



Лекція № 2

Тема: Археγονіальні рослини.

Загальний огляд Мохоподібних, Хвощеподібних, Плауноподібних, Папоротеподібних

План:

1. Вищі рослини
2. Відділ Мохоподібні
3. Відділ Хвощеподібні
4. Відділ Плауноподібні
5. Відділ Папоротеподібні

1. Вищі рослини

Усі вищі рослини, як правило, мешканці суходолу, але серед них є й мешканці водойм. За способом живлення переважна більшість вищих рослин - автотрофи. За зовнішнім виглядом вони дуже різноманітні. Вони мають ряд загальних рис: їх тіло диференційовано на вегетативні органи (корінь, стебло, листок), а органи – на ткани; органи розмноження багатоклітинні.

Для розвитку вищих рослин характерні дві фази, які чергуються одна з одною: гаметофіт і спорофіт.

Гаметофіт - статеве покоління, на якому утворюються багатоклітинні статеві органи - антеридії та архегонії.

Спорофіт - безстатеве покоління, на якому утворюються органи безстатевого розмноження - спорогонії, в яких шляхом редукційного поділу утворюються гаплоїдні спори. Спори у вищих рослин можуть бути морфологічно однакові або різні. Дрібніші за розмірами спори називають мікроспорами, а більші - мегаспорами.

Еволюції вищих рослин, крім мохоподібних, характерна тенденція до переваги і вдосконалення спорофіта при одночасній редукції гаметофіта.

Вищі рослини походять від водоростей. Єрі вищих рослин передувала ераводоростей.

Основними передумовами виходу рослин на суходіл були такі події:

- 1) утворення в прибережних частинах водойм шару мулу, який став основою первісних ґрунтів;
- 2) накопичення в повітрі внаслідок життєдіяльності



БОТАНІКА 2023-24



водоростей достатньої кількості кисню;

3) утворення навколо Землі озонового шару, що став надійним захистом для живих організмів від шкідливих променів Сонця,

4) існування на великих площах суходолу постійного вологого і теплого клімату.



З моменту виходу на сушу вищі рослини розвивались в двох основних напрямках: вони утворили дві великі еволюційні гілки – гаплоїдну і диплоїдну. Перша представлена відділом Мохоподібні, у яких в життєвому циклі домінує гаплоїдне статеве покоління – гаметофіт, друга - решта вищих рослин, у яких переважає диплоїдне безстатеве покоління - спорофіт.

Вищі рослини налічують 300.000 видів, з них 5000 видів у флорі України.

2. Відділ Мохоподібні

На земній кулі цей відділ об'єднує близько 35 тисяч видів рослин, зокрема в Україні - близько 600. Більшість мохоподібних - багаторічні рослини, що мають розміри від міліметра до



БОТАНІКА 2023-24



декількох сантиметрів. Найбільших розмірів сягає водяний мох фонтіналіс - до 60 см, а також деякі мохи-епіфіти, які поселяються на поверхні дерев. Більшість мохоподібних живе у помірному та холодному кліматі обох півкуль. Ростуть вони в лісах - на ґрунті, піску, стовбурах дерев (епіфіти), на болотах, є серед них і водяні рослини. Зустрічаються мохоподібні навіть у сухих степах та пустелях, чимало їх і в тропіках. Можемо побачити мохи вздовж асфальтових доріжок, на дахах та фундаментах будинків, але царством мохів вважають тундру та вологі високогір'я тропіків.

В Україні, з понад 70 видів маршанції, поширений один вид - маршанція звичайна. Вона часто зустрічається на сирих і болотистих місцях, вогких скелях. Поширена по всій лісовій зоні. Це невеличка сланка дводомна рослина, 2-10 см завдовжки і 1-2 см завширшки, з темно-зеленим (зверху), дихотомічно розгалуженим пластинчастим таломом.

Верхня частина слані має дрібний сітчастий рисунок. В центрі кожної ділянки виділяється блискуча пляма з темною крапкою в середині – продих з продиховою щілиною. На верхній частині слані також можна бачити виводкові кошики, що мають вигляд невеликих келихоподібних виростів. На їх дні утворюються виводковітільца (таллідії) на мініатюрних ніжках. Піз час дощу їх змиває вода, і, потрапивши у вогку землю, вони проростають у нову слань маршанції.

На нижній поверхні слані розташовані амфігастрії та чисельні ризоїди двох типів: прості та язичкоподібні. Прості ризоїди всмоктують воду з мінеральними солями та прикріплюють талом маршанції до субстрату. По язичкоподібним здійснюється рух води до різних ділянок талому. Таким чином, талом маршанції має дорзовентральну будову.

Антеридій – невеличкий мішечок на короткій ніжці з одношаровою стінкою. Порожнина антеридію заповнена сперматогенною тканиною. Кожна клітина сперматогенної тканини утворює два дводжгутикових сперматозоїда.

На жіночій підставці (архегонієфор) проміж її променів розташовані архегонії, які складаються з овального черевця та витягнутої шийки. Шийка звисає донизу. Стінка архегонія одношарова. В черевці розташована яйцеклітина, в шийці – каналцеві клітини, які ослизнюються в зрілому архегонії. Після злиття яйцеклітини зі сперматозоїдом із зиготи утворюється



БОТАНІКА 2023-24



безстатеве покоління маршанції – спорофіт, представлений спорогоном.

Із роду політрих у флорі України представлені 8 видів. Найбільш характерний – політрих звичайний – росте густими дернинами на вогких і сирих місцях у лісах, особливо хвойних, на луках; поширений майже по всій Україні, особливо в лісових і гірських районах. Стебло пряме (20-40 см), густо вкрите цупкими лінійно-ланцетними філоїдами. Зозулин льон — багаторічна дводомна рослина. Антеридії і архегонії розвиваються на верхівках стебел. Запліднення відбувається під час дощу або в росі рано навесні.

