

ББК 28.56я73

С79

УДК 581.4+581.8(07)

Рецензенти:

д-р біол. наук проф. *М. Ф. Бойко*, канд. біол. наук доц. *О. І. Литвиненко* (Херсонський педінститут), доц. *В. К. Терлецький*, доц. *А. Б. Філіпенко*, доц. *Я. Д. Марченко* (Волинський державний університет)

Редакція літератури з медицини і біології
Редактор *В. М. Ольхович*

Стеблянюк М. І. та ін.

С79 Ботаніка: Анатомія і морфологія рослин: Навч. посібник/
М. І. Стеблянюк, К. Д. Гончарова, Н. Г. Закорко; За ред.
М. І. Стеблянюк.— К.: Вища шк., 1995.— 384 с: іл.
ІЗВЫ 5-11-004290-Х.

У посібнику висвітлені основні питання анатомії і морфології рослин: будова і функції рослинної клітини та її органоїдів, тканин, вегетативних і репродуктивних органів рослинних організмів. Наведено основні етапи історії ботаніки, особливості розмноження і відтворення всіх систематичних груп, рослин, відомості про морфологічну еволюцію, екологічні групи та життєві форми рослин і їх роль у природі та житті людини.

Для студентів природничих факультетів педагогічних навч.(лі,)их закладів.

190600000—080
С—————133—95
211—95

ББК 28.56я73

ІЗВЫ 5-11-004290-Х

© М. Т. Стеблянюк, К. Д. Гончарова,
Н. Г. Закорко, 1995

ВСТУП

Життя як особлива форма існування матерії на нашій планеті зародилося близько 3,5 млрд років тому.

У процесі еволюційного розвитку виникло близько 500 тис. видів рослин і майже мільйон видів тварин.

Як свідчать дослідження, життя зародилося у водному середовищі, де нагромаджувались складні органічні молекули. Одночасно поверхня Землі одержувала потужні заряди енергії за рахунок розбурханих грозових розрядів, випромінювання радіоактивних речовин і сильних ультрафіолетових променів, вивержених підземних гарячих вод, розплавлених порід. В таких екстремальних умовах одні речовини розпадалися на прості, інші синтезувались у складні сполуки. Так відбувався бурхливий процес розпаду і синтезу. Сполуки, утворені на суші, вимивалися потоками води у Світовий океан. В океані були більш сприятливі умови для синтезу органічних речовин, вони стимулювали формування клітиноподібних структур, а пізніше і примітивних клітин. (Живі компоненти одержували готовий енергетичний матеріал з навколишнього середовища. Вважають, що так з'явилися перші *гетеротрофні організми*.)

Розвиток гетеротрофів сприяв активному використанню поживних елементів субстрату, що призвело до його виснаження. Створилася складна екологічна ситуація щодо виживання організмів. Потрібно було пристосуватися до використання інших джерел енергії. Тому у деяких організмів виникла здатність самостійно синтезувати поживні речовини. Це були *автотрофи*, для яких енергетичним джерелом стала енергія сонця. Процес перебудови організмів на нові джерела засвоєння енергії тривав мільйони років.

У зв'язку з появою автотрофів планета змінила свій вигляд. Вони не тільки забезпечили себе енергією, а й революційно вплинули на прискорений розвиток як живої, так і неживої природи. Кисень, який утворювався в процесі фотосинтезу, частково використовувався на формування озонового шару в атмосфері, який захистив життя від смертельної дії ультрафіолетових променів сонця, а також жін'ав на процеси вивітрювання гірських порід, на утворення гру-

нтів, на окислення металів та ін. Окиснення органічних сполук у процесі дихання сприяло вилученню сонячної енергії, що накопичувалася в процесі фотосинтезу. Це забезпечило активний розвиток як автотрофних, так і гетеротрофних організмів.

Таким чином, лише зелені рослини засвоюють енергію сонячного проміння, перетворюючи її з кінетичної форми на потенціальну — хімічно зв'язану. Сонячна енергія є рушійною силою всього живого!

Вважають, що процес фотосинтезу виник 3, 4 млрд років тому з появою в Світовому океані автотрофних бактерій. Вихід рослин на сушу відбувався поступово, і вже перші сухопутні рослини з'явилися близько 500 млн років тому.

Відповідно до сучасної класифікації всі живі організми об'єднані в надцарства, царства і підцарства. Виділяють два великих надцарства — доядерні (Prokaryota) і ядерні (Eukaryota).

Доядерні організми не мають ядер у клітинах. Генетична інформація в них сконцентрована у двоспіральній ДНК (хромосом, як таких, немає). Вони не мають також статевий процесу.

У найбільш прийнятих сучасних системах органічного світу до надцарства доядерних належить Царство Дроб'янок (Mycetozoa), яке включає два підцарства — Бактерії (Vasidaria) і Прокаріотичні водорості (Cyanobacteria) з двома відділами — Ціанобактерії та Прокаріотичні зелені водорості. Представники цих підпаретв можуть бути як гетеротрофними, так і автотрофними.

Підцарство Прокаріотичні водорості представлене одноклітинними, колоніальними і нитчастими формами. У клітинах цих організмів немає не тільки ядра, а й хроматофор, одночасно вони є автотрофами. З фотосинтетичних пігментів вони містять лише хлорофіл *a*. У процесі фотосинтезу виділяється молекулярний кисень.

Представники підцарства Бактерії мають переважно гетеротрофні форми і лише незначна частина їх є гетеротрофами. Автотрофі молекулярного кисню не виділяють. Деякі з них є азотофіксаторами.

Ядерні організми мають оформлене ядро з мембранними системами, в ядрі формуються хромосоми, що забезпечує наявність в цих організмів статевий процесу (типового). У клітинах добре розвинені органели. Спосіб живлення — автотрофний і гетеротрофний. Представники цього надцарства не можуть фіксувати молекулярний азот повітря. Сюди входять такі царства: царство Тварини (Animalia), царство Гриби (Fungi, або Mycota) і царство Рослини (Plantae, або Eucaryota).

Клітини тварин не мають целюлозної оболонки, у них немає спор для розселення (за винятком деяких представників з класу Найпростіших). їм властивий активний рух у просторі. До них належать два підцарства — Одноклітинні та Багатоклітинні.

Царство Гриби включає підцарства Нижчих і Вищих грибів. Нижчі гриби характеризуються наявністю вегетативної фази • — плазмодію. Розмножуються спорами, мають несептований (неклітинний) міцелій: без перегородок, але з багатьма ядрами. Сюди належить і відділ Слизовики.

Вищі гриби мають септований (багатоклітинний) міцелій, який у сукупності становить вегетативне тіло гриба, клітинні стінки у міцелію яскраво виражені.

Спільною фізіологічною рисою всіх грибів є відсутність у них хлорофілу та інших фотосинтезуючих пігментів, тому гриби не здатні до автотрофного живлення, вони є гетеротрофами.

Царство Рослини охоплює три підцарства: Багрянки (Къосіо-Біопіа), Справжні водорості (РнусоБіопіа), Вищі рослини (Егпъуо-Біопіа).

Для всього цього царства характерний автотрофний спосіб живлення за рахунок фотосинтезу. Інколи проявляється гетеротрофність, але це явище вторинне. Рослинні клітини мають целюлозну клітинну оболонку, запасний продукт крохмаль.

Багрянки, або Червоні водорості, — здебільшого багатоклітинні, але є й одноклітинні. Слань у вигляді простих або розгалужених ниток, кущиків, пластинок. Фотосинтезуючі пігменти містяться у хроматофорах. До складу їх входять хлорофіл *a*, хлорофіл *b*, каротин, ксантофіл і два специфічних пігменти — червоний *фікоеритрин* та синій *фікоціанін*. Клітини багрянок мають оргanelи, одне або кілька ядер, вакуолі. Розмноження у них і статеве, і нестатеве. Нестатеве розмноження відбувається за рахунок спор, а статеве представлене оогамією. Багрянки — морські водорості, за винятком деяких видів, що зустрічаються у прісних водах.

Справжні водорості не мають епідерми, продохів і провідної системи. Органи статевого розмноження та спороношення одноклітинні або зовсім не розвиваються.

Вищі рослини — найбільш пристосована група рослин до умов зростання. У представників цього підцарства відбулася глибока внутрішня спеціалізація всередині організму, що сприяло утворенню системи тканин. Одночасно відбулася і морфологічна диференціація тіла рослини з формуванням вегетативних органів — кореня і пагона (крім мохів, у яких коренів немає). Статеві органи (антеридії і архегонії) багатоклітинні, крім квіткових рослин, які не мають статевих органів. У високорозвинених вищих рослин (голонасінних і покритонасінних) з'являється насіння як орган розмноження. Пізніше формується квітка, що належить до репродуктивних (генеративних) органів покритонасінних рослин.

Із запропонованої системи таксонів ботаніка вивчає царство Рослини. За традицією вона вивчає також гриби, бактерії і ціано-бактерії, хоча вони й належать до інших великих таксонів.

РОСЛИНИ В ЖИТТІ ЛЮДИНИ

Життя людини тісно пов'язане з рослинами. Рослини є основним джерелом її існування. Людина використовує як культурні, так і дикорослі форми їх. За рахунок рослин людство задовольняє свої харчові потреби, одержує цінну технічну продукцію, виробляє текстильні матеріали, медичні препарати і парфюмерію, прикрашає ними своє житло і місця проживання. Рослини відіграють важливу роль у вихованні людини. Вони задовольняють її наукові та естетичні потреби. Рослина і людина єдині у своєму бутті.

Розквіт цивілізації насамперед залежить від продуктивності та використання рослинних ресурсів. Із зростанням народонаселення зростає й споживання, що потребує підвищення продуктивності рослин. Тому людина ввела в культуру тисячі видів рослин з високими потенційними можливостями. У зв'язку з розширеним вивченням сільськогосподарських рослин створилися відповідні галузі — рослинництво, овочівництво відкритого і закритого ґрунту, плодівництво, виноградарство, виробництво кормових і баштанних культур, лісівництво та ін.

Шляхом селекції людиною з дикої флори відібрано, створено і створюються тисячі сортів сільськогосподарських рослин, що набагато перевищують продуктивність вихідних форм. Культурні сорти пшениці дають понад 100 ц/га зерна, просо — 200 ц/га і більше, а кукурудза — до 300 ц/га. У диких форм цукрових буряків майже не формувалися коренеплоди. Та протягом останніх ста років шляхом селекції створено сорти, які дають понад 1000 ц/га коренеплодів. О дерле а но високоолійні форми соняшнику, гірчиці, ріпака, маку та інших культур. Вирощують цінні прядивні, овочеві, плодово-ягідні культури з високою якістю продукції. Багато уваги приділяється квітництву, вирощуванню лікарських рослин. Проводяться експерименти щодо вирощування рослин у Космосі. Людство широко використовує рослинність морів та океанів. Ведуться пошуки рослин, які виводять радіонукліди з організму людини, стримують розвиток злоякісних пухлин. Рослинні матеріали широко використовуються у виробництві пластмас, стійких матеріалів, які захища-

ють метал від корозії, цінних технічних масел та ін. Перелічити все те, що дають рослини для людства, взагалі неможливо, його навіть важко осмислити. Одночасно рослинний світ зазнає небезпечно-го впливу. Таким чином, щоб зберегти рослинні багатства, слід охороняти рослинні ресурси та раціонально використовувати їх.

ОХОРОНА РОСЛИННОГО СВІТУ

Охорона рослинного світу тісно пов'язана з загальними проблемами охорони природи.

Проблема зумовлена руйнівною силою технічного прогресу, що призводить до надмірної експлуатації природних ресурсів і забруднення навколишнього середовища. Людство вже освоїло 56 % суші. Нещадне знищення дикої флори призводить до катастрофічного знищення генофонду рослин. У світовому масштабі площа еродованих земель становить 600—700 млн га, з них майже половина орних. Щорічно планета втрачає мільйони гектарів лісу. Тільки за останні 60 років на планеті зникло 76 видів тварин і кілька сот видів рослин. Якщо не покращиться екологічний стан, то до 2050 року з обліку зникне 60 тис. видів рослин. За збереження сучасних тенденцій в розмірах лісозаготівель до 2000 року екваторіальні і тропічні ліси зникнуть па Землі повністю.

Людство шукає вихід з такої екологічної ситуації. Удосконалюються технології виробництва, будуються високоефективні очисні споруди, конструюються нові системи машин, передбачається й ряд інших заходів. Наприклад, для збереження рослинного фонду планети проводяться інтродукція та вирощування цілого ряду видів рослин у навчальних закладах, на промислових підприємствах, у містах і селах. Значну роль відіграють Червоні книги всесвітнього і регіонального масштабу, в які заносяться види рослин і тварин, що підлягають охороні. Розширюється мережа заказників, заповідників та ін.

Однак науковими та виробничими силами вирішити питання захисту природи неможливо. Основною стверджувальною силою в цьому плані є екологічна освіта та екологічне виховання всього населення Землі. Проблеми охорони природи — проблеми глобальні.

Вирішення природоохоронних проблем слід розпочинати з раннього дитячого віку. Особливо широко природоохоронна освіта і виховання повинні бути розгорнуті в школах, профтехучилищах та інших навчальних закладах.

Виховання дбайливого ставлення до природи диктується не тільки тим, щоб виховувати у людини естетичні почуття до прекрасного.

Тут особливе місце повинні займати її охорона і раціональне використання природних ресурсів.

У питаннях охорони природи повинні переплітатися економічні та виховні завдання. Головну роль у цьому процесі відіграє вчитель, вихователь.

БОТАНІКА ЯК НАУКА

В історичному плані ботаніка як наука сформувалася ще до нашої ери. Об'єктом її вивчення є рослини. Саме слово *ботаніка* походить від гр. *botanae*, що означає зелень, овоч, трава.

За своїм змістом ботаніка є комплексною наукою. Вона вивчає не тільки форму, будову, розвиток, властивості, життєдіяльність окремих рослинних організмів. До її завдань входить вивчення цілих угруповань, що об'єднуються у фітоценози, їхніх компонентів, взаємозв'язок з іншими ценозами.

Ботаніка висвітлює також питання про формування та життя ареалів, історію розвитку і поширення рослин на планеті, тобто охоплює весь рослинний світ Землі.

Ботаніка як наука має свою методологію і методи дослідження, свою техніку проведення експерименту, аналізу тощо.

У зв'язку з завданнями і великим обсягом дослідницьких робіт щодо вивчення флори ботаніка охоплює цілий ряд ботанічних наук.

РОЗДІЛИ БОТАНІКИ

Морфологія (від гр. *morphe*—форма і *logos* — вчення) *рослин* зародилась першою з ботанічних наук. Вона вивчає як зовнішні; так і внутрішні форми структурних елементів рослинного організму, закономірності їхньої будови, походження, розглядає взаємозв'язки між органами та ін.

Анатомія (від гр. *anatomye* — розрізаю) *рослин* — це наука про внутрішню структуру рослини. Вона користується своїми методами і технікою дослідження. Анатомічні структури вивчають на мікроскопічному рівні. Підрозділами анатомії рослин можна вважати цитологію як науку про клітину, гістологію (від гр. *histos* — тканина), що вивчає систему тканин, будову їх, розвиток, функції.

Систематика рослин вивчає видовий склад флори. Завдання її — вивчати історію виникнення та розвитку рослинних форм в різних геологічних періодах, а також систематизувати їх. Таким чином, систематика як наука досліджує шляхи еволюційного розвитку рослинного світу.

Фізіологія рослин, користуючись методами фізики та хімії, вив-

чає обмін речовин і енергії у рослин, що дає змогу регулювати метаболізм клітини, впливаючи на продуктивність рослинного організму. Це має надзвичайно велике значення для рослинницької галузі сільськогосподарського виробництва, декоративного садівництва та для вирощування рослин у штучних середовищах. Наукові дані фізіології рослин широко використовуються у космічній біології, поліпшенні екологічних умов житлових і промислових приміщень **ТОЩО**.

Географія рослин з'ясовує з позицій геологічної історії питання розподілу видів і цілих флор за географічними широтами Землі.

Об'єктами вивчення географії рослин є асоціації, групи асоціацій, формації і вищі систематичні групи рослинності. Вона охоплює також розширення асортименту рослин за рахунок інтродукції та акліматизації їх.

Екологія (від гр. oikos — дім) — наука про єдність організму і середовища як нерозривного цілого. Не можуть функціонувати організм або ного органи, навіть окремі структури окремо від умов навколишнього середовища. Екологічні фактори зумовлюють життєдіяльність організму, виду, популяції і всього рослинного світу.

Палеоботаніка вивчає рослинність минулих геологічних епох. Об'єктами вивчення є рештки відмерлих рослин за відбитками їх. Результати досліджень використовують для з'ясування еволюції рослинних організмів.

Фітоценологія — наука про рослинні угруповання — фітоценози, які історично склалися в процесі розвитку рослинних формацій. Фітоценози мають своєрідну структуру видів або індивідуумів, розвиваються за властивими їм законами, утворюють ліси, луки, заселяють болота, гори, пустелі.

До ботаніки належать також *альгологія*, що вивчає водорості; *ліхенологія* — наука про лишайники; *фітопатологія* — вчення про хвороби рослин та інші науки.

Така деталізація ботанічної науки пов'язана з широкою дослідницькою роботою, яка проводиться вченими світу з питань історії, будови, функцій, поширення і значення в природі і житті людини цього загадкового, унікального організму живої природи — рослини.

ІСТОРІЯ РОЗВИТКУ БОТАНІКИ ЯК НАУКИ

Ботаніка як наука почала розвиватись, коли з'явилися перші наукові повідомлення про рослини. Такі відомості вже мали місце і! стародавніх цивілізаціях Китаю, Месопотамії, Єгипту.

Спроби систематизувати рослинний світ мали місце в Стародавній! Греції у III—IV ст. до нашої ери. Спільні книги **про** рослини

написали Аристотель (384—322 рр. до н. е.) і Теофраст (372—287 рр. до п. е.). Особливо велика заслуга в цьому належить Теофрасту, який описав близько 500 видів рослин. Він перший виділив ботаніку в самостійну науку і зробив спробу об'єднати відомі вже дані про рослину в єдину систему ботанічних знань. Його справедливо назвали «батьком ботаніки». Теофраст самостійно проводив спостереження в природі, під час яких з'ясував значення насіння для розмноження, роль вегетативного зближення рослин, а також; чивчав властивості різних ґрунтів та обробіток їх.

В епоху середньовіччя спостерігався значний спад у розвитку науки, в тому числі й ботаніки, яка мала схоластичний характер.

Новий розквіт наук розпочався у XV—XVI ст. Це була епоха Відродження, коли на арену виходить торговий капітал. Потреба в нових товарах сприяла пошукам їх, налагоджувалися торговельні зв'язки між державами старого світу, відбувалися великі географічні відкриття. Христофор Колумб у 1492 р. досяг Вест-Індії, М.;, едлап на початку XVI ст. першим зробив кругосвітню подорож.

Гаким чином, виникли зв'язки Старого і Нового Світу. Розпочалося переселення рослин в Європу з американського материка і навпаки. В цей час робляться спроби систематизації рослинного світу, зароджується фізіологія, анатомія, географія рослин та інші ботанічні науки, створюються ботанічні сади. Виникають клітинні теорії, зароджується еволюційна теорія, що було великими відкриттям в галузі біології.

Експериментальні роботи з рослинами розпочинають у XVII ст., початок яким поклав голландський природознавець Ван-Гельмонт (1579—1644) і англієць С. Геле (1677—1761). Вони перші провели експерименти щодо живлення рослинних організмів, заклавши таким чином основи майбутньої фізіології рослин. На прикладі вирощування гілки верби, враховуючи масу ґрунту, масу рослин і масу витраченої води, Ван-Гельмонт дійшов висновку, що рослина будує себе за рахунок води. Однак він не врахував засвоєння рослиною вуглецю з повітря, через відсутність наукових даних в галузі хімії. Детальніші дослідження щодо пересування речовин у рослині провів Гелс. Він у 1727 р. шляхом кільцювання рослин вивчав двобічний потік речовин і в результаті довів існування низхідної течії органічних речовин від листків до коренів. Методика цього експерименту забезпечила високу точність досліду, і тому вважають, що/ заснування експериментальної фізіології рослин належить С. Гелсу.

Марчелло Мальпігі (1628—1694)—італійський біолог і лікар, поряд з фізіологією рослин вивчав структуру деревини, описав різні елементи стебла, виявив бульбочки на корінцях бобових. За глибиною і обсягом виконаних експериментів з анатомії рослин його вважають засновником мікроскопічної анатомії.

Паралельно з Мальпігі і незалежно від нього проводив дослідження Неесмія Грю (1641—1712) — англійський лікар і природознавець. Він теж вивчав розвиток внутрішньої структури рослин, описав різницю між паренхімою і судинами та з'ясував ряд інших питань з анатомії.

У 1665 р. видатний англійський фізик Роберт Гук (1635—1703) відкрив клітину, а також ввів термін «cellula» — клітина.

Багаті на відкриття XVIII та XIX ст. На арену ботанічної науки виходить шведський природознавець і натураліст К. Лінней (1707—1778). Він уточнив і спростив техніку морфологічного опису рослин, ввів у систематику бінарну номенклатуру, за якою назва виду починається з назви роду, наприклад синяк звичайний — *Echium vulgare*. Великий внесок Лінней зробив у систематику рослин, він описав понад 1500 видів нових рослин.

Виявлення статі у рослин належить до другої половини XVIII ст., коли вперше статевий процес у нижчих і архегоніальних рослин описав Йозеф Готліб Кельрейтер (1733—1806). Йому належить і перше дослідження з гібридизації рослин, де він з'ясував роль комах у запиленні.

Каспар-Фрідріх Вольф (1733—1794), прибічник теорії епігенезу, яка стверджувала розвиток організму, вивчав формування квіток і утворення листків, проникав у суть меристематичних зон, органотворення їх.

Йогапп-Вольфганг Гете (1749—1832) — німецький поет, художник, натураліст, філософ науково обґрунтував подібність природничих наук і філософії, філософії і мистецтва, мистецтва і науки. Гете був членом Петербурзької АН. Природа була головною силою становлення його як поета. Всі науки він пов'язував з біосферою. Як науковець, Гете створював колекції, проводив досліді, екскурсії, спостерігав за змінами в природі. Велика заслуга Гете для ботаніки в тому, що він дав визначення метаморфозів, створив теорію походження квітки, висловив думку про еволюцію природи.

XIX ст. знаменне трьома великими відкриттями в природознавстві. Було з'ясовано клітинну теорію, з'явилось учення Чарлза Дарвіна (1809—1882) про походження органічного світу (1859).

Революцію в біології на клітинному рівні здійснили творці клітинної теорії німецькі вчені — ботанік Матіас Шлейден (1804—1881) і зоолог Теодор Шванн (1810—1882).

Шлейден, досліджуючи рослини, зробив висновки, що тканини рослин складаються з клітин (1838). Шванн, працюючи незалежно, встановив, що і тваринні тканини представлені відповідними клітинами, які становлять основу життя.

Клітинна теорія вирішила два грандіозних завдання. По-перше, було відкрито спільність і залежність всіх живих істот, оскільки будувалися вони з клітин за єдиною структурою. Це мало особливе

значення у тому відношенні, що був ліквідований розрив, який здавна визнавався між рослинним і тваринним царствами. По-друге, клітина виступає не тільки як структурна одиниця живих організмів, а й як найстародавніша вихідна форма виникнення і розвитку їх. Генетичний аспект клітинної теорії органічно поєднується зі структурним аспектом. Таким чином, діалектика зі своїми основними принципами розвитку і загального зв'язку проникла в суть наукової революції.

До класиків клітинної теорії належить і патолог Рудольф Вірхов (1821—1902). У 1858 р. він зробив висновки, що клітина виникає з клітини: «Де існує клітина, там повинна бути і попередня клітина» — «*Omnis cellula e cellula*» — «Усяка клітина від клітини», — точно так, як тварина походить від тварини, а рослина тільки від рослини... Над усіма живими формами, чи то організми тварин, чи рослин або їх складові частини, панує вічний закон безперервного розвитку». Ця концепція Вірхова увібрала в себе всю еволюцію живого, від примітивних клітин, які з'явилися при зародженні живої матерії, до піші існуючих живих організмів.

Великий вклад у вивчення природи нашої планети вніс Олександр Гумбольдт (1769—1859) — німецький природознавець і засновник географії рослин. Він подорожував по багатьох країнах світу, побував і в Росії. Його перу належить багато наукових праць про природу, в тому числі і «Географія рослин».

Революція в біології стверджувалась і еволюційною теорією Дарвіна. До Дарвіна в науці панувало вчення про сталість видів. У 1809 р. Ж. Ламарк у своїй книзі «Філософія зоології» висунув ідею мінливості видів. Однак Ламарк ще не позбавився телеологічних поглядів на природу. Телеологія стверджує, що в природі все збудовано доцільно і будь-який розвиток є здійсненням заздалегідь установлених цілей. Наприклад, наявність довгої шиї у жирафа Ламарк пояснює тим, що він тягнеться за високо розміщеним на деревах листям; жаба має таке забарвлення шкіри, яке її робить непомітною серед зелені, та ін. Однак такі погляди не мали наукової основи. Потрібна була нова концепція походження органічного світу. Протягом більш ніж півстоліття вона формувалася і, нарешті, викристалізувалася в теорію нового світогляду. Це була теорія Дарвіна, яку він виклав у своїй науковій праці «Походження видів шляхом природного добору». У цьому трактаті він показав, що всі прояви пристосувального характеру в живих організмів є строго причинні. Концепцію телеологізму було вилучено з біології. Крім того, Дарвін стверджував, що вся різноманітність тваринних і рослинних видів є результатом тривалого еволюційного процесу живої природи, починаючи з нижчих форм і закінчуючи вищими. Виникнення нових видів Дарвін трактував не як різкі раптові стрибки, а як процеси, що перебігають поступово, під час яких не-

значні кількісні зміни нагромаджувались і зумовлювали корінні якісні. Послідовниками Дарвіна стали Е. Геккель, брати Ковалевські та ін.

До видатних ботаніків XIX ст. належить Сергій Гаврилович Навашин (1857—1930). Зроблені ним відкриття в галузі ботаніки стали надбанням не лише вітчизняної, а й зарубіжної науки. Багато уваги він приділяв мікологічним дослідженням, дослідженням у галузі ембріології. Працюючи в Київському університеті з 1894 р., С. Г. Навашин створив школу, до якої входили М. В. Цінгер, Л. М. Делоне, Г. А. Левитський, М. Г. Холодний, В. І. Фаворський, Я. С. Модилевський та ін. В галузі ембріології він вивчав розвиток пилкової трубки у ліщини, вільхи, горіха грецького. Вінцем його гаукових досліджень було відкриття у 1898 р. на матеріалі лілії лісової (*Lilium martagon*) подвійного запліднення у покритонасінних рослин. Суть відкриття в тому, що обидва спермії, які з пилкової трубки потрапляють до зародкового мішка, зливаються, один з яйцеклітиною і утворюється зигота, яка пізніше розвивається у зародок, а другий — з вторинним ядром зародкового мішка, з якого потім утворюється вторинний (триплоїдний) ендосперм. Про це відкриття Навашин повідомив на X з'їзді природодослідників і лікарів, який відбувся в Києві 24 серпня 1898 р., і воно стало відоме всьому світу.

Корифеєм ботанічної науки вважають і Климента Аркадійовича Тімірязєва (1843—1920). У своїй науковій діяльності він вивчав вплив глибини оранки на врожайність сільськогосподарських культур, застосування мінеральних добрив, проводив спектральний аналіз хлорофілу тощо. Своїми дослідженнями Тімірязєв показав тісний зв'язок рослин і сонячної енергії, рослин і землеробства, фізіології рослин і еволюційного вчення.

До його основних науково-популярних праць з питань фізіології рослин належать «Життя рослин», «Рослина і сонячна енергія», «Землеробство і фізіологія рослин» та ін. До досліджень, які принесли І. А. Тімірязєву світову славу, належить його наукова праця про засвоєння вуглецю рослинами, в якій він довів оптичну і біохімічну природу фотосинтезу.

К. А. Тімірязєв об'єднав навколо себе видатних вчених ботаніків і агрономів. До його школи входили В. Р. Вільямс, В. І. Палладій, Є. П. Вотчал, Д. М. Прянишников, професори П. С. Коссович, Ф. М. Крашенинников та багато інших.

К. А. Тімірязєв був основоположником нового напрямку у фізіології рослин.

Видатним біологом, селекціонером, ботаніком свого часу був Микола Іванович Вавилов (1887—1943). Він зібрав і вивчив тисячі сортів, видів і форм культурних рослин, розробив ботаніко-географічний метод встановлення центрів походження культурних рос-

лин. Значним вкладом у вітчизняну і світову науку стало обґрунтуванням М. І. Вавиловим теорії мінливості в науковому трактаті (1920) «Закон гомологічних рядів у спадковій мінливості». В законі вчений довів паралелізм внутрішньовидової мінливості близьких між собою видів.

Значний вклад у розвиток ботанічної науки внесли С. П. Крашенинников (1711—1755), А. М. Бекетов (1825—1902), В. Л. Комаров (1869—1945), Л. І. Курсанов (1877—1954) та багато інших вчених-ботаніків.

С. П. Крашенинников здійснив ряд ботаніко-географічних експедицій. Він вперше описав географію і природу Камчатки, його наукові праці вплинули на розвиток такої науки, як географія рослин.

А. М. Бекетов — природодослідник і еволюціоніст XIX ст. У 1859 р. він видав працю «Гармонія в природі», в якій виклав ряд еволюційних тенденцій про вплив факторів навколишнього середовища на живі організми, які є рушійною силою в природі. Його відкриття збігаються з еволюційною теорією Ч. Дарвіна, хоча працю вали вони над цією проблемою незалежно один від одного.

Завдяки Бекетову ботаніка як предмет викладання у вузах зазнала відповідної диференціації на морфологію, систематику, фізіологію з анатомією. Майже всі наукові праці А. М. Бекетова мають практичне значення для сільськогосподарського виробництва.

В. Л. Комаров — послідовник вчення Дарвіна. Він розвивав ідеї дарвінізму, доповнював їх своїми науковими відкриттями, ввів у систематику рослин морфолого-географічний метод дослідження. Однією з найважливіших його праць є «Вчення про види у рослин» Цей науковий трактат став підсумком сорокарічних спостережень дослідника.

Українські вчені-ботаніки теж внесли цілий ряд важливих ідей і теоретичних положень у розвиток ботаніки як науки. А. Л. Андрейовський (1785—1868) займався дослідженням флори південно-західної частини Росії, його праці увійшли в основний фонд науки щодо вивчення флори України.

М. О Максимович (1804—1873) — видатний природодослідник, у 1827 р. захистив магістерську дисертацію на тему: «Про системи рослинного світу». Він був активним популяризатором наукових знань з природознавства, свої погляди він виклав у монографії «Книга Наума», його інтереси проникали в філологію, етнографію, археологію, історію.

О. С. Рогович (1812—1878) — весь науковий дар віддав вивченню рідної природи, досліджував флору Полтавської, Чернігівської, Київської та Волинської губерній. На матеріалі цих флор написав ряд відомих праць про судинні та напівсудинні рослини цих регіонів.

В. І. Липський (1863—1937), працюючи в Київському університеті, вивчав флору Бесарабії, Кавказу, Середньої Азії. Наукові надбання друкувалися у «Записках Київського товариства природодослідників».

Ю. К. Пачоський (1864—1942)—займався фітоценологією і є одним з основоположників цієї ботанічної науки.

М. Г. Холодний (1882—1953) — коло його наукових досліджень багатогранне. Основні наукові пошуки пов'язані з фізіологією рослин, мікробіологією, екологією та іншими науками. М. Г. Холодному належить понад 200 наукових праць.

Д. К. Зеров (1895—1971) —систематик, болотознавець і палеоботанік. Важливими науковими працями вважаються монографії «Торфєві мохи України», «Сфагнові мохи Кавказу» та ряд інших крупних наукових досліджень.

К. М. Ситник (1926)—академік, ботанік-фізіолог, директор Інституту ботаніки АН України. Основні наукові праці присвячені фізіології рослин та проблемам охорони природи.

Генетики-ботаніки вивчають антропогенний вплив на іриро/т,; ландшафти та стан наземних біогеоценозів у зв'язку з промисловим забрудненням природи. До цих наукових досліджень причетні І. А. Добровольський, Є. М. Кондратюк, Г. І. Хархота та багато інших вчених.

Таким чином, українськими вченими охоплено широке коло наукових досліджень, які мають вагоме значення в розквіті вітчизняної ботаніки.

ПОЯВА І РОЗВИТОК РОСЛИН НА ЗЕМЛІ

Поява рослинних організмів на нашій планеті прокладає свій шлях у сиву давнину, яка налічує сотні мільйонів років тому, про що й свідчать дані табл. 1.

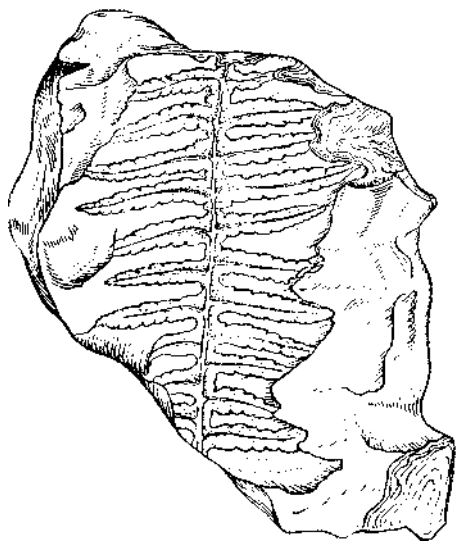
Хронологія рослинного світу за епохами визначалась і визначається (оскільки дослідження продовжуються) за окам'янілостями та відбитками, які збереглися в осадових пластах земної кори (мал. 1). Найбільше осадових порід утворилося в Архейську еру, де вчені знайшли незначні сліди життя. Однак тут вже містяться відклади вапняків, прошарки вугілля, що, без сумніву, мають походження на рівні організмів — бактерій (залізобактерій, а можз, й залишків синьозелених водоростей). Архейська ера характеризується початком гетеротрофного і автотрофного життя на Землі.

Протерозойська ера — ера примітивних тварин і рослин. Вона охоплює 2 періоди. Така класифікація дає змогу провести аналіз розвитку флори і фауни, які почали бурхливо розвиватись у цей період. У цій ері відбувається диференціація рослин на групи. У силурійський період палеозойської ери рослини вийшли на сушу. Ці

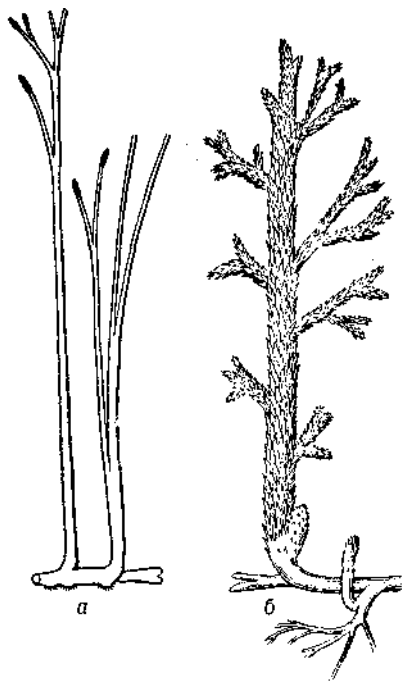
Т а б л и ц я 1. Геологічні періоди і хронологія рослинного світу

Ери	Періоди	Вік, млн р.	Переважає типи рослин
	Четвертинний (антропоген)	1	Переважають покритонасінні
	Верхньотретип- нпії (неоген)	25	Значна зміна клімату
	Нижньотретип- ний (палеоген)	60	Розвиток флори покритонасінних рослин. Скорочення флори голона- сінних рослин
	Верхньокреїдо- ши	ПО	Швидкий розвиток і поширення по- критонасінних рослин. Однак хвойні і цикадові переважають
	Нижньокреїдо- ви	140	
	Юрський	175	Панівні хвойні і саговникові з го- лонасінних. Поява перших покрито- насінних
	Тріасовий	200	Інтенсивний розвиток голонасінних. Зникнення насінних папоротей
	Пермський	240	Поява голонасінних рослин. Деякі типи флор верхнього палеозою при- ходять в занепад. У зв'язку із змі- ною клімату відбувається розподіл флор па тропічну (гондванську) і позатропічну (тунгуську)
	Верхньокам'яно- вугільний	280	Розвиток вищих спорових і насінних папоротей. Переважають стародавні плауни і хвоші
	Нижньокам'яно- вугільний (кар- бон)	310	Розвиток грибів; формування поту- жних пластів кам'яного вугілля
	Девонський	350	Стародавні наземні рослини. Розви- ток, а потім вимирання псилофітової форми. Поява грибів (виявлення гіфів грлбів)
	Силурійський	380	Перші наземні рослини — псилофіти в кінці періоду. Переважають водо- рості
	Ордовикський	440	Переважають морські водорості
	Кембрійський	550	
	Іотнійський	близько	
	Карельський	3300	Поява найпростіших рослин (водо- ростей і бактерій)
	Ботнійський		Вапняки, напевно бактеріального по- ходження
	Свіонійський		

стародавні рослини ще не мали справжніх листків і коренів, а були представлені кореневищами з ризоїдами і вертикальними теломати. На верхівках теломів формувалися спорангії зі спорами. Такі рослини належать до ринієфітів (мал. 2). Вважають, що ринієфіти силурійського періоду походять від морських водоростей, які хвили викинули на сушу, де й пристосувалися до нових умов життя. На-справді, під час обстеження берегових зон було виявлено їхні слі-



М.К.І. : Відбиток листка папороті із третинних відкладів.

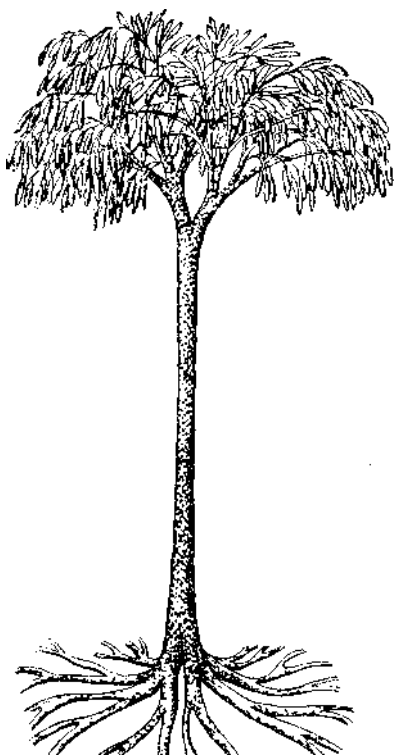


Мал. 2. Найдавніші викопні рослини суші — ринієфіти: а — ринія з спорангіями на кіпцях вилчистих розгалужень; б — астероксилон.

ди. Найбільшого розвитку ринієфіти досягли у нижньому і середньому Девоні. Вони були головною рослинністю на суші, займаючи обширні території (висота їх досягала 3 м).

У Девоні відбувалася зміна рослинних формацій. Вимирали псилофіти, а на зміну їм прийшли три великі групи спорових рослин: плаунові (*Lycorodinae*), які мали розмір великих дерев (*Lepidodendron*, мал. 3); членисті — у яких тіло складалося з розгалуженої надземної частини і підземного кореневища, а листки і гілки зібрані у вузлах кільцями (цю групу рослин назвали каламітами), і папороті (*Filicinae*), які об'єднували як спорові, так і насінні рослини. Насіння насінних папоротей формувалося по краях великих листків у особливих вмістищах.

У Пермському періоді з'явилися великі голонасінні рослини, які утворювали ліси. Ці дерева досягали 30-метрової висоти. Стебла були вкриті листками "пагіння ябертялоая-в пщткяу Від них походять гінкгові, саговникові і "ймовіршад!В.йн*"; якібули панівними



Мал. 3. Лускоподібне дерево ле-
підодендрон, загальний вигляд.

умови на нашій планеті були настільки сприятливими, що пальмові, лаврові, магнолієві та інші тропічні і субтропічні рослини заселяли всю Європу, Америку і навіть Гренландію.

Сильне похолодання Землі в кінці неогену призвело до льодовикової епохи в Кайнозої.

Похолодання спричинило формування нової низькорослої трав'янистої рослинності, наприклад злакової. Вона краще витримувала зимові умови і сухе літо. Одночасно екстремальні умови льодовикового періоду призвели до загибелі величезної кількості теплолюбних видів рослин. Часткова компенсація втрачених видів відбулася за рахунок появи нових холодостійких форм. Спочатку це були хвойні, потім з'явилися трави.

Зміна сонячної активності, вивітрювання земної кори, бурхливий процес горотворення, формування ґрунтів та інші процеси змінювали екологічне середовище, що, в свою чергу, і зумовило зміни

формами, починаючи з другої половини пермського періоду і протягом майже всієї мезозойської ери. У верхньокрейдовий період виникли дуби, верби, тюльпанні дерева, магнолії, клени, пальми та інші види, які потіснили саговникових, гінгових і хвойних, деяка частина яких вимерла, а інші з панівної групи перейшли на підпорядковану.

Умови верхньокрейдового періоду сприяли розвитку квіткових рослин. Голонасінні в цей період почали масово вимирати (бенетитові і гінгові). У частини цих рослин виникли нові пристосування до незвичних для них екологічних умов.

Кайнозойська ера охоплює три періоди — нижньотретинний (палеоген), верхньотретинний (неоген) і четвертинний (антропоген). Палеоген і неоген характеризуються розквітом рослинного світу на планеті. Панівними в цей час були широколисті породи дерев з могутніми стовбурами і широкими кронами. Тому через надмірне затінення трав'яниста рослинність була слабо розвинутою.

У третинний період кліматичні

рослинних формацій. Одні з них гинули, інші пристосовувалися і розвивалися, виробляючи все нові й нові форми. Так відбувався еволюційний процес у рослинному світі і у всій живій природі.

ЕВОЛЮЦІЯ ФОРМИ ТІЛА РОСЛИН

Велика різноманітність форм тіла рослин та зміна їхньої форми тісно пов'язані з умовами навколишнього середовища. Чим більша поверхня стикання з джерелами життя (водою, світлом, повітрям), тим вища доцільність життєвої форми, більша її «економічна» ефективність, а значить, і ймовірність виживання.

Пристосованість організмів до максимального використання екологічних факторів є головною рушійною силою в еволюційному процесі.

Живлення рослин відбувається через їхню поверхню. Тому об'єм тіла і площа його дотику до джерел живлення повинні бути у відповідному взаємозв'язку. У кулястій формі тіла об'єм і площа дотику перебувають у невідповідності. Особливо така тенденція має місце за збільшення розмірів тіла у великих рослин. Розходження у збільшенні тіла і об'єму у таких форм проявляється в тригонометричній прогресії. Так, якщо лінійні розміри округлого тіла збільшити вдвічі, то його поверхня зросте вчетверо, а об'єм — у 8 разів. При збільшенні розмірів утричі поверхня збільшиться у 9 разів, а об'єм — у 27 разів та ін. Таким чином, за збереження подібності форми тіла в процесі росту деяких форм виникає невідповідність між об'ємом і поверхнею тіла.

Стримуючим фактором цих негативних явищ є галуження рослинного тіла. Галуження властиве таломам нижчих рослин, вегетативним органам вищих рослинних форм, навіть деяким одноклітинним і неклітинним організмам. Воно забезпечує гармонійний зв'язок об'єму і поверхні організмів.

До основних закономірностей у розвитку форми тіла рослин (крім галуження) належать симетрія і полярність.

Явище симетрії виявляється як у нижчих, так і у вищих рослин. Симетрія — це гармонія, правильність розташування частин тіла або органів рослин у просторі, коли одна половина є ніби дзеркальним відбиттям другої.

Виділяють такі форми симетричності: моносиметричні, бісиметричні, полісиметричні та асиметричні.

Моносиметричність характерна тим, що через орган або тіло рослини можна провести лише одну площину симетрії, яка поділить його на дві однакові частини. В основному моносиметричні форми листків, клітина хламідомонади, квітки фіалок, глухої кропиви, гороху,

Бісиметричну, або *білатеральну*, *будову* мають плоскі стебла кактуса опунції, одноклітинна водорість торф'яних боліт *Muscasterias* з родини десмідієвих. За розміром вона мікроскопічна, плоскої форми і складається з двох симетричних половин, має дві площини симетрії. Бісиметричні також квітки капустяних.

Циліндричні стебла деяких кактусів, округлі стебла злакових, чотиригранні губоцвітих, багатогранні стебла гречкових мають *полісиметричну будову*, тобто площин симетрії в них більше двох.

Окрему групу становлять *асиметричні органи* чи організми. Через їхнє тіло не можна провести ні однієї площини симетрії (листки в'яза, квітки валеріани, канни).

Симетричність виявляється не лише у вертикальних площинах щодо центральної осі, а й у розташуванні бічних органів тощо. Виділяється і горизонтальна (поздовжня) симетричність. Це виявляється у метамерній будові пагона, коли ритмічно повторюються його метамерії (міжвузля, вузол з листком і брунькою).

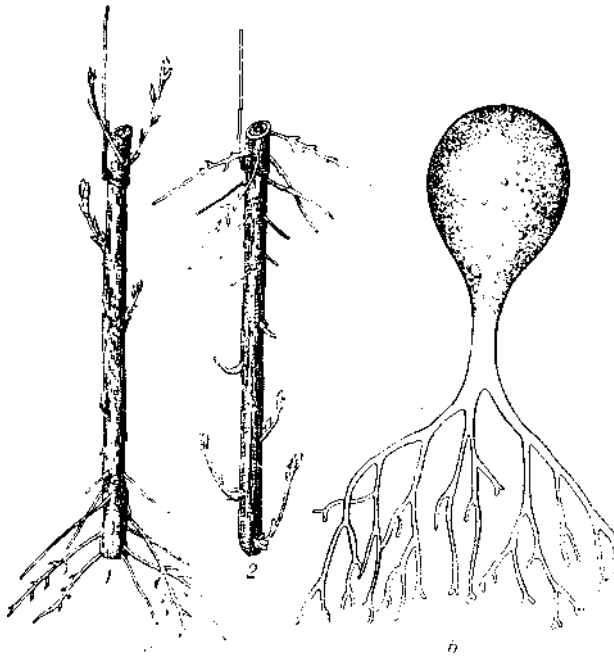
Явище полярності характеризується відмінністю верхньої і нижньої частин тіла (верхнього і нижнього полюсів). Воно виявляється навіть у одноклітинних форм життя, наприклад у хламідомонади, на передній частині тіла якої є 2 джгутики, а на противній немає. У більшості одноклітинних водоростей полярності немає. Полярність — одна з ознак диференціації внутрішньої будови тіла. З удосконаленням організації живих структур або цілого організму все більше виявлялось явище полярності. Відмінність у полюсах проявляється в організмів, які мають прикріпленій спосіб життя. У таких організмів верхній полюс виконує трофічну функцію розмноження, а нижнім полюсом організм прикріплюється до субстрату (інші функції його втрачені). Така спеціалізація має місце у таких водоростей, як улотрикс, каулерпа, ботридіум.

Ще більше полярність виявляється у вищих рослин. У них не лише весь організм, а й кожна частина його полярні. Якщо взяти живець плодового дерева і проростити у зволоженому середовищі, то з верхньої його частини будуть рости стеблові пагони, а з нижньої — корені. Якщо пагін повернути морфологічно верхнім кінцем вниз, а нижнім — догори, то корені, однак, виростуть там, де вони й формувалися в першому положенні пагона (мал. 4).

Виявлення полярності має важливе значення в плодovому і декоративному садівництві та квітництві, коли розмноження рослин здійснюється живцюванням.

Вважають, що явище полярності закладається ще в клітинах, а тому весь організм чи його частина матиме полярність. Полярність можна змінити штучно, створюючи відповідні умови за допомогою центрифугування, однобічного освітлення або впливу фітогормонів. Однак остаточно природу полярності ще не з'ясовано.

Галуження — це закономірний процес, зумовлений реак-



Ліал. 4. Явище полярності у рослин:

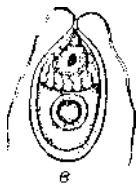
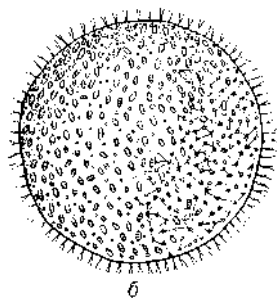
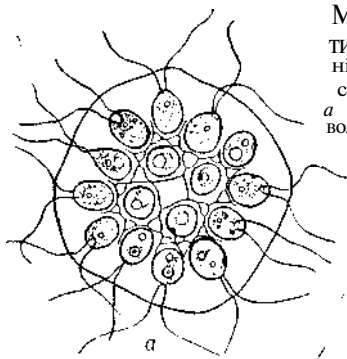
a — гророслі живці верби в підвишеному стані у вологій атмосфері; *i* — з нормального; *2* — в перевернутому положенні; *б* — ботридіум.

цією організму на умови навколишнього середовища, що забезпечує більший дотик до джерел, за рахунок яких живе організм, і тому властиве майже всім організмам. Оскільки рослини мають прикріпленний спосіб життя, то галуження сприяє освоєнню нових просторів, нових субстратів.

Вищим рослинам властиве галуження як надземних, так і підземних органів. Галузяться навіть окремі клітини, наприклад деякі клітини епілеми на коренях і кореневі волоски. Завдяки галуженню набагато збільшується всисна поверхня кореня.

УСКЛАДНЕННЯ БУДОВИ ТІЛА РОСЛИНИ

Аналізуючи онтогенетичний розвиток рослин, вважають, що перші організми мали просту будову і були малого розміру. Очевидно, це були одноклітинні форми. Виживання одноклітинного організму ускладнене тому, що в разі пошкодження єдиної клітини



Мал. 5. Одноклітинні та колоніальні водорості з класу вольвоксових: *а* — пандорина; *б* — вольвокс; *в* — хламідомонада.

гине весь організм. Однато видів одноклітинних організмів за рахунок великого потомства вижило і дійшло до нашого часу.

У процесі еволюції відбувається ускладнення організації тіла рослини, з'являються форми, у яких в одній клітині не одне, а кілька ядер. За такої будови виживання організмів підвищується. Забезпечується це, з одного боку, галуженням тіла, з іншого — тим, що в разі пошкодження одного або кількох ядер клітина не гине, оскільки функціонують неушкоджені ядра. До таких рослин належать каулерпа ботридій та ін.

Ускладнення організму, диференціація його вмісту відбувалися різними шляхами. Ще на ранніх етапах розвитку рослин з'являються колоніальні форми. Вони відомі і в сучасній флорі — гоній, плеврокок. Колоніальні звичайно живуть у водному середовищі, збідненому на кисень і вуглекислий газ. Газу, які потрібні для життєвих процесів рослини, виділяють самі рослини під час фотосинтезу і дихання. Таким чином, виділені кисень і вуглекислий газ відразу використовуються клітинами колоній і не виносяться водою. Колоніальна форма організації забезпечує раціональніше використання екологічних факторів (мал. 5).

У процесі еволюції колоніальні форми зазнають ускладнення. Між клітинами колонії з'являється спеціалізація. Наприклад, колонія вольвокса налічує 70—75 тис. клітин, а з них 8—15 клітин виконують статеві функції, інші — трофічні. Клітини колонії з'єднуються між собою плазмодесмами, що забезпечує обмін речовин між клітинами. Така колонія є попередником багатоклітинних організмів. Наступний етап еволюції характеризується появою багатоклітинності в окремих організмах. У кожному такому організмі між клітинами здійснюється не лише механічний, а й фізіологічний зв'язок крізь плазмодесми, що забезпечує цілісність організ-

му. Такі формотворчі процеси мають місце як у багатоклітинних видів нижчих (таломних, сланевих), у яких ще не сформувались система і вегетативні органи рослин, так і у вищих (кормофітів), з наступним формуванням високоспеціалізованих тканин і вегетативних органів, однак ступінь спеціалізації клітин залежить від екологічних факторів. Наприклад, у нижчих рослин вона виявляється менше, ніж у вищих рослинних організмів. Так, у нитчастих водоростей, які занурені у воду, диференціація клітин незначна, оскільки умови субстрату однорідні і всі клітини мають однаковий доступ до життєвих факторів, в інших вона може виявлятися більшою мірою (морської водорості — ламінарії). Вищі рослини, які зростають на суші, розвиваються у більш суворих екологічних умовах, що стимулює високу спеціалізацію клітин організму, аж до утворення вегетативних органів.

ОСНОВНІ ПОНЯТТЯ МОРФОЛОГІЇ РОСЛИН

Гомологічність (від гр. *homologia* — згода) *органів* проявляється в єдиному корені їх походження, але в різних функціях і формах. Наприклад, колючки барбарису і його листки — органи гомологічні. Одночасно вони виконують різні функції і є неоднорідними за формою. Так, листок виконує трофічну функцію, а колючка — захисну. Колючка глоду і пагін мають однакове походження, але функції їх не збігаються, і це ще один приклад гомологічності.

На противагу гомології існує поняття *аналогії органів рослин*. У цьому випадку органи подібні за своїми морфологічними ознаками і функціями, але різні за походженням. Для порівняння можна взяти колючки барбарису, як видозмінені листки, і колючки глоду, або гледичії, як метаморфози пагонів тощо.

У природі часто спостерігається явище *конвергенції* (від лат. *convergo* — сходження), коли різні за походженням рослини, зростаючи в однакових екологічних умовах, мають подібний зовнішній вигляд. З цього приводу можна порівняти африканські молочаї і американські кактуси.

Явище конвергенції інколи спостерігається у плодів «ягід» різного походження. Наприклад, соковиту частину суниці, яка утворена квітколожем, порівнюють з ягодами брусниці чи винограду, в формуванні яких беруть участь стінки зав'язі тощо.

Під назвою *редукції* (від лат. *reductio* — зворотний розвиток у бік спрощення) розуміють втрачені органами функції. У багатьох рослин редукуються листки. На кореневищах пірїю, осок вони мають вигляд лусочок, а на бульбах картоплі — брівок. У деяких водяних рослин редукуються корені, прилистки та інші частини рослини.

Якщо орган зазнає глибокої редукції, втрачаючи повністю свої функції, то таке явище називають *абортуванням*. Особливо часто абортують такі частини квітки, як оцвітина, тичинки, плодолистки, насінні зачатки. У ранникових, наприклад, абортуються тичинки, замість 5 їх у квітці розвивається лише 2, а у злаків — з 6 розвивається інколи 1.

Явище редукції проявляється не лише тоді, коли орган потрапляє в несприятливі умови для виконання своїх функцій. Наприклад, на кореневищах пір'ю листки редукуються до лусок, бо умови, в яких розвиваються ці органи, непридатні для фотосинтезу. Тут має місце раціональність, економія енергетичного матеріалу на побудову органа без зниження функції. Наприклад, перехід до вітрозапилення значно економить енергію на побудову структур, від яких залежить запилення, тому воно ефективніше. Таким чином, спрощення характеризує більш високий рівень пристосованості організму до виживання.

Явище *атавізму* (від лат. atavus — віддалений предок, прашур) базується на тому, що в організмі виникають ознаки, які не властиві йому на даному етапі розвитку, але їх мали їхні предки. Інформація про ці ознаки перебувала в рецесивному (від лат. recessus — видалення) стані геному і за відповідних умов, через роки, а може й віки, вона проявляється. Поява у квітці 10 тичинок замість нормально розвинутих 5, або поява в одностатевій квітці членів другої статі, або замість одного кола тичинок з'являється два — все це прояв атавізму.

Кореляції (від лат. correlatio — співвідношення) — співвідношення або залежність у розвитку одних частин організму або органів від інших. При видаленні верхівкової бруньки на пагоні стимулюється розвиток бічних бруньок. Якщо вкоротити центральний корінь, то це зумовить активне галузнення кореневої системи. Прояви кореляційної залежності показують високу пристосованість рослинного організму до збереження свого виду. Явище кореляції людина широко використовує в декоративному садівництві, квітництві, під час вирощування деяких технічних культур. На цій основі проводиться обрізування чагарників, щоб спричинити ріст і розвиток пазушних бруньок, внаслідок чого сформується ажурна крона. Видалення верхівкового пагона у бавовнику і бічних ростових гілок сприяє розвитку плодкових пагонів і плодів — коробочок. Розвиток бічних коренів у помідорів стимулюється прищепленням головного кореня під час пікірування. Цей процес здійснюється під час пересаджування рослин. Аналогічні операції застосовують при вирощуванні парникової культури динь та інших культурних рослин.

Розділ I

ЗАГАЛЬНЕ ПОНЯТТЯ ПРО ТИПОВУ РОСЛИННУ КЛІТИНУ

Клітина — елементарна частка всього живого. У нижчих рослин в одних випадках вона становить цілий організм (наприклад, у хламідомонади), в інших — є складовою частиною колонії (у вольвокса) або елементом багатоклітинного організму. Для вищих рослин характерні висока спеціалізація клітин, об'єднання їх в тканини, з яких формуються органи.

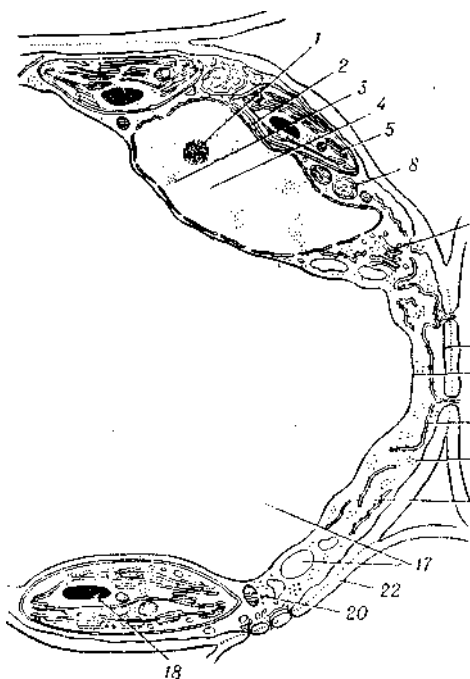
У процесі вивчення будови клітини з'ясовується не тільки клітинна теорія, але в широкому плані вивчаються її структурні елементи, вводяться відповідні назви структур, розглядаються питання історії виявлення перших клітин тощо. А. Левенгук побачив кристалічні включення в клітині. Термін *протоплазма* у біологію ввів чеський дослідник Я. Пуркінє у 1840 р. Г. Моль перший розмежував клітинний вміст на живу речовину «первинного міхурця» — *протоплазму* і водянисту рідину — *клітинний сік*. Р. Броун відкрив ядро в рослинній клітині. Пізніше були виявлені та описані *мітохондрії*, *пластиди*, *рибосоми* та інші органели клітини.

Клітина з її структурами формувалася в процесі довгої еволюції живої матерії. Перші клітини, як свідчить історія розвитку Землі, з'явилися кілька мільярдів років тому.

На цьому етапі розвитку жива природа включає дві групи організмів — *прокаріоти* (від лат. *protor* — раніше, *сагіоп* — ядро) та *еукаріоти* (від гр. *еп* — хороший, *сагіоп* — ядро).

Характерною особливістю в будові рослинної клітини, порівняно з тваринною, є те, що рослинна клітина має міцну целюлозну оболонку з плазмодесмовими каналами, наявність пластид та в багатьох випадках велику вакуолю (від лат. *vascus* — порожній). У клітинах немає скелету. Більшість рослинних організмів живляться автотрофно, у них немає органів виділення, клітини здебільшого нерухомі. Однак є й винятки. Наприклад, статеві клітини в нижчих і вищих спорових рослин рухомі, не мають целюлозної оболонки, а деякі види живляться гетеротрофно.

Всі компоненти живої клітини (органели) об'єднані у відповід-



	Лявоструищури	Ультраструктури	
o	/-Ябер'е	2-оболонна	
		3-хромосоми	
		4-нулеоплазма	
		9-плазмалема	
o	5-хлоропласти	Ю-тонопласт	
		6-лейнопласти	11-ендоплазматичний ретину луц
o	7-хромопласта	2-апарат Гольдин	
		8-мітохонОрії	13-лізосома
			14-сферосоми
o	8-мітохонОрії	15-рибосоми	
			W-гіалоплазма
AS	17-вануоля 18-хромо.льні зерна W-алеіронові зерна 20-ліпідні краплини 21-кристали солей 22-клітинна стінно 23-фізіологічно активні речовини (ферменти, вітаміни, гормони)		

== і двомембранні органе/ш
 — одіомембрашні органели
 — безм>.мОрант орглпс.;<>

Мал. 6. Частина клітці мезофілу листка лии при малому збільшенні електронного мікроскопа: 6, 7 і 19 — у клітині немає; 13, 14, зі і 23 — у клітині не видно

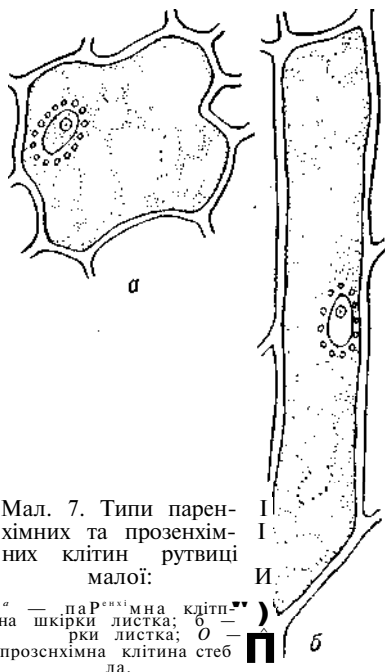
ну систему, яку називають *протопластом* (від гр. protos — перший і plastos — утворений). Клітинна оболонка і вакуолі є твірними протопласта (мал. 6).

Розмір клітин у рослин неоднаковий. Є клітини «гіганти», які можна бачити простим оком. Наприклад, у м'якоті яблука клітини нагадують форму блискучих цяточок. М'якоть гарбуза, кавуна теж має великі клітини. На кореневій системі за рахунок епіблеми розвиваються волоски (одноклітинні вирости), якими рослина вбирає з ґрунту воду і поживні речовини. Вони досягають інколи 8 мм завдовжки. В стеблах льону, конопель, кенафу, джуту та інших рослин розвиваються механічні тканини (луб'яні волокна), до складу яких входять клітини довжиною 40—50 мм. Епідермальні вирости на насінні бавовнику теж одноклітинні. У водорості хари клітини досягають довжини 10 см і більше. Поряд з цим є одноклітинні організми з дуже малими клітинами. Так, у бактерій розмір клітин вимірюється десятими мікрона 0,5—10 мк.

У квіткових рослин величина клітин знаходиться в межах від 10 до 60 мкм.

Форма клітин дуже різноманітна. Вільні клітини часто набувають спіральної, яйцеподібної, овальної та інших форм. Прикладом цього є одноклітинні водорості, бактерії тощо.

У багатоклітинних і неклітинних організмів форма клітин може бути призматичною, табличчастою, кубічною, інколи дуже складною, як це спостерігається у ботридія (*Botrydium*), каулерпи (*Caulerpa*). Якщо ж клітини витягнуті, веретеноподібної або циліндричної форми, з загостреними кінцями, то їх називають *прозенхімними* (від гр. *proos* — у напрямку до). До цієї групи належать клітини, в яких довжина перевищує ширину в 5—10 разів. Якщо клітина росте в усіх напрямках приблизно однаково, то таку форму клітин називають *Паренхімною* (від гр. *parenchyma* — однако-ве, щось наповнене) (мал. 7).



Мал. 7. Типи паренхімних та прозенхімних клітин рутвиці малої:

а — паренхімна клітина на шкірці листка; б — прозенхімна клітина стебла.

СКЛАД ПРОТОПЛАСТА

Протопласт — живий вміст клітини. Він представлений досить складною системою органел, взаємодією яких і зумовлюється життя.

До складу протопласта входять цитоплазма (система органел без ядра) та одне або кілька ядер.

Хімічний склад протопласта характеризується наявністю білків, жирів, вуглеводів, мінеральних та інших речовин, а також високим вмістом води (75—90 % і більше).

Із загального складу сухих речовин протопласта найбільше припадає на білкові сполуки, які й становлять матеріальну основу життя клітини. Вони знаходяться в комплексних зв'язках з іншими складними органічними речовинами (наприклад, з нуклеїновими кислотами, жироподібними речовинами, вуглеводами і т. п.) і в своїй сукупності становлять складні сполуки — протеїди (муклеопро-теїди, ліпопротеїди, глікопротеїди, хромопротеїди та ін.).

Всі метаболічні процеси у клітині відбуваються з участю фер-

ментів. Ферменти за своєю природою є особливими білками, тобто біологічними каталізаторами.

З вуглеводів зустрічаються *моносахариди* (монози), глюкоза, фруктоза, які мають формулу $C_6H_{12}O_6$; *дисахариди* — $C_{12}H_{22}O_{11}$ (сахароза); *полісахариди* — $(C_6H_{10}O_5)_n$ — крохмаль, глікоген, інулін.

Важлива функція в життєвих процесах належить нуклеїновим кислотам, які відіграють велику роль в синтезі білка і формотворчих процесах. Відомі два типи нуклеїнових кислот: *дезоксирибонуклеїнова (ДНК)* і *рибонуклеїнова (РНК)*. Основна маса ДНК міститься в ядрі. Крім того, вона є в цитоплазмі, мітохондріях, хлоропластах. РНК знаходиться в рибосомах, незначна кількість в ядрі та цитоплазмі.

Мінеральні солі, жири, ліпоїди (жироподібні речовини) і цілий ряд інших компонентів доповнюють хімічний склад протопласта.

ЦИТОПЛАЗМА

Структурну основу цитоплазми становить гіалоплазма (від гр. *hualos* — скло і *плазма*), вона є матриксом (від лат. *matrix* — субстрат, основа), в якому розташовані всі органели клітини. У зв'язку з цим створюються умови для взаємодії органел між собою. Гіалоплазма неоднорідна, має сітку розгалужених каналців, трубочок і міхурців з мембранними оболонками.

Гіалоплазма — основна речовина цитоплазми. Вона активно рухається внаслідок перетворення хімічно зв'язаної енергії на механічну, що забезпечує внутрішньоклітинне транспортування речовин, синтез та обмін ліпідів, вуглеводів тощо. Маса гіалоплазми в клітині нестала і залежить від рівня розвитку клітини. В молодій клітині вона заповнює майже всю її порожнину. У міру старіння клітини об'єм гіалоплазми зменшується, обгортаючи тоненькою плівкою клітинні органели. Основну частину в такій клітині займає вакуоля (вакуолі).

КОЛОЇДНИЙ СТАН ГІАЛОПЛАЗМИ

Щоб уявити колоїдний стан гіалоплазми, слід розглянути питання про дисперсні системи розчинів взагалі.

Відомо два стани речовини: *кристалоїдний* і *колоїдний*. Це залежить від ступеня дисперсності (роздрібленості) речовини. З кристалоїдного стану при розчиненні утворюються молекулярні, або справжні, розчини, речовина диспергується до молекул та іонів, Розмір частинок у таких розчинах буде менший. Кожна частинка складається з кількох або з однієї великої молекули.

Будь-який розчин представлений двома компонентами: речовиною, яку називають *дисперсною фазою*, і *дисперсним середовищем*, у якому розподіляється дисперсна фаза. Таким чином, дисперсна фаза і середовище становлять *дисперсну систему*.

За своєю природою дисперсні системи бувають *колоїдні* і *молекулярні*. Окрему групу становлять *грубодисперсні* системи, в яких частинки дисперсної фази мають розміри не менше 0,1—0,2 мкм діаметром, вони утворюють агрегати з багатьох молекул.

У справжніх розчинах розчинник і розчинна речовина не розмежовуються, утворюють ніби єдине ціле. У колоїдних і грубодисперсних системах яскраво виділяються фаза і середовище.

Молекулярні розчини досить стійкі. Оскільки у них речовина подрібнена до молекул, то фазу важко відділити від середовища, осаду не утворюється (наприклад, цукор, розчинений у воді).

Стан дисперсності речовини впливає на стійкість розчину. Грубодисперсні системи не стійкі, частинки їх можуть осідати на дно або підніматися на поверхню рідини. Вони бувають у вигляді емульсії та суспензії. Прикладом емульсії може бути молоко з краплинами жиру в ньому. У цій системі мікроскопічні частинки жиру м'які. При збовтуванні води з глиною одержується розчин, в якому завислі частинки глини будуть твердими тілами. Такі системи називають *суспензіями*.

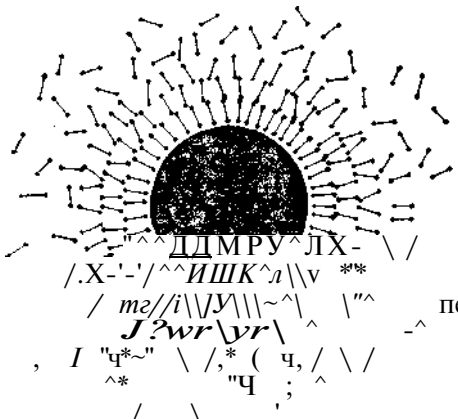
Що стосується колоїдних розчинів, то вони теле можуть мати тверду або рідку дисперсну фазу. Прикладом першого стану є колоїдне золото, другого—білок в стані емульсії (часточки білка в розчині знаходяться в завислому стані, з розчинником не змішуються, осаду не утворюють).

Колоїди, будучи у дисперсному середовищі, мають поверхневий натяг, що зумовлює явище адсорбції. Таким чином відбувається взаємодія між дисперсною, фазою і дисперсним середовищем. Це явище називають *сольватацією*, а в водних розчинах — *гідратацією*. Колоїдні частинки, які несуть заряд, називають *міцелами*.

Колоїди, частинки яких міцно з'єднані з молекулами води, називають *гідрофільними*, а колоїди, частки яких слабо або зовсім не з'єднуються з молекулами води,— *гідрофобними*.

У гідрофільних системах до колоїдів приєднується значна кількість молекул води. Молекули полярні, на одному кінці диполя знаходиться атом кисню, на другому — атом водню. Біля міцел внутрішні шари молекул води правильно зорієнтовані. У міру віддалення від поверхні часточки правильність розташування диполів порушується аж до хаотичного розташування (мал. 8). Все це є наслідком зменшення сили тяжіння.

Міцели завжди несуть на собі електричні заряди (позитивні або негативні). Поява таких зарядів зумовлюється адсорбцією іонів на поверхні часточок. Якщо ж міцели заряджені однойменними



Мал. 8. Схема частинки (міцели) гідрофільного колоїда.

фузна оболонка і зберігається *сольватна*. Однак коацерват як колоїдний розчин, що не втратив електричного заряду, може зазнавати змін і перетворюватися на *гель*. Весь процес утворення гелю пов'язаний із злипанням міцел і об'єднанням їх сольватних оболонок. У процесі желатинізації колоїдний розчин набуває властивостей твердого тіла, розподіл фаз (як у процесі коагуляції) при цьому не відбувається, колоїди не злипаються. На прикладі желатину при охолодженні і підігріванні можна спостерігати перехід золю в гель і навпаки. Для гелю характерне набрякання, в процесі якого вода вбирається з великою силою. Таку особливість має сухе насіння при проростанні, якщо помістити його у вологе середовище.

Гіалоплазма живих клітин — гідрофільна багатофазна колоїдна система. Для гіалоплазми, а значить і для цитоплазми, властива лабільність (від лат. *labilis* — легкозмінний), тобто здатність змінювати свій стан і переходити з золю в гель, і навпаки. Несталість структури залежить від умов навколишнього середовища. Внаслідок обмінних процесів стійкість гіалоплазми до коагуляції більшості рослин порушується безповоротно, якщо її підігріти до 50—60 °С. Сухе насіння може витримувати і вищі температури, не втрачаючи життєвих функцій навіть при 100 °С. Колоїдний стан цитоплазми зумовлює в'язкість її, еластичність, здатність протистояти змішуванню колоїдів з водою.

Високоорганізовані колоїдні системи гіалоплазми утворилися в процесі довгого історичного розвитку рослинних організмів. У цитоплазмі білки, жири, вуглеводи та інші речовини знаходяться у вигляді складних органічних сполук. Вони не можуть розпадатися

зарядами, то вони відштовхуються, тобто знаходяться в стабільній броунівській системі. Отже, в дисперсній системі спостерігається безперервний рух міцел.

При зворотному процесі, коли втрачаються сольватні оболонки, то зникають і електричні заряди, настає процес злипання колоїдних частинок, дисперсна фаза випадає в осад. Це й буде *коагуляція*. Такий стан майже безповоротний, колоїдна система порушується.

У гіалоплазмі часто спостерігається явище *коацервації*. У такому стані колоїди не злипаються, втрачається лише дифуз-

на прості молекули, а тому не утворюють справжніх розчинів.

Оберненість коагуляції, гідрофільність колоїдів, набрякання та інші властивості цитоплазми забезпечують більш високу її життєвість.

Важливим компонентом гіалоплазми є *мікротрубочки* і *мікрофіламенти*. Це надмолекулярні білкові агрегати (структурні білкові компоненти). У мікротрубочках стінки побудовані з білкових субодиниць. Центральна частина їх прозора. Мікротрубочки зорієнтовані одна з одною і розташовані недалеко від плазмалеми. Довжина мікротрубочок становить кілька мікрометрів.

Мікротрубочки нестійкі, вони то розпадаються, то з'являються знову. Передбачають, що їхні функції пов'язані з транспортуванням речовин по цитоплазмі, орієнтацією мікрофібрил целюлози, утворених плазмалемою, в бік клітинної оболонки. З участю їх хромосоми переміщуються під час поділу клітини, підтримується стабільна форма протопласта.

Мікрофіламенти мають розмір 4–10 нм, за будовою вони подібні до мікротрубочок, але внутрішня частина їх не пустотіла. Вони можуть розміщуватися паралельно один одному або утворювати скупчення. За функціями ці структури, скорочуючись, зумовлюють рух цитоплазми, оскільки побудовані зі скорочувальних білків, подібних до білків м'язів тварин.

За композицією цитоплазма неоднорідна і представлена трьома тарами: зовнішнім — плазмалемою (від гр. *ετα* — шкаралу-па), внутрішнім — тонопластом, середнім — мезоплазмою (від гр. *mesos* — середній). Плазмалема і тонопласт — граничні мембрани.

Плазмалема — дуже тоненький шар, який прилягає до клітинної оболонки. До складу її входять білки і жироподібні речовини — ліпоїди. Шар цитоплазми, що прилягає до вакуолі, називають *тонопластом*. Як і плазмалема, він складається з правильно орієнтованих міцел, але більш потужний.

Основна маса цитоплазми припадає на середній шар — *мезоплазму*, в якій розташовані всі органоїди, включаючи і ядро. Тут, у мезоплазмі, відбуваються іонні реакції.

Мембранна організація цитоплазми є основою в регуляції обміну речовин. Мембрани — досить тоненькі плівки 4–40 нм завтовшки.

Фізико-механічна структура цитоплазми змінюється і залежить від віку і умов життя. Вона безбарвна, з густиною 1,025–1,055 одиниць.

НАПІВПРОНИКНІСТЬ ЦИТОПЛАЗМИ

Одна з характерних властивостей цитоплазми — її напівпроникність. Відомо, що вода в клітину проникає легко, а інші речовини цитоплазма вбирає вибірково. Цей процес забезпечується мембранною будовою плазмалеми і тонопласта. Мембрани складаються з фосфоліпідів та білків. Наприклад, спирт, ефір та інші речовини, які розчинні в ліпідах, проходять крізь ліпоїдні прошарки. Вода і солі не зможуть пройти цими шляхами, бо не розчиняються в ліпоїдних речовинах, а тому вони прокладають собі шлях крізь білкові шари.

Солі та деякі інші речовини у клітину надходять у формі іонів шляхом обмінної адсорбції. Весь процес має вибіркового характеру. Зовнішній шар цитоплазми (плазмалема) адсорбує на своїй поверхні відповідні іони солей, а потім відбувається десорбція їх на внутрішню частину плазмалеми, а звідси — до мезоплазми. Інтенсивність сорбційних процесів залежить від дихання клітин. Для прикладу можна взяти схему Брукса — Сабініна, в якій показано, як відбувається цей процес.

Схема Брукса — Сабініна

$K^+ + H^+$	K , — протеїнат $\rightarrow \bullet K$, — протеїнат \rightarrow	K^h
$C^+ \cdot OH^-$	K — протеїнат H^+ протеїн — $Cl^- \rightarrow$	Cl^-
Зовнішній розчин	\rightarrow протеїн Cl^- — протеїн — Cl^-	клітинний сік
	Мезоплазма	

На схемі показано, як іон калію зовнішнього розчину обмінюється на іон водню, утворюючи протеїнат (білкове з'єднання). Потім цей іон калію може обмінятися з іоном водню клітинного соку шляхом переходу через білковий комплекс цитоплазми. Вважають, що обмін іона хлору на гідроксильний іон або на іон HSO^+ має таку саму закономірність.

Мембранні системи цитоплазми характеризуються безперервністю, замкнутістю, кінці їх завжди закриті. Структурною основою мембран є ліпіди. Молекули ліпідів розташовані двома паралельними шарами. Причому гідрофільна частина їх спрямована в бік цитоплазми (назовні), а гідрофільні залишки жирних кислот зорієнтовані всередину, перпендикулярно до поверхні (мал. 9). Молекули білків на поверхні ліпідного каркасу розташовані не суцільним шаром (це в основному глікопротеїди), а частина білкових молекул проходить крізь ліпідні шари наскрізь, тому в мембрані утворюються гідрофільні пори.

Співвідношення ліпідів і білків у різних мембран різне, що залежить від функцій, які вони виконують. Мембранні білки за своєю природою здебільшого є ферментами.

Мембрани, як живі компоненти клітини, беруть участь у побу-

дові внутрішньої структури органел, створюють зовнішню межу їх, відокремлюють протопласт від позаклітинного середовища, а також регулюють внутрішньоклітинні процеси.

Розділяючи клітину на численні відсіки — компартменти (розмежування), мембрани створюють в кожному відсіці специфічні фізико-хімічні умови (температурний режим, кислотність, концентрацію розчинів, різний електричний потенціал та ін.). Тому в цих відсіках одночасно і незалежно один від одного відбуваються різні біохімічні процеси, інколи навіть протилежні.

Мембрани клітини пульсують, а це значить, що вони знаходяться в постійному русі. У процесі життя клітинні мембрани весь час оновлюються — старі розчиняються, нові виникають.

Завдяки мембранам збільшується співвідношення поверхні до об'єму, а це значить, що площа дотику органел до середовища всередині клітини зростає, і цим самим підвищується інтенсивність обмінних процесів.

РУХ ЦИТОПЛАЗМИ

Життя — це складний біологічний рух матерії, що включає живлення, дихання, ріст, подразливість та інші фізіологічні процеси. Всі ці явища в основному відбуваються у цитоплазмі або з її участю. Жива цитоплазма майже завжди рухома. Активність руху залежить від стану живого організму. Під час росту рослин інтенсивність обміну речовин активізується, рух цитоплазми в клітинах посилюється. Якщо ж рослина знаходиться в стані спокою, такі рухи майже припиняються. Рух цитоплазми залежить від температури, вологості, освітлення та інших факторів.

Для спостереження руху цитоплазми у вищих рослин можна використати елодею (*Elodea*), валіснерію (*Vallisneria*), волоски гарбуза (*Cucurbita*) та інші об'єкти.

У напрямку переміщення цитоплазми рухи бувають колові (ротайційні) і струменясті (циркуляційні). Однак не вся маса цитоплазми рухається. Шар цитоплазми, що прилягає до оболонки клітини, завжди перебуває у стані спокою. Найбільш активною в цьому відношенні є мезоплазма.

Коловий рух спостерігається у клітинах з однією вакуолею. У цих випадках весь протопласт концентрується в пристінному шарі і цитоплазма, рухаючись в одному напрямку, ніби обертається навколо центра клітини.

Мал. 9. Універсальна біологічна мембрана (схема поперечного зрізу):

/ — подвійний шар молекул фосфоліпідів;
2 — білковий шар; 3 — тонельний білок.

Лінійна швидкість руху цитоплазми у рослин різна. Наприклад, у валіснерії вона дорівнює 10—20 мм/с, у елодеї— 50—15 мм/с.

У клітинах, в яких цитоплазма знаходиться в пристінному шарі, а її тяжі перетинають вакуолю, спостерігається циркуляційний рух. Пересування цитоплазми в таких випадках відбувається в усіх напрямках, вона рухається по численних «струмках», напрям струмків час від часу змінюється на зворотний. Причинами рухів є електричні явища, що зумовлюються оксидацийними процесами всередині клітини.

Коловий рух найкраще спостерігати у водяних рослин — елодеї та валіснерії. Циркуляційний рух цитоплазми добре видно па волосках кропиви та плазматичних тяжах плазмодіїв слизовиків.

Виявлено, що рух цитоплазми зумовлюється її колоїдним станом. Тут основну роль відіграє зарядженість колоїдних часток, наявність скоротливих білків та подразливість.

Рух цитоплазми становить основу в життєдіяльності клітини. Під час руху поживні елементи переносяться у різні частини клітини, відбуваються процеси обміну, які зумовлюються фізіологічними та біохімічними реакціями.

ПЛАСТИДИ

Формування пластид (від гр. *plastos* — утворений, оформлений) властиве лише для автотрофних рослин. Їх немає в ціанобактерій, бактерій, грибів, слизовиків та деяких паразитних квіткових рослин.

Основу пластид становить білкова строма з її складними білковоліпоїдними сполуками. Пластиди беруть участь в обмінних реакціях, внаслідок чого в клітинах нагромаджується, а в деяких рослин і зберігається енергетичний матеріал, що є рушійною силою всього живого.

За складом пігментів та функціями пластиди поділяють на три типи: хлоропласти (від гр. *chloros* — зелений)—зеленого забарвлення, хромопласти (від гр. *chromos* — забарвлений)—з кольорами від жовтого до червоного, лейкопласти — безбарвні пластиди.

Хлоропласти властиві як вищим, так і нижчим рослинам. Форма пластид у вищих рослин — округла, овальна, дископодібна. Ці пластиди ще називають *хлорофіловими зернами*. У нижчих рослин вони бувають чашоподібної, зірчастої, пластинчастої, стрічкородібною та інших форм.

Всі види хлоропластів в своєму складі мають хлорофіл. В природі існують різні види хлорофілів, але найбільша маса їх припадає на хлорофіл *a* і хлорофіл *b*. Ці пігменти виділив М. С. Цвет (1872—1919). Хлорофіл *a* синьо-зеленого забарвлення, його фор-

мула $C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$, а хлорофіл *b* — жовто-зелений, його формула $C_{55}H_{70}O_6N_4Mg$. Обидва пігменти належать до складного ефіру ллорофілінової кислоти та двох спиртів — метилового і фітолу.

Крім хлорофілу, в хлоропластах існують інші пігменти, такі як каротин і ксантофіл. Каротин ($C_{40}H_{56}$) синтезується в хлоропластах, має червоно-оранжеве забарвлення, а ксантофіл ($C_{40}H_{56}O_2$) — оловисто-жовтого забарвлення.

Зелений колір листків зумовлений сумою пігментів хлоропласта; *a* (хлорофілу *a* та хлорофілу *b*).

Розмір хлоропластів залежить від роду рослин, діаметр їх може бути від 4—6 до 24 мкм. На кожну клітину припадає 15—50 і більше значно більше хлоропластів.

На величину і форму хлоропластів впливають також умови навколишнього середовища. В затінених місцях в клітинах рослин вони крупніші і мають більше хлорофілу, ніж у рослин відкритих місцевостей.

Хлоропласти беруть участь не тільки в фотосинтезі. З участю їх відбувається синтез амінокислот та жирних кислот, вони тимчасово зберігають запаси крохмалю (первинний крохмаль, який налі ромаджується під час фотосинтезу).

Структура хлоропласта досить складна (мал. 10) і представлена мембранною системою. Велика заслуга у вивченні фотосинтезу та природи хлоропластів належить К. А. Тімірязеву. Він гіпотетично передбачав, що локалізація хлорофілу відбувається у периферичній частині пластиди, заперечуючи дифузне розташування зеленого пігменту. К. А. Тімірязев виявив *грані* (зернятка) в пластидах у вигляді дрібних чорних краплинок. Із впровадженням електронної мікроскопії було доведено достовірність гіпотези К. А. Тімірязєва. Так остаточно доведено, що хлорофіл розташований в гранах пластид. Грані пластид побудовані з мембран, які називають *ламелами*, або *тилакоїдами*. Хлорофіл вкриває їх мономолекулярним шаром, знаходячись в комплексному зв'язку з ліпідами. Зв'язок між гранами здійснюється міжгранними тилакоїдами строми. Таким чином, вся система гран замкнута і становить єдине ціле. В окремих випадках складки внутрішніх мембран пластид можуть переходити в тилакоїди строми.

Хлоропласти мають білкову основу—*строму*. Білки становлять 50 % загальної маси їх. З інших речовин хлоропласти містять каротиноїди (1—2 %), незначну частину ферментів і невеликий процент РНК і ДНК.

Хлоропласти відіграють досить важливу роль у метаболізмі речовин у клітині. Однак головна функція їх, як стало відомо, пов'язана з фотосинтезом. Зелені пластиди є зв'язуючою ланкою між неживою і живою природою. Життя на нашій планеті зобов'язане ним невеличким і складним «комбінатам», створеним самою при-

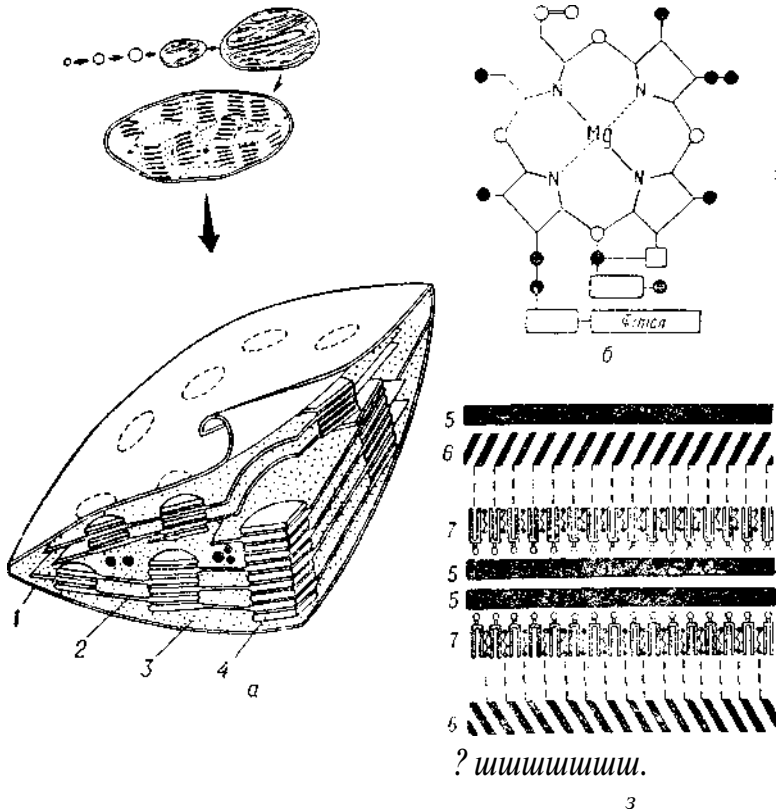


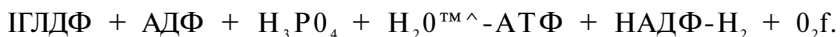
Рис. 10. Утворення і будова хлоропласту *a*; *б* — схемі будови ламели; 1 — двомембранна оболонка; 2 — ламели; 3 — матрикс; 4 — грани тилакоїдів; 5 — білок; 6 — хлорофіл; 7 — ліпіди і каротиноїди.

родю. Процес фотосинтезу спрямований на утворення органічних сполук, в яких «консервується» сонячна енергія. Ця енергія при дисиміляції вивільнюється і використовується на внутрішньоклітинні біологічні процеси, а ті органічні сполуки, які не розклалися, є запасом речовин у клітині.

Процес фотосинтезу розпочинається з проникнення вуглекислого газу (разом з повітрям) до хлоропластів. На своєму шляху CO₂ розчиняється у воді. Потім при взаємодії вуглекислого газу з хлорофілом, при наявності сонячного спектра, відбувається реакція, у процесі якої світлова енергія перетворюється на хімічну — потенціальну, зв'язану.

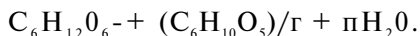
Фотосинтез здійснюється поєднанням світлових і темнових реакцій. Основний зміст світлових реакцій полягає в утворенні мак-

росрґічних зв'язків за рахунок сонячної енергії. Протягом цих складних процесів з АДФ утворюється АТФ, відновлюється НАДФ і здійснюється фотоліз води з виділенням в атмосферу кисню.



Під час темнових реакцій вуглекислий газ відновлюється до вуглеводів.

Первинними продуктами фотосинтезу є фосфогліцерінова кислота, н деяких організмів глюкоза і фруктоза, а кінцевим — фрук- пі.чо-О-фосфат. Пізніше моноцукри з допомогою ензим полімеризуються в крохмаль за такою схемою:



Крохмаль чонго по затримується в асимілюючих клітинах, він ір.ісиор і \ч п.ся по всій рослині. Звільнення хлоропластів від крох- м.ію індоукщ п.ся під дією ферментів, що перетворюють цей складний пуленод "а глюкозу. Якщо первинні вуглеводи рослина використовує не повністю, вони відкладаються в запас у формі вто- ринних продуктів.

І Ірп фотосинтезі, як довів К- А. Тімірязєв, більш інтенсивно за- си.....он,ся червоні промені, меншою мірою — синьо-фіолетові.

≤ Рунец (<:III,A) і незалежно від нього О. П. Виноградов дове- пі, пю кінііп. а імосфери утворюється за рахунок води в процесі асиміляції, а кисень вуглекислого газу використовується на внут- рішньоклітинні реакції.

Х р о м і/ п і а с т и — забарвлені пластиди, вони нагромаджу- еш, у своїх стромах каротиноїди, від яких і залежить колір кві- ПК, плодів, старих листків (забарвлення — від жовтого, жовтого- рячого до червоного кольорів). З відомих 60 каротиноїдів найчас- іііпе зустрічаються каротин, ксантофіл, лікопін та ін.

Каро піп рожево-червоного кольору. Він не тільки входить до • кладу хлорофілу, а у великій кількості нагромаджується і в коре- неплодах моркви, у м'якоті кавунів, у плодах червоного перцю, мапмарші та в інших рослин.

Ксантофіл належить до фікоксантиноїдної групи. Найчастіше він зустрічається в пелюстках квіток різних рослин. Якщо пелюст- ки забарвлені в жовтий колір, це свідчить про наявність там ксан- тфілу (крім квіток жоржин, льонку, маку, плодів лимона, в яких зіоапвлсппя зумовлюється антохлором). У дозрілих плодах помі- юрін, пасльону солодко-гіркокого міститься каротиноїд лікопін, у жовтих зернах кукурудзи — зеаксантин (з групи фікоксантиної- чін). Однак не завжди колір органів рослин залежить від пластид. І Пластиди забарвлюють органи в зелений, целяно-червоний та жовтий кольори. Наявність антоціану клітинного соку дає сине,

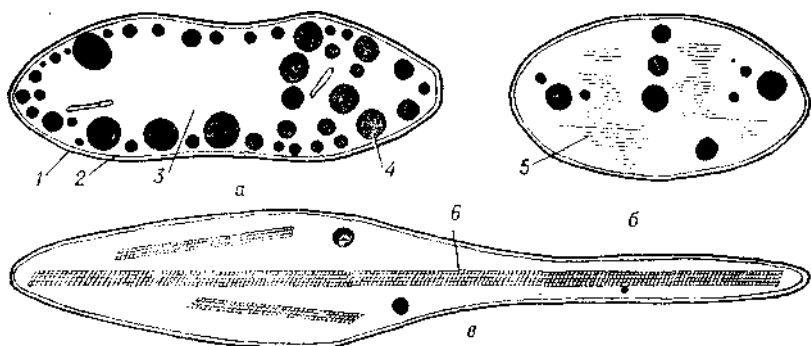


Рис. 11. Хромопласти (схема):

а — глобулярний тип; *б* — фібрилярний тип; *в* — кристалічний тип;
 1 — зовнішня мембрана; 2 — внутрішня мембрана; 3 — строма; 4 —
 пластоглобула; 5 — фібрили; 6 — кристал.

малинове, синьо-фіолетове забарвлення (наприклад, червоний сік коренеплодів столових буряків, темно-фіолетові сходи жита, плоди малини і калини тощо). Інколи кольори зливаються, що зумовлено пластидами і клітинним соком.

Основна функція каротиноїдів у рослині зводиться до участі їх в процесах фотосинтезу, в різних окислювально-відновних реакціях. Вони мають важливе значення для здійснення генеративного процесу (тому в пилку різних рослин нагромаджується значна кількість каротину).

Форма хромопластів різноманітна — від округлої до багатогранної, інколи нагадує голко- або ромбоподібні утворення (мал. И). У хромопластів немає внутрішньої мембранної системи.

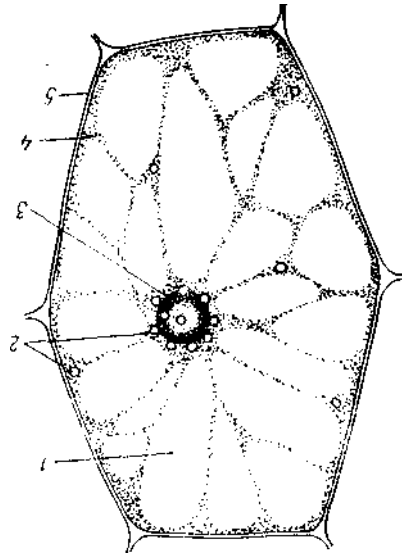
Лейкопласти — пластиди, в яких немає пігментів. їх важко розглядати під мікроскопом тому, що у них заломлення світла відбувається так, як і в цитоплазмі.

Форма лейкопластів майже округла, інколи веретено-, гантеле-, еліпсоподібна тощо (мал. 12). Зустрічаються вони в листках, бульбах, кореневищах, меристематичних клітинах, у корі молодих стебел, в епідермі листків. Вважають, що лейкопласти походять від хондріосом, але в останній час висувається гіпотеза про походження пластид від особливих утворень — пропластид.

Лейкопласти виконують функцію перетворення глюкози на крохмаль, беруть участь в утворенні білків і жирів. Наприклад, у деяких клітинах орхідей, крім крохмальних зерен, трапляються кристали білка. Включення білкових речовин виявлено в лейкопластах клітин листків канни. Доведено, що лейкопласти МОЖУТЬ перетворюватися на інші форми пластид. Залежно від того, які органічні сполуки відкладаються в пластидах, лейкопласти можуть мати

мину назву. Наприклад, якщо воші синтезують олії, їх називають <• шіопластами (від гр. elajion — олія, plastos — виліплений), а якщо запасний крохмаль — амікчі.іасгами (від гр. amtlon — кро- малі.), прогеїноп.гасті нагрма- І/Куїі) і І. бі.КЖ.

Гу\ П.Ч;іспід може бути на- гнійнім і активним. При пасивно- му русі переміщення відбувається •; \ час по цитоплазми. Активний р\ \ пластид спостерігається під иг розмножений їх. при вікових . м.н.д\ тощо Гух іелепх плас- і п і і мн.н.т.і> Пся ще сплюю і на- шг.л\ ш і і п.інно світла. Роз- і. ш\ ш. і п. і і і . •чліфобіловнх зерен ш і і і м і м і к к і піп у напрямку па- і. К • • Ш чнромгп і спостерігається



Мал. 12. Лейкопласти:

1 - оболонка клітини; 2 - цитоплазма; 3 - ядро; 4 - лейкопласти; 5 - вакуоля.

п і • ч-ї. . . рн яскравому сопячно- і\ оі ні і.чсііі Г)іц'чсрі, коли сила "і ні і лгп і і і мсі ш\ і П,дм, хлоро- п і . . . рі. мін\я П/І, зовнішніми клітинними оболонками пер- і м, І. І. о гнилших променів, ідо надходять до клітини. Г' • П • • • П\ юрофмош зернарівномірно розподіляються під клітинни- І і і і і і і П П К І М і

Г\ \ пластид залежить і від сили тяжіння, наприклад, лейко- п і н пі котки груються в кінчиках кореня. У клітинах рослин піз- : n.Г'Ні; і v ('-olсіісііііі Vornmuelleri) хлороласти часто утворюють НГГ'ЧЮПОЩ'ї (ніл гр. psoudopodos — несправжня нога). Це ще раз мі П і ч'Г'Г'Ж\ І, піп пластидам, очевидно, властивий активний рух, ПНІ і ІфНІЯі- ооМІПУ реЧОВИД.

Го ;мож\юьєа пластиди простим поділом. Процес розмножен- ія і. ірои.іасіів вивчений добре. Перед поділом хлорофілове зер- п ш і я\ і і І. г. ч, кабираючи видовжено-еліптичної форми, а тоді і (нн) ш і н і ю. -г і гдїї шляхом вставного росту утворюється без- і і ч п і і . . . ; ж і і зона (у півників) і пластида ділиться. У біль- тині нппадкїї) акі шари не утворюються, а хлоропласт ділиться і яки НОЮІЩСПНЮ середньої частини, аж до поділу його на два рофілонпх зерна.

У процесі життєдіяльності рослин пластиди часто деградують, призводить до руйнування їх, наприклад перед листопадом. Формуються пластиди з пропластид на ранніх етапах розвитку піп (у клітинах зародка та твірних тканинах). Пропласшиди

безбарвні або блідо-зелені, подібні до мітохондрій, але більші за розміром. Це недиференційовані пластиди. Якщо розвиток пропластид затримується з причини недостатнього освітлення, тоді в них утворюються проламелярні тільця (трубчасті мембрани). Такі структури називають *етіопластами*. З етіопластів на світлі формуються *хлоропласти*. В зародках насіння етіопласти є проміжною ланкою між пропластидами і зеленими пластидами. Спочатку формуються пропластиди, потім етіопласти, а з них на світлі — хлоропласти.

Пластиди легко можуть переходити від одного до другого типу. На думку А. Фрей-Віслінга, спостерігається така послідовність переходів: лейкопласти — на хлоропласти, хлоропласти — на хромопласта. Перетворення лейкопластів на хлоропласти проявляється в позеленінні коренеплодів у моркви, які виходять на поверхню ґрунту. Однак спостерігається і зворотне явище, коли хлоропласти перетворюються на лейкопласти, наприклад при пораненні рослин або затіненні їх. В цих умовах хлорофіл зникає, мембрани частково руйнуються. Якщо змінити екологічні фактори і освітлити фотосинтезуючі органи рослини, тоді лейкопласти знову перетворюються на хлоропласти. Вважають, що початковими пластидами є лейкопласти, а кінцевим етапом розвитку їх — хромопласти!. Одночасно А. Шімпер доводив, що онтогенез пластид полягає у самостійності їх, що вони передаються від клітини до клітини внаслідок поділу і утворюються безпосередньо з цитоплазми.

Розглядаючи питання еволюції пластид за внутрішньою структурою їх, в якій виявлені рибосоми і молекули ДНК, вчені передбачають, що пластиди сформувалися з окремих організмів (бактерій, які в своїй сукупності та з появою хлорофілу перетворилися на пластиди-хлоропласти. Очевидно, такий шлях пройшли і мітохондрії.

МИТОХОНДРИИ

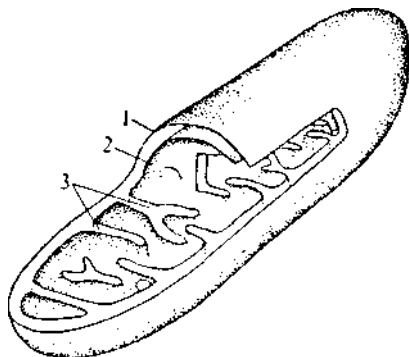
Мітохондрії (від гр. *mitos* — нитка, *chondrion* — крупинка) — це невеличкі двомембранні напівавтономні органели, які містяться в цитоплазмі. За своїми фізико-хімічними властивостями вони нагадують цитоплазму. У мітохондріях здійснюється процес окислювального фосфорилування. Тобто із АДФ, за участю фосфорної кислоти за рахунок енергії дихання, утворюється АТФ ($\text{АДФ} + \text{f-N}_3\text{P}_0_4 + \text{енергія} \rightarrow \text{АТФ}$). АТФ — універсальна енергетична речовина клітини, яка використовується на численні ендотермічні реакції біологічного обміну. Таким чином, мітохондрії — енергетичні «станції» для живих клітин.

Мітохондрії вивчають багато вчених. Досить широко описав їх російський вчений І. Д. Чистяков у 1874 р.

За формою мітохондрії мають вигляд кульок, паличок або зер-

п чи ж. Зустрічаються також мі- іимидрії зігнутої, нитчастої та мі ні их форм.

За Пудовою мітохондрії — ігомембранні системи. Зовнішня і'-мбрапл, яка вкриває органелу, .и)с ин-чує зв'язок (обмін речо- вин) між мітохондрією і гіало- пі іі іміно. Внутрішня мембрана •, ііоріос вирости — гребні, які пі іііаіоті. кристали (від лат.— ІІІ • • ІІ гребінь) (мал. 13). Крисів збільшують внутрішню іііісрмію мембран, на яких зна- .мні і і.і\ .і і\іоіі і)срм(міти. Зав- і-и. м ІІІ • ІІ \і < • ІІ-І м відбувається ІІІІІІ-І І>МІС. повального фосфо- ч і і с ш і і і і і і



Мал. 13. Схема будови мітохондрії:

/ — зовнішня мембрана; 2 — Внутрішня мембрана; 3 — кристи.

Ірпсім і-іурсчі іс магрікс мітохондрії. У матриксі крім білка н.гчдии.ги також рибосоми (дрібніші, ніж у цитоплазмі), фібри- ні мі іііоп.м.іі.іі.ііоі ДПК і дуже мало РНК (0,5% загального М. і.і\ мітмідрії), ліпіди, (ііосфати. Такий склад внутрішнього г.мі. і\ м.і.і.н м і німці ірїі панівавтопомність.

І пі мі іимчі і [> і ІІ властиві рухи. Вони переміщуються в ті міс- ці і. пиши, де відбуваються активні фізико-хімічні процеси, інко- їм ; іііііаіо'ііВі. одна з одною. Розмножуються мітохондрії поділом.- ні іі.кісм, іх іт клітинах визначається потребою для забезпечення • ім [м к ю /кім ісвпх процесів клітини. В клітині іх буває сотні або й і і г і і і і і

РИБОСОМИ

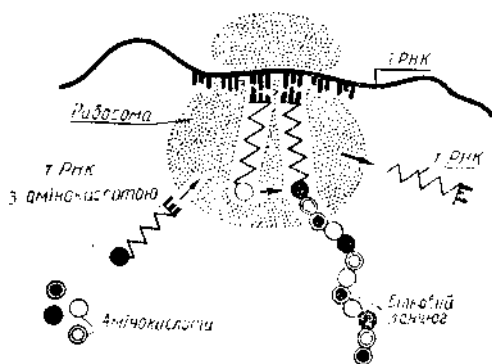
Г....соми субмікроскопічні структури, з участю яких синте- \ н и вся білки. В рибосомах перехресуються два потоки — потік інформації, яка йде від ядра у вигляді інформаційної (матричної) ГП К (МІМІК), і потік «будівельних блоків» — амінокислот для о-І\- (пків, властивих цій клітині).

Іпоіноми \ і римують близько 50% всієї клітинної РНК і ма- досип, високий вміст білків. Функціональність рибосом контро- повп.оі ядр ^{іМ}, при відсутності ядра вони втрачають здатність син- ії-л пати цитоплазматичні білки і зникають, а це призводить до ві іупфаня живого вмісту клітини.

Рибосома складається з двох субодиноць — великої і малень- кої (мал. 14).

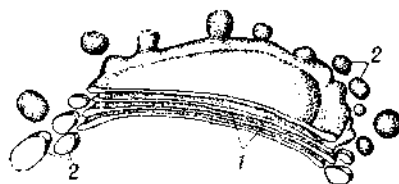
При переході з великої на малу субодиноцю є ділянка, де кри- пі і вся іРНК і транспортна РНК (тРНК).

Мал. 14. Схема будови рибосоми.



Мал. 15. Диктіосома (схема):

1 — цистерни у вигляді дисків, 2 — пухирці Гольджі.



Форма рибосом майже куляста. Знаходяться вони в клітині на поверхні мембран ендоплазматичного ретикулума, частина їх розміщується вільно в цитоплазмі (поодинокі або групами). Поодинокі рибосоми називають *моносомами*, групові — *полісомами* (від гр. *poll* — багато, *soma* — тіло).

ДИКТІОСОМИ

Диктіосоми — дрібні органели клітини. До складу диктіосом входять мембрани, які мають форму цистерн та пухирців. Кожна диктіосома включає 4—8 цистерн і більше. Наявність диктіосом в клітині першим у 1898 р. описав італійський гістолог К. Гольджі, тому всю сукупність диктіосом в клітині назвали *комплексом Гольджі*.

Кожна цистерна диктіосоми має парні мембрани, які розташовані паралельно одна до одної з відповідним проміжком між ними. Мембрани не суцільні, а з отворами (віконцями). У кожній диктіосомі виділяється регенераційний полюс, за рахунок якого будується органела, і секреторний—від якого відшнуровуються пухирці, відбувається його руйнування (мал. 15).

Кількість диктіосом у клітині залежить від багатьох факторів. Наприклад, у зонах, де відбувається поділ і ріст клітин, їх буде більше, ніж у постійно сформованих клітинах. У деяких водоростей в клітинах по одній диктіосомі, а у квіткових рослин можуть бути десятки, а то й сотні таких органел.

Для функціонування живої клітини диктіосоми відіграють значну роль. З участю їх синтезуються ліпіди, ліпопротеїди, ферменти, фосфоліпіди. У цистернах і пухирцях комплексу Гольджі утворюються (а потім транспортуються до клітинних оболонок) пектинові речовини і геміцелюлози, які використовуються для побудови >>>арикса рослинної оболонки.

У деяких випадках в утворенні тих самих сполук беруть участь г лише диктіосоми, а й інші органели. Наприклад, глікопротеїни
 • /• ірмуються так: білкова частина їх синтезується рибосомами ен-
 .п.тазматичного рстикулума, а вуглеводнева — диктіосомами, тут
 іігсзовапі речовини об'єднуються, утворюючи глікопротеїни.

Диктіосоми функціонально тісно пов'язані з ендоплазматичною
 П кою. вона є центром формування їх. Диктіосоми та ендоплазма-
 і і ч П « сітка становлять єдине ціле. Кількість диктіосом у клітині
 і- (міщи.-І вся, а лише відбувається оновлення їх.

ПІРЕНОЇДИ

І ііј>ноїдіг (від гр. ріреп — кісточка плоду, eidos — вигляд) —
 млі.ця білкової природи, виявлені лише в клітинах водоростей.
 Гіишпіакпі.ея воин часто на хлоропластах. Функцію піреноїдів ос-
 ип"іни іп' :'ясо!іаін), але передбачають, що вони беруть участь у
 . і • Ш * - Е і асиміляційного крохмалю, оскільки біля них концентру-
 ипї', І ці . . . крохмальні зерна. Розмножуються піреноїди або
 пі ии.ом по ііл\ . або як новоутворення після поділу клітин.

СФЕРОСОМИ

' '.)с)сііміі (під гр. splirosoma — шар, тіло)—одномембранні
 місісімі І нпсокою ферментативною активністю, синтезують жири.
 фирм*, іні.сч :а ра\ііок кінцевих розгалужень ендоплазматичного-

р с І Піч \ . І \ М.'І

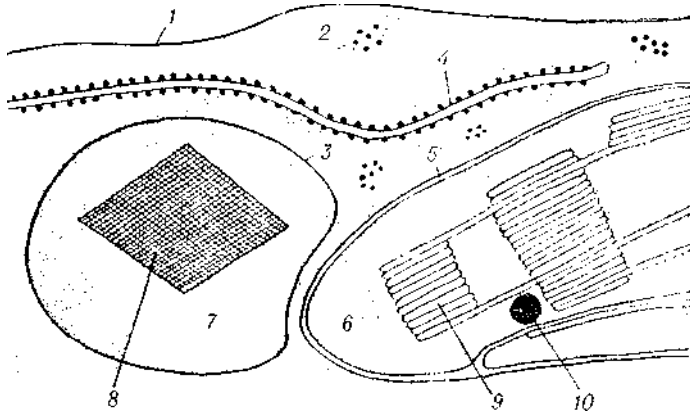
МІКРОТІЛЬЦЯ В КЛІТИНАХ

Мікро і.п.ія виявлені в еукаріотичних клітинах багатьох груп
 пис. пін і і шії! ігіарин.

ії Х міклоі ілеш, властива одномембранна структура (мал. 16).
 Г.МІСІ і\ гранулярний, з білковим кристалом. Форма — сферична,
 г.с.іпчійкію від 0,П до 1,5 км.

сі спсііісілізацію одні мікротільця називають *пероксисомами*,
 піші с іпкаїсомами. Перші органели беруть участь у диханні,
 по шшш виконують важливу роль у метаболізмі гліколевої кислоти.
 'Іруїі пргіг.прюють жири на вуглеводи завдяки наявності в
 піх іілліоіідіпіх ()сРМЕНТІВ.

Діікроті.іі.ця часто взаємодіють з мітохондріями та хлоропласта-
 іі!. підтримуючи цим окислювально-відновні реакції в клітинах.
 іі пороксисомах рослинних клітин можуть здійснюватися реакції
 фюіодихапіія шляхом поглинання O_2 і виділення CO_2 за рахунок
 метаболітів, які надходять від хлоропластів.



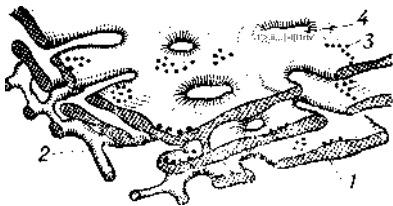
Мал. 16. Мікротило—пероксисома з білковим кристалом у клітині мезофілу листка тютюну:

1 — тонопласт; 2 — полісома; 3 — одиомембранна оболонка пероксисоми; 4 — фрагмент гранулярного ендоплазматичного ретикулула; 5 — двомембранна оболонка хлоропласта; 6 — матрикс хлоропласта; 7 — матрикс пероксисоми; 8 — білковий кристал; 9 — грана; 10 — пластоглобула.

ЕНДОПЛАЗМАТИЧНИЙ РЕТИКУЛУМ

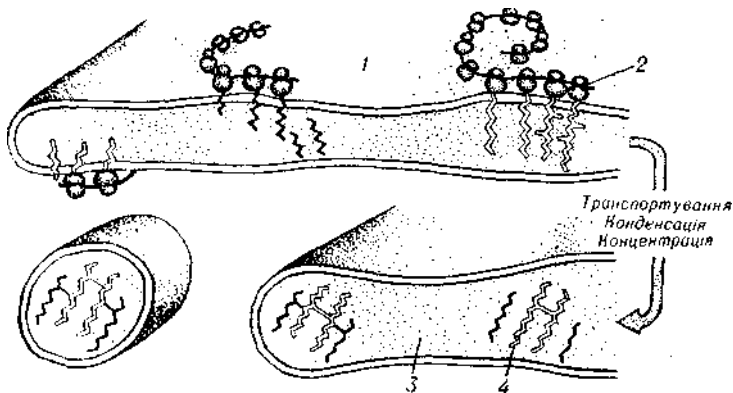
Ендоплазматичний ретикулум (ендоплазматична сітка) — складна мембранна система, протяжність якої не визначена (мал. 17). Ендоплазматична сітка пронизує всю цитоплазму і об'єднує органили клітини в єдиний комплекс, має органічний зв'язок із ядром. Мембранні системи зазнають безперервного перетворення з одних структур на інші, так відбувається оновлення їх.

Ретикулум у розрізі має дві елементарні мембрани з вузьким просвітом — каналом. Канали в одних місцях звужуються, в інших розширюються, утворюючи плоскі мішки (цистерни). Залежно від того, чи несе ретикулум на своїх мембранах рибосоми, чи ні, він буває *гранулярний* (з рибосомами) і *агранулярний* (без них). Всі ці форми ретикулума є в тій самій клітині, між ними існує тісний зв'язок. Роль гранулярного ендоплазматичного ретикулума пов'язана з синтезом білка (мал. 18). Агранулярний ендоплазматичний ретикулум утворюється за рахунок гранулярного ретикулума і має вигляд трубчастих



Мал. 17. Ендоплазматичний ретикулум:

1 — тримірна схема цистерн гранулярного та трубок агранулярного ретикулума; 2 — трубка гранулярної ендоплазматичної ретикулума; 3 — трубка агранулярної ендоплазматичної ретикулума; 4 — вікно в ретикулярній цистерні.



і. КТ Гр; ііііі(і) > іуіі; п'іііа і нагромадження білків в ендоплазматичній сітці:

• і - (мил., ім.п.н'іііі рі пгкз'лум; 2 — рибосоми; 3 — проміжок між м'мі.р.іі.; \ii: 4 — гюліпептидні лєнцюзкн.

!"" і .•.ми, Основна його функція — синтез ліпідів.

> 'іорсння різних сполук у клітині відбувається під дією фер-и н, п' яких 'пампа їх маса утворюється в ендоплазматичному |нмп \.л \mv

І мі.....і ім-і м'імпіі j і- і к \, і у м забезпечує транспортування мо-'ісиу.' Ц юти у кл....іі. \п морапами його передаються біотоки, що мін >\ч '..... мнірдіінаіііііо-цілеспрямовані окислювально-від-ііііwH | і . і к III і, ті; також, центром росту клітинних мембран тощо. ' » шли .(іііііа функція ендоплазматичного ретикулума — транс-іі..[. і ві .н.пя, нагромадження і концентрація синтезованих на по-.....і., оі.'кііі. Отже, ендоплазматичний ретикулум функціонує як і 'ім пі', пііта система к.гітнп.

f п.и. піп, сплоила іУа'інчійий ретикулум розчленяє цитоплазму і 'і' п •: ht-M/iapiMi'H •, чи. В кожному такому відділенні створюєм • ' . і .ісіі.іі(<)ічіііі умови, що забезпечують перебіг відповідних • • і И 'юі і .и.по відновних реакцій. Тому клітину доцільно розгляда-мі і • м люгеішііі масив, а як складну саморегулюючу екологіч-

КЛІТИННЕ ЯДРО

і (nucleus) — одна з важливих органел еукаріотичної клі-р к рослин, так і тварин. Ядро відкрив відомий англійський "••• чи Р. Брауи, який у 1831 р. виявив «ореоли» в клітинах шкір-і пі - . ідей.

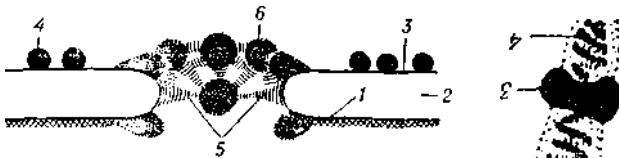
У клітинах може бути одне або кілька ядер. Прокаріоти не мають оформленого ядра. Однак в цих рослин є хроматинова речовина у вигляді тяжів або круглих тілець. У зелених водоростей роду кладофора (*Cladophora*) клітини мають до сотні ядерних структур, а в червоної водорості *Griffithia Bornetiana* їх налічують близько 4 тис.

Компоненти ядра — ядерна оболонка, нуклеоплазма, хроматин, ядерце (ядерця).

Ядерна оболонка представлена двома мембранами — зовнішньою і внутрішньою, які розділені перимедулярним прошарком. За хімічним складом оболонка подібна до ретикулярних цистерн. Органічний зв'язок ядра з цитоплазмою забезпечується через зовнішню ядерну мембрану, яка в окремих місцях з'єднується з ендоплазматичним ретикуломом. Таким чином, зовнішня мембрана нагадує спеціалізовану локально диференційовану частину ендоплазматичного ретикулула. Обмінні процеси між ядром і цитоплазмою відбуваються також і крізь ядерні пори в оболонці. Крізь пори проходять невеликі молекули, іони, макромолекули типу рибонуклеопротеїдів. Кожна пора прикрита діафрагмою, яка має грани і фібрили (мал. 19).

Нуклеоплазма (каріоплазма) — білково-ліпоїдна колоїдна система. У ній фазою є колоїди, середовищем — вода. Каріоплазма рівномірно розподіляється по всьому ядру.

Хроматин розташований в нуклеоплазмі у вигляді сітки. До складу хроматину входять молекули нуклеопротеїдів, він утримує всю ДНК ядра. З хроматину будуються хромосоми. Кількість хромосом та форма їх для відповідного виду сталі. Хромосома представлена двома хроматидами. Кожна хроматида, в свою чергу,



Мал. 19. Схема будови порового комплексу ядерної оболонки:

1 — внутрішня мембрана ядерної оболонки; 2 — перимедулярний простір; 3 — зовнішня мембрана ядерної оболонки; 4 — прикріплені рибосоми; 5 — діафрагма пори; 6 — грани порового комплексу.

Мал. 20. Схема будови хромосоми:

У — ділянки гетерохроматину; 2 — ділянки еухроматину; 3 — Ядерце; 4 — СМІПІНИК; 5 — ХРОМОСОМИ.

...»р.
/«ей».
j_—:С*IS

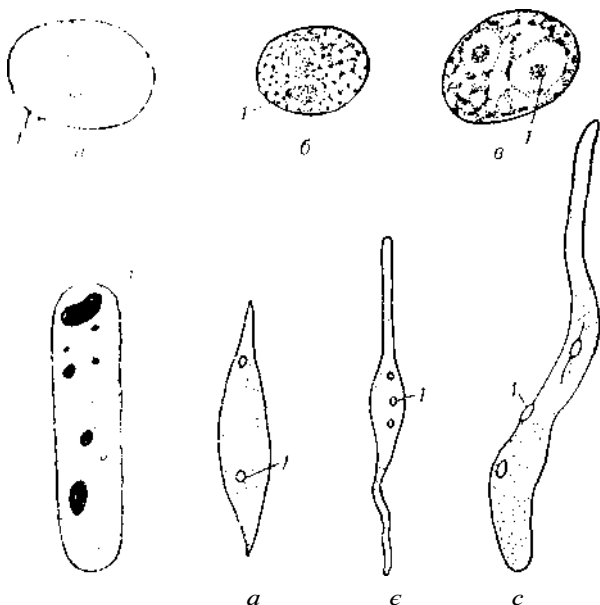
к...{дається з 2 ниткоподібних хромонем, до складу яких входять V) к кули ДНК і білки-гістони. Ділянки хромосоми забарвлюючі; неоднаково, ті, які інтенсивно забарвлені називають *гетероіЧ'Мініном*, інші — *еухроматином*. У хромосомі виділяють ще й \I\ ппк. Він розташований біля ядерця і є зв'язуючою ланкою :I-I: аромосомами і ядерцем (мал. 20).

- іім ДНК в хромосомі t білок, РНК, ліпоїди, іони Ca^{2+} і Mg^{2+} .

"фма ядра в рослинних клітинах різноманітна. Вона зале- іп, в основному від конфігурації клітини. Так, в ізодіаметрич- ш і пінах воно округле, у видовжених—від веретеноподібного и> •• і частого. Ядра бувають сочевицеподібної, кулястої та іншої 1-1'- Гі.ч.і. 21).

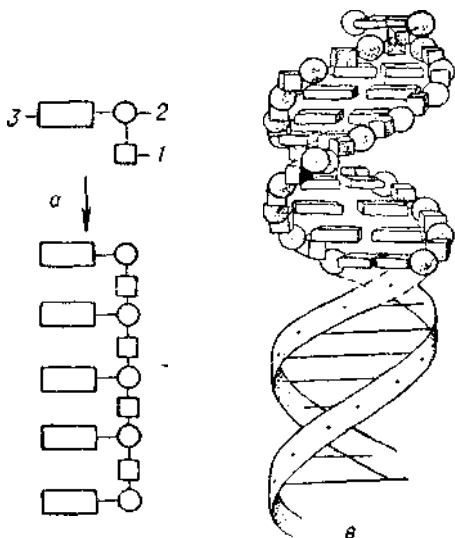
Біожічійя ядра в клішні різне. В меристематичних клітинах, > . і,с немає накучлі. мари займає центральне положення. З ут- і "і . . . ДМ Н.ікуїілі Г.міп :а ;к \шнується до однієї зі стінок клітини.

М,і>п. мк і пи юн іа ,м;:. рухається. Рухи можуть бути пасивни- ми ли ,і.іі шиш >у\."лп нктоплазми. Крім того, для ядра власти- мій: нні >\ \ амебоїлнпгм типу. Під час поділу ядра воно рухає- іі' іі ікліогін.



Мал. 21. Форма ядра рослинної клітини:

а — ядра к /і::: . . . >^Н5! і UіііНј а ;* — ядро клітин ряски;
 б — ядра ке\(>D). ГІЧШКЛ ЛИСТКИ пеларгонії; б — ЯАТЮ сли-
 ..і". кліпії алое; I—ядерце.



Мал. 22. Будова молекули ДПК. (схема):

a — нуклеотид; *б* — ланцюг нуклеотидів; *в* — молекула ДНК; 1 — залишок фосфорної кислоти; 2 — дезоксирибоз, 3 — азотиста основа.

складна система гідрофільних колоїдів. У цій системі основну роль відіграють складні білки — протеїди. Утворюються вони з простих білків — протеїнів і небілкових компонентів — нуклеїнових кислот.

Таблиця 2. Хімічний склад ДНК і РНК

Дезоксирибонуклеїнові кислоти (ДНК)	Рибонуклеїнові кислоти (РНК)
Аденін	Аденін
Гуанін	Гуанін
Цитозин	Цитозин
Тимін	Урацил
5-метилцитозин	Фосфорна кислота
Фосфорна кислота	D-рибоза
D-дезоксирибоза	

Розміри ядра варіюють при сферичній і сліпсовидній формі — від 0,5 до 500 мкм діаметром (у грибів — 0,5—1 мкм, у водоростей — 2—3 мкм, у ацетобулярії інколи до 1000 мкм). Вищі рослини мають ядро 20—25 мкм діаметром. Розміри ядер у клітинах тієї самої рослини неоднакові. Наприклад, у меристематичних клітинах вони завжди більші порівняно з іншими клітинами. Величина ядра залежить також від факторів навколишнього середовища.

Хімічний склад ядра представлений в основному білками (70—90 % сухої речовини), а також нукліновими кислотами, ліпоїдами, деякими електролітами типу іону кальцію і магнію, ферментами та іншими речовинами.

Ядро, як і цитоплазма,— складна система основних речовин. У цій системі основну роль відіграють складні білки — протеїди. Утворюються вони з простих білків — протеїнів і небілкових компонентів — нуклеїнових кислот. При з'єднанні протеїнів і цих кислот синтезуються нуклеопротеїди.

В ядрі синтезуються нуклеїнові кислоти — ДНК і РНК. Молекула дезоксирибонуклеїнової кислоти складається з великої кількості нуклеотидів, з'єднаних у довгий ланцюжок (мал. 22). До складу кожного нуклеотида входить фосфат, дезоксирибоза ($C_5H_{10}O_4$) і азотиста основа.

При повному розпаданні ДНК утворюються чотири азотисті основи: аденін, гуанін, цитозин і тимін. Перші два

компоненти належать до пуринових основ, інші — до шримідино-
і.ііх. Останнім часом знайдено, що в ДНК вищих живих організмів
тс п'ята основа — 5-метилцитозин.

Що ж стосується РНК, то вона за своїм хімізмом і біологічни-
!! функціями відрізняється від ДНК- До складу РНК входить
ііібоза — $C_5H_{10}O_5$, з піримідинових основ синтезується урацил за-
мість тиміну, який властивий для ДНК (табл. 2).

ДНК і РНК. розташовані неоднаково. ДНК локалізується в
. і)і. Незначна кількість її знаходиться в пластидах і мітохондрі-
і\ РНК входить до складу майже всіх органоїдів клітини. Вона
\ стрічається в цитоплазмі, хромосомах ядра, мітохондріях, рибо-
• • імах, пластидах та інших структурах.

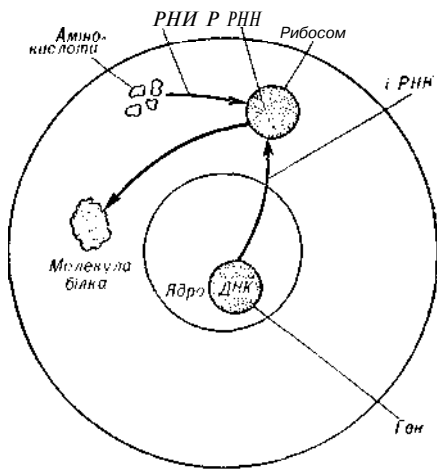
РОЛЬ ЯДРА В ЖИТТІ КЛІТИНИ

Sl/рії викопує важливі функції в обмінних реакціях клітини,
г. роси ІІ ро (множен!!! клітин. Воно є носієм спадкової інформа-
ції Г'лж.чпна ролі, ядра в утворенні клітинної оболонки, воно
Ш>ї-ї- розмноженню пластид, має значення в перетворенні про-
м.пп фотосинтезу, бере участь в регуляції відкриття і закри-
с.... Я ПроДІХ ІН ТОЩО.

'Ікпо п'ла :молі:іопану живу клітину поділити на дві частини
і.п. іііі н о.іііі пуде ядро і цитоплазма, а в іншій — лише цито-
ІП.ІШ.І. м. ОЮ.ІОПКІЧО вкривається та кулька цитоплазми, в якій
ром.....і.ііг ядро Ядро впливає на активність росту клітин. На-
ірнк іі і, при утворенні корневих волосків ядро рухається в ті
: і піки, іс відбувається ак-
іі'іііііі рісі і, кпас.'іідок чоґо
• • f < • -і: і-Іс Ш ВОЛОСОК ШДОВЖУЄ-
і."І \ Іі: • і < • і ЧНІ процесії Мож-
іт см іс ІІ • ШІІ • г і пі і п і д час рос-
та сі: і і пішої трубки, при
Г" >рос і піні пилку на приймо-
• ішз д і л о т к л .

<'сіювіі.і і)упкція ядра —
їй і" і Г'І.І спадкової інформа-
ції (\мі "'>) ('падкова інфор-
мпі', і іі; і, \о; ш ІВСЯ В ЯДРІ І Є
ми-и матрицею, з якої РНК
• цім.іс копії для побудови у
рііо.м-омі з амінокислот анало-
ММПХ білків, що входять до
і м і\ материнської клітини.

Як'рце за хімічною струк-
рою має білкову природу і



Мал. 23. Схема, яка демонструє роль різних типів РНК в ядрі та цитоплазмі.

складається з фосфопротеїдів, простих і складних білків та інших сполук. З нуклеїнових кислот у ядерці міститься РНК.

Форма ядерця здебільшого сферична, інколи паличкоподібна (в алое), стрічкоподібна (в деяких папоротей).

У ядрі може бути одне або кілька ядерця. Причому під час поділу клітин вони зникають, а потім знову з'являються. Вважають, що ядерце (ядерця) є містом синтезу білків у ядрі клітини.

БЮКАТАЛІЗАТОРИ КЛІТИНИ

Біокатализаторами клітини є *ферменти*, або *ензими*. Це специфічні білки. Фізіологічна роль ферментів в тім, що з участю їх прискорюються біологічні реакції. Немає жодного фізіологічного процесу, який не підтримувався б ферментами. Ферменти в клітині розташовані у відповідному порядку на структурних елементах Утоплазми (наприклад, на кристах мітохондрій, на мембранах хлоропластів тощо), забезпечуючи цим самим певну послідовність перебігу складних реакцій біологічного обміну.

Кожний фермент діє лише на відповідну речовину, але індиферентний до інших речовин. Така закономірність дає змогу спрямувати складний процес внутрішнього перетворення у відповідне русло. Тому жива клітина з її тисячами ферментів є саморегулюючою системою, де кожен фермент виконує відповідну біологічну функцію. Порушення цієї системи спричинює захворювання або *мерть* клітини, а інколи і всього організму.

ВІТАМІНИ

Це небілкові речовини, які тісно пов'язані з ферментами. Обмін речовин в організмі відбувається нормально лише при наявності цілого комплексу вітамінів. Багато вітамінів при з'єднанні і білком утворюють ферменти. Вітаміни — в основному рослинного походження і рідше — тваринного. Тепер вже відомо понад 40 різних вітамінів. Найбільш вивчені такі вітаміни.

Каротин (провітамін А) нагромаджується у коренях моркви, дозрілих плодах, у листках і квітках. Вважають, що каротин клітина використовує для синтезу хлорофілу, зокрема однієї з його складових частин — фітолу, він впливає також на досягання плодів тощо.

Тіамін (вітамін В₁) входить до складу деяких ферментів, які беруть участь в обміні ряду кислот. Тіамін здебільшого знаходиться в оболонках зернівок і зародках насіння. Тому при обдиранні ЛІВОК на зернівках пшениці, жита та інших злаків, при виготов-

енні борошна або при поліруванні рису майже повністю видаляється цей дефіцитний вітамін і продукт знецінюється. При відсутності або нестачі тіаміну нагромаджується пірвіноградна кислота, яка спричинює отруєння. Тіамін має велике значення для розвитку кореневої системи у рослин.

Рибофлавін (вітамін В₂) сприяє дегідрогенізації та окисленню.

Найбільш складним вітаміном вважають *ціанкобаламін (вітамін В₁₂)*. Багато ензиматичних реакцій в організмі залежить від його вітаміну.

Досить значну роль в окислювально-відновних реакціях відіграє *нікотинова кислота (вітамін РР)* і *аскорбінова кислота (вітамін С)*.

В пилку рослин, у зародках пшениці синтезується *токоферол (вітамін Е)*, він сприяє формуванню статевих клітин і нормальному заплідненню.

Кальциферол (вітамін D) представлений групою вітамінів, рослин і тварин є провітамінами, які знаходяться в рослинних продуктах, у пекарських дріжджах тощо. Роль кальциферолу полягає в регулюванні обміну кальцію і фосфору в живій клітині.

Ліноленова кислота (вітамін В₆) — один з важливих вітамінів, необхідний для нормального розвитку мікроорганізмів. Велике біологічне значення нафтоєвої кислоти визначається тим, що вона є одним з складових коферменту Л. Кофермент А бере участь в енергетичних процесах мітохондріальної клітини, синтезі органічних кислот та інших процесах життєдіяльності.

Лізінін (вітамін В₉) відіграють значну роль у клітинному пішому ЮДі.мі.

Ліонолін (вітамін В₁₀) входить до складу багатьох ферментів. Він мімулює \ іііореппя коренів, деяких рас дріжджів тощо.

ФІТОГОРМОНИ

Головна функція фітогормонів полягає в саморегулюванні фізіологічних процесів організму, завдяки чому й підтримується постійна життєдіяльність біологічних систем. Живий організм має цілий ряд фізіологічних процесів, однією з яких є хімічне регулювання з допомогою гормонів. Гормони посилюють фізіологічні процеси, активізують ріст, клітинний поділ, статеві функції. Фітогормони відіграють велику роль у ростових процесах, їх називають *ауксинами*. Вони впливають на цитоплазму, зумовлюючи пластичність клітинної мембрани, яка під дією тургорного тиску розтягується. Так відбувається ріст клітини. Достатньо вивчені ауксин А, ауксин В, гетероауксини.

Ауксин А за своєю природою є кислота (C₁₈H₃₂O₅), синтез якої

відбувається в точках росту рослини. Переміщуючись вниз, ауксин ісприяє розтягуванню клітинних стінок у бік видовження.

Ауксин *b* ($C_{18}H_{30}O_4$) знайдено в олії кукурудзи, арахісу, гірчиці, льону.

Третю фізіологічно активну речовину виявлено в цвільових грибах аспергілу, її називають гетероауксином, або індолілоцтовою кислотою ($C_{10}H_8O_2$).

Фізико-біологічні процеси в організмі здійснюються при взаємодії ферментів, вітамінів, гормонів та інших активних речовин клітини.

Крім фітогормонів було відкрито ряд ростових речовин, які відповідно стимулюють ріст рослин, їх назвали *стимуляторами росту*. До цих речовин належить гіберелін, 2,4-Д (дихлорфеноксіцто-ЕІ кислота), 2,3,5-трийодбензойна кислота, БФК-2, БФУ-3 та ін.

Стимулятори росту широко застосовують для прискорення розвитку кореневої системи, при живцюванні рослин, для одержання Сезнасінних плодів, а прп високих концентраціях — для знищення •різних бур'янів.

АНТИБІОТИКИ

Перші антибактеріальні речовини було одержано в 1939 р. Антибіотиками називають ті речовини, які пригнічують або вбивають •розвиток мікробів. Вони виділені з живих клітин і мають вибірко-ву властивість—пригнічують одних і не шкідливі для інших.

До рослинних антибіотиків належать: пеніцилін, стрептоміцин, труп тетрациклінів (хлортетрациклін, окситетрациклін, а також лівоміцетин, синтоміцин), антибіотики неоміцинової групи (неомі-пин, коліміцин, міцерин), еритроміцин тощо. Здебільшого антибіо-тики одержують з нижчих мікроорганізмів — грибів і бактерій. Вже відомо близько 500 антибіотиків.

ФІТОНЦИДИ

Фітонциди — леткі речовини рослинного походження, їх відкрив Б. П. Токін у 1928—1930 роках. Утворюються вони в усіх частинах рослин, особливо багато їх у листках. Фітонциди вбивають мікро-бів, захищаючи рослину від ворогів, виробляють стійкість проти різних хвороб.

Багато фітонцидів нагромаджується в цибулі, часнику, хрину, редьці, червоному перці, в квітках черемхи, помідорів, півонії, бе-рези. Є фітонциди, які не мають запаху. Б. П. Токін виявив, що фітонциди можуть убивати мух, кліщів, червів і навіть мишей і щурів. Фітонциди утворюються як у вищих, так і в нижчих рослин.

ЗАПАСНІ ПОЖИВНІ РЕЧОВИНИ КЛІТИНИ

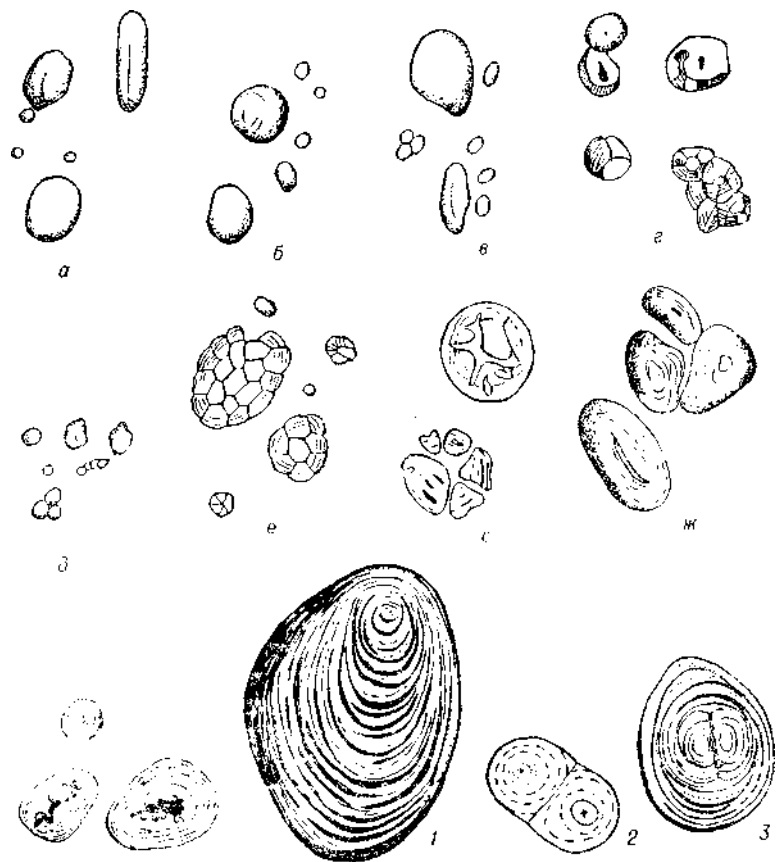
У процесі життєдіяльності в клітинах рослин відкладається цілий ряд запасних поживних речовин. До їх арсеналу входять: вугілля, жири, білки та інші прості й складні сполуки.

І продукти обміну знаходяться в цитоплазмі або у вакуолях. Вони ворується вони органелами клітини і мають назву *ергастичних чини*. Поживні речовини рослина частково використовує на внутрішньоклітинні фізіологічні процеси, інші — нагромаджуються як продукти.

У цитоплазмі відкладаються вуглеводи, жири і білки. З вуглеводів майже в усіх рослин зустрічається крохмаль (крім грибів і вишні). У незначній групі айстрових (складноцвітних), і в них нагромаджується вуглевод-інулін ($C_6H_{10}O_5$)_n, що розпадається у кодлі.

Крохмаль у рослин буває в кількох формах. Первинний крохмаль утворюється на світлі. Утворення його в місцях застерігає клітину від надмірного осмотичного тиску. Ніколи, що під час фотосинтезуючих процесів нагромаджується така маса моносахаридів, що може зумовити збільшення тиску клітинного соку, а звідси і підвищення осмотичного тиску. Такий стан загрожував би життю клітини. Чим же гігроскопічний і, в зв'язку з цим, не має осмотичного тиску і клітина підтримується нормальний осмотичний тиск.

Крохмаль в місцях синтезу не залишається. Частково він втрачається па життєві процеси клітини, значна його маса витіснюється ферменту діастази гідролізується на цукор, спочатку мальтозу, а потім при наявності ферменту мальтози (α-глюкози ($C_6H_{10}O_5$)). Первинний крохмаль гідролізується в інших частин рослин (бульби, кореневища, насіння, в стовбури дерев, па своєму шляху вони зустрічаються з лейкопластами і вторинний крохмаль, який називають *транспозитивний* крохмаль рухається до місць відкладання і концентрується у вигляді запасного і «заощадженого». Рослина використовує на фізіологічні процеси «заощаджений» крохмаль не може бути енергетичним матеріалом для рослин. Зустрічається він у клітинах кореня і в первинній корі (ендодермі). Зерна запасного крохмалю мають шаруватість, яка залежить від насиченості їх світлом — мають різний коефіцієнт заломлення світла. Вони знаходяться біля крохмального центру в лейкопластах (амілопластах). Причини шаруватості спричиняються неоднаковими синтетичними діями лейкопластів. Концентричність і ексцентричність



Мал. 24. Крохмальні зерна рослин:

а — пшениці; *б* — жита; *в* — ячменю; *г* — кукурудзи; *д* — гречки; *е* — вівса; *б*- — у пророслих зернівках пшениці; *ж* — гороху; *з* — квасолі; *и* — картоплі (*1* — просте, *2* — складне, *3* — напівскладне).

крохмальних зерен залежить від місця закладання крохмального центру. Форма крохмальних зерен різноманітна і є видовою ознакою рослин. Вони бувають округлі, ексцентричні, паличкоподібні та ін. За кількістю крохмальних центрів у пластиді крохмальні зерна бувають прості, напівскладні та складні (мал. 24). Якщо є один центр крохмалеутворення, то це просте крохмальне зерно (у картоплі). Складні крохмальні зерна в амілопластах мають кілька крохмальних центрів (овес, рис, гречка). У картоплі можуть відкладатися і напівскладні крохмальні зерна. Характерна особ-

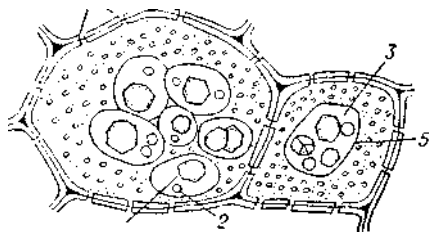
і и вість їх та, що під час формання кожне зерно буде /і шари, а потім вони об'єднаються спільними шарами.

Білкові (протеїнові) сполуки; клітинах рослин лредставпі двома формами — констимінними і запасними білка-

Перші входять до складу і: :я>ї матерії, другі — є запам":. яки і "і рослина використоч процесі життя.

5ї походженням запасні

і і мі с вторинній м іі. I > I) III іід- і і там і,ся п ми...I-I.MI, п.тастидах, клітинному соці та в інших н нііі.і і ч III > I III M:!!I)I], аморфний або кристалічний вигляд, різ



Мал. 25. Дві клітини із запасної тканини насіння ричини:

1 — кристалоїди; 2 — глобоїди; 3 — аморфна білкова маса; 4 — пори в оболонці клітини; 5 — алейронове зерно.

і.ім.и пі (н.іконі агрегати можна виявити під звичайним мікроскопом) Іони мають форму алейронових зерен (від гр. aleuron — т. щічне зерно) (мал. 25) або білкових тілець майже сферичної

р.пі \.т(ii)оііііі зерна містяться в клітинах запасуючих тканин.

м, „> ниш і\ (.маю її насінні. При проростанні насіння вони вимрій ній\ ми II а па нп'лдоиу живого вмісту цитоплазми. Алейрон >щ н і > II. і. Іл і ра і ціани пі.ток, перетворюються на типові вакуолі.

IIщ п і.НІМІ може утворюватися центральна вакуоля. І навпаки,

II.п іонийцу насіння нового покоління, особливо при його дозріванні п місці білкової вакуолі знову утворюються алейронові

III.ЩЦ (під гр lipos — жир) — органічні сполуки, які синтезують

IV.I н клітині у вигляді простих і складних жирів (фосфотарта і...йди. каротиноїди). Місце синтезу — цитоплазма (агранулярний ендоплазматичний ретикулум), де їх відкладається най

мім V хлоропластах рослинні олії мають форму сферичних пластоглобул, в цитоплазмі вони знаходяться в стані крапель.

Що стосується органів рослини, то в них олії утримують зародки насіння, оскільки при проростанні вони втрачають багато енергії. Енергетичний потенціал у них вищий, ніж у двох порівняльних.

Олії високі — більші ніж у два рази порівняно з крохмалем.

Олії виступають як її структурні компоненти, є основними частиними рослинних мембран. Крім того, вони є основними речовинами в клітині.

Хімічним складом рослинні олії — це ефіри гліцерину (тригліцериди спирту С₃Н₇(ОН)₃) і жирних кислот: олеїнової, пальмеваної, стеаринової та ін. Жирні кислоти в олії бувають насичені

і ненасичені за схемою: $C_n H_{2n} O_2$, $C_n H_{2n-2} O_2$ і $C_n H_{2n-4} O_2$. Наприклад, насичені жирні кислоти представлені стеариною — $C_{18} H_{36} O_2$, і пальметиною — $C_{16} H_{32} O_2$, такі олії будуть твердими. Рідкі Олії утворюються з ненасичених кислот, до яких належать олеїнова — $C_{18} H_{34} O_2$, масляна — $C_{18} H_{32} O_2$, лінольова — $(C_n H_{2n-2} O_2)_n - C_n H_{2n-4} O_2$ XСН : СН-СН₂-СН : СН-СН₂-СН : СН(СН₂)₇-СООН.

Рослинні жири, крім насіння, відкладаються також у плодах, корі, корених шишках, інших частинах рослин.

Людина використовує жири як цінні харчові продукти, в техніці і в медицині. Як олійні культури вирощують соняшник, коноплі, льон, ріцину, арахіс, кунжут, лялеманцію, сою, гірчицю, ріпак та ін.

В рослинах олії утворюються з вуглеводів під час вторинних синтезів. Крім жирних олій, в багатьох рослин нагромаджуються ефірні олії. Вони є збірною групою і мають сильний запах.

Особливу групу речовин становлять каучук і гутаперча. Ці речовини знаходяться в молочному соці, який називають *латексом*. Каучук відкладається в рослин кок-сагізу, крим-сагізу, гевеї. Гутаперчу дістають з рослин евкомії та з коренів бруслини.

У процесі обміну в деяких рослин як продукти відходів нагромаджуються смоли.

З твердих відкладів у клітинах рослин зустрічаються кристали оксалату, цитрату, тартрату та фосфату кальцію. Вони містяться в клітинах лусок цибулі, черешках бегонії, кореневищах купини та в інших рослин.

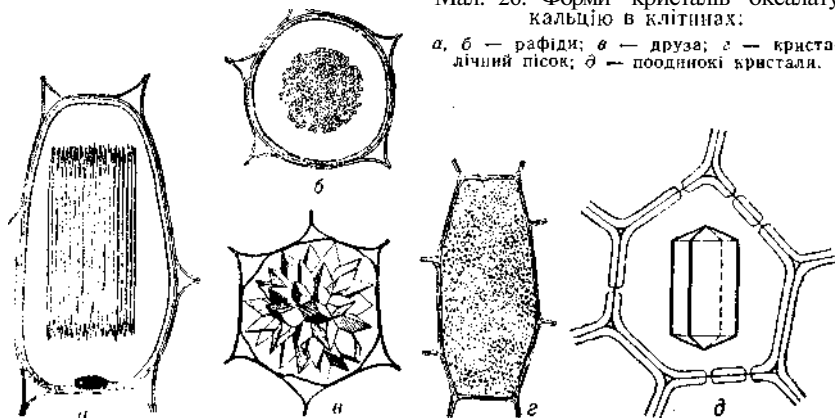
Кристалічні відклади кальцію слід розглядати як продукти, що вийшли з обміну і не є запасними речовинами. Оскільки в рослинах немає органів виділення, то місцем для них є окремі клітини або тканини. Очевидно, процес формування кристалічних відкладів слід розглядати з 2 позицій: 1) залишки солей у розчиненому стані створюють надмірний осмотичний тиск, що може призвести до травмування тонопласту; 2) кристалічні відклади кальцію можуть отруювати живу клітину. Тому, утилізовані кристалічні відклади кальцію стають інертними і не беруть участі з окислювально-відновних процесах. Хоча відомо, що при нестачі кальцію для обміну ці солі можуть включатися у внутрішньоклітинний обмін.

Різноманітність форм кристалів залежить від природи рослин. Наприклад, у кореневищах купини вони мають форму рафід — складаються з тонких, загострених з боків, кристалів; в черешках бегонії — зірчасту форму; у клітинах картоплі мають вигляд кристалічного піску. Поодинокі кристали виявляються в лусках цибулі (мал. 26).

До інших твердих утворень, що зустрічаються в клітинах деяких рослин, належать гіпс (стеблах тамариксових), оксалат магнію (у мишій) і оксалат вапна (в сухих лусках цибулі).

Мал. 26. Форми кристалів оксалату кальцію в клітинах:

а, б — рафіди; в — друза; г — кристалічний пісок; д — поодинокі кристали.



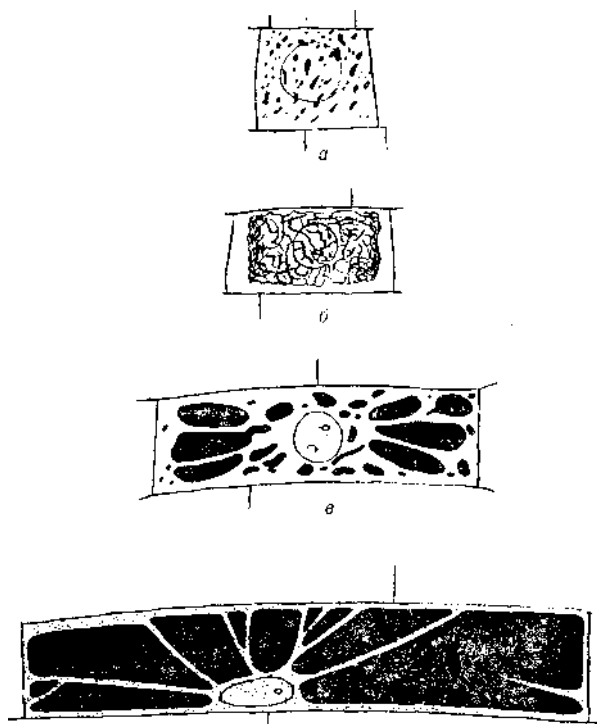
Виклади кремнезему (кремнієвої кислоти) в клітинних комп-
ик<-;ї\ нагадують форму дрібних тілець розміром 3—9 мкм на
...срсчиюму розрізі (в насінних оболонках сосни) або зерен, як
к'ипмі.іх хвої сосни. Взагалі кремнезем відкладається в багатьох
п.і.їп\ і імищих рослим. Наприклад, 2/3 зольних речовин соломи
рий.і /лн и-і окепд кремнію.

ВАКУОЛІ, ЛІЗОСОМИ ТА РЕЧОВИНИ КЛІТИННОГО СОКУ

'•им/ни и.ї,ї,їпїні .ліше для рослинних організмів, мають форму
Рні... і ШГОІ,Ч;І.ІМІ і виповнені розчиненими речовинами — клі-
їп...її соком Речовини клітинного соку утворюються в процесі
• ' п'І.ІПАІ\ .ню ні іоун.к-їсья в клітині. Зовні кожна вакуоля об-
і' і і ил іюпоіі/і.їцчом, через який і відбувається обмін речовин з
ирчі іі :мічо Таким чином, клітинний сік потрібний для житте-
їїї Р іїмі !| К, ії піші,

їмініок гакуоль розпочинається в меристематичних клітинах.
і і іч...ї.їіоп, форму невеликих краплин. З ростом клітини ва-
• и чи, и.їїї'чоі і, я, зливаються, і в старіючої клітині утворюється
пі ік ШК.І накуо.їя. В інших випадках велику вакуолю перешну-
....пи іон.лі імапчні тяжі, внаслідок чого утворюється кілька
!• мімі вакуолі.. V таких клітинах цитоплазма оточує окремі ді-
і іпї.її вакуолей, а ядро займає центральне положення. Зв'язок
; і іюпоіілаєї'ом в нікому випадку підтримується через цито-
і чаї іїчпі тяжі (мал. 27).

\ інореїїня вакуоль, як передбачають, пов'язане з ендоплазма-



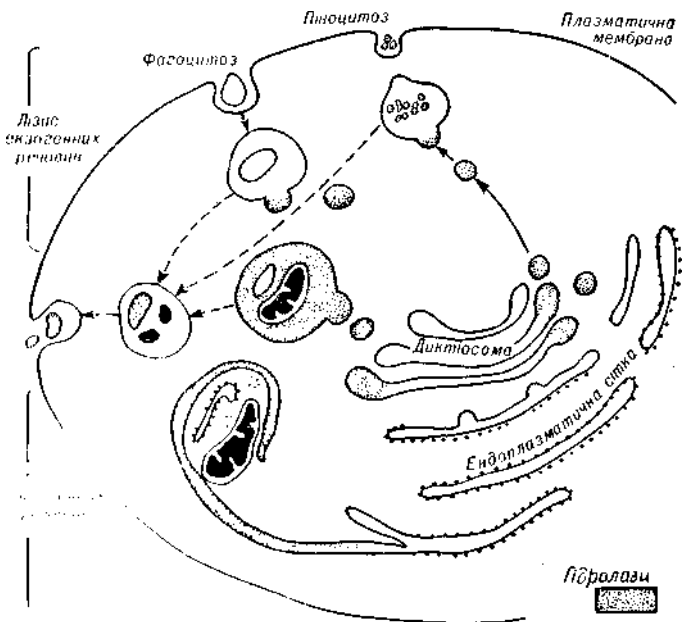
Мал. 27. Зміни системи вакуолей у процесі диференціації клітин периферичного шару кореня пшениці:

a — d — послідовні стадії розвитку клітини (чорним кольором показані вакуолі!).

тичним ретикулумом за рахунок розширення його агранулярної частини або відчленування пухирців від гранулярного ретикулума. У формуванні вакуолей можуть брати участь пухирці та цистерни диктіосом. Сукупність вакуолей клітини називають закуоєю.

Лізосоми — одномембранні системи, які виконують важливі функції автолізу. Мембрана їх за своєю природою є тонопластом. Величина лізосом коливається в межах 0,5—2 мкм. Вони наповнені гідролітичними ферментами, які можуть розчиняти органили клітини, білки, полісахариди, нуклеїнові кислоти тощо. Кількість лізосом настільки велика, що якби вони звільнили свої ферменти, то зруйнували б всю клітину (органили самовбивці).

Лізосоми беруть участь у внутрішньоклітинному обміні речовин — розчиняють зношені структури клітини, які пізніше можуть використовуватися для побудови нових систем. Тут і проглядає-



М.І.Г.П зображення автолітичних процесів, Г.І.П "г. П.ШГ'Я у лізосоми старіючої клітини.

шпикл раціональність живої системи. В інших випадках, коли і і.Л.П (>"мнг,'ышх» матеріалів для життєдіяльності клітини, ...п <>'імі.ісііі,і.і.іш.\ оргапел (з метою економії енергії) руй- м.сч, піни і іімч.кчіііі нижніп до настання сприятливих умов. \ І ні Ірино ІІ.ся .іікцііміі за рахунок розширення ретикулярної • • • ,ШІ пі і' м іч ;і', ч і Ш ч його ретикулуму і апарата Гольджі.

М' \.ііі :м ;і\оп.'іеііііа лізосоною клітинних структур таких: ді- Ш. ... і ...чазміі зі зношеними органелами, які знаходяться біля і ...і.ми, ІМШЛІОЮТЬСЯ нею шляхом вгинання всередину мембра- чі і Ш. ... і к і.і) Коли мембрана окутала органелу, тоді внутрішня і. ЧШ.І іі |>.і. • ШІ: v и і і.ся, і ділянка цитоплазми з своїми органелами ;.-.т.іі и,оі ніч-ргііші .лізосоми, де й відбувається гідроліз їх, і так 'і.і іпідпорклатік у кілька разів (мал. 28).

Г'єкчіііи клінітожо соку багаті на розчинені у воді вуглеводи, !!ки піди, органічні кислоти, солі, алкалоїди, дубильні речовини, іи м.іі іп тошо.

\.акція клітинного соку буває слабкокислою, нейтральною і \,ктно. З вуглеводів у клітинному соці міститься інулін, сахароза • інші види цукрів.

Особливу групу складних органічних сполук у клітині становлять глікозиди. Утворюються вони з глюкози в сполученні зі спиртами, альдегідами, фенолами та іншими речовинами. Кількість їх в клітинах невелика. Глікозиди виявлені майже в усіх рослин.

Глікозиди токсичні, вони є сировиною для одержання ліків, фарб.

Клітинний сік багатий також на органічні кислоти (шавлеву, яблучну, винну, лимонну тощо). Ці речовини клітинного соку спричинюють відповідний тургорний тиск у клітині.

В клітинному соці є амінокислоти (аспарагін, тирозин, лейцин) та інші речовини, а також побічні продукти, що синтезуються у процесі асиміляції азоту, до них належать алкалоїди. Для алкалоїдів характерна лужна реакція, з кислотами вони утворюють солі. Алкалоїди нагромаджуються в багатьох рослин з родини пасльонових (блекоти, дурману, пасльону, тютюну, картоплі), макових (олійний і опійний мак), маренових (кофе), жовтецевих та інших рослин. Із соку цих рослин, завдяки наявності алкалоїдів, виробляють такі ліки, як хінін, морфін, кокаїн, теобромін, атропін тощо.

Мінеральні солі в клітинному соці перебувають в розчиненому стані. В основному виділяються солі азотної (нітрати), фосфорної (фосфати), соляної (хлориди) кислот. У таких трав'янистих рослин, як щиряця, лобода, кропива, відкладаються нітрати. Солі фосфорної кислоти утворюються в ростучих частинах рослин. На хлориди багата солончакова рослинність.

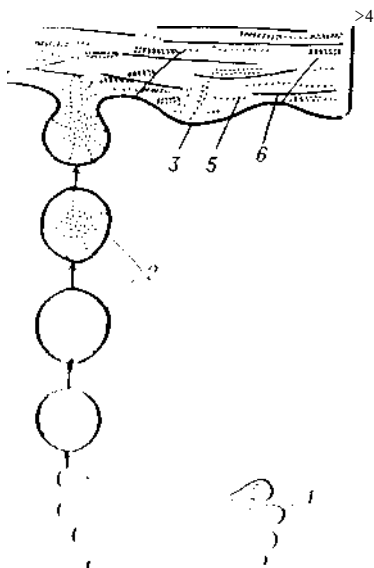
БУДОВА КЛІТИННОЇ ОБОЛОНКИ

- Клітинну оболонку мають майже всі рослинні організми за винятком деяких нижчих. Немає її також і в статевих клітинах вищих рослин. Закладається вона на ранніх етапах росту клітини в зиготі негайно після статевого процесу.

Клітинна оболонка формується за рахунок протопласта. Однак основну роль у цьому процесі відіграє апарат Гольджі та плазмалема. В механізмі утворення клітинної оболонки можна виділити два періоди. На першому етапі відбувається синтез полісахаридів в цистернах диктіосом і продовжується в пухирцях Гольджі. Транспортування макромолекул у бік до оболонки забезпечується теж пухирцями. Дійшовши до плазмалеми, пухирці розкриваються, полісахариди звільняються. На другому етапі з участю плазмалеми макромолекули полісахаридів групуються в мікрофібрили. Орієнтацію мікрофібрил здійснюють мікротрубочки. Так відбувається нарощування клітинної оболонки за рахунок мікрофібрил (мал. 29). Одночасно мембрани пухирців Гольджі включаються в плазмалему, забезпечуючи ріст її.

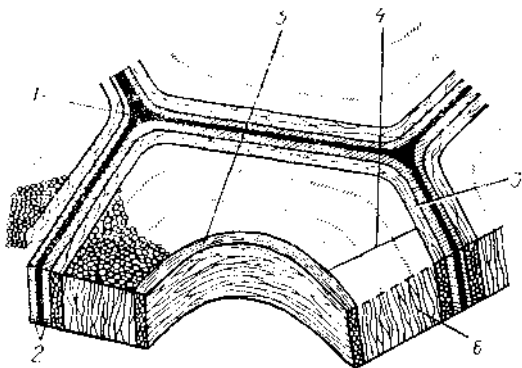
Мал. 29. Схема утворення компонентів оболонки:

1 — цистерни диктіосом; 2 — пухирці Гольджі, 3 — плазмалема; 4 — клітинна оболонка; 5 — аморфні полісахариди матрикса оболонки (позначені крапками); 6 — мікрофібрили целюлози (прямі чорні лінії).



Мал. 30. Поперечний зріз волокон деревини на стику суміжних клітин:

1 — міжклітинний шар (середина пластинка); 2 — первинна оболонка; 3 — зовнішній шар вторинної оболонки; 4 — шар вторинної оболонки; 5 — внутрішній шар вторинної оболонки; 6 — текстура вторинної оболонки.



Існки подібні процеси відбуваються і у процесі формування іміміої пластики під час поділу клітин.

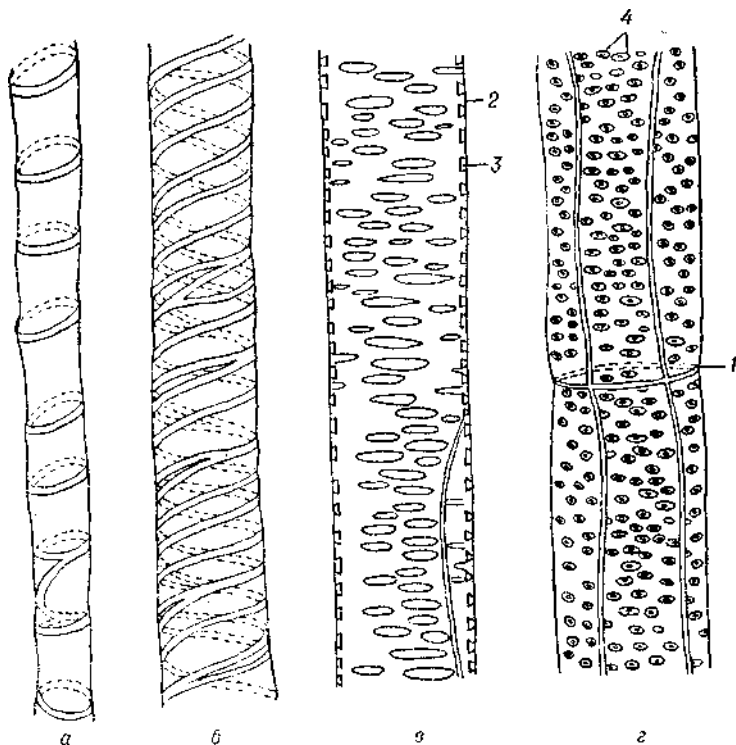
імімічною структурою клітинна оболонка — це іе^шлсіза і... ч • ШШШ-І), емпірична формула якої $(C_6H_{10}O_5)_n$. За^фьичнимН— р ім ііміосіамп це колоїдна система у формі гелю. Макромолекула ім молот досить складна. Наприклад, целюлоза бавовняного во- іі.і іpn\i\i *Li*) тис. глюкозних залишків. Вони розташовані у ти іі и ІЛШЮЖК.І за типом глікозидів і становлять собою міцелу. Мни ш г. кількості 100—160 групуються в пучок—міцелярний ряд тим і" іппл розміром близько 600 мкм; кілька сот міцелярних •от ОІ.І -ти п.ся у більший пучок — фібрилу (мал. 30).

Мпльп не.пололи утворюють нещільне плетиво, що нагадує і'пліриу смк\ Проміжки між міцелами і їхніми пучками запов- "і"...і колоїдними речовинами, які можуть набрякати від вби- п пил во пі. ІІ, с і е пектинові речовини. Вони містяться не тільки " "oo.іoііні, а іі в міжклітинниках. Завдяки їм клітини склеюються ш і. типіпо.

; і •.іp.ікісром формування і хімічного складу клітинна обо- і • ІІ к-І Оупае первинною, вторинною, інколи — третинною.

* Первинна клітинна оболонка складається з целюлози, протопектину, інколи лігніну або суберину та інших речовин. Таку будову оболонки мають клітини в молодому віці в меристематичній зоні. Коли клітини втрачають тверду здатність, клітинна оболонка потовщується шляхом апозиції, тобто накладання молекул целюлози на первинну оболонку з боку цитоплазми. Так формується вторинна оболонка. На поперечному зрізі вона неоднорідна. Тут можна виділити три шари — зовнішній, середній і внутрішній. Вторинну оболонку мають не всі клітини. Вторинна оболонка надає міцності органам, тканинам.

, При вторинному потовщенні розташування фібрил має шаруватий характер. Тяжі фібрил проходять в різних напрямках, що створює відповідну міцність клітинної оболонки. Клітинна оболонка не завжди росте рівномірно. Часто спостерігається потовщення окремих її ділянок у вигляді шипів або скульптурних по-



Мал. 3і- Типи судин стебла сояшш;:::

a — кільчастий; *б* — спіральний; *в* — драбинчастий; *г* — крапчастий; *1* — границя членика; *2* — перзища оболонка; *3* — вторинна оболонка, *4* — облямовані пори.

нічень, що можна бачити у провідних елементах ксилеми і к.л. 31).

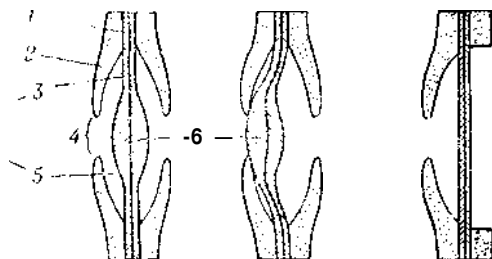
Обмін речовин і органічний зв'язок між клітинами здійснюється • Рі Ів пори. Пори — непотовщені місця в клітинній оболонці, вто-ного потовщення тут немає. Тому пора завжди прикрита по- н ні кісною частиною первинної оболонки і має дуже маленькі от- ри, крізь які проходять тяжі цитоплазми — плазмодесми (від - plasma — утворення, desmos — зв'язок).

Пори завжди розташовані парами одна проти одної, вони бу- . і и)ті. *проті* та *облямовані*. У простих пор клітинна порожнина • і >(ідоижується до замикаючої плівки порового каналу, який на- . лпус циліндричний прохід у стінці між двома сусідніми клітина- мі (мал. '12).

Облямовані нори збудовані значно складніше і утворюються г. пінках трахеїд. Характерною особливістю облямованих пор т і\ жгміг м. і\ v напрямку від замикаючої плівки до внутрішнього • • 11 к > | . \ к. її і мни. внаслідок чого утворюється камера і канал пори

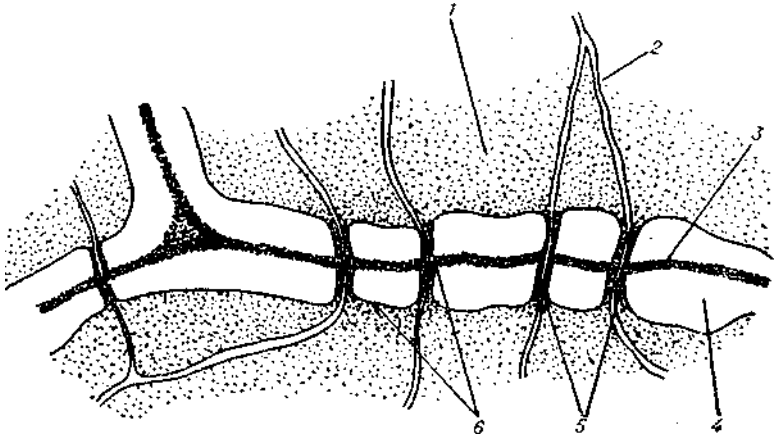
У крім мі\ і облямованих порах є замикаюча плівка — непотов- іі 11 на аі.іяпка первинної оболонки. Інколи буває, що середня час- ини іампкаючої плівки, потовщуючись, утворює торус у формі іііі -і (м'.оііпі), він регулює надходження води в клітину. Коли і і ні'півідпій тиск всередині клітини, тоді торус при- і п . . . і/кешш води припиняється. І навпаки, при втра- іп'-к і'середпії клітини зменшується, торус відходить і' . ні шо'у надходить,

ім просіч і облямованих пор зустрічаються ще напівобля- іііі 'Такі норм, як звичайно, розміщуються парами, з них одна • і в'ле просі а, а друга — облямована. Все залежить від функ- к.шппп. Мкпію клііппа проводить воду (наприклад, трахеїди



Л\:\.л. 32 Схом і бу.іоші ріііііх пор:

и - проіча; б і в — обліновані; 2 — напівоблямовант; / п. рііііна оболонка клі пни; 2 — вторинна оболонка клітини; 3 — замикаюча плівка пори; 4 — внутрішній от- вір пори; 5 — порожнина пори; 6 — торус.



Мал. 33. Ділянка оболонок трьох суміжних клітин з плазмодесмами при середніх збільшеннях електронного мікроскопа:

1 — гіалоплазма; 2 — елементи ендоплазматичної сітки продовжуються в каналцях плазмодесми; 3 — серединна пластинка; 4 — клітинна оболонка; 5 — з'єднання цитоплазми суміжних клітин в каналах плазмодесми; 6 — плазмалема вистилає канали, відмежовуючи цитоплазму від оболонок.

деревини), тоді пори будуть облямовані, якщо ж до неї прилягає клітина запасної паренхіми, то вона матиме прості пори.

Окрему групу становлять *ситовидні пори*, що розташовані у коровій частині стебла і кореня. Клітини з ситовидними порами утворюють ситовидні трубки, по яких пересуваються органічні поживні речовини у рослин.

Плазмодесми — цитоплазматичні тяжі, які проходять крізь порові поля клітинної оболонки. Завдяки плазмодесмам всі живі клітини з'єднуються в єдине ціле і утворюється так званий *симпласт*. Зароджуються плазмодесми під час цитокінезу, під час підготовки клітини до поділу. Коли формується серединна пластинка і первинна клітинна оболонка, то в окремих місцях цитоплазматичний зв'язок між майбутніми клітинами не порушується. Зв'язок підтримується через неперервність плазмалеми (що вистилає порові канали), гіалоплазми та десмотрубочок. Десмотрубочки є з'єднуючою ланкою між ендоплазматичним ретикуломом суміжних клітин (мал. 33). Інколи плазмодесми формуються і в постійних клітинах (після поділу).

ВИДОЗМІНИ КЛІТИННОЇ ОБОЛОНКИ

У процесі життєдіяльності клітинна оболонка зазнає значних змін шляхом інкрустації, тобто просочування її товщі відповідними речовинами. На цій основі докорінно змінюється хімічний склад

і •: пінної оболонки. Якщо міцелярні проміжки в оболонці запов-
 •• >ються лігніном, то вона дерев'яніє. Здерев'яніння зміцнює клі-
 пі,шу стінку, захищаючи її від руйнування, проникнення мікроби
 шізмів тощо. Теоретично доведено, що здерев'яніла клітинна
 """,монка (у переносному значенні) подібна до залізобетону. Тут
 •пчлярні ряди целюлози можна прирівняти до «залізної арматури»;
 •• а лігнін — до бетону, який заповнює проміжки в міцелярній
 • ці Здерев'яніння клітинних оболонок найчастіше відбувається
 іі'рен'яйшої рослинності. У нижчих рослин і мохоподібних лігнін
 "" підкладається.

Досить поширеними видозмінами клітинної оболонки є *скорков-*
ІІІІА. та *кутинізація*. Такі процеси відбуваються лише в покривних
 І;• митах.

При скорковітті в оболонці відкладається суберин, до складу
 ііщч) входять гліцерин, фенолова та коркова кислоти. Завдяки
 пі-рину клітинні оболонки стають непроникні для води, парів і
 і ПК. У шяі:ку з цими змінами протопласт клітин відмирає, і та-
 і клітини викопують захисну функцію. Це можна спостерігати
 киркового дуба (*Quercus suber*), бархата амурського (*Phello-*
иптІгон amurcense), в'язя коркового (*Ulmus suberosa*).

Нелмке захисне значення для рослин має воскоподібна речо-
 іімпа куши Пп нашаровується на зовнішній стінці клітини, ін-
 іНП уиіпріпс купікулірії шари в целюлозній товщині епідермісу.

Ві іч мк • к ні іі і и ні і кліпш органів рослини вкриваються суціль-
 ні». . . . іп і>\іи чїи» плівкою з кутину, то таку плівку називають
 /, ш им / юн).

'І.ісіо н к-і і і и и и іі х оболонках нагромаджується слиз. Він утво-
 рім, и.<я и рахунок целюлози і пектинових речовин клітинної обо-
 іміні (лп .ом икршкпоться (заклеюються) поранені тканини
 рм. щи, і п льону, наприклад, ослизнення насіння забезпечує за-
 •ікмрміі.іііпії і)» о и і рун і і, там де є волога.

!>•тиши оом.юшкп інколи утримують кремнезем (у хвощів,
 пікш, о.мкмшї.ч) Включення оксалату кальцію мають клітини
 пш>\їі (у іпіг.іяді кристалів), черешки бегонії (друзи), корене-
 ППІІ ьушїііі (мають вигляд рафід). З інших речовин у клітинних
 мім.імшк-л і (ткнірдіні органічні речовини: *хітин* (у вищих грибів),
 'Іч /our кипи (у плодкових оболонках сім'янок соняшника, сафлора,
 'Пре/пі і а інших роглп). Усі ці речовини, які відкладаються в
 ілі і іпшїіх оболонках рослин, відіграють захисну функцію.

ПОДІЛ КЛІТИНИ

Кількість клітин збільшується шляхом поділу їх. Так розмно-
 жуються одноклітинні організми і клітини багатоклітинного орга-
 нізму.

Поділ клітини характерний як для рослинних, так і тваринних організмів. Поділ клітини втілює в собі еволюцію життя на Землі.

Поділ клітини тісно пов'язаний з їх ростом і розвитком. Це пояснюється так: у клітину поживні речовини надходять крізь її оболонки, тобто крізь поверхню. Живлення відбувається успішно тоді, коли існує відповідність об'єму і поверхні. У процесі росту клітин таке співвідношення порушується, оскільки ріст поверхні збільшується як квадрат суми, а об'єм — як куб лінійного виміру. Тому на відповідному етапі росту клітини поверхня не відповідає її об'єму. Щоб привести ці величини у відповідність (поверхню і об'єм), клітина повинна розділитись.

Поділ клітини розпочинається з ядра. Існує два типи поділу ядра: *прямий (амітоз)* (від гр. а — без, *initos* — нитка) і *непрямий (мітоз)*. До особливого типу поділу, який відбувається не в усіх клітинах, належить *мейоз* (від гр. *meiosis* — зменшення).

Прямий поділ характерний тим, що в ядрі перед поділом клітини спіралізація хроматину не спостерігається. Спочатку ділиться ядрце, а потім — ядро, з наступним утворенням перегородки крізь всю клітину. Інколи, коли за поділом ядра не відбувається поділ всього вмісту клітини, тоді виникають багатоядерні структури (у каулерпи, ботридія, в зародковому мішку покритонасінних рослин тощо).

При прямому поділі ядра ядерна речовина не завжди рівномірно розподіляється між дочірніми клітинами. Прямий поділ можна зустріти як в старих, так і в молодих клітинах. Він має місце у харових водоростей, в ендоспермі насіння деяких квіткових рослин, в цибулинах (у денці) та в інших представників рослинного та тваринного світу. Амітоз у рослин зустрічається рідше, ніж непрямий поділ. Клітина може утворюватися і шляхом брунькування (у дріжджів). В клітинах цих грибів відбувається перегрупування хроматину, але хромосоми не утворюються.

Поділу клітини передують підготовчий період. В проміжках між поділами клітин в ядрі відбуваються складні процеси. У підготовчий період включається інтерфазний (від лат. *inter* — між, *phasis* — поява) стан та фази поділу. Весь комплекс змін, що відбувається в цей час в ядрі і в цілому в клітині, називають *клітинним циклом*. Інтерфаза в клітинному циклі найбільш тривала і включає три етапи: перший (період G_1) (від англ. *gap* — проміжок) розпочинається відразу після поділу клітини, він спрямований на синтез цитоплазми та органел, оскільки кожна новоутворена клітина внаслідок поділу одержує лише половину клітинного вмісту. В наступному періоді під символікою S (від англ. *synthes* — синтез) відбувається подвоєння дезоксирибонуклеїнової кислоти. Завершуючим етапом (період G_2) є формування мікротрубочок та інших структур, які підлягають поділу при розмноженні клітини.

МИТОЗ, АБО КАРИОКИНЕЗ

Мітоз — поділ клітин, який властивий для всіх форм живої тварини. Він відбувається споконвічно.

Під час мітозу формуються хромосоми, акроматинове веретено, цитоплазма, відбувається рівномірний розподіл вмісту материнської клітини між новоутвореними дочірніми клітинами.

Під час мітозу відбувається поділ ядра з одночасним діленням цитоплазми і мітохондрій. Кінцевим етапом мітозу є цитокінез, тобто розподіл тіла клітини на дві

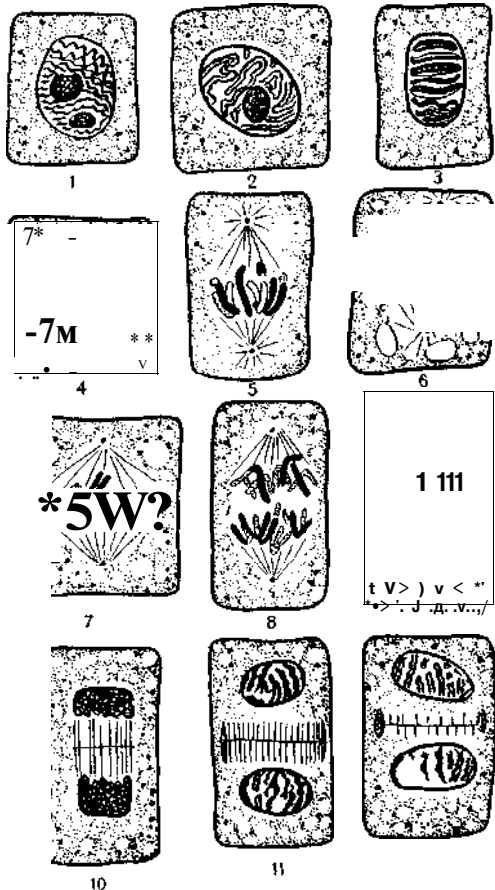
дочірні. Кожне ядро дочірньої клітини одержує таку кількість хромосом, яка була в материнському ядрі (якщо це був гаплоїдний, а якщо поліплоїдний набір хромосом).

Мітоз відбувається поетапно з виділенням окремих фаз: *профази* (від гр. *pro* — перед, *phasis* — прояв), *метафази* (від гр. *meta* — після), *анафази* (від гр. *ana* — нагору), *телофази* (від гр. *telos* — кінець) і *цитокінезу* (від мал. *cyto* — клітина).

Профаза характеризується появою хромосом. Кожна хромосома складається з двох топких ниток — *хроматид*, вони безладно розкидані між собою. На початку пізньої профази хроматиди у хромосомах укорочуються, потовщуються і починають розплітатися.

У цей час ядрце (чи ядрця) починає зменшуватися і вмісті зникає разом з ядерною мембраною. Каріолазема змішується з цитоплазмою, утворюючи змішану плазму — *міксоплазму*.

У профазі з мікротрубочок формуються *акроматинове*



Мал. 14. Схема мітозу:
1-3 — профаза; 4-6 — метафаза;
7-8 — анафаза; 9-12 — телофаза.

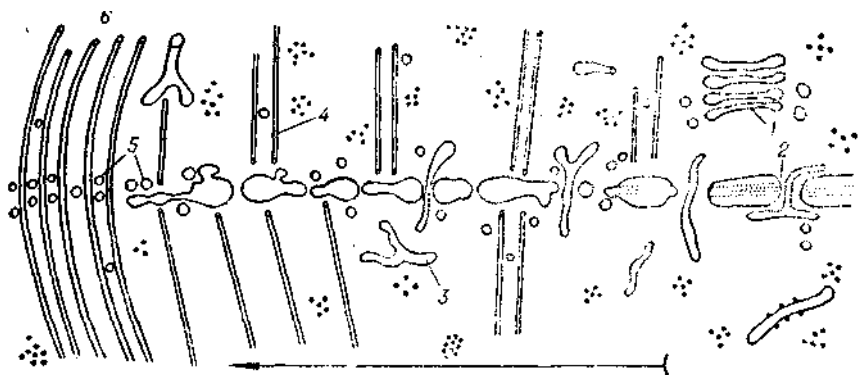
• ІГІЛЮЮТЬСЯ ПІА ХРОМАТИДИ.

Для метафази типовим є те, що хромосоми набувають форми петель і наближаються до екваторіальної площини веретена, утворюючи ядерну пластинку. Паралельно з цим у міксоплазмі з полюсів назустріч один одному виростають конуси ахроматинової фігури, формуючи суцільне веретено. Тут можна легко підрахувати кількість хромосом. Метафаза закінчується поділом кожної хромосоми на хроматиди.

На стадії анафази половинки кожної хромосоми (хроматиди) за допомогою ниток веретена розходяться до супротивних полюсів клітини. Сам механізм, який забезпечує розходження хроматид, таїться в мікротрубочках, з яких побудовані нитки веретена. Передбачають, що мікротрубочки на одному кінці веретена наростають, а на другому — руйнуються і тягнуть хроматиди до полюсів. Кінець анафази визначається тим моментом, коли хроматиди досягнуть верхівок клітини і зникнуть ахроматинові нитки. Після цього настає остання фаза мітозу — телофаза. На цьому етапі розвитку мітотичного поділу відбуваються процеси, зворотні профази. Тут хромосоми зближаються, потоншуються, але зовсім не зникають. Утворюється ядро і ядерця.

Відразу за розходженням хромосом формується серединна пластинка, яка ділить материнську клітину навпіл. Таким чином, виникають дві дочірні клітини. Процес закладання і утворення серединної пластинки розпочинається в телофазі, коли між групами хромосом, що розходяться до полюсів, відшнуровуються хроматинові нитки, які нагадують форму фрагмопласта (від гр. *phragmos* — перетинка) (мал. 35).

Серединну пластинку формують пухирці апарата Гольджі, які



Мал. 35. Утворення клітинної пластинки між двома новоутвореними клітинами в телофазі:

1 — апарат Гольджі; 2 — плазмодесма; 3 — ділянка ендоплазматичного ретикулума; 4 — мікротрубочки; 5 — пухирці апарата Гольджі; 6' — фрагмопласт. Стрілка вказує напрямок формування клітинної пластинки.

Її несуть у собі пектинові речовини. Дійшовши до екваторіальної
мни материнської клітини, пухирці об'єднуються і розкриваються,
і.и.ниючи пектинові речовини. З пектину будується серединна
и і іс пінки, а з їх мембран формуються плазмалеми новоутворених
...ірпіх клітин. Вважають, що серединна пластинка не суцільна,
пронизана топкими наскрізними каналцями, крізь які проходять
п Ії і модесми, об'єднуючи всі живі клітини в єдину функціональну
• м • м \i\-. Транспортування пухирців до місць їх злиття забезпе-
чу ІІ.ся відповідними структурами — волокнами, які складаються з
іікрт рубочок. Волокна розташовані паралельно один до одного,
і м.ііі(i)ючп форму цилиндра. Сукупність волокон називають *фраг-*
і•"// истом. Пектинова пластинка формується від центру до пери-
ф< рії клітини. Поява серединної пластинки, поділ материнської
і і ніш і утворенням двох дочірніх клітин називають *цитокінезом*,
мі мпершуючіін етап мітозу.

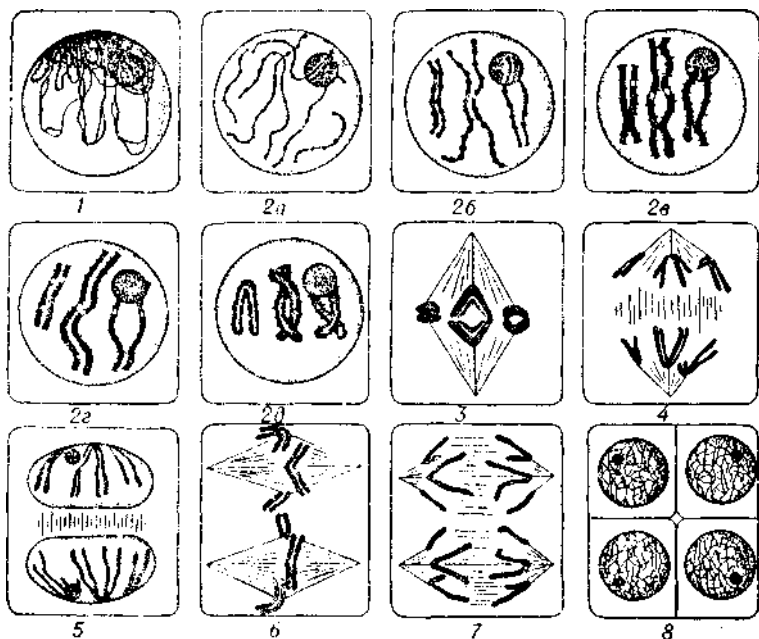
МЕЙОЗ, АБО РЕДУКЦІЙНИЙ ПОДІЛ

Мсті особливий тип поділу клітини, кінцевим результатом
и...ім і уикірсімія чотирьох клітин з половинним набором хромо-
ііч Піп М-И мене и чих організмів, яким властивий статевий про-
ПІ Г. і і.ініічм\ процесі беруть участь дві статеві клітини, які
....(.пocht і. \ і порціон, зиготу. Из зиготи й розвивається новий ор-
і.чи ім і ііодііііііпим набором хромосом у соматичних клітинах. Як-
і.іі пі ііі.ndvija.iaci. зміна ядерних фаз, а статевий процес мав місце,
і" ко.кііа сіаісна клітина мала б подвійну кількість хромосом, а
кожному пасіуппому циклі розвитку кількість хромосом зроста-
іі (> до псскіп'ісппогі і. Проте такі процеси не відбуваються, ім
Ш > • і цс і > Ш • мсію і Таким чипом, в забезпеченні статевого про-
піл' поіріОпа зміна ядерних фаз з диплоїдної на гаплоїдну, що
•X•« пи-ми І» формування гаплоїдних статевих клітин з половинним
и.іі'ііром хромосом.

Лісііс мейозу в живих організмах різне. У більшості нижчих
росини мін відбувається у ядрі зиготи, у архегоніат — під час утво-
|ц шиї спор патового і безстатевого розмноження, у квіткових
росши перед упюренням пилку і зародкового мішка, а в тва-
ііпшому сні і і під час утворення статевих клітин.

Ль-іюч включає два етапи поділу: перший — власне редуццій-
ним і етеротипнпн, в процесі якого кількість хромосом зменшує-
мо ч наполовину; другий — гомеотипний, як і під час мітозу, в ньо-
му нові клітини одержують такий самий набір хромосом, який
•мла клітина, з якої вони походять.

К.чпни під час мейозу діляться поетапно, як і під час мітозу



Мал. 36. Схема мейозу:

1 — перше ділення: 2a—2d — профазі; 3 — метафазі; 4 — анафазі; 5 — телолофазі; 6 — інтерфазі; 7 — друге ділення; 8 — метафазі.

(мал. 36). У профазі першого поділу гомологічні хромосоми парно зближуються, утворюючи біваленти. Вважають, що гомологічні хроматиди обмінюються між собою окремими ділянками, чим і врівноважують між собою спадкову інформацію.

Профаза підрозділяється на кілька стадій. Спочатку в ядрі з ядерної речовини відшнуровуються тонкі нитки хромосом (в диплоїдній кількості). Це й є рання профазі — *лептонема*. Пізніше відбувається парне зближення гомологічних хромосом, що характеризує проходження другої стадії — *зигонемі*. У третій стадії профазі — *пахінемі* — гомологічні хромосоми кон'югують, після чого, в стадії *диплонемі*, вони розщеплюються на дві хроматиди. У кінці профазі вкорочені та потовщені хромосоми відходять до периферії, зникають ядерця і ядерна оболонка, утворюється ахроматинове веретено, настає друга фаза поділу ядра — *метафазі*.

У метафазі хромосоми спочатку не роз'єднуються, а лише розділяються двома взаємно перпендикулярними щілинами. Одна щілина відділяє гомологічні хромосоми, її називають *редукційною*, а другу — *екваційною*, вона ділить кожен хромосому на дві хрома-

мін. У такому етапі в метафазі хромосоми зближаються, утворюючи так звані біваленти (близнята). Біваленти концентруються кнаторіальній площині.

Анафаза настає тоді, коли біваленти починають роз'єднуватися п редукційній щілині і відходять до полюсів. При цьому від кожні пари одна гомологічна хромосома відходить до одного полюдруга — до протилежного. Тут якраз і відбувається справжня і\ кля (тобто зменшення кількості хромосом наполовину).

Тслофаза настає негайно з утворенням поперечної перегородді. яка ділить материнську клітину на дві дочірні гаплоїдні клі..... Після цього настає коротка інтерфаза і дочірні клітини ді-ііі.ся вдруге за типом звичайного мітозу. Тут у профазі другого 'іі.іу хромосоми вкорочуються і наближаються до екватора, ут• •>Юючи метлфачпу пластинку, а потім кожна хромосома ділі-ні.І'я па хрома і иди, і копії в анафазі розходяться до полюсів. У тс->Иж и \ іпоркк м.ся чотири ядра з гаплоїдним набором хромосом. ь и мін.oo.юпмі ()ормуються після закінчення мейозу. Так, з "ІІІІ.ЮІ.ІІІЮ) клітини в процесі редукційного поділу утворює-І:І я іігр.м.і (чотири) клітини з гаплоїдним набором хромосом у Ю.КІКІМ.' ядрі. Однак бувають випадки, коли утворенню статевих і і. . . . і не передує нормальний розвиток мейозу, внаслідок чого и і mm o'лр/КVMНі. не гаплоїдний набір хромосом, а диплоїдний. і П\...ті.і і.ііvoi.) ЯІІІПП.І виявляється в руйнуванні мікротрубочок мі рі п пі н\.....x \ монах хромосоми не відходять до полюсів, ци-іііііп і їм ІЧ:Ю\ і,к и.ся до кінця і клітини залишаються ДИПЛОЇД-МІ ПІ ІІІ іі.іііонідіюму етапі розвитку вони дадуть вихід на стате-і і і і чі шип /ЛЧЩО одна з статевих клітин матиме диплоїдний набір]'"МО<П\І, ч друга-- гаплоїдний, то при злитті їх зигота манімі- і рип.митну кількість (3га). В тих випадках, коли порушення і і<\-их я и <oo\ сферах, в жіночій і чоловічій статевих клітинах с, іс піпоі.ііа кількість хромосом, а зигота буде тетраплоїдною і in) Мпж\чі. оум і поліплоїдні форми. Зміну каріотипу, що зум мідюс ЧОІ.ІІ.ІПСІШЯ кількості хромосом в ядрі, називають полі-•ік>n)ІСІ<> Подібні Порушення В КаріЮТИПІ КЛПІНИ СПИМУЛЮЮТЬ ПІД-ММ ПНЯ продуктивності рослин, що часто використовують в се-іі мін сільськогосподарських культур.

Мініма поліплоїдії можуть зумовлюватися природними факторами аім имущими агентами (хімічними, радіаційними тощо).

НАДХОДЖЕННЯ ВОДИ В КЛІТИНУ

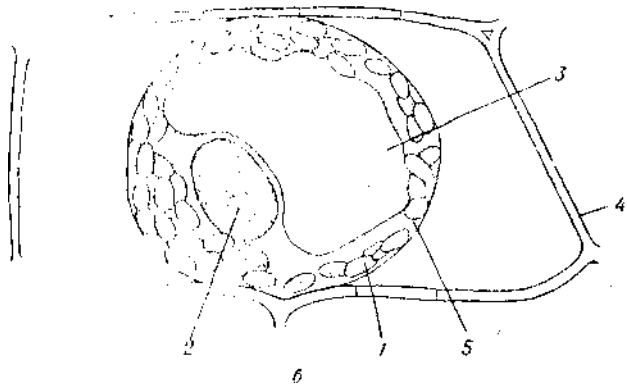
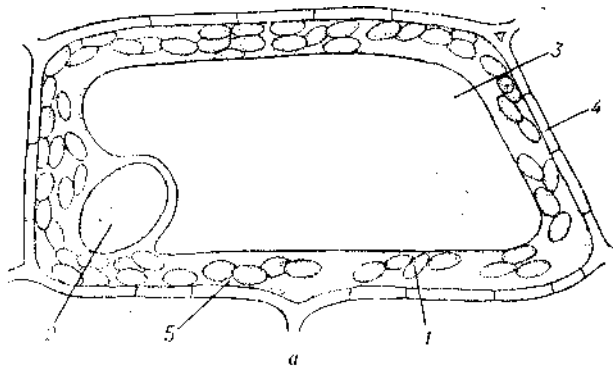
Иода -перша потрібна субстанція життя. При активному ?>і-іаоолічмі в клітині вона становить основну її масу і може досягані ?> %. Вода є середовищем, яке забезпечує дифузію розчинених

речовин по клітинах рослин, підгримує відповідний температурний режим як клітини, так і цілого організму, є активним розчинником для проходження біохімічних процесів. Мінеральне живлення, транспортування речовин, метаболічні процеси відбуваються з участю води. Вона — джерело кисню під час фотосинтезу і водню для відновлення вуглекислого газу. З іншого боку, важливою особливістю води є її прозорість, що сприяє успішному проникненню сонячних променів до хлоропластів.

Вода у клітину надходить крізь напівпроникні перегородки (мембрани) — плазмалему і тонопласт. Надходження води зумовлене *осмотичним тиском*, який виникає всередині клітини (в клітинному соці). Під осмотичним тиском розчину розуміється сила, яку слід докласти, щоб перешкодити проникненню води в розчин, відокремлений від неї напівпроникною мембраною. Інтенсивність проникнення води в клітину залежить саме від концентрації солей у клітинному соці і навколишньому середовищі. Концентрація розчину характеризується ступенем дисоціації іонів. Ступінь дисоціації і осмотичний тиск перебувають у прямій залежності. Вода завжди буде рухатися у бік більшої концентрації розчину. Весь процес проникнення води крізь живу цитоплазму зумовлюється законами осмосу. Величину осмотичного тиску вимірюють в атмосферах.

При надходженні води в клітину об'єм вакуолі буде збільшуватися, протопласт почне тиснути на клітинну оболонку, створюючи відповідне напруження клітини. Такий стан клітини називають *тургорним* (від лат. *turgeo* — наповнення), а тиск клітинної стінки на протопласт — *тургорним тиском*. Однак надходження води у клітину не безмежне, воно контролюється різницею осмотичного і тургорного тиску. Ці два супротивних явища залежать одне від одного. Із збільшенням вакуолей відбувається наростання тургорного тиску і зменшення концентрації розчину, що спричинює зниження осмотичного тиску. Вода в клітину надходитиме доти, доки не врівноважаться сили тургорного і осмотичного тиску. Ці сили постійно змінюються, оскільки вода в клітині весь час витрачається на життєві процеси.

Плазмоліз (від гр. *plasma* — утворення, *lisis* — розчинення) — відшнування протопласта від клітинної оболонки, яке зумовлюється втратою води вакуолею. При цьому тургор спадає або зовсім зникає, що призводить до в'янення органів оослини. У природних умовах плазмоліз може відбуватися при підвищенні концентрації солей у субстраті, в яких ступінь дисоціації іонів вищий, ніж у клітинному соці (наприклад, надмірне внесення мінеральних добрив, засоленість ґрунтів тощо), що призводить до втрати води клітиною. Плазмолізуються клітини і під час посух при надмірній транспірації, коли вода інтенсивно випаровується



М.і.і. 37. Плазмоліз (схема):

і піп... і, і.ІІІ турніру; 0 -- початок плазмолізу; / -- ірр.ті і), [и... чдро л ядерцем; 3 -- вакуоля; 4 -- клітин- ч і-іпк; і-іпк; • - цитоплазма і хлоропластами.

і... іп: Умину плазмолізу можна спричинити і штучно, помі- іі ши .кит к. і і і іі ІІ і в гіпертонічний розчин солей, у якого всина п ІІ ІІІІІІ-І. ніж іс клітинному соці. Це призводить до втрати води і тит.н>, що зумовить відставання протопласта від клітинних і.і.п"іпк {і.и'жно під в'язкості цитоплазми, за формою плазм- п г.ил, іншим опуклим, угнутим, судорожним (мал. 37). Зво- і.шипи принес піч імолізу — деплазмоліз (від лат. de — префікс^лі.ні,н іух ніп.ч), тобто відновлення тургору внаслідок над- • і і.гппи поди и к.ітіну. Вивчення явища плазмолізу допомагає ті ім кінно фізичних властивостей цитоплазми: скорочування, роз- і и \пшин га напівпроникності.

і.мчім чином, рослинна клітина (і взагалі будь-яка клітина) і ' мої ю будовою і функцією є складною саморегулюючою систе- ми" и і ікню специфічної екологією. У живій клітині немає нічо-

го зайвого (крім деяких речовин, що інколи не включаються в обмін, наприклад солі оксалату кальцію), все взаємозумовлене. Процеси обміну у клітині відбуваються активно, одні речовини (або навіть цілі системи) утворюються, інші — розпадаються. Всередині клітини завдяки компартментам (відсікам) створюються належні умови для функціонування окремих органел або цілих систем.

Важливою характеристикою мобільності клітини є її *тотипотентність* (від лат. totus — весь), або *омніпотентність* (від лат. omnia — все), тобто в кожній новоутвореній клітині закладена інформація цілого організму, з якого вона утворилася. Однак, внаслідок спеціалізації клітин, не всі потенції, що закладені в геномі, проявляються. Одночасно при створенні відповідних умов вся спадкова інформація може реалізуватися. Наприклад, при вегетативному розмноженні кімнатної рослини бегонії (*Begonia*) листками за рахунок будь-якої клітини епідерми листка зможе розвинути ціла рослина. На основі тотипотентності проводять дослідження з культурами тканинних препаратів і окремих клітин рослини, використовуючи бульби картоплі, коренеплоди моркви, серцевину стебла тютюну. Вирощені таким способом саджанці використовують у виробництві.

Індивідуальний розвиток клітини (онтогенез) від ембріонального стану до старіння відбувається поетапно. Кожному етапу (кожній фазі) розвитку відповідають якісні зміни, які спостерігаються в клітині. Для початкової ембріональної фази характерна насиченість клітини рибосомами, мітохондріями і пластидами, відсутність центральної вакуолі, але наявність великої кількості малих вакуолей, великий розмір ядра і ядерець щодо розміру клітини. В ембріональній клітині ще слабо розвинена мембранна система в мітохондріях, пластидах і ретикулярній сітці.

Одночасно з ембріональною фазою розпочинається і ріст клітини (як тільки поділилася материнська клітина). У цій фазі росту збільшується маса клітинної оболонки за рахунок відкладення нових фібрил целюлози, з'являється багато дрібних вакуолей, які зливаються між собою аж до утворення центральної вакуолі, нарощуються мембрани в органелах, активнішими стають живі компоненти клітини. Досягнувши відповідного розміру, клітина починає диференціюватися. На цьому етапі відбувається спеціалізація клітини. Залежно від функцій в клітинах формуються відповідні органели, наприклад хлоропласти у фотосинтезуючих клітинах, просочування клітинних оболонок суберином властиве для покривної тканини, лігніном — для провідних елементів ксилеми тощо. Після закінчення фази диференціації клітина вступає в фазу активної функціональності (фазу зрілості). Кожна клітина (або система клітин) виконує відповідну функцію. Протяжність, фази різні і залежить від того, яку функцію виконує клітина.

Остання фаза — старіння. При цьому деградують всі внутрішню життєві компоненти. Зменшується кількість оргanel, а звідси маса цитоплазми, деградують мембранні системи і як наслідок — втрачаються функції клітини. На останньому етапі старіння міхром автолізу переварюються залишки протопласта і клітина

Зпитання для самоконтролю

1. Яка роль мембранних систем?

2. Чому полягає космічна роль фотосинтезуючої клітини?*

3. Чому розбіжність і різниця в проходженні мітозу і мейозу?

4. Чи є еукаріотичні клітини в функціональному стані, які не мають ядра?

5. Якими ознаками можна бачити свідок живої природи (рослинного і тваринного світу)?

Розділ II

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА ТА КЛАСИФІКАЦІЯ ТКАНИН

Рослини досить різноманітні за своєю будовою. Різноманітність проявляється у формі тіла та його розмірах. Одночасно рослини схожі між собою. Подібність закладена у клітинній будові, бо всі органи рослини складаються з клітин.

У багатоклітинному організмі клітини не ізольовані, а взаємопов'язані між собою. У них здійснюється неперервний зв'язок за допомогою протопластів, які у вигляді плазмодесм проходять з клітини в клітину.

Характерною особливістю вищих рослин є те, що клітини групуються в окремі комплекси або системи. Системи спеціалізованих клітин, структурно та функціонально взаємопов'язаних, називають *тканинами*. Іншими словами, сукупність клітин, подібних за будовою, походженням та функціями, називається тканинами.

В основу класифікації тканин покладено різні ознаки. Одні ґрунтуються на морфології клітин, інші — на походженні, на хімізмі клітинних оболонок чи на наявності живих протопластів. Часто враховують фізіологію та функції, які виконують клітини тієї або іншої тканини.

І Вперше класифікацію тканин запропонував Н. Грю в другій половині XVII ст. Він вперше зазначив, що тканини бувають двох типів — і'паренхімні та прозенхімні.; На початку XIX ст. Г. Лінк також запропонував об'єднати всі тканини за морфологічною будовою клітин у дві групи — паренхімні та прозенхімні. Згодом Ван-Тігем (1824) об'єднав усі тканини у дві групи — живі та неживі.

Першу, найбільш детальну, класифікацію тканин запропонував Ю. СґКС (1868). В основу своєї класифікації він поклав функціональний принцип, згідно з яким тканини об'єднав у три групи: покривні, провідні, основні.

А. Де Барі (1871) при класифікації тканин брав до уваги , принцип їх історичного розвитку. С Швенден і Г. Габерландт (1914) враховували при цьому морфолого-фізіологічні особливості.

Таблиця 3. Класифікація тканин

Класифікація	Живі тканини	Неживі тканини
І) меристематичні	Меристема (верхівкова та інтеркалярна) Прокамбій Камбій Корковий камбій Перицикл Ранева меристема	
І) захисні	Епідерма	Корок Кірка або ритидом
Механічні	Коленхіма	Склеренхіма Склереїди
М) (ші) і ші < і...пи	Флоема Основна паренхіма Асиміляційна паренхіма Аеренхіма	Ксилема

І, шпону більшості сучасних класифікацій тканин покладено III і ряд особливостей. Це і подібність у будові, фізіологічні функції, походження та розташування в тілі рослин. Найчастіше ч < \ ч дії л ч класифікаціях виділяють шість груп тканин: твірні, ц"К|>шііі, механічні, провідні, основні, видільні (табл. 3).

і. іі.іін и, класифікації тканин полягає ще і в тому, що в тілі рослин існують складні комплекси (складні і. іі.іі • • і • ІІ > та однорідні комплекси (прості тканини).

Простою тканиною вважають таку, у якій клітини однорідні і і\юною і а виконують одну функцію.

І>і.папісті, рослинних тканин багатofункційні, тобто та сама клітина може виконувати дві або три функції. Наприклад, тканина виконує функції провідні та механічні або асиміляційні, запасні і ІІ механічні. Крім того, та сама тканина може складатися з і лорі.іпіх (-лементів, які виконують різні функції. Такі тканини і апаються *складними*, або *комплексними*.

ТВІРНІ ТКАНИНИ

< 'сред усіх комплексів рослинних тканин особливою різноманітністю характеризуються *меристематичні*, або *твірні*. На відміну від тварин рослина має здатність рости протягом всього свого життя завдяки наявності в ній твірних тканин. Специфічною особливістю цих тканин є здатність їхніх клітин до поділу, завдяки чому кількість клітин у рослин безперервно збільшується. Частина клітин зберігає здатність ділитися протягом усього життя, тобто

Таблиця 4. Класифікація меристем

За місцем розташування	За походженням	
	первинні	вторинні
1. Верхівкові, або апікальні:	а) ініціальні клітини, або промеристема (необмежений поділ) б) основна меристема (обмежений поділ)	
Лагеральні, або бічні	а) прокамбій б) перидикл	а) камбій б) фелоген
3. Інтеркалярні вставні або	лише первинні	

лишається меристематичними. Похідні цих клітин діляться обмежену кількість разів, бо згодом здатність до поділу втрачають і диференціюються, даючи початок усім іншим тканинам і органам рослин.

За походженням меристеми бувають *первинні* та *вторинні*. Первинна меристема становить більшу частину зародка, а також утворює тіло рослини, всі вегетативні та генеративні органи.

Вторинна меристема виникає уже в сформованій рослині за рахунок первинних меристем. Інколи вторинні меристеми утворюються з постійних тканин. Такою тканиною може бути основна, рідше — покривна. За рахунок діяльності вторинних меристем формуються вторинні постійні тканини, внаслідок чого збільшується маса, але нові органи не утворюються.

За місцем розташування у тілі рослин меристеми ділять на *верхівкові (апикальні)*, *бічні (латеральні)*, *вставні (інтеркалярні)*, *раневі (травматичні)* (табл. 4).

Характерною рисою всіх меристем є те, що вони складаються з живих тонкостінних (целюлозних) клітин, які найчастіше мають паренхімну форму.

ЦИТОЛОГІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА МЕРИСТЕМ

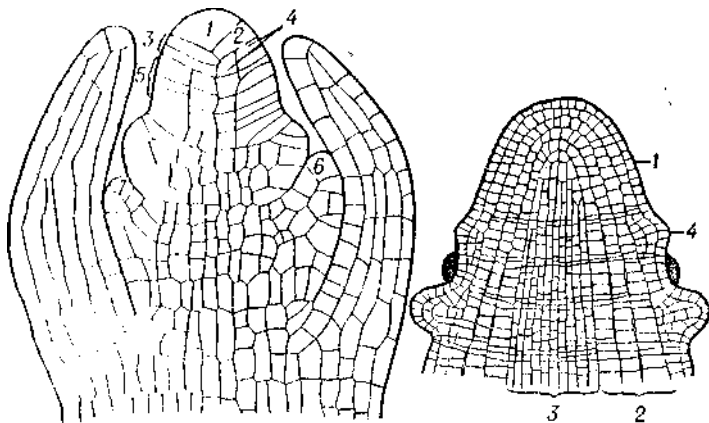
Цитологічні ознаки меристем дуже варіюють. Так, клітини верхівкової меристеми у період активного поділу дрібні, з тонкою целюлозною оболонкою, ізодіаметричної форми. Вони щільно зімкнені між собою, не мають міжклітинників. Звичайно у таких клітинах крупнозерниста цитопlasма та велике ядро, яке може займати до 3/4 всього об'єму клітини. У них малорозвинений ендоплазматичний ретикулум, мала кількість мітохондрій, у яких недорозвинені кристи, немає типових хлоропластів, є лише пропластиди. Вакуолі мають вигляд окремих дрібних міхурців, централь-

і' ! і.акуолі немає. У клітинах коркового камбію (фелогену) мо- і' іі. бути хлоропласти та розвинені центральні вакуолі. Клітини і г.бію відрізняються за формою і будовою. Вони мають веретен- н подібну форму. У них є центральна вакуоля.

РОЗПОДІЛ МЕРИСТЕМИ В ТІЛІ РОСЛИН

Розподіл меристем у тілі рослин розпочинається дуже рано, і; г. зародку, який розвивається із зиготи. Весь зародок склада- • «і з ембріональних клітин, які мають здатність ділитися. На '•"-, протилежних полюсах зародка, на кінчику зародкового КО- НІ я га в первинній брунечці, локалізуються верхівкові (апикаль- • і меристеми.

Ііі'рхівкові меристеми формують так званий конус наростання аз с) (мал. 38), в якому на самій верхівці розташовані ініціаль- і.іі' ний; або ініціалі. Ініціальні клітини діляться звичайно необ- ••!•сю із збереженням меристематичного характеру. Від ініці- > п пп\ клітин бере початок усе тіло рослини. Ці меристеми збе- , • ІІ. і н > І іс я тривалий час, тобто протягом усього життя рослини і їсикііх рослин до тисячі років). Похідні ініціальних клітин ді- ііііч обмежено. Це характерне для основної меристеми конуса ;і×м і аммм. Нижче конуса наростання на ранніх етапах розвитку •ч і ніш..... ргаіііму утворюється прокамбій. Це первинна лате-



\\,чї. >ч. Конус наростання стебла в поздовжньому розрізі:

м-оіщ по.іьовии 1 — ініціальна (верхівкова) клітина; 2-5 — сег- "іі пі, які віддаляються послідовно; в — зачаток листка; 7 — зачаток і\ м.ікн; о — водяна сосонка / — туніка. 2-3 — корпус, 4 — зачатки листків.

ральна меристема, клітини якої є похідними апікальних меристем. Під час ділення їх формується первинна провідна тканина — флоема і ксилема.

Диференціація прокамбію у первинні тканини відбувається по-різному. Тому вважають, що прокамбій у тілі рослин набуває обрисів тієї провідної тканини, яка згодом із нього утворюється. Так, у одних рослин він утворює суцільний циліндр, у інших — порожнистий циліндр або розташовується окремими прокамбіальними тяжами. Інколи прокамбій відносять до апікальних меристем, бо виникає він дуже рано і розташований майже в конусі наростання.

Перицикл (від гр. *peri* — біля, *kyklos* — круг) — первинна латеральна меристема. Вона складається з клітин паренхімного типу і розташована у зовнішньому шарі центрального осевого циліндра. Тривалий час вважали, що перицикл є лише у коренях. Тепер відомо, що він зустрічається також і в стеблах. Перицикл, як правило, розташований вузькою смужкою в один ряд клітин і дуже рідко у кілька рядів клітин. З перициклу формуються бічні корені, можуть формуватися фелоген і механічні тканини.

Інтеркалярна меристема — активно ростуча зона, віддалена від апікальних меристем. Слово інтеркалярний указує на те, що тканина розташована так, ніби вона вставлена між зонами, диференціація тканин у яких уже більш-менш закінчена. Найбільш досконало вивчені меристеми, які знаходяться у міжвузлях багатьох однодольних, особливо злаків. Вважають, що інтеркалярно наростають і черешки листків, тичинкові нитки та основа зав'язі.

У дводольних та голонасінних рослин виникають вторинні латеральні меристеми. Це камбій та фелоген (від гр. *phellos* — корок, *geppao* — народжую). Камбій формується досить рано, але вважається вторинною тканиною. Він утворюється на такому етапі розвитку рослинного організму, коли вже відбулася диференціація та спеціалізація тканин, тобто сформувалися постійні тканини. Первинні ж тканини діють тоді, коли спеціалізація ще не відбулася.

Камбій — латеральна (бічна) меристема, яка утворює вторинні провідні тканини — флоему і ксилему. Камбій розташований між флоемою і ксилемою. У стеблах та коренях він часто має форму циліндра. Інколи камбій має вигляд окремих смужок у стеблах, черешках та жилках листків, які мають вторинний ріст. Камбій буває *пучковий* і *міжпучковий*. Пучковий камбій утворюється з прокамбію та перициклу, а міжпучковий виникає з паренхімних тканин первинних серцевинних променів, що не втратили меристематичної властивості. За рахунок діяльності камбію рослини ростуть у товщину, тому що утворюються елементи вторинних провідних тканин — флоєми та ксилеми, які активно розростаються.

Учлиген, або *корковий камбій*, — вторинна латеральна меристема, яка утворюється з живих паренхімних тканин, а у деяких рослин формується з живих епідермальних клітин. Це одношарова ірпа тканина, яка представлена клітинами прямокутної форми. І КЛЕНТИ, утворені фелогеном, розташовуються радіальними рядами у напрямку до периферії стебла. З фелогену формується периферіальна — вторинна покривна тканина, яка знаходиться на стеблах, листках, плодах, частинах квіток.

Гішеви, або *травматична меристема* формується при заживанні поранених тканин (ран). Вона утворюється з живих паренхімних клітин і капни, які у місцях пошкоджень набувають метастематичного характеру. Це можна спостерігати при розмноженні рослин при садженні та щепленні. У місцях надрізів заживання ран розкладається з активного поділу паренхімних клітин, які розташовані в межах ран або у самій рані. У результаті поділу паренхіми в усіх напрямках (вгору, вниз, вліво, вправо, вперед, назад) відбувається вплив, який ще має назву *калюс* (від лат. *callus* — шип, мозолисте тіло), або *мозолисте тіло*. Часто з його клітин утворюються спеціальні тканини, що зумовлює утворення корки, за допомогою якої відбувається заживання ран.

НАПРЯМКИ ПОДІЛУ КЛІТИН МЕРИСТЕМИ

У рослин клітини діляться не в певній послідовності. Це не є неупорядкованим. Апикальна меристема організована ціло, у якому поділ та ріст окремих клітин відбувається відповідно із загальними закономірностями, і характерна зовнішньої форми. В одних частинах апексу клітин рідко та досягають значних розмірів, в інших — активно діляться дрібними. Клітини в апексах діляться в різних площинах або напрямках під час об'ємного росту.

Напрямок поділу клітини (радіальному) напрямку поділу клітини здійснюється прямим кутом до поверхні органа. Периклінальний поділ клітин відбувається паралельно до поверхні органу. Це характерно для латеральних меристем. Для органів цитоплазматичними (кореня, стебла) замість терміну периклінальний називають термін тангентальний напрямок поділу клітин.

При диференціації меристеми спостерігається симпластичний характер росту клітин. Оболонки сусідніх клітин не зсуваються одна відносно одної. Такий узгоджений характер плазматичних зв'язків між ними (плазменгізм), які створюють одну живу систему симпласт. Узгоджені оболонки сусідніх клітин не зсуваються одна відносно одної, називають *симпластичним*. Інколи спостерігається *импрювання* (від лат. *intrudere* — вдавлювати) ріст, при якому оболонки зсуваються одна відносно одної, а їхні оболонки зсуваються одна відносно одної.

ються одна по одній. Так можуть виникати прозенхімні клітини, у яких довжина значно перевищує ширину.

Гістогени: протодерма, основна меристема, прокамбій. У конусі наростання на значній відстані від верхівки органа, внаслідок різних напрямків поділу та диференціації клітин, утворюються різні типи первинних меристем: протодерма, основна меристема та прокамбій. Зовнішній периферичний шар клітин конуса наростання стає протодермою. Вона складається з щільно зімкнених між собою клітин. Із протодерми формується первинна покривна тканина — епідерма. Під протодермою залягає основна меристема, її клітини порівняно великі, паренхімного типу, здатні ділитися у різних напрямках. У результаті поділу їх утворюються також паренхімні клітини.

Серед основної меристеми диференціюється прокамбій, або десьмоген. Прокамбій диференціюється у двох напрямках — вгору і вниз, а поділ клітин відбувається в кількох напрямках. У результаті цього утворюється тяж, який відрізняється від навколишньої меристеми меншими поперечними і більшими поздовжніми розмірами клітин. Поперечні стінки їх стають похилими, і клітини у прокамбіальному тяжі набувають прозенхімної форми: їхні кінці стають однобічно або двобічно загостреними. Деякі клітини видовжуються ще й з допомогою ковзного росту. Потім клітини прокамбію диференціюються у постійні тканини провідної та механічної систем. У цьому тяжі можуть утворюватися гістологічні елементи обох систем або однієї з них.

АСИМІЛЯЦІЙНІ ТКАНИНИ

Для автотрофних рослин характерний процес фотосинтезу, або асиміляції, який полягає в утворенні на світлі вуглеводнів з виділенням кисню. У рослин він здійснюється спеціальними тканинами, які називають *асиміляційними*. Інколи спеціалізовані фотосинтезуючі тканини називають *хлоренхімою*, або *хлорофілоносною паренхімою*, якщо вони розташовані у листках. Асиміляційні тканини належать до основних тканин. Ці тканини складаються з клітин, які мають тонку целюлозну оболонку та розвинену центральну вакуолю. Цитоплазма звичайно знаходиться у пристінному шарі, де розташовані всі органи: ядро, мітохондрії, ендоплазматичний ретикулум, рибосоми та хлоропласти з добре розвиненою тилакоїдною системою. Хлоропласти звичайно розташовані одним шаром уздовж стінок клітин. Вони мають здатність рухатися. В асиміляційній тканині спостерігається активний та пасивний рух хлоропластів. У деяких випадках збільшення поверхні пристінного шару цитоплазми та відповідно й кількості хлоропластів у клітині досягається тим, що оболонка утворює

моршки, які мають вигини усередину клітини, наприклад у хвоїнках сосни. Хлоропласти розвиваються одночасно з розвитком І літин хлоренхіми. Загальний об'єм хлоропластів становить 70—80 % усього об'єму протопласта дорослої клітини. Після того як фотосинтез досяг максимуму в дорослих клітинах, відбувається поротний процес (руйнування тилакоїдної системи), що зумовлює старіння пластид. Формуються хлоропласти протягом 5—10 і пін, а тривалість їхнього життя неоднакова, наприклад у трав та листопадних дерев — один вегетаційний період, у вічнозелених рослин — кілька років.

Асиміляційна тканина у тілі рослин розташована під покривною тканиною-епідермою (тоненькою прозорою шкірочкою), що забезпечує освітлення та газообмін. Великі міжклітинники у хлоренхімі полегшують циркуляцію повітря. Зелені пластиди зумовлюють зелений колір листків, молодих пагонів, недозрілих плодів і деяких частіш квіток (квітоніжок, чашечок, маточок). В окремих шшадках хлоренхіма утворюється в коренях, доступних ні ічу (у повітряних коренях, коренях водяних рослин). Інші хлоренхіма розташована в глибині стебла, під механічною і кашурою або навколо провідних пучків. Вважають, що в такому ішадку головне її значення не синтез вуглеводнів, а виділення місімо. І ен кисень використовується в процесі дихання внутрішніми тканинами стебла, насамперед живими клітинами провідних пучків. І ен під інтенсивності дихання залежить інтенсивність процесу іємня речовин по флоємі.

ЗАПАСАЮЧІ ТКАНИНИ

Речовини, синтезовані в рослині, