — стимулювати свій розвиток.

Отже, рослинні організми через стимулюючі і гальмівні виділення здатні регулювати чисельність і балансувати взаємозв'язки між

ценобіонтами в угрупованнях.

Зоогенні фактори. Значний вплив на життя рослин мають тварини. Відносини між ними складаються насамперед на базі живлення.

У більшості випадків водорості в екосистемах виступають як продуценти органічної речовини. У зв'язку з цим найважливішим чинником, що обмежує розвиток водоростей в конкретній екосистемі, є наявність консументів, що існують за рахунок поїдання водоростей. Наприклад, розвиток угруповань з домінуванням видів роду *Laminaria* біля Атлантичного узбережжя Канади лімітується чисельністю морських їжаків, що харчуються переважно цими водоростями. У тропічних водах в зонах коралових рифів зустрічаються райони, в яких риби повністю виїдають зелені, бурі і червоні водорості з м'якою сланню, залишаючи нез'їденими синьозелені водорості з жорсткими оболонками. Черевоногі моллюски також в основному харчуються водоростями. Повзаючи по дну вони поїдають мікроскопічні водорості і проростки макроскопічних видів. При масовому розвитку цих моллюсків можуть відбуватися серйозні порушення у водоростевих угрупованнях літоралі.

До фітофілних риб відноситься білий амур, який споживає водні рослини (переважно вищі), і тому його називають «трав'яним коропом». Білий амур акліматизований в Україні і використовується у полікультурі риб.

Винятково важливі біоценотичні відносини виникають між ентомофільними рослинами і тваринами-запилювачами. При запиленні комахи живляться нектаром або пилом. Щоб одержати нектар або пилко їм потрібно проникнути в квітку. У цієї рослин-ентомофілів квітка побудована так, що під час збору нектару комахи вимащують тіло пилком і запилюють ним приймочки маточки інших квіток, які відвідують. Так відбувається перехресне запилення.

11.4. Антропогенні чинники

Як і всяка інша жива істота, людина як ланка біоценозу є біотичним чинником для решти організмів екосистеми, в якій вона знаходиться.

Вплив людини на природу може бути свідомим і стихійним (випадковим). Людина **свідомо** виводить нові сорти рослин і породи тварин, знищує «шкідливі» види, створює нові біоценози. Проте

рівень знань людства про функціонування екосистем не завжди дозволяв зробити правильний прогноз наслідків антропогенного втручання у природу. Як правило, у історії людства свідомий антропогенний вплив на природу приносить позитивні плоди на перших етапах. Пізніше проявляються негативні наслідки для екосистем: хижацьке винищення окремих промислових організмів; непродумане переселення видів, які, конкуруючи з аборигенними, змінюють екосистеми; розорювання земель, що руйнує природні біоценози і знижує видову різноманітність; забруднення водних екосистем продуктами хімізації сільського господарства тощо.

До **випадкових** належать впливи, які раніше не були заплановані і передбачені: найнебезпечніші екологічні катастрофи – аварії в вугільній, нафто- і газовидобувній галузях, на підприємствах металургійної, хімічної, нафтохімічної і мікробіологічної промисловості. До числа найбільших екологічних катастроф минулого століття відноситься аварія на Чорнобильській АЕС 1986 року, яка, крім безпосередніх наслідків (загибель персоналу і ліквідаторів, радіаційне забруднення території), зумовила випадіння радіоактивних опадів, які різко збільшили ризик онкозахворювань у населення Європи.

Серйозними факторами випадкового руйнівного впливу є природні катастрофи трансформованого людиною середовища (землетруси, суховії, смерчі, повені).

Менші за розміром антропогенні впливи – випадкове завезення тварин і насіння бур'янів у інші природні зони і території.

Особливо шкідливими є техногенні і урбогенні процеси.

Прокладаючи канали і споруджуючи водосховища, людина створює нові місця для водних організмів, що нерідко принципово відрізняються від водойм даного регіону за гідрологічним і тепловим режимом. На даний час рівень продуктивності багатьох континентальних водойм часто визначається не стільки природними умовами, скільки суспільними і економічними відносинами. Скидання стічних вод нерідко приводять до збіднення видового складу і загибелі водних рослин або до масового розвитку окремих видів. Перше відбувається при скиданні у водойму токсичних речовин, друге — при збагаченні водойми біогенними речовинами (особливо сполуками азоту і фосфору) в мінеральній або органічній формі — т.з. антропогенне евтрофування водойм. У багатьох випадках стихійне збагачення водойм біогенними речовинами відбувається в такому

масштабі, що водойма як екологічна система виявляється переобтяженою ними. Наслідком цього є надмірний бурхливий розвиток водоростей — «цвітіння» води.

На водорості, особливо аерофітні і ґрунтові, можуть мати вплив і атмосферні викиди токсичних промислових відходів. Часто наслідки мимовільного або цілеспрямованого втручання людини в життя екосистем мають необоротний характер.

Разом із сполуками азоту, фосфати сприяють антропогенному евтрофуванню водойм. Але, через невисоку рухомість у ґрунті, фосфорні сполуки є менш небезпечними для навколишнього середовища.

11.5. Життєві форми рослин

Життєва форма (екоморфа, біоморфа) – це зовнішній вигляд і біологічні особливості рослин, які відбивають їх пристосованість до певних умов середовища існування.

Існують різні класифікації життєвих форм рослин, найпопулярнішою з яких є класифікація за К. Раункієром (1906-1907 рр.). Ця система побудована на ознаці, що характеризує пристосування рослин до перенесення несприятливої пори року (холодної або сухої) за положенням бруньок відновлення на рослині по відношенню до рівня ґрунту і снігового покриву.

К. Раункієр виділив п'ять головних життєвих форм: фанерофіти, хамефіти, гемікриптофіти, криптофіти і терофіти.

У *фанерофітів* бруньки зимують або переносять сухий період «відкрито», і досить високо над землею (дерева, кущі, дерев'яністі ліани, епіфіти), тому переважно захищені спеціальними лусочками, що зберігають конус наростання і молоді зачатки листків від втрати вологи.

У *хамефітів* бруньки розташовуються майже на рівні ґрунту або не вище 20-30 см над ним (кущики, півкущики, рослини, що стеляться). У холодній і помірній кліматичних зонах ці бруньки зимують під снігом.

У *гемікриптофітів* бруньки відновлення перебувають на рівні ґрунту, або занурені у ґрунт чи підстилку з опалого листя та решток рослин на деяку глибину. Це трав'яністі багаторічні рослини.

Криптофіти – представлені або геофітами з бруньками відновлення в землі на деякій глибині (кореневища, бульби і цибулини), або гідрофітами з бруньками відновлення, що зимують під водою.

Криптофіти – це геофіти водні.

У *терофітів* усі вегетативні частини відмирають до кінця сезону і зимуючих бруньок не лишається. Вони відновлюються на наступний рік з насіння.

К. Раункієр з'ясував взаємозв'язок життєвих форм з кліматом. У вологих тропіках переважають фанерофіти, у помірній зоні – гемікриптофіти, у пустелях – терофіти, у тундрі і пустелях – хамефіти.

У ході еволюції рослинного світу змінювалися і життєві форми. Перші наземні рослини, що вийшли з води на сушу були невисокими рослинами, подібними до сучасних трав'янистих. Пізніше розвивалися великі деревовидні форми, у тому числі папороті, 30-45 м висотою. Були і трав'яністі папороті, що дожили до наших днів. Голонасінні представляють собою деревну групу. Квіткові рослини – найрізноманітніші за життєвими формами. У ході еволюції покритонасінні пройшли шлях від порівняно невисоких з товстими стовбурами, малорозгалужених розеточних дерев (подібних до сучасних пальм і динного дерева) до великих справжніх дерев з добре розвинутим стовбуром і кроною; від дерев – до кущів, кущиків і різноманітних трав. Трав'яністі рослини більш пристосовані до освоєння нових екологічних умов.

11.6. Стратегії рослин

Є різні способи виживання популяцій рослин в угрупованнях і екосистемах, для характеристики яких використовується термін «стратегії рослин». За типом *стратегій рослин* в угрупованнях Раменський Л.Г. у 1938 році виділив три типи: віоленти, патієнти та експлеренти. **Віоленти** – це види «леви», зростають у сприятливих і не порушених місцях, домінанти і едифікатори рослинних угруповань з широкими реалізованими нішами, об'єм яких наближається до ніш фундаментальних. Це потужні рослини з розвинутою кореневою системою, що дозволяє їм ставити під контроль ресурси едафічного середовища і світла. Віоленти не мають спеціальних пристосувань для переживання несприятливих умов і реагують на погіршення умов зменшенням розмірів, негативно реагують на порушення, оскільки не мають банків насіння або банків вегетативних зачатків. **Патієнти** – види «верблюди», рослини несприятливих місцезростань, мають здатність до перенесення несприятливих умов за рахунок спеціальних фізіолого-біохімічних механізмів пережи-

вання стресу. *Експлеренти* – види-волоцюги, або «шакали», мають високу насінневу продуктивність, здебільшого посилену інтенсивним вегетативним розмноженням. Як правило, це рослини з укороченим життєвим циклом. Експлеренти володіють слабкою конкурентною здатністю, мешканці порушених місцезростань, формують найперші стадії автогенних сукцесій.

У 1979 році Дж. Грайм, не знаючи про попередню роботу Раменського, заново описує ці ж три типи стратегій під назвою конкурентів (К-стратегів), стрес-толерантів (S-стратегів) і рудералів (R-стратегів). Дж. Грайм виділив три типи стратегій і назвав їх первинними, вказавши, що існують вторинні типи стратегій, і через це поділ рослин досить умовний. На даний час типи стратегій Раменського-Грайма – це один з найпопулярніших варіантів системи стратегій рослин.

Існує система стратегій рослин, яка базується на співвідношенні витрат енергії на репродуктивне зусилля і підтримання вегетативного стану рослин – типи стратегій Мак-Ліода–Піанки. Мак-Ліод був першим ученим, який у 1884 році підійшов до питання про існування у рослин типів стратегій і виділив категорії «пролетаріїв» і «капіталістів». Англійський дослідник Е.Піанка у 1970 р. практично перевідкрив типи стратегій Мак-Ліода, розробивши концепцію двох полярних типів К і г, які виділяються відносно частки життєвої енергії, яка використовується на розмноження. У першому випадку (К), основна життєва енергія рослини йде на підтримання вегетативної активності (на ріст і підтримання організму в дорослому стані), а в другому (г) – велика кількість енергії використовується на розмноження, на «виробництво» великої кількості потомства, яке викидається навмання, і вид виживає завдяки потужному «банку насіння».

Найпоширеніші в Україні вищі водні рослини можна віднести до таких типів:

К-стратегі (віоленти) – очерет звичайний, рогіз широколистий, глечики жовті, рдесники блискучий і плаваючий;

S-стратегі (патієнти) – ряска мала, латаття біле, комиш озерний;

R-стратегі (експлеренти) – рдесник кучерявий, спіродела багатокоренева, частуха подорожникова.

Багато видів перехідні між двома або навіть трьома стратегічними типами. Наприклад, кушир занурений і водопериця колосиста – S-R-стратегі, а рдесник пронизанолистий потрапляє в змішану гру-

пу KRS.

11.7. Рослини – індикатори змін природного середовища

Комплекс екологічних факторів середовища існування досить строго визначає, які організми можуть жити в даному місці, а які не можуть. Використавши обернену закономірність, можна робити висновки про середовище існування за організмами, які в ньому проживають. Науковий напрямок оцінки екологічних факторів середовища існування за допомогою живих організмів, їх популяцій і угруповань називають *біоіндикацією*. Ті живі організми, життєві функції яких так тісно корелюють з певними факторами середовища, що можуть застосовуватися для їх оцінки, називають *біоіндикаторами*. Розширене поняття біоіндикатора включає не лише власне біологічні системи, а і їх структури (популяції видів, угруповання) і ознаки, функція яких корелює з певними факторами середовища.

Методи біоіндикації широко використовують для оцінки антропогенного впливу на природу. Про сам екологічний фактор за результатами біоіндикації можна судити лише опосередковано. При оцінці забруднення навколишнього середовища вона доповнює традиційні фізико-хімічні дослідження аналізом біологічних наслідків дії антропогенних чинників.

У зв'язку з біологічними особливостями рослин, фітоіндикацію виділяють в окрему велику галузь біоіндикації. За допомогою рослин і їх угруповань оцінюють різні фактори антропогенного впливу: порушення природних ландшафтів, забруднення повітря газоподібними речовинами (лишайники, окремі види хвойних), забруднення водного середовища промислово-комунальними стоками тощо. Є істотні методичні відмінності використання у ролі фітоіндикаторів вищих і нижчих рослин різного систематичного положення.

Якість або ступінь забруднення води за складом водних рослин оцінюють двома способами: 1) за індикаторними організмами; 2) за результатами порівняння структури угруповань на ділянках з різним ступенем забруднення і контрольному. У першому випадку за присутністю або відсутністю індикаторних видів або груп і їх відносної кількості, користуючись наперед розробленими системами індикаторних організмів, відносять водойму або її ділянку до певного класу вод. У другому випадку висновок роблять за наслідками порівняння

складу водних рослин на різних ділянках водойми, в різній мірі схильних до забруднення.

Наприклад, у водних фітоценозах р. Устя, яка протікає через м. Рівне і у яку потрапляють комунально-побутові стічні води обласного центру, на різних ділянках змінюється число видів занурених рослин (від 10-12 на ділянках з відносно чистою водою, до 1-2 на забруднених). Із виявлених на річці видів найчутливішими до забруднення виявилися водопериця колосиста, латаття біле, ряска триборозенчаста і рдесник блискучий. За їх наявністю або відсутністю можна зробити висновок про якість води річки. Загалом, найчутливішими до забруднення води вважаються занурені рослини, у яких контакт з водним середовищем максимальний, а найстійкішими – гелофіти, прибережні повітряно-водні рослини

Ступінь забруднення водних об'єктів органічними речовинами визначає їх *сапробність* (sapros – гниючий), а розділ гідроекології, що вивчає такі забруднення, називається *сапробіологія*.

Видова структура угруповань гідробіонтів залежно від їх чутливості до органічного забруднення водойм чітко виражена на біоценотичному рівні. Тому в 1908 р. німецькі дослідники К. Кольквітц і Р. Марссон вважали, що розклад органічної речовини, що знаходиться у складі стічних вод, має ступінчастий характер. У зв'язку з цим водні об'єкти або їх зони залежно від ступеня забруднення органічними речовинами підрозділяють на полі-, мезо- і олігосапробні.

У *полісапробній зоні*, що знаходиться поблизу від місця скидання стічних вод, відбувається розщеплення білків і вуглеводів в анаеробних умовах. Ця зона характеризується майже повною відсутністю вільного кисню, наявністю у воді білків, що не розклалися, значних кількостей сірководню і діоксиду вуглецю, відновним характером біохімічних процесів. Число видів водоростей, здатних розвиватися в цій зоні, порівняно невелике, але вони зустрічаються в масових кількостях.

У *мезосапробній зоні* забруднення виражене слабше: білків, що не розклалися, немає, сірководню і діоксиду вуглецю небагато, кисень присутній в помітних кількостях, проте у воді ще є аміак, аміно- і амідокислоти. Мезосапробна зона підрозділяється на α - і β -*мезосапробні підзони*. У першій зустрічаються аміак, аміно- і амідокислоти, але вже є кисень. У цій зоні зустрічаються синьозелені водорості родів осциляторія і формідіум. Мінералізація органічної ре-

човини в основному йде за рахунок аеробного окиснення, зокрема бактерійного. Наступна мезосапробна підзона характеризується присутністю аміаку і продуктів його окиснення — азотної і азотистої кислот. Амінокислот немає, сірководень зустрічається в незначних кількостях, кисню у воді багато, мінералізація йде за рахунок повного окиснення органічної речовини. Видова різноманітність водоростей тут вища, ніж у попередній підзоні, але чисельність і біомаса організмів нижчі. Найбільш характерними для цієї підзони є діатомові водорості з родів мелозіра, діатома, навікула і зелені з родів космаріум, спірогіра, кладофора, сценедесмус.

У *олігосапробній зоні* сірководень відсутній, діоксиду вуглецю мало, кількість кисню наближається до нормального насичення, розчинених органічних речовин практично немає. Для цієї зони характерна висока видова різноманітність водоростей, але чисельність і біомаса їх незначні.

За висновком чеського ученого Сладечека В., який у 1973 році склав список вищих водних рослин у системі сапробності, судинні макрофіти розвиваються переважно в олігосапробній та β-мезосапробній зонах.

Використання водоростей як індикаторних організмів у *геології і юридичній практиці* базується на наявності серед них великої кількості *стенотопних видів*, що потребують для існування певної комбінації зовнішніх умов, характерних для певного біотопу, поза яким вони не можуть існувати. На противагу їм широко розповсюджені *евритопні види*, здатні існувати в різних біотопах, як індикаторні організми непридатні. Використання водоростей як індикаторних організмів в геології, крім того, можливе завдяки їх великій старовині, а також здатності деяких з них зберігатися у викопному стані.

11.8. Вищі водні рослини у декоративній аквакультурі

Значення вищих водних рослин у декоративній аквакультурі часто виявляється не менш вагомим, ніж риб і інших водних тварин. Це пов'язано із тим, що поряд із включенням макрофітів у процеси трансформації органічних сполук, насиченням води киснем та ін., вищі водні рослини у аквакультурі відіграють ще й неоціненну декоративну роль. Саме завдяки рослинам, що є елементами декору, вдається надати будь-якому акваріуму естетичного та привабливого вигляду. Для окремих видів риб рослини у нерестовому акваріумі

служать нерестовим субстратом або матеріалом для побудови гнізда, окремі об'єкти декоративної аквакультури (молодь риб, дрібні риби, ракоподібні) знаходять сховище у заростях рослин.

Значення декоративної складової рослин у акваріумі підтверджується популярними напрямками акваріумістики, у яких основний акцент робиться на створення довершеної композиції із водних рослин, моделювання певних природних біотопів окремих груп макрофітів. У таких напрямках інші об'єкти декоративної аквакультури стають другорядними та розглядаються як додаткові складові біотопу акваріумів.

У декоративній аквакультурі поширені переважно тропічні рослини. Саме ці повітряно-водні та водні рослини краще підходять для вирощування та розведення, оскільки більшість із них характеризуються стабільним ростом протягом усього року, відсутністю періодів спокою. Асортимент декоративних водних рослин постійно розширюється завдяки ввезенню і акліматизації нових видів та селекційній роботі акваріумістів. Серед таких рослин є досить невибагливі у культивуванні, які не вимагають значних зусиль для вирощування та розведення, є й надскладні для культивування у декоративній аквакультурі. Основними факторами середовища, на які необхідно зважати при вирощуванні рослин у декоративній аквакультурі, є освітлення, фізико-хімічні властивості води та видовий склад гідробіонтів. Таким чином, декоративні рослини мають певні вимоги до середовища утримання: яскрава чи помірна освітленість, температура в межах 20-30°C, якість води, наближена до якості природної водойми, де росте даний вид, та відсутність активних шкідників – рослиноїдних риб і інших тварин, що пошкоджують або висмикують рослини. Основними критеріями підбору рослин для декоративного акваріуму, відповідно, є можливість адаптації рослини до умов штучної водойми - акваріуму, привабливий вигляд та розміри, співставні із розміром самого акваріуму.

Створення акваріумного пейзажу із вищих рослин вимагає знання їх біології, особливостей росту і розмноження, вимог до основних умов утримання. Компонування рослин може здійснюватись на основі особистих уподобань акваріуміста, видового складу певного природного біотопу, який моделюється у акваріумі, але підбір повинен здійснюватись із врахуванням можливості спільного утримання у обмеженому об'ємі акваріума за визначених параметрів

середовища. Так, спільне культивування у одному акваріумі рослин, що потребують відносно невисокої температури води (20-25°C) та порівняно теплолюбних рослин, що краще розвиваються при температурі від 26 до 30°C можливе лише при умові забезпечення певного компромісу. Найкращим рішенням є підбір видів, що мають схожі вимоги до температури. Ще важливішими параметрами водного середовища для водних рослин є значення рН та загальна твердість води. Спільне утримання видів рослин, які у природних водоймах пристосовані до діаметрально протилежних параметрів, є досить проблематичним. Водночас у декоративній аквакультурі можна ефективно утримувати рослини, що потребують різної інтенсивності освітлення або швидкості течії. У такому випадку рослини, що потребують затінку висаджують на слабо освітлених ділянках акваріуму (бічні та задня стінки) або у затінку потужних та високих рослин, що потребують яскравого освітлення. Оскільки у акваріумі можна створити ділянки із порівняно потужною циркуляцією води завдяки використанню повітродувного або фільтруючого обладнання, при компонованні рослин, які різняться за вимогами до руху води, можна вчинити аналогічно.

Водні рослини, які вирощуються у декоративній аквакультурі, поділяють на такі групи: плаваючі на поверхні води (не укорінені, з надводним або із підводним листям), короткостеблові (переважно укорінені, водні або повітряно-водні) та довгостеблові (переважно не укорінені, повітряно-водні, рідше – водні).

До справжніх водних рослин, які здатні розвиватись лише у водному середовищі, належить відносно невелика група видів. Найпоширенішими є представники родин жабурникових (роди егерія – *Egeria*, елодея – *Eloдея*, гідрила – *Hydrilla*, жабурникові – *Hydrocharis*, лагаросифон – *Lagarosiphon*, лімнобіум – *Limnobium*, білікса – *Blyxa*, оттелія – *Ottelia* та валлінерія – *Vallisneria*), лататтєвих, апоногетонових, рдесникових, куширових, столисникових (водопериці – *Myriophyllum*) і амарилісових (крінуми – *Crinum*).

Більшу частину асортименту акваріумних рослин складають болотні (повітряно-водні) рослини, які у природних умовах ростуть і у воді, і над водою (різні екофази). Залежно від сезонних коливань рівня води рослини у процесі адаптації формують листову пластинку іншої форми, ніж у підводній екофазі. Темпи росту рослин у повітряному середовищі зазвичай значно перевищують швидкість

росту у воді, тому на ринку декоративної аквакультури переважають рослини, вирощені у вологих оранжереях. Водночас асортимент декоративних рослин постійно поповнюється новими видами із природних водойм тропіків та субтропіків. Серед швидкоростучих рослин цієї групи можна виділити представників родин амарантових (альтернатери – *Alternanthera*), шорстколистих (бакопи – *Vasora*, хеміантус – *Hemianthus*), акантових (гігрофіли – *Hygrophila*), онагрових (людвігії – *Ludwigia*), лобелієвих (лобелії – *Lobelia*), плакунових (ротали – *Rotala*, аманії – *Ammannia*, незей – *Nesaea*). Ці рослини відносяться до довгостеблових неукорінених.

Короткостеблові болотні рослини також характеризуються достатньо високими темпами росту у порівнянні із справжніми водними макрофітами. Найпоширенішими у акваріумах є представники родів ехінодорус (*Echinodorus*), криптокорина (*Cryptocoryne*), анубіас (*Anubias*); також водні папороті та мохи, що займають відокремлену нішу в акваріумах.

Серед окремих ареалів природного поширення декоративних рослин можна виділити найяскравіші, або характерні для певної систематичної групи рослин. Саме такі біотопи найчастіше моделюють у декоративних акваріумах – моделях прибережних ділянок природних водойм. Розглянемо деякі з них.

1. Річка Ріо-Гвапоре (Бразилія). Навколо неї ще й досі існують ліси, не змінені негативним впливом цивілізації. Грунт на багатьох прибережних ділянках складається із дрібного білого піску, найбільше різноманіття рослин спостерігається на замулених ділянках, із повільною течією. Уздовж берега поширені великі види ехінодорусів (*Echinodorus paniculatus*, *E. grandiflorus*), а також низькорослі види, що краще підходять для культивування у акваріумі, але потребують досить яскравого освітлення (*Echinodorus tenellus*, *E. bolivianus*). Також на ділянках, що періодично затоплюються, біля узбережжя поширені повітряно-водні людвігії (*Ludwigia sedoides*). Із справжніх водних рослин найхарактернішими для прозорого мілководдя даного біотопу є кабомби (*Cabomba furcata*), лімнофіли (*Limnophila indica*), та ейхорнії (*Eichornia diversifolia*, *E. azurea*, *E. crassipes*). На порівняно глибоких ділянках (до 2 м) зустрічається отелія (*Ottelia brasiliensis*). Плаваючі рослини переважно представлені лімnobіумом та сальвінією.

2. Заплавні райони р. Ріо-Сипао (Венесуела). Води даної річки

характеризуються високою каламутністю. Серед ґрунтів переважають важкі суглинки із високим вмістом заліза. Найпоширеніші на прибережних ділянках бакопи, тоніна та ейхорнія (*Eichornia diversifolia*). Як і в інших водоймах Південної Америки, тут поширені ехінодоруси, окремі види яких зростають на періодично затоплюваних ділянках, інші – у напівзануреному стані, значно менша кількість видів – у зануреному стані.

3. Річки басейну Ріо-Уругвай (Аргентина). Найбільша різноманітність та чисельність спостерігається на ділянках із глинистими ґрунтами і глибиною до 2 м. На узбережжях при слабкій течії домінують численні види кабомб, водопериць, людвігій. Для ділянок із швидкою течією характерними є гігрофіли та *Eichornia azurea*. Порівняно глибокі ділянки заселяють німфоїди. Порівняно прозора вода таких річок та водотоків дозволяє розвиватись елеохарисам, водоперицям та егерії.

4. Річки та стоячі водойми Центральної Африки. Головною прикрасою декоративних акваріумів, що походить із даних водойм, є рослини із роду анубіас (*Anubias*). Більшість видів є болотними рослинами, що ростуть на поверхні або у напівзануреному стані, окремі здатні розвиватись під водою, не виходячи на сушу. Умови освітлення на різних ділянках дуже різняться, тому більшість анубіасів добре пристосовані до затінку, водночас можуть добре рости і при яскравому освітленні. У водоймах та прибережній смузі зустрічаються також папороті, аманії та крінуми.

5. Східноафриканські озера тектонічного походження: Малаві і Таньганьїка. Біотопи із водними рослинами знаходяться у зоні тростини та на літоралі (ділянки із найменшими коливаннями води). Для цих водойм на ділянках глибиною 0,5-4 м характерними є валіснерія спіральна, кушир занурений, водопериця, рдесники. Порівняно рідко у водоймах даного типу можна зустріти гідрилу (*Hydrilla verticillata*) та наяди (*Najas horrida*, *N. marina*).

6. Біотоп річок острову Мадагаскар. Піщані ґрунти із значними вclusions глини обумовлюють характерне глинисто-мутне забарвлення води у річках та інших водоймах цього острова. Найяскравішими представниками водної флори острова є апоногетони. Види, які ростуть у тимчасових водоймах, що часто пересихають; або ті, що розвиваються у водоймах зі стрімкою течією, досить рідко культивують у акваріумах через наявність у рослин чітко вира-

жених періодів спокою. Епізодично такі рослини потрапляють із природних біотопів у мережі зоомагазинів. Центральною рослиною штучно створеного біотопу (акваріуму) такого типу є апоногетон мадагаскарський (*Aponogeton madagascariensis*), який є однією із найпопулярніших у акваріумістиці рослин.

7. Біотоп водотоків Південної Азії. Невеликі водойми даного регіону, вода яких переважно має слабокислу реакцію та невисокий вміст солей кальцію та магнію, є природним ареалом існування представників роду криптокорина (*Cryptocoryne*) – популярних та широко розповсюджених у акваріумах рослин. Як і більшість повітряно-водних рослин тропіків, криптокорини зустрічаються у зануреному стані, на поверхні біля водойми або на затоплених ділянках водойм. У таких місцях переважають глинисті ґрунти із високим вмістом заліза, окремі ділянки являють собою мулисті наноси. Фізико-хімічний склад води у таких водотоках протягом року змінюється незначно, що обумовлює певні біологічні особливості криптокорин: в умовах декоративної аквакультури у разі несприятливих умов або значному коливанні параметрів води можна спостерігати досить непримне явище – «криптокоринову хворобу». У водоймах Південної Азії зростають також гідрофіли, папороті, мохи та лататтєві.

Останнім часом розведення та вирощування вищих водних рослин у штучних умовах (оранжереї, басейни) для потреб декоративної аквакультури все більше переважає над їх збиранням у місцях природного поширення. Таким чином, можна стверджувати, що сучасна акваріумістика, окрім основного завдання, має перспективу сприяти збереженню видового різноманіття природних ділянок водойм, що піддаються антропогенному впливу. Досягненням декоративної аквакультури можна вважати також виведення нових видів та сортів рослин, які не зустрічаються у природі, але вже давно завоювали популярність в акваріумах.

11.9. Основи фітоценології

Поняття про фітоценоз. Сукупність організмів, взаємозв'язаних і взаємообумовлених загальним обміном речовин і енергії, називають *біоценозом*. Рослини, що населяють біоценоз, створюють фітоценоз, тварини — зооценоз, а мікроорганізми — мікробіоценоз.

Фітоценоз, рослинне угруповання — сукупність рослинних ор-

ганізмів на відносно однорідній ділянці, які перебувають у взаємодії між собою, з тваринами і навколишнім середовищем. Часто трапляються поєднання, що виникають внаслідок співжиття багатьох видів вищих і нижчих рослин. Фітоценоз є основною одиницею рослинності. Кожний фітоценоз характеризується певним видовим складом. Морфологічна структура фітоценозу визначається просторовим розподілом рослин.

Фітоценоз є динамічною системою, якій властива сезонна і різнорічна мінливість компонентів під впливом екологічних умов.

Наука, що вивчає рослинні угруповання (фітоценози), – *фітоценологія*. Це розділ геоботаніки і біогеоценології (багато ботаніків ототожнюють фітоценологію з геоботанікою).

Сформоване рослинне угруповання характеризується певним флористичним складом, структурою, ценотичними взаємовідносинами і екологічною пластичністю його компонентів. У зв'язку з цим фітоценоз відрізняється також певною ярусністю, покриттям, рясністю, життєвістю, фізіономічністю, періодичністю, сталістю виду тощо.

Компоненти фітоценозу відрізняються за рівнем їх участі в фітоценозі, переважно за створенням фітомаси і проєктивним вкриттям. *Домінантами* називаються переважаючі види, які завдяки оптимальним умовам інтенсивно розвиваються і займають провідне місце в угрупованні як за кількістю особин, так і за фітомасою. Кількість їх різна і залежить від структури ценозів, його флористичного складу і віку. У вертикальному розрізі водних рослинних угруповань розрізняють домінантів надводного, плаваючого і підводного ярусів. Такі рослинні угруповання називають полідомінантними. Угруповання, де окремі види складають 80-90%, називаються монодомінантними, а при переважанні двох видів — бідомінантними.

В ценозах прибережно-водних рослин, як правило, домінують рогози вузьколистий, широколистий та очерет звичайний і визначають загальний аспект водотоку.

Види рослин, що відіграють важливу роль в складі угруповання, але менш істотну, ніж домінанти, цього ярусу, називають *співдомінантами*. Наприклад, у непроточних або малопроточних ділянках водойм Полісся України в угрупованнях дрібних вільноплаваючих рослин домінантою є ряска мала, а співдомінантою — спіродела багатокоренева.

За впливом на фітоценотичне середовище розрізняють **едифікатори** – це види, які контролюють режим відносин угруповання і визначають його (можуть домінувати в угрупованні, але не обов'язково), і види-супутники (**асектатори**), які мало впливають на створення середовища всередині угруповання. Наприклад, осока є едіфікатором в осоково-різнотравних угрупованнях. Асектатором прибережних повітряно-водних фітоценозів може бути паслін солодко-гіркий або незабудка болотна.

Водні фітоценози переважно складаються невеликою кількістю видів, особливо у водоймах з низькою прозорістю води. Часто вони складаються лише з одного виду або з невеликою участю інших видів. Це чисті або майже чисті одноярусні фітоценози цього виду (зарості очерету звичайного або рогозу вузьколистого).

Маловидові спрощені угруповання досить широко представлені серед усіх груп водних рослин, а у водоймах з низькою прозорістю води вони переважають над іншими, складніше влаштованими угрупованнями. У водоймах з високою прозорістю води, крім одновидових одноярусних ценозів, зустрічаються ценози з одним або декількома домінуючими видами, до яких приєднується велика кількість супутніх видів, які розчленовані на декілька ярусів.

Синузія — екологічно і просторово відокремлена частина рослинного угруповання (фітоценозу). Складається з рослин однієї або кількох екологічно близьких життєвих форм, іноді синузію може становити одна популяція.

Вертикальна структура фітоценозів. Вертикальне розчленування рослинного угруповання за рахунок контрастних за висотою життєвих форм рослин називають **ярусністю**, а екологічно відособлені структурні частини – ярусами.

Ярусність — характерна ознака рослинного угруповання. За несприятливих умов існування розвиваються одноярусні угруповання, а за оптимальних — багатоярусні.

У вертикальному розчленуванні водних рослинних угруповань розрізняються три основних яруси:

- надводний з під'ярусами (або ярусами) за висотою: високих, середніх і низьких надводних рослин;
- плаваючий з вільноплаваючих і укорінених рослин з плаваючим листям;
- підводний з під'ярусами (або ярусами) за висотою: високих, се-

редніх і маленьких придонних рослин (трав).

Розподіл рослин за ярусами визначається їх вибагливістю до екологічних факторів. В одному ярусі ростуть види, близькі за вибагливістю до умов освітленості, мінерального живлення тощо, тобто види екологічно рівноцінні.

Ярусність рослинного угруповання має велике біологічне значення. Завдяки їй на обмеженій ділянці поселяються і співіснують види різної екологічної вибагливості, виникають стійкі фітоценози, що вирізняються високою продуктивністю.

Рясність. Характерною рисою рослинного угруповання є *рясність виду* — кількісна участь його особин у формуванні ценозу. Вона залежить від біологічних властивостей виду, умов місцезростання і фітоценотичних якостей і може бути виражена кількістю особин на одиницю площі, масою органічної речовини, площею, розселення та ін.

Рясність виду залежить від інтенсивності його життєвих процесів, здатності розвивати фотосинтезуючу і поглинальну поверхні. Завдяки цьому вони легко конкурують з іншими рослинами за світло воду, мінеральні речовини і досягають значного розвитку.

Рясності виду сприяє насінне і вегетативне розмноження. У флорі водойм, як правило, переважають багаторічні рослини з потужними кореневищами, здатні до інтенсивного вегетативного розмноження, які витісняють інші рослини. Наприклад, елодея канадська, яку за швидке вегетативне розмноження назвали «водяною чумою».

Фітоценотичні властивості видів також обумовлюють рясність видів в угрупованні, що чудово ілюструється взаємовідношенням між видами різних ярусів. Високі і густі зарості прибережно-водних рослин істотно впливають на розвиток занурених рослин шляхом світлової конкуренції, енергії відновлення, життєвості виду тощо. Вищі водні рослини в результаті насичення води фізіологічними виділеннями та іншими конкурентними властивостями, пригнічують розвиток водоростей.

Покриття. Відображає геометричну структуру фітоценозу. Воно є характерною ознакою фітоценозу, відображає боротьбу рослин за простір і раціональне використання світла, вологи, тепла, мінерального живлення. Види, що досягають верхніх ярусів і розвивають величезну поверхню повітряного живлення, синтезують більше органічної речовини та енергії, ніж ті, які ростуть під ними. Вони до-

сягають високої рясності та істотної ролі в структурі угруповання і кругообігу речовин. Неоднорідність покриття пов'язана з ярусним розподілом видів угруповання і сезонними змінами клімату.

Покриття — це просторово виражена величина горизонтальної проєкції надземних органів рослин на зайняту ними поверхню землі. Розрізняють проєктивне і справжнє покриття. Проєктивне покриття – це частка покриття виду від загального покриття угруповання. Найчастіше покриття виражають у відсотках. Справжнє (істинне) покриття створене основами стебел рослин (наприклад після викошування травостою). Справжнє покриття буде завжди меншим від проєктивного покриття.

Життєвість (віталітет) – рівень життєвого стану рослини, який забезпечує реалізацію генетично обумовленої програми росту і розвитку. Це одна з характерних ознак, що свідчить про екологічне і фітоценотичне пристосування його компонентів до життя в рослинному угрупованні. Для позначення життєвості виду часто користуються такою 5-бальною шкалою:

5 – вид у рослинному угрупованні знаходить оптимальні умови, має пишний розвиток і підвищене плодоношення та цвітіння;

4 — цей вид має все для розвитку і завершує цикл плодоношенням та активним висівом насіння;

3 — вид має хороший вегетативний розвиток, але не проходить всього життєвого циклу (не досягає звичайних своїх розмірів і не висіває насіння);

2 — вид спочатку нормально розвивається, добре вегетує, але не плодоносить;

1 — вид з самого початку незадовільно вегетує, не плодоносить і дуже пригнічений.

Життєвість виду в фітоценозі обумовлюється його конкурентною здатністю, стійкістю проти хвороб і шкідників, здатністю до симбіозу з іншими організмами, пристосованістю до мінливих умов повітряно-грунтового і водно-мінерального живлення.

Періодичність розвитку рослин у фітоценозі виявляється у зміні його аспектів.

Аспект – зовнішній вигляд фітоценозу, його фізіономічність в певний період його розвитку.

Аспект визначається зовнішністю всіх видів, що населяють угруповання. Нерідко визначається участю виду і станом розвитку

його вегетативних і генеративних органів. Фізіономічність багатьох рослинних угруповань озер і водосховищ визначається вегетацією і цвітінням лататтєвих (гличиків жовтих і латаття білого), плодоношенням рогузових тощо.

Фізіономічність має певну динамічність – у помірній зоні змінюється кілька разів протягом вегетації (сезонний аспект).

Хронологічна аспектність зумовлена не тільки біологічними властивостями (періодом плодоношення, цвітіння), а й екологічними умовами. Так, поява і цвітіння чи плодоношення окремих видів на піщаних обмілинах р. Дніпра визначаються часом їх звільнення з-під води і настанням оптимальних ґрунтово-повітряних умов.

Сталість виду. Ця характерна ознака рослинності визначається ступенем поширення виду на різних ділянках даного фітоценозу.

Так, в угрупованні занурених рослин із рдесника пронизанолистого останній вид зустрічається на всіх 20 вивчених ділянках даного угруповання, рдесник гребінчастий — на 10, кушир занурений — на 7, а водопериця колосиста — на 2 ділянках. Отже, сталість цих видів у фітоценозі неоднозначна і, виражаючи її в %, у рдесника пронизанолистого вона складає 100%, рдесника гребінчастого — 50, куширу — 35, водопериці — 10%.

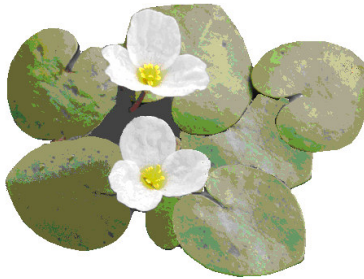
Види рослин, що зустрічаються на більшості (понад 50%) досліджених ділянок даного фітоценозу, називають *константними*. Види, що зустрічаються на 25% досліджених ділянок фітоценозу, називаються *другорядними*, а види з сталістю менше 25% — *випадковими*. При детальному вивченні рослинності кількість досліджених ділянок повинна бути не менше 20 одиниць для кожного фітоценозу.

Розміщення виду. У фітоценозі види розміщуються по-різному. Більшість особин одного виду більш-менш рівномірно розподіляється на всій площі, другого — скупчені плями, третього — групами або плямами. Ця ознака виду зумовлена його біологічними особливостями та характером умов місцезростання.

Контрольні запитання та завдання

1. Як впливають на рослинний організм умови його місцезростання?
2. Як класифікують екологічні фактори і яка їх роль у розвитку рослин?

3. Які є екологічні групи рослин відносно світла, води, температури?
4. Які пристосування виникають у рослин до водного середовища існування?
5. Як впливає на рослини хімічний склад води?
6. Яке екологічне значення біотичних факторів для рослин?
7. Як впливає на водні рослини людина?
8. Які водорості індикують різні зони сапробності?
9. Що називають стратегіями рослин?
10. Які типи стратегій водних рослин виділяють?
11. Яке значення водних рослин у декоративній аквакультурі?
12. Які види рослин найчастіше використовують для оформлення декоративних акваріумів?
13. Що називають фітоценозом? Назвіть ознаки фітоценозу.
14. Що таке флористичний склад і структура фітоценозу?
15. Що називають життєвістю виду?
16. Які види називають домінантами, співдомінантами, едифікаторами і асектаторами?
17. Поясніть значення термінів: синюзія, рясність, покриття, ярусність, аспект.



ТЕСТИ

- 1. Ці клітини витягнуті у довжину і часто мають загострені кінці:**
а) покривні; б) паренхімні; в) запасаючі; г) прозенхімні; д) меристемні.
- 2. До корпускулярних органоїдів не належить:**
а) тонопласт; б) хлоропласт; в) лізосома; г) рибосома; д) ядро.
- 3. Замкнені мембранні пухирці в хлоропластах — це:**
а) кристи; б) тилакоїди; в) ламели; г) грани; д) хроматини.
- 4. Подвійною мембраною вкриті:**
а) ядро та вакуоля; б) мітохондрії та лейкопласти; в) пластиди, мітохондрії та ядро; г) лізосоми, пероксисоми та ядро; д) ядро і рибосоми.
- 5. Безбарвна пластида – це:**
а) хлоропласт; б) хромопласт; в) лейкопласт; г) тонопласт; д) симпласт.
- 6. Розщеплення речовин і окремих ділянок цитоплазми здійснюють:**
а) сферосоми; б) амілопласти; в) олеопласти; г) лізосоми; д) рибосоми.
- 7. У цьому органоїді відбувається процес дихання — окиснення поживних речовин з виділенням енергії, що запасастся у формі АТФ:**
а) мітохондрія; б) рибосома; в) ендоплазматична сітка; г) лізосома; д) ядро.
- 8. Синтез білків у клітині здійснюється:**
а) мітохондріями; б) хлоропластами; в) рибосомами; г) апаратом Гольджі; д) тилакоїдами.
- 9. Як називається перша фаза мітозу?**
а) інтерфаза; б) профаза; в) метафаза; г) анафаза; д) телофаза.
- 10. Ці клітини мають більш-менш рівні величини всіх трьох вимірів (довжина, ширина і висота) :**
а) провідні; б) паренхімні; в) механічні; г) прозенхімні; д) покривні.
- 11. До корпускулярних органоїдів не належить:**
а) мітохондрія; б) ядро; в) хромопласт; г) плазмалема; д) лізосома.
- 12. Порожнина, що займає центральну частину клітини і заповнена водянистим клітинним соком:**
а) серцевина; б) лізосома; в) вакуоля; г) ядро; д) центросома.
- 13. Здерев'яніння клітинної оболонки відбувається в результаті відкладення у ній:**
а) лігніну; б) суберину; в) кутину; г) пектину; д) целюлози.
- 14. Функцію компартменталізації рослинної клітини виконує:**
а) ядро; б) рибосома; в) ендоплазматична сітка; г) мітохондрія; д) тонопласт.
- 15. Найрозповсюдженіші лейкопласти, в них накопичується запасний крохмаль у вигляді зерен:**
а) амілопласти; б) протейнопласти; в) олеопласти; г) хромопласти; д) хлоропласти.
- 16. Впинання внутрішньої мітохондріальної мембрани:**
а) ламели; б) кристи; в) тилакоїди; г) грани; д) мезосоми.

17. Сортування речовин у клітині здійснюється:

а) ендоплазматичною сіткою; б) пластидами; в) рибосомами; г) апаратом Гольджі; д) лізосомами.

18. Період між двома поділами клітин називається:

а) інтерфаза; б) профаза; в) метафаза; г) анафаза; д) телофаза.

19. Фотосинтетичну функцію виконують спеціалізовані тканини, які називаються:

а) меристемами; б) хлоренхімою; в) коленхімою; г) склеренхімою.

20. До постійних (спеціалізованих) тканин не належать:

а) твірні; б) покривні; в) механічні; г) хлоренхіма.

21. Прокамбій і камбій, що утворює луб і деревину, належить до:

а) верхівкових меристем; б) бічних (латеральних) меристем; в) вставних меристем; г) абсорбційних меристем.

22. Третинна покривна тканина — це:

а) епідерма; б) епідерміс; в) перидерма; г) кора.

23. Ці кам'янисті клітини утворюють тканину шкаралупи горіха, кісточки вишень тощо:

а) гіалінові; б) склереїди; в) коленхімні; г) ідіобласти.

24. Ця асимілююча тканина зустрічається в основному у хвої і листках деяких злаків:

а) палисадна; б) пухка; в) складчаста; г) склеренхіма.

25. Трубки, які складаються із вертикального ряду мертвих клітин, що мають перфорації у поперечних стінках:

а) трахеїди; б) трахеї; в) ситоподібні; г) меристеми.

26. Мертва механічна тканина — це:

а) коленхіма; б) склеренхіма; в) паренхіма; г) хлоренхіма.

27. М'ясисті потовщення бічних або додаткових коренів, які надмірно розростаються:

а) коренеплоди; б) кореневі бульби; в) цибулини; г) кореневища.

28. Яка з наведених не є видозміною стебла?

а) коренеплід; б) цибулина; в) бульба; г) кореневище.

29. Якщо гриб проникає в клітини паренхіми кори кореня і в них утворює сплетення ниток, то така мікориза називається:

а) ектотрофною; б) ендотрофною; в) ектоендотрофною; г) бульбочковою.

30. Тип галуження, властивий багатоклітинним водоростям:

а) моноподіальне; б) симподіальне; в) дихотомічне; г) несправжньо дихотомічне.

31. Здатність накопичувати у м'ясистому стеблі або листках воду мають рослини:

а) гідрофіти; б) склерофіти; в) сукуленти; г) водні.

32. Як називають рослини, які переживають посушливий період року у вигляді насіння?

а) ефемероїди; б) ефемери; в) сукуленти; г) склерофіти.

33. Яке жилкування листків дводольних рослин?

а) просте; б) дихотомічне; в) сітчасте; г) дугове і паралельне.

34. Кореневий чохлак прикривас:

а) зону поділу; б) зону росту; в) зону всмоктування; г) зону розгалуження.

35. За формою поперечного розрізу трикутне стебло:

а) у злакових; б) у осокових; в) у жовтецевих; г) у півників болотних.

36. Зовні оточує центральний циліндр стебла:

а) епідерма; б) перицикл; в) провідна тканина; г) перидерма.

37. На що перетворюються після диференціації клітини, розташовані до середини стебла від шару камбію?

а) первинний луб; б) первинна деревина; в) вторинний луб; г) вторинна деревина.

38. Як називають рослини, у яких після відмирання надземної частини в ґрунті залишаються бульби або цибулини, які переносять посуху?

а) ефемероїди; б) ефемери; в) сукуленти; г) склерофіти.

39. Відділ трав'янистих рослин з членистими підземними кореневищами та надземними пагонами з прямим борозенчастим простим, або кільчасто розгалуженим стеблом з недорозвиненими листками:

а) мохоподібні; б) плауноподібні; в) хвощеподібні; г) папоротеподібні.

40. Правильне наступне твердження: «Водорості - ...»

а) це нижчі рослини, тому що вони не мають органів і тканин;

б) це нижчі рослини, тому що вони розмножуються спорами;

в) це нижчі рослини, тому що вони мають переважно маленькі розміри;

г) це взагалі не рослини, тому що вони живуть тільки у воді й не мають квіток.

41. Які з перелічених живих організмів не мають клітинної будови?

а) віруси; б) бактерії; в) гриби; г) ціанеї.

42. Жіночі статеві органи багатоклітинних і колоніальних водоростей називаються:

а) антеридії; б) яйцеклітини; в) архегонії; г) спермії.

43. У водоростей гамети утворюються шляхом:

а) мейозу; б) прямого поділу; в) мітозу; г) кон'югації.

44. Кулясті клітини бактерій утворюють ланцюжок – це:

а) сарцини; б) стрептококи; в) стафілококи; г) спірохети.

45. Органи вегетативного розмноження лишайників, утворюються як вирости на поверхні талому і містять кілька клітин водоростей, обплетених гіфами гриба:

а) конідії; б) соредії; в) ізидії; г) спори.

46. У цих сучасних трав'янистих рослин листки (вайї) за розмірами переважають стебло, яке часто буває повзучим, і тоді його називають кореневищем:

- а) мохоподібні; б) плауноподібні; в) хвощеподібні; г) папоротеподібні.
- 47. Спосіб статевого розмноження водоростей, при якому зливаються дві рухомі морфологічно однакові гамети:**
а) ізогамія; б) гетерогамія; в) оогамія; г) кон'югація.
- 48. Це найдревніші водорості, прокаріоти. За відсутністю оформленого ядра і хроматофорів близькі до бактерій:**
а) зелені; б) синьозелені; в) червоні; г) бурі.
- 49. Гаплоїдну фазу у циклі розвитку рослин представлено:**
а) спорофітом; б) гаметофітом; в) зиготою; г) спорангієм.
- 50. Для запліднення цим рослинам не потрібна вода:**
а) хвощі; б) папороті; в) мохи; г) покритонасінні.
- 51. Ці рослини пристосувалися до розповсюдження насіння і плодів за допомогою вітру:**
а) анемофіли; б) анемохори; в) ентомофіли; г) автохори.
- 52. В цілому для еволюції вищих рослин характерна тенденція:**
а) до ускладнення гаметофіта; б) до ускладнення спорофіта; в) до редукції гаметофіта; г) до редукції спорофіта.
- 53. Клітини яких живих організмів не мають ядра?**
а) віруси; б) бактерії; в) гриби; г) ціанеї.
- 54. Містять кремній у складі клітинної стінки водорості:**
а) червоні; б) діатомові; в) зелені; г) бурі.
- 55. Бурі водорості:**
а) прокаріоти; б) прокаріоти й еукаріоти; в) еукаріоти; г) неклітинні
- 56. Як правило, пігмент фікоеритрин виявляється в тілі водоростей:**
а) зелених; б) синьозелених; в) червоних; г) бурих.
- 57. Спосіб статевого розмноження водоростей, при якому зливаються дві рухомі морфологічно однакові гамети:**
а) ізогамія; б) гетерогамія; в) оогамія; г) кон'югація.
- 58. Органи вегетативного розмноження лишайників, утворюються всередині талому і містять кілька клітин водоростей, обплетених гіфами гриба:**
а) конідії; б) соредії; в) ізидії; г) спори
- 59. У водоростей хлорофіл та інші фотосинтетичні пігменти утримуються:**
а) в хлоропластах; б) у хроматофорах; в) у «вічках» (в евглени); г) у кристалах
- 60. Паличковидні споруутворюючі бактерії з джгутиками:**
а) бацили; б) стрептококи; в) стафілококи; г) спірохети.
- 61. Ламінарія – це водорість:**
а) одноклітинна; б) багатоклітинна; в) колоніальна; г) нитчаста.
- 62. Здійснюють бродіння:**
а) аеробні бактерії; б) анаеробні бактерії; в) гетеротрофні еукаріоти; г) ві-

руси.

63. У циклі розвитку цих рослин переважає гаметофіт:

а) мохоподібні; б) хвощеподібні; в) плауноподібні; г) папоротеподібні.

64. Чоловічі статеві органи багатоклітинних і колоніальних водоростей називаються:

а) антеридії; б) яйцеклітини; в) архегонії; г) спермії.

65. Ці рослини пристосувалися до запилення за допомогою вітру:

а) анемофіли; б) анемохори; в) ентомофіли; г) автохори.

66. Протонема в мохоподібних — це:

а) частина кореня; б) недорозвинений листок; в) результат проростання спор; г) орган спороношення.

67. У хвоща річкового не розвинені:

а) листки; б) стебла; в) спороносні колоски; г) весняні пагони.

68. У голонасінних пилок — це:

а) спора; б) заросток; в) чоловічий гаметофіт; г) жіночий гаметофіт.

69. Якщо в квітці немає тичинок, її називають:

а) однодомною; б) чоловічою; в) жіночою; г) безплідною.

70. Пилковхід є у:

а) насінному зачатку; б) тичинці; в) пилковому зерні; г) приймочці.

71. Подвійним запліднення квіткових рослин називають тому, що:

а) в зародковому мішку і в пилковому зерні міститься по дві клітини;

б) для запліднення потрібно два пилкових зерна;

в) запліднюються дві клітини зародкового мішка;

г) у зав'язі міститься два насінних зачатки.

72. Суцвіття кошик є тільки у представників родини:

а) розові; б) капустяні; в) айстрові; г) бобові.

73. Квітки переважно в суцвіттях притаманні родинам:

а) розові й пасльонові; б) капустяні й розові; в) злакові й складноцвіті; г) злакові й бобові.

74. Мікориза — це явище, яке:

а) дуже шкодить здоров'ю людини; б) сприяє живленню коренів рослини й міцелію гриба; в) полегшує поширення грибних спор; г) ніяк не впливає на стан рослини і гриба, які живляться разом.

75. Які із перелічених рослин є гідрохорами?

а) кульбаба, ясен, береза, клен; б) череда, лопух; в) латаття біле, глечики жовті; г) рогіз широколистий; водяний горіх плаваючий.

76. До складу одного рослинного угруповання не можуть одночасно

входити: а) *Nuphar lutea* і *Ceratophyllum demersum*; б) *Caltha palustris* і *Coronaria flos-cuculi*; в) *Laminaria digitata* і *Pinus silvestris*; г) *Glyceria fluitans* і *Acorus calamus*.

77. У якого виду рослин зигоморфна квітка?

а) *Utricularia vulgaris*; б) *Nasturtium officinale* в) *Caltha palustris* г)

Nymphaea alba

78. Які із перелічених рослин належать до родини лататтєвих?

а) *Nymphaea candida*; б) *Nuphar lutea* в) *Nelumbo nucifera* г) *Victoria regia*.

79. Які із перелічених рослин належать до родини Ceratophyllaceae?

а) водопериця колосиста; б) кушир занурений; в) глечики жовті; г) очерет звичайний.

80. Які із перелічених рослин дуже отруйні?

а) *Ceratophyllum demersum* б) *Cicuta virosa* в) *Polygonum hydropiper* г) *Ranunculus sceleratus*.

81. Яка із перелічених рослин належить до родини столисникових (Haloragaceae)?

а) *Trapa natans*; б) *Muriophyllum spicatum*; в) *Lythrum salicaria*; г) *Hippuris vulgaris*.

82. До родини ароїдних (Araceae) належать:

а) *Sparganium erectum*; б) *Calla palustris*; в) *Carex vulpina*; г) *Acorus calamus*.

83. До родини півникових належать:

а) *Luzula pilosa*; б) *Potamogeton crispus*; в) *Najas marina*; г) *Iris pseudacorus*

84. До складу одного рослинного угруповання не можуть одночасно входити: а) *Nuphar lutea* і *Ceratophyllum demersum*; б) *Caltha palustris* і *Coronaria flos-cuculi*; в) *Laminaria digitata* і *Pinus silvestris*; г) *Glyceria fluitans* і *Acorus calamus*.

85. У якій водорості сифональна структура талому?

а) у прісноводній синьозеленій водорості осциляторії; б) у морської бурій водорості фукуса; в) у морської зеленої водорості каулерпи; в) у прісноводній зеленій водорості кладофори.

86. Ризоподіальному типу структури водоростей властива:

а) відсутність міцних клітинних покривів і здатність до амебоїдного руху;

б) наявність джгутиків – органодів руху;

в) наявність клітинних органодів, властивих монадним організмам: скоротливих вакуолей, стигм, джгутиків або їх похідних у поєднанні із нерухомим способом життя;

г) здатність до вегетативного клітинного поділу, що відбувається в різних площинах, завдяки чому утворюються скупчення з багатьох клітин, що згодом легко розпадаються.

87. Найвищий зі всіх досягнутих у процесі еволюції ступенів морфологічної диференціації тіла водоростей – це:

а) сифонокладальний тип структури; б) сифональний тип структури; в)

гетеротрихальний тип структури г) паренхіматозний тип структури.

88. У яких водоростей не виявлені монадні форми і стадії:

а) рафідофітових; б) жовтозелених; в) червоних; г) золотистих.

89. До червоних водоростей належать:

а) хондрус кучерявий; б) хлорела звичайна; в) ульва салатна; г) філофора

кучерява

90. Вошерія і ботридій належать до відділу:

а) зелені водорості; б) жовтозелені водорості; в) червоні водорості; г) золотисті водорості.

91. Діатомова водорість пінулярія належить до класу:

а) центричних; б) бангісвих; в) пенатних; г) флоридових.

92. До якого класу відноситься порядок ламінарієві?

а) феозооспорові; б) циклоспорові; в) сифонові; г) кон'югати.

93. До якого класу відноситься порядок десмідієві?

а) кон'югати; б) хамесифонові; в) хроококові; г) гормогонієві.

94. Переважна більшість цих водоростей вкриті целюлозною оболонкою, яка складається з пластинок (щитків), які часто утворюють панцир:

а) золотисті; б) рафідофітові; в) евгленові; г) динофітові.

95. Які токсичні синьозелені водорості часто викликають «цвітіння» води?

а) *Anabaena flos-aquae*; б) *Microcystis aeruginosa*; в) *Nostoc pruniforme*; г) *Aphanizomenon flos-aquae*.

96. Ночесвітка (*Noctiluca*) належить до відділу:

а) *Euglenophyta*; б) *Dinophyta*; в) *Суанophyta*; г) *Cryptophyta*.

97. У представників якого підпорядку водоростей утворюються ценобії? а) у вольвоксових; б) у хламідомонадових; в) у поліблефаридових; г) у хлорококових.

98. Хламідомонада належить до відділу:

а) евгленових; б) зелених; в) рафідофітових; г) динофітових.

99. Який із перелічених видів рослин є найстійкішим до мінералізації води?

а) латаття біле; б) жабурник звичайний; в) очерет звичайний; г) лепеха звичайна.

100. Тип стратегії, який представляє рослини з укороченим життєвим циклом:

а) віоленти; б) пацієнти; в) експлеренти; г) фанерофіти.

УМОВНІ СКОРОЧЕННЯ

ЕПС – ендоплазматична сітка, те ж що і ЕР – ендоплазматичний ретикулум

АГ – апарат Гольджі

АТФ – аденозинтрифосфорна кислота

НАДФ • Н – нікотинамідаденіндинуклеотидфосфат

ДНК – дезоксирибонуклеїнова кислота

РНК – рибонуклеїнова кислота

ВВР – вищі водні рослини

ЛІТЕРАТУРА

1. Водоросли. Справочник /Вассер С.П., Кондратьева Н.В., Масюк Н.П. и др. – К.: Наук. думка, 1989. – 608 с.
2. Григора І.М., Шаброва С.І., Алейніков І.М. Ботаніка. – К.: Фіто-соціоцентр, 2000. – С.161 – 180 с.
3. Жизнь растений. – М.: Просвещение, 1974-1982. – Т. 1-6.
4. Жуковский П.М. Ботаника. – М.: Колос, 1982. – 623 с.
5. Красільнікова Л.О., Садовниченко Ю.О. Анатомія рослин. – Х.: Колорит, 2004. – 237 с.
6. Курс низших растений /за ред. М.К.Горленко. – М.: Высшая школа, 1981. – 504 с.
7. Лотова Л.И. Морфология и анатомия высших растений. – М.: Эдиториал, 2001. – 528 с.
8. Мусієнко М.М. Фізіологія рослин. – К.: Либідь, 2005. – 808 с.
9. Определитель высших растений Украины. – К.: Наук. думка, 1987. – 548 с.
10. Потульніцький П.М., Петрова Ю.О., Сакало Г.О. Ботаніка. Анатомія і морфологія рослин. – К.: Вища школа, 1971. – 356 с.
11. Соколова Н.П. Практикум по ботанике. – М.: Агропромиздат, 1990. – 205 с.
12. Стеблянка М.І., Гончаров К.Д., Загорко Н.Г. Ботаніка. Навч. посібник/ За ред. М.І. Стеблянка. – К.: Вища школа, 1995. – 384 с.
13. Суворов В.В., Воронова И.А. Ботаника с основами геоботаники. – Л.: Колос, 1979. – 560 с.

ЗМІСТ

ВСТУП	3
1. ОСНОВИ ВЧЕННЯ ПРО КЛІТИНУ (ЦИТОЛОГІЯ)	11
1.1. Форми життя на Землі	11
1.2. Клітинна теорія будови організмів	12
1.3. Основні відмінності рослинної клітини від тваринної	12
1.4. Форма і розміри рослинних клітин	13
1.5. Будова рослинної клітини	14
1.6. Осмотичні властивості рослинної клітини	33
1.7. Клітинна оболонка	35
1.8. Поділ ядра і клітини	40
2. ГІСТОЛОГІЯ РОСЛИН	43
2.1. Загальна характеристика тканин	43
2.2. Меристематичні (твірні) тканини.	43
2.3. Покривні тканини	44
2.4. Основна паренхіма	46
2.5. Поглинаючі тканини	47
2.6. Асимілюючі, або фотосинтезуючі, тканини	48
2.7. Запасаючі тканини	49
2.8. Система провітрювання	49
2.9. Провідні тканини	50
2.10. Механічні (опорні) тканини	54
2.11. Видільні тканини	55
3. АНАТОМІЯ РОСЛИН	59
3.1. Органи рослин	59
3.2. Будова і функції кореня	60
3.3. Будова і функції пагона	80
4. РОЗМНОЖЕННЯ РОСЛИН	97
4.1. Вегетативне розмноження	97
4.2. Нестатеве, або безстатеве розмноження	101
4.3. Статеве розмноження	102
5. СИСТЕМАТИКА РОСЛИН	106
5.1. Номенклатура рослин	106
5.2. Форми життя на Землі	108
6. ВОДОРОСТІ (ALGI)	109
6.1. Загальна характеристика водоростей	109
6.2. Будова тіла водоростей	112
6.3. Екологічні групи водоростей	120
6.4. Класифікація водоростей	131
6.4.1. Синьозелені водорості або ціанеї (Cyanophyta)	132
6.4.2. Евгленові водорості (Euglenophyta)	138
6.4.3. Динофітові водорості (Dinophyta)	142

6.4.4. Кристофітові водорості (Cryptophyta)	145
6.4.5. Рафідофітові водорості (Raphidophyta)	147
6.4.6. Золотисті водорості (Chrysophyta)	149
6.4.7. Діатомові водорості (Bacillariophyta, або Diatomeae)	152
6.4.6. Жовтозелені водорості (Xanthophyta)	160
6.4.9. Червоні водорості (Rhodophyta)	163
6.4.10. Бурі водорості (Phaeophyta)	169
6.4.11. Зелені водорості (Chlorophyta)	177
6.4.12. Харові водорості (Charophyta)	196
6. 5. Роль водоростей у природі	199
7. МІКСОМІЦЕТИ, АБО СЛИЗОВИКИ (МУХОМУСОТА)	203
8. ГРИБИ (FUNGI)	205
8.1. Загальна характеристика грибів	205
8.2. Класифікація грибів	206
9. ЛИШАЙНИКИ (LICHENOPHYTA)	209
10. ВИЩІ РОСЛИНИ	212
10.1. Особливості будови вищих рослин	212
10.2. Ринієподібні (Rhyniophyta)	216
10.3. Мохоподібні (Bryophyta)	216
10.4. Плауноподібні (Lycopodiophyta)	219
10.5. Хвощеподібні (Equisetophyta)	222
10.6.. Папоротеподібні (Polypodiophyta, Pteridiophyta)	224
10.7. Насінні рослини (Spermatophyta)	226
10.8. Голонасінні, або Соснові (Gymnospermatophyta або Pinophyta)	227
10.9. Відділ Покритонасінні, або Квіткові рослини (Magnoliophyta)	233
10.9.1. Особливості статевого розмноження покритонасінних	234
10.9.2. Клас Дводольні рослини (Magnoliopsida)	244
10.9.3. Клас Однодольні або Ліліюпсида (Liliopsida)	268
11. ОСНОВИ ГІДРОЕКОЛОГІЇ РОСЛИН І ФІТОЦЕНОЛОГІЇ	285
11.1. Класифікація екологічних факторів	285
11.2. Екологічні фактори і екологічні групи рослин	288
11.3. Екологічне значення біотичних факторів	307
11.4. Антропогенні чинники	313
11.5. Життєві форми рослин	315
11.6. Стратегії рослин	316
11.7. Рослини – індикатори змін природного середовища	318
11.8. Вищі водні рослини у декоративній аквакультури	320
11.9. Основи фітоценології	325
ТЕСТИ	332
ЛІТЕРАТУРА	339

Навчальне видання

Гроховська Юлія Романівна

Кононцев Сергій Вікторович

**БОТАНІКА З ОСНОВАМИ
ГІДРОБОТАНІКИ**

Навчальний посібник

Друкується в авторській редакції

Коректор Кононцева Н.М.