Сфагнові, або «білі», торфові мохи об'єднують близько 300 видів. Вони зростають на заболочених ділянках лісу з бідними ґрунтами, на болотах. Ці мохи здатні поглинати вологи в 30-40 разів більше своєї ваги. Це тому, що в листках сфагнуму є, крім живих хлорофілоносних клітин, мертві водоносні гіалінові клітини, заповнені повітрям. Саме ці клітини можуть утримувати вологу. Коли рослини сфагнуму живі і знаходяться у вологому середовищі, то зверху вони блідо-зелені, а знизу - білі. Сфагнові мохи мають листкостеблову будову, і, на відміну від зозулиного льону, є однодомними, тобто чоловічі й жіночі статеві органи знаходяться на верхівці однієї рослини. Там же після запліднення утворюються три невеликі кулясті коробочки, у яких дозрівають спори. Там, де з'являється сфагнум, відбувається заболочування ґрунту.





БОТАНІКА 2023-24



Схема життєвого циклу мохоподібних.

Народногосподарське значення.

- Беруть участь у кругообізі речовин й енергії на Землі, як і інші рослини, являють собою незамінний компонент біосфери Землі.
- Першими з'являються на незаселених субстратах.
- Беруть участь у створенні особливих біоценозів, особливо там, де майже суцільно покривають ґрунт (тундра).
- Моховий покрив здатний накопичувати і утримувати радіоактивні речовини.
- У зв'язку зі здатністю вбирати і утримувати велику кількість води, відіграють велику роль у регулюванні водного балансу ландшафтів.
- Сприяють заболочуванню територій.
- Сфагнові мохи – джерело утворення торфу, який широко використовується в промисловості. Торф використовується як паливо і як цінна хімічна сировина, з нього виготовляють віск, парафін, феноли, оцтову кислоту та ін. речовини. Також торф використовується як добриво, при цьому не тільки підвищується врожай сільськогосподарських культур, але і поліпшується структура ґрунту. Важливе значення має торф в якості будівельного термоізоляційного матеріалу для трубопроводів і житлових будівель. З торфу виготовляють папір і картон.
- Деякі сфагнові мохи мають антибіотичні властивості і застосовуються в медицині.
- Використовуються для оцінки забруднення атмосфери.



Бріометри – коробочки сростучими на них мохами.

3. Відділ Плауноподібні

Відділ Плауноподібні (*Lycopodiophyta*) — відділ вищих спорових судинних рослин, що налічує близько 1000 сучасних видів (в Україні 12 видів). Плауноподібні одна із найдавніших груп рослин. Викопні рештки їх відомі починаючи з силуру. Найбільшого розвитку плауноподібні досягли в кам'яновугільному періоді палеозойської ери і були представлені багаточисельними великими (до 30 м) деревами: лепідодендронами, сигіляріями та іншими, які формували ліси, а потім вимерли в карбоні палеозойської ери. Вони відігравали важливу роль в утворенні покладів кам'яного вугілля (лепідодендрони, сигілярії та ін.).

Сучасні представники плауноподібних рослин – багаторічні рослини, поширені по всій земній кулі. У життєвому циклі плауноподібних спостерігається чітке чергування поколінь. Переважає нестатеве покоління, тобто спорофіт. Спорофіт плауноподібних розчленований на: корінь; стебло; дрібні, іноді лускоподібні листки. Листки плауноподібних є виростами стебла. Вони слабко диференційовані, з 1-2 нерозгалуженими жилками. Плауноподібні становлять мікрофільну лінію еволюції. Тобто для них характерна мікрофілія – дрібні листки густо розміщені на стеблі. Пагони плауноподібних не мають чітко виражених вузлів і міжвузлів. Стебла та корені плауноподібних дихотомічно галузяться.

Спорангії плауноподібних розташовані або в пазухах, або з верхнього боку видозмінених листків (спорофілів). Чергуючись із стерильними листками, вони утворюють уздовж стебла спороносні зони або ж зібрані у спороносні колоски (стробіли). Плауни поділяють на рівноспорові та різноспорові.

Рівноспорові — однодомні. У наших лісах поширений плаун булавовидний. Спорофіт плауна — зелена рослина типової будови плаунів. Гаметофіт (або як його ще називають — заросток) плауноподібних – невеличкий (близько 3 мм у діаметрі) підземний безхлорофільний двостатевий заросток, який вступає в симбіоз із грибами, розвивається дуже повільно і живе до 20 років.

Різноспорові (наприклад, плаунець-селягінела) мають мікроспори та мегаспори — різні за розміром і якістю; з них виростають різностатеві гаметофіти (статеве покоління) — це дводомні рослини, у яких заростки розвиваються під оболонкою



БОТАНІКА 2023-24



спори за рахунок її поживних речовин протягом кількох тижнів. Запліднення відбувається лише при наявності вологи, у крапельно-рідкому середовищі. Із зиготи розвивається спорофіт, на ньому утворюються спори, утворенню яких передують редукційний поділ. В основу класифікації плауноподібних покладено особливості будови спорофіта.

У плаунів добре розвинене вегетативне розмноження.

Представники плауноподібних на території України:

- плаун булавовидний,
- плаун річний,
- баранець звичайний (плаун-баранець),
- селлагінела плауноподібна.

Роль плауноподібних сьогодні невелика. Спори плаунів, які мають 50% невисихаючої олії, використовують у фармакології (як дитячу присипку), у металургії при витонченому литті (обсипають стінки формочок) та в піротехніці (для феєрверка). Неперевершене значення давніх плаунів як утворювачів вугілля. Сучасні плауни в Україні — рідкісні рослини, вони занесені до Червоної книги.

Відділ *Lycopodiophyta* поділяється на 2 класи:

- Плауновидні - *Lycopodiopsida*
- Молодильниковидні - *Isoetopsida*.

Клас *Lycopodiopsida* включає 3 порядки:

- Астероксилові - *Asteroxilales*
- Плаунові - *Lycopodiales*
- Протолепідодендрові - *Protolapidodendrales*

Клас Плауновидні, або Лікоподіонциди (*Lycopodiopsida*).

Належать вимерлі і сучасні рослини.

Вимерлі порядки: Астероксилові (*Asteroxylales*) і Протолепідодендрові (*Protolapidodendrales*).

Порядок Плаунові (*Lycopodiales*)

Спорофіти трав'янисті, багаторічні. Стебло та корінь не мають камбію. Належать рівноспорові плауноподібні (спори однакові за розміром). Спорангії розташовані на спорофілах, звичайно зібраних в стробіли, що нерідко називаються спороносними колосками (термін невдалий і помилковий). Листки без язичків. Гаметофіт двостатевий, у тропічних видів - надземний, однорічний, у форм помірного клімату - підземний, багаторічний, характеризується сапрофітним або напівсапрофітним способом життя. Сперматозоїди дрібні,



БОТАНІКА 2023-24



численні, дводжгутикові. Порядок включає родини Плаунові та Баранцеві.

Родина Плаунові (*Lycopodiaceae*) має кілька родів.

Рід Плаун (*Lycopodium*) має близько 400 видів, з яких більшість поширені в тропіках і субтропіках, але деякі види мають більш широкі ареали в областях з помірним і холодним кліматом. Всі плауни надземні або епіфітні багаторічні трав'янисті рослини з прямостоячими, сланкими, звисаючими, повзучими або лазячими пагонами та з додатковими коренями.

Плаун булавовидний (*L. clavatum*) поширений в хвойних лісах (частіше в соснових). Багаторічна рослина, має сланке дихотомічно розгалужене стебло з висхідними вилчато-розгалуженими пагонами і дихотомічно розгалуженими коренями. Стебло та гілки густо вкриті дрібними листочками, які розташовані спіралью, вони є сидячими, ланцетними, по краях зубчастими, на верхівці з шилоподібними вістрями. Вздовж листка проходить жилка. Листки зовні покриті епідермісом з продишовим апаратом.

Багатошаровий мезофіл складається з клітин з хлорофільними зернами. Їх ряди розділені повітроносними порожнинами.

В середині літа у плауна булавовидного з'являються 2 стробіли, рідше 1-3. Вони розміщуються на верхівках стебел. На осі стробіла черепитчасто розташовані спорофіли, вони плівчасті, значно дрібніші за вегетативні листки, серцеподібні, закінчуються довгим, по краю зубчастим вістрям, при досяганні набувають жовто-золотистого кольору. На верхньому боці біля основи спорофіла на короткій ніжці сидять спорангії, вони ниркоподібні, одногніздні. В них розвивається велика кількість однакових дрібних спор. Спори округло-тетраедричної форми і мають жовте забарвлення та дві оболонки: зовнішня - екзина (екзоспорій) - сітчаста, з потовщеннями на гранях, внутрішня - інтина (ендоспорій) - тоненька. Спори містять до 50 % жирної олії, не змочуються дощовою водою, плаваючи на її поверхні (звідси і назва „плаун”).

Спорангій має трьохшарову оболонку, внутрішній шар якої (тепетум) майже повністю руйнується, вміст його клітин використовується при розвитку спор. Під трьохшаровою оболонкою розміщується археспорій.

Спори з дощовою водою вмиваються в ґрунт і через 5-7 років ті з них, що потрапляють на глибину не більше 8-10 см,



БОТАНІКА 2023-24



проростають, даючи початок статевому поколінню – гаметофіту (заростку). Заросток, покритий епідермісом. Знизу і збоків заростка відходять ризоїди. Над нижнім епідермісом розміщені у 3-5 рядів клітини, які містять гіфи гриба (ендотрофна мікориза). За ними розміщується шар вертикально видовжених клітин (палісадний). Глибше розміщена запасуюча тканина, в клітинах якої накопичується крохмал. Середина заростка зайнята паренхімою.

Заросток – (гаметофіт) - двостатевий, тобто несе і антеридії, і архегонії. Антеридії повністю занурені в тканини заростка. Архегонії мають типову форму і будову, черевце їх занурене в заросток, а шийка виступає над поверхнею. Після запліднення зигота без періоду спокою проростає, ділиться з однієї клітини формується підвісок, а інша - зародкова. Підвісок більше не ділиться, зародкова клітина багаторазово ділиться і дає початок зародку. У плауна заросток підземний, тому формується ніжка – напівкулеподібне тільце, яке занурюється в тканину заростка і забезпечує живлення зародка.

У сформованого зародка добре помітне стебельце, на якому формується перший листок, біля основи стебельця виникає додатковий корінь. Прориваючи тканину заростка, зародок розвивається далі і утворює молоду рослину.

Клас Молодильникові або Ізоетопсиди.

Клас *Isoetopsida* включає 3 порядки:

- Селагінеллові - *Selaginellales*
- Лепідодендрові - *Lepidodendrales*
- Молодильникові - *Isoetales*

Сюди належать різноспорові плауноподібні (мають мікро- і макроспори). Листки з язичками. Гаметофіти одностатеві, дрібні, розвиваються не залишаючи оболонки спори протягом року, за рахунок поживних речовин спори. Сюди належать порядки: Плаункові або Селагінеллові (*Selaginellales*), Лепідодендронові (*Lepidodendrales*) і Молодильникові (*Isoëtales*), причому Лепідодендронові повністю вимерлі, а два інші порядки зараз представлені у флорі.

Порядок Плаункові або Селагінеллові (*Selaginellales*). Під Плаунок або Селагінелла (*Selaginella*) включає приблизно 700 видів. Більшість - невеликі повзучі трав'янисті рослини, лише 50 видів мають прямостояче стебло. Доросла рослина (спорофіт) селагінели за зовнішнім виглядом дуже подібна до плаунів, має ніжне сланке дихотомічно розгалужене стебло. Види з



БОТАНІКА 2023-24



прямостоячим стеблом мають дрібні спіральні розміщені листки однакового розміру.

У видів, що мають сланке стебло, листки розміщені в два ряди. Кожний ряд складається з двох тісно зближених листків. Верхні листки маленькі, нижні – більші. Рослина має дорзовентральну будову. Біля основи листків є півчастий виріст – язичок (лігула).

До ґрунту селазинели прикріплюються тонкими дихотомічно розгалуженими коренями. Корені виникають або на стеблі, або на особливих утворах – ризофорах, які утворюються від стебла екзогенно, корені на них утворюються ендогенно. Стробіли звичайно поодинокі і розташовані на верхівках вертикальних пагонів.

Селазинели - різноспорові рослини (гетероспорія). У них наявні спорангії двох типів – мікроспорангії і макроспорангії. У мікроспорангіях розвивається велика кількість дрібних мікроспор, в макроспорангіях утворюється всього 4 макроспори. Спорангії розміщені на верхньому боці спорофілів, які зібрані в стробіли. Спорофіли зовні подібні на вегетативні листки, але мають добре розвинений язичок.

Спорангії мають ниркоподібну або обернено яйцеподібну форму, сидять на невеликій ніжці, одягнуті двошаровою оболонкою. Вистилаючий шар тапетум, розміщений глибше, виникає із спорогенної тканини. Мікро- і макроспорангії зібрані на одному стробілі, але розміщення їх буває різним. Частіше мікроспорангії знаходяться у верхній частині, а макроспорангії у нижній частині стробіла, і розміщені вони в різних рядах – справа і зліва. Відповідно утворюється два типи заростків.

При проростанні мікроспори утворюється сильно редукований чоловічий заросток, який не залишає оболонки мікроспори. При першому поділі утворюються дві клітини – велика (антеридіальна) і мала (проталіальна). Антеридіальна дає початок одному антеридію. В ньому утворюються клітини стінки антеридія і 2-4 спермагенні клітини.

Мікроспорангії розкриваються щілиною (тріщиною) і спори з силою викидаються назовні. Далі розвиток чоловічого гаметофіта відбувається на землі. В результаті поділу спермагенних клітин, утворюється велика кількість дводжгутикових сперматозоїдів. Стінка антеридія розпливається і сперматозоїди плавають у загальній масі плазми.



БОТАНІКА 2023-24



Макроспора проростаючи, утворює жіночий заросток. У більшості видів розвиток заростка відбувається на землі. При поділі ядра макроспори утворюється велика кількість нових ядер, між якими потім виникають перегородки, в результаті формується багатоклітинний заросток, що не покидає оболонки макроспори. У верхній частині заростка клітини посилено діляться, в результаті оболонка мегаспори розривається і заросток вип'ячується назовні. Клітини заростка зеленіють, на ньому утворюються ризоїди і, таким чином, жіночий заросток може живитися самостійно. У верхній частині заростка розвиваються архегонії, які занурені в тканину заростка. Шийка архегонія має лише 1-3 канальцеві клітини. Запліднення відбувається під час дощу. Запліднена яйцеклітина ділиться, з нижньої клітини розвивається зародок, який складається з стебельця, листочків, ніжки і ризофора. З верхньої частини розвивається підвісок.

Порядок Молодильникові (Isoëtales). Родина Молодильникові (Isoëtaceae).

Рід Молодильник (*Isoëtes*) нараховує 64 види. Це багаторічні трав'янисті рослини, зустрічаються на всіх континентах, особливо в Північній Америці. На Україні зустрічається 3 види, що ростуть в озерах під водою. Різноспорові рослини. Сперматозоїди багатоджгутикові. Молодильникові потомки Лепідодендронових.

4. Відділ Хвоцевидні

Другу лінію еволюції, пов'язану з риніофітами, складає відділ Хвоцевидні - *Equisetophyta*. Це прадавня група рослин, що з'явилася в девоні, досягла розквіту в карбоні, а на початку тріасу почала вимирати. На відміну від інших вищих спорових хвоцевидні характеризуються чітко вираженою метамерією (членистістю) пагонів. Звідси їх друга назва - членисті - *Articulatae*. За загальною структурою тіла вони нагадують насінні рослини ефедру й казуарину. Далекий прототип такої структури представляють харові водорості.

В еволюційному відношенні хвоцевидні являють собою самостійну мікролистну (мікрофільну) лінію еволюції стелярних рослин. Своєрідні їхні листки являють собою не вирости на осі, а видозмінені, сильно скорочені редуковані гілочки.

Сучасні види хвоців — це багаторічні трав'янисті рослини, їх 32 види і об'єднані вони в одну родину Хвоцеві (*Equisetaceae*) та один рід – Хвощ. У флорі України зустрічається 9 видів: хвощ



БОТАНІКА 2023-24



польовий (*E. arvense*), хвощ лісовий (*E. silvaticum*), хвощ болотний (*E. palustre*), хвощ лучний (*E. pratense*) тощо. Серед хвощів зустрічаються карликові рослини 5-15 см висотою й до 1 мм у діаметрі, і рослини зі стеблом у кілька метрів (у тропіках). Цікавим реліктом нашої флори є хвощ великий (*E. telmateia*), висота якого досягає 80 – 100 см. Він поширений у тінистих лісах Криму і Карпат. У рівнинній частині України він зустрічається рідше. Найбільший серед хвощів хвощ гігантський (*E. giganteum*) росте як лазяча рослина в тропічних лісах Південної Америки і досягає 10 – 12 м у висоту при товщині стебла 0,5 – 2 см. Серед давніх вимерлих рослин були дерева і кущі. Хвощеподібні мають спільні риси з плауноподібними, та є і відмінності. Сучасні хвощеподібні розповсюджені на всіх материках, виключаючи Австралію та Нову Зеландію. Їх можна зустріти у вологих лісах, на болотах і луках. Часто поширені на кислих ґрунтах.

Характерною рисою хвощеподібних є наявність у них своєрідних структур, що несуть спорангії – *спорангієфорів*. Кільця спорангієфорів або утворюють на стеблі спороносні зони, що чергуються із вегетативними листками, або сидять на кінцях осей, утворюючи чисті (що складаються лише з спорангієфорів або із спорангієфорів і стерильних листків) стробіли. Переважна більшість хвощеподібних рівноспорові рослини, і лише деякі, переважно викопні форми, - різноспорові.

Статеве покоління – гаметофіт, або заросток – у нині існуючих хвощів представлено одно- або двостатевими недовговічними дуже маленькими зеленими рослинами, розмірами в кілька міліметрів. На гаметофітах утворюються антеридії і архегонії. В антеридіях розвиваються багатоджгутикові сперматозоїди, в архегоніях яйцеклітини. Запліднення відбувається при наявності краплинно-рідкої води, із зиготи без періоду спокою виростає нове безстатеве покоління – спорофіт.

Зовні стебло вкрите епідермісом, складеним із витягнутих клітин з дуже потовщеними і насиченими кремнеземом стінками. В епідермісі є численні продихи, розміщені поздовжніми рядами (по схилах ребер) і заглиблені в хлорофілоносну тканину – хлоренхіму. Під епідермісом на виступах ребер і в боріздках залягає механічна тканина (склеренхіма), а під нею на ребрах — хлорофілоносна. За механічною розташована тканина корової паренхіми. Під паренхімою кори розташоване кільце судинних пучків, складених з флоєми та слабо розвинутої ксилеми і



БОТАНІКА 2023-24



побудованих за колатеральним типом. Це артростела. Судинні пучки оточені перициклом і розміщені завжди проти ребер. За судинними пучками (до центра стебла) міститься велика центральна порожнина. Крім неї, всередині кожного провідного пучка є менші порожнини, які називаються кардинальними. Вони розміщені якраз проти ребер. Проти боріздох розміщені ще так звані валекулярні порожнини, що виникають у паренхімі кори. Всі ці порожнини є тільки в міжвузлях. У вузлах вони перериваються суцільною тканиною. Провідні елементи ксилеми - трахеїди, є судини.

Відділ об'єднує 3 класи:

1. Гієнієві - *Hyeniopsida*
2. Клинолистові - *Sphenophyllopsida*
3. Хвощевидні - *Equisetopsida*

Клас Гієнієві (*Hyensopsida*). Вимерлі, існували в девоні, не всі ботаніки згодні з віднесенням їх до хвощів.

Клас Клинолистові, або Сфенофілові (*Sphenophyllopsida*). Викопні рослини.

Геологічний вік: пізній девон пермський період.

Клас Хвощевидні (*Equisetopsida*). Цей клас поділяють на два порядки: Каламітові і Хвощові. До першого належать виключно викопні палеозойські форми. До другого - як викопні, так і сучасні види, поєднувані в один рід хвощ.

Сучасні хвощеподібні не відіграють значної ролі у природі. Викопні хвощі відіграли важливу роль в утворенні кам'яного вугілля. Деякі з них є злісними бур'янами (хвощ польовий). Проте одночасно той же х. польовий є лікарською, фарбувальною та їстівною рослиною. Раніше в Євразії і Північній Америці вживали в їжу бульби і спороносні стебла хвоща польового після спеціальної обробки. На півночі хвощі можуть бути, наприклад, цінним кормом для оленів. Серед хвощів є ряд отруйних для домашньої худоби, особливо хвощ болотний. Це пов'язане з наявністю сапонінів і глікозидів й усіх частинах рослини. Ряд хвощів застосовують в народній медицині, а хвощ польовий входить в державну фармакопею. Його пагони є сечогінним засобом. Знаходить він застосування також у ветеринарії (для загоювання ран). Завдяки наявності кремнезему стебло хвощів подекуди використовується для чищення кухонного посуду, полірування різних дерев'яних і металевих виробів тощо.

Гієнієві (415-370 млн. років тому), які описані дотепер, були невеликими чагарничками, висотою в кілька десятків



БОТАНІКА 2023-24



сантиметрів. Їхні стебла дихотомічно гілкувалися й були покриті повторно дихотомічно розгалуженими осями.

Представники клинолистів, на відміну від гієнієвих, мали членисті, борознисті до 1 м висотою стебла у вузлах яких колотівками по 6-9 розташовувалися клиноподібні широкі, цільні або дихотомічно розгалужені вузькі листки. Деякі мали гетерофільні листки; вузькі листки виконували функцію прикріплення, тому що клинолисти були, очевидно, рослинами, що лазять, на кінцях гілок розташовувалися спорангії, зібрані в стробіли. Клинолисти (рід *Shenophyllum*) утворювали густі зарості в болотистих лісах кам'яновугільного періоду.

Разом з ними зростали представники збірного роду каламітів (*Calamites*), із класу хвощів, по зовнішньому вигляду вони нагадували сучасні хвощі збільшені в десятки разів. Каламіти були могутніми деревами, мали довгі горизонтальні кореневища, від яких відходили вертикальні пагони висотою 8-10 до 20 м і 0,5 м в діаметрі. Стебла рясно гілкувалися, гілки також були членисті, листки на них розташовувалися мутовчато, в одній колотівці було від 3 до 70 листків, що мали в довжину від 0,5 до 20 см. листи лінійні, цільні з однієї жилкою; на відміну від сучасних хвощів листки були фотосинтезуючими.

Стебла каламітів мали камбій і наростали в товщину. В умовах вологого й теплого клімату палеозою каламіти вегетували цілий рік, тому не утворювали річних кілець. У середині стебла розвивалася порожнина за рахунок руйнування серцевини. Були серцеподібні промені.

Різноманітні за будовою стробіли каламітів досягали в довжину до 12 см, склалися з колотівок стерильних листків, що чергуються зі спорангіофорами. Спори їх мали елатери - гігроскопічні нитки, завдяки яким вони розсіювалися. Дослідник цих спор, американський палеоботанік Р. Бакстер описував, що спори вимерлого 300 млн. років тому одного з каламітів раптом заворушилися під мікроскопом, корячись швидким рухам своїх елатер, коли Бакстер переніс спори з водного середовища в спиртове. Імовірно, під дією парів спирту елатери підсохнули й стали скорочуватися, стимулювали рух спор.

Каламіти разом з лепідодендронами й сігіляріями утворювали густі тропічні ліси, що відігравали значну роль у рослинності Землі в кам'яновугільний період, в утворенні ландшафтів Землі. До кінця палеозою, у пермському періоді, при



БОТАНІКА 2023-24



різкій зміні клімату, каламіти стали швидко вимирати, а менш спеціалізовані хвощі, пристосувалися й широко поширилися.

Порядок Хвоцові (*Equisetales*). Трав'янисті рослини. Характерна особливість їх моноподіальне галуження, мутовчасте розчленування стебла, у вузлах кільцями розташовані також мутовчато розчленовані бічні гілочки. Листки хвощів редуковані, шилоподібні, розташовані кільцями. Рослини мають кореневище.

По характеру надземних пагонів види хвощів можна розбити на 2 групи. В одних видів усі надземні пагони однотипні: вічнозелені, живуть у помірному кліматі більше одного сезону, тобто перезимовують і розвивають верхівкові стробіли. У другій групі хвощів є пагони двох типів: одні спороносні, буруваті або зелені, а інші вегетативні, зелені. Розвиток спороносних і вегетативних пагонів у видів другої групи йде по-різному. Наприклад, у хвоща польового спороносні пагони з'являються першими, вони буруваті, не гіллясті, звичайно товстіше вегетативних і після спороношення відмирають. У хвоща лісового й хвоща лугового спороносні пагони з'являються весною, одночасно з вегетативними. Спочатку обидва пагона блідо-рожеві, потім зеленіють, після спороношення спороносний пагін функціонує як вегетативний. У хвоща болотного й хвоща прирічкового спороносні пагони спочатку нічим не відрізняються від вегетативних пагонів, потім на них з'являється стробіл.

Гілкується стебло хвощів моноподіально.

Розглянемо особливості будови і життєвий цикл хвощів на прикладі хвоща польового. Навесні з кореневища виростають коричневі, негіллясті, соковиті порожнисті стебла (до 50 см.). На верхівці такого стебла утворюється спороносний колосок – стробіл, він складається з видозмінених листків - спорофілів або спорангіофорів, які мають форму шестикутного щитка з ніжкою в центрі, який має 5-10 мішкоподібних спорангіїв із спорами. Спори хвощів мають своєрідний вигляд. У них є стрічкоподібні вирости (елатери), розширені на кінцях і прикріплені до екзини в одній точці, дуже гігроскопічні, сприяють розсіюванню спор. Спори хвоща морфологічно однакові, але фізіологічно різні (різноспоровість): одні спори проростають в жіночий, інші в чоловічий заросток. На чоловічому заростку утворюються антеридії, в яких розвиваються понад 200 багатоджгутикових сперматозоїдів, на жіночому заростку є архегонії з яйцеклітинами.



БОТАНІКА 2023-24



Заросток хвоща має вигляд зеленої, багатократно розсіченої пластинки розміром 0,1-0,9 см. Запліднення здійснюється у вологу погоду. Після злиття гамет чоловічий заросток гине, а на жіночому із зиготи утворюється зародок, який розвивається в дорослу рослину - спорофіт.

Після дозрівання і розсіювання спор весняні спороносні пагони гинуть, а влітку на цьому ж кореневищі розвиваються світло-зелені пагони вегетативні, які виконують функцію фотосинтезу.

Таким чином, спорофіт у хвоща польового представлений вегетативним і спороносним пагонами з багаторічним кореневищем. Гаметофітом є заростки з антеридіями та архегоніями – недовговічне покоління.

5. Відділ Папоротєподібні

Третю лінію еволюції пов'язану з риніофітами, становить відділ *Polypodiophyta*. Це крупнолисна або макрофільна лінія еволюції, представники якої виявилися найбільш життєздатними й продовжують домінувати в наш час. З'явившись у верхньому девоні палеозойської ери, досягли розквіту в мезозої, папороті відігравали велику роль у рослинності Землі. Потім палеозойські папороті вимерли, а мезозойські збереглися, і поступово пристосовуючись до різних умов середовища, вони досягли великої морфологічної й екологічної різноманітності. У цей час налічується близько 300 родів і 10.000 видів папоротей, що займають серед вищих спорових рослин перше місце.

Розповсюджені папороті досить широко, але найбільша видова різноманітність спостерігається у вологих тропічних лісах, де вони рясно виростають не тільки на ґрунті під деревами, але і як епіфіти на стовбурах і гілках дерев. Багато тропічних видів представлені деревами, іноді до 25 м висотою й 50 см у діаметрі або довгими ліанами до 30 м довжиною, деякі навпаки мають малюсінькі розміри. У помірному й холодному кліматі виростають винятково трав'яністі види папоротей, що мають дорзовентральну симетрію.

Прямостояче стебло деревоподібних папоротей, що несе на верхівці крону листків, називають стовбуром, у його основи є численне повітряне коріння, що надає стовбурові стійкість.

Якщо стебло витке або повзуче, то його називають кореневищем. Таке кореневище може бути з усіх боків покрите



БОТАНІКА 2023-24



коріннями й листками й тоді воно буде радіальним; якщо коріння утворилося тільки на нижній стороні, а листки на верхній то кореневище буде мати дорзовентральну будову.

Листки наростають верхівкою, що вказує на їх стеблове походження.

Спорангії у папоротей виникають на нижній поверхні листка у великій кількості, рідше вони поодинокі, частіше спорангії зібрані в купки - соруси, одягнуті особливим виростом листка – покривалом, що називається індузієм. Спорангії можуть зростатися між собою в так звані синангії, або містяться в спеціальних утворах – спорокарпях.

Спорангії виникають або на звичайних вегетативних листках, або на особливих спороносних листках (спорофілах). Спорангії можуть утворюватись з групи клітин листка, як епідермальних, так і субепідермальних. В такому випадку стінка спорангія багат шарова. Такі спорангії притаманні давнім папоротям. В інших папоротей спорангії утворюються з однієї поверхневої клітини і мають одношарову стінку, така будова спорангія властива для більшості сучасних папоротей. Зрілі спорангії відкриваються при допомозі спеціальних пристосувань, що розвиваються на їх стінках (кільця різної будови, групи клітин з нерівномірно потовщеними стінками).

У папоротей як і у більшості вищих рослин домінуючим поколінням є спорофіт, який ми перш за все спостерігаємо. Майже у всіх папоротей спорофіт багаторічний, лише у небагатьох спеціалізованих форм – однорічний (наприклад: у роду цератоптерис - це водні або болотні папороті). Спорофіт папоротеподібних має корені. Немає їх у деяких гіменофілових та у роду сальвінія, внаслідок редукції. Корені папоротей додаткові, утворюються від стебла, іноді від листків.

Папороті з рослинами інших відділів утворили великі запаси кам'яного вугілля. Сучасні папороті беруть участь в утворенні ландшафтів. Утворюють значну органічну масу. Багато сучасних видів культивують як оранжерейні, кімнатні та садово-паркові декоративні рослини (адіант венерин волос, нефролепіс, птеріс, асплений, страусове перо). Молоді листки деяких видів уживають в їжу в свіжому, солоному та маринованому вигляді (орляк звичайний). Тропічну водну папороть азолу використовують як азотне добриво на рисових полях. Із кореневища щитника чоловічого отримували ліки проти паразитичних червів, які оселяються в організмі людини і тварин. Крім того, відвари та



БОТАНІКА 2023-24



настоянки з листків щитника чоловічого використовують як знеболювальний та протизапальний засіб для загоювання ран.

Відділ Папоротеподібні підрозділяють на 7 класів, з них 4 класи - викопні папороті, а 3 - нині живучі.

Класи викопних папоротей:

1. Аневрофітопсиди - *Aneurophytopsida* рід Птілофітон - *Ptilophyton (Protopteridium)*
2. Археоптерідопсиди - *Archaeopteridopsida* рід Археоптерис - *Archaeopteris*
3. Кладоксилопсиди - *Cladoxylopsida* рід Кладоксилон - *Cladoxylon*
4. Зігоптеридиопсиди - *Zygopteridiopsida* рід Зігоптерис - *Zygopteris*

Викопні Папоротеподібні були трав'янистими й деревними рослинами, які дуже відрізнялися від сучасних папоротей.

Клас Аневрофітопсиди. Дуже прадавня група рослин, геологічна природа якої відома з кінця раннього до середини пізнього девону (400-375 мільйонів років тому). Не мали справжніх листків, тільки "плоскогілки". Спорангії були великі, верхівкові, поодинокі або зібрані в пучки.

Археоптерідопсиди відомі з відкладень кінця середнього девону (390-360 млн. років тому). Мали справжні листки з цільною, вильчасто-, пальчасто- або перисторозсіченою пластинкою. Спорангії великі, розташовані одно- або дворядно на окремих перисторозсічених спорофілах, що чергувалися зі стерильними листками. Відома різноспоровість. Археоптерис - вимерла деревоподібна рослина з папоротевидним листками. Він розмножувався, мабуть, спорами. Скам'янілі рештки були виявлені у відкладеннях пізнього девону і раннього кам'яновугільного періодів.

Кладоксилопсиди (*Cladoxylopsida*) — вимерлий клас папоротеподібних рослин. Існував з кінця раннього девону до раннього карбону. Походять від псилофітів, але, очевидно, це була сліпа гілка еволюції. Це були невеликі рослини заввишки до 2 м, лише кладоксилон та *Wattieza* сягали розмірів невеликого дерева. Рівноспорові рослини. Спорангії верхівкові, без якихось спеціальних пристосувань для розкривання. Провідна система —



БОТАНІКА 2023-24



актиностела. Листки дихотомічно розгалужені. Кладоксилопсиди не мали камбію і, як наслідок, не утворювали вторинної деревини.

Зігоптеридиопсиди більш просунута група. Відомі з пізнього девону до пермі, хоча розквіт їх був у карбоні. Розгалуження дихотомічне - одна гілка ставала "лишком", інша продовжувала зростати як стебло. Спорангії верхівкові, досить великі, розкривалися верхівковою або поздовжньою тріщиною. Розташовувались поодинокі або утворювали примітивні верхівкові соруси. Зазвичай рівноспорові.

До сучасних папоротей відносять наступні класи:

1. Вужачкові - *Ophioglossopsida*
2. Мараттиєві - *Marattiopsida*
3. Полиподиопсиди - *Polypodiopsida*

Клас Офіоглосопсиди або вужачкові (*Ophioglossopsida*)

Сучасні папороті, походять, очевидно від аневрофітопсид. Невеликі багаторічні рослини, звичайно наземні, рідше епіфіти. Спорофіти більш або менш м'ясисті, позбавлені механічних тканин. Кореневище частіше коротке, просте. Характерна диморфність листків. Спорангії мають багатошарову стінку - ознака примітивності, не мають кільця, не утворюють сорусів. Рівноспорові рослини. Гаметофіти двостатеві, м'ясисті, мікоризні, дихотомічно або неправильно розгалужені.

До класу належить лише один порядок - Вужачкові (*Ophioglossales*) з однією родиною *Ophioglossaceae*, що включає 3 роди:

1. Вужачка (*Ophioglossum*), що об'єднує близько 45 видів, поширених майже по всій земній кулі, особливо в тропіках; у нашій флорі є тільки один вид - в. звичайна (*O. vulgatum*).
2. Гронянка (*Botrychium*), що складається з 36 видів, властивих помірній смузі північної півкулі; у флорі України відомі чотири види, з яких найчастіше трапляється *B. virginianum* та г. ключ-трава (*B. lunaria*).
3. Гельмінтостахіс (*Helminthostachys*) з одним видом, що росте в лісах тропічної Азії і Австралії.

Клас Маратиопсиди (*Marattiopsida*).

Сучасні папороті, імовірно походять від зігоптеридопсид. Багаторічні рослини, розміри від дрібних до досить великих. Стебла являють собою дорзовентральні кореневища або товсті бульбоподібні стовбури. В стеблах, як і в інших вегетативних



БОТАНІКА 2023-24



органах, наявні великі лізигенні слизові ходи, що є однією з особливостей маратиопсід. Молоді листки спіралью закручені. Рівноспорові рослини. Сучасні представники зустрічаються тільки в тропіках, часто вирощують в оранжереях. Спорангії досить великі, мають багатошарову стінку. Розміщені на нижньому боці зелених листків вздовж жилок спорангії утворюють соруси або синангії. Индузія немає.

До класу входить один порядок Маратієві (Marattiales), який включає одну сучасну родину Marattiaceae. Налічує 6 родів, 200 видів.

Рід *Angiopteris* має близько 100 видів, властивих переважно тропічній флорі Південно-Східної Азії, Австралії і Полінезії.

Рід *Marattia* налічує близько 60 видів, поширених у вологих тропічних лісах обох півкуль.

Рід *Danaea* має 32 види, властивих флорі тропічної Америки. Інші роди налічують всього по кілька видів.

Клас Polypodiopsida ділиться на 3 підкласи:

1. Поліподіїди - Polypodiidae
2. Марсилеїди - Marsileidae
3. Сальвініїди - Salviniidae

Поліподіопсиди - наймолодша, найрізноманітніша і найчисельніша група папоротеподібних, що налічує 270 родів, біля 10 000 видів. Імовірно походять від зігоптеридопсід. Папороті помірної зони — багаторічні трав'янисті рослини з великими розсіченими (іноді цілісними) листками, що відходять від підземного видозміненого пагона — кореневища. У ґрунт від кореневища відходять додаткові корені.

Провідні елементи стебла - драбинчасті трахеїди, нерідко є судини. Листки дуже різноманітні, як за розмірами (від декількох мм до 30 м) так і за формою, жилкуванням і щільністю. Молоді листки равликоподібно закручені, листок наростає верхівкою і в процесі росту розкручується. Так виглядають особини спорофіту. На нижньому боці листової пластинки розміщені бурі горбочки — купки спорангіїв, укритих особливим покривальцем. При дозріванні спорангії лопаються по кільцю (своєрідний утвір, допомагає розсіюванню спор) і спори розсіюються. У сприятливих умовах зі спори виростає гаметофіт (заросток).



БОТАНІКА 2023-24



Є рівноспорові та різноспорові папороті. Рівноспорові мають одноклітинні зелені гамети фіти різної форми, різноспорові — двоклітинні гаметофіти. У різноспорових папоротей спостерігається значне спрощення (редукція) заростків, особливо чоловічих, вони мають мікроскопічні розміри. Чоловічі заростки втрачають здатність до самостійного життя і живлення. У лісовій рослині щитника чоловічого гаметофіт одноклітинний, серцеподібної форми з ризоїдами, утворює жіночі та чоловічі статеві органи, в них — статеві клітини. Для запліднення обов'язково потрібна вода. Із заплідненої яйцеклітини (зиготи) утворюється зародок, який проростає в нову зелену рослину — спорофіт.

У лісах України зустрічається ще папороть-орляк, безщитник жіночий тощо, у річках — водяна папороть-сальвінія плавуча.

Чоловіча папороть (щитник чоловічий) - *Dryopteris filix-mas*. Багаторічна трав'яниста рослина, має розвинуте кореневище. Листки прикореневі, великі, двічіперисторозсічені, називаються **вайями**. У молодому віці листки спіральні закручені в спіраль, ростуть верхівкою, вважаються гомологами стебла. Розмножується папороть вегетативно, безстатевим (спорами) і статевим способом. В другій половині літа на нижній стороні листка утворюються спорангії. Вони зібрані в соруси. В спорангіях дозрівають спори; висипаються і разносяться вітром. Під час утворення спор відбувається редукційний поділ. Спора має дві оболонки екзину та інтину. Спори в сприятливих умовах проростають в двостатевий гаметофіт (заросток), що має округло-серцевидну форму (площею 1 см²). Кріпиться до субстрату ризоїдами. Ризоїди утворюють на нижній стороні заростка, тут же утворюються антеридії (всередині заростка) та архегонії (ближче до краю з виїмкою). Розкриваються антеридії під час дощу або рясної роси; сперматозоїди штопороподібно закручені з пучком джгутиків на передньому кінці проникають в архегоній і запліднюють яйцеклітину. Запліднена яйцеклітина проростає в заросток, який до утворення кореня і асимілюючих органів, живиться за рахунок заростка (гаметофіта), пізніше заросток відмирає. Отже, в циклі розвитку переважає спорофіт, гаметофіт недовговічний.

Підклас Сальвініїди (*Salviniidae*), порядок Сальвінієві (*Salviniales*), рід Сальвінія (*Salvinia*).

Сальвінія плаваюча (*S. natans*) є типовим представником різноспорових папоротей. Це невеличка однорічна рослина, що



БОТАНІКА 2023-24



вільно плаває на поверхні води. Стебло тонке, горизонтальне, розгалужене. Листки розміщені на стеблі кільцями по три листки, два з них виконують асиміляційну функцію і підтримують рослину на поверхні води, третій розсічений на ниткоподібні частки і виконує функцію коренів та зрівноважує рослину у воді.

Сальвінія характеризується наявністю двох типів спор: мікро- і мегаспор, що утворюються в мікро- (утворюється 64 мікроспори) і мегаспорангіях (утворюється одна мегаспора), розміщених в кулястих спорокарпіїх. З мікроспор розвиваються чоловічі заростки, які несуть тільки антеридії, а з мегаспор утворюються жіночі заростки, що несуть тільки архегонії.

Різноспорові папороті відрізняються від рівноспорових не тільки наявністю різноспоровості, але і розвитком заростків. У різноспорових папоротей (сальвінії) проростання спор і розвиток заростків відбувається у самому ж спорангії, а не поза ним, як це проходить у рівноспорових. Тому гаметофіт у різноспорових папоротей сильно редукований, чоловічий заросток утворюється при проростанні мікроспори. В результаті перших поділів мікроспори утворюється 3 клітини, далі нижня клітина ділиться на дві клітини: дрібну ризоїдальну, та більшу вегетативну. Остання розростається і виносить дві верхні клітини через розрив оболонки мікроспорангії на поверхню. Обидві верхні клітини діляться і кожна з них утворює по одному дуже спрощеному антеридію. В антеридії виділяється спермагенна клітина, яка в результаті поділу утворює 4 багатоджгутикових сперматозоїди. Сперматозоїди звільняються і плаваючи у воді, переміщуються до жіночих заростків.

Мегаспора, проростаючи, утворює жіночий заросток, який також не залишає мегаспорангій. При проростанні ядро мегаспори ділиться, утворюючи дві клітини: маленьку - верхівкову, і більшу - нижню, базальну. З верхньої утворюється заросток, а нижня розростається, заповнюється поживними речовинами для розвитку зародка. Заросток складається із зелених клітин, він розриває оболонку мегаспорангії, виходить на поверхню у вигляді пластинки, на ній розвивається 3-5 архегоніїв.

Після запліднення із зиготи розвивається невеликий зародок, який довгий час пов'язаний з заростком. Із зародка поступово розвивається доросла рослина - спорофіт. Сальвінієві походять від рівноспорових папоротей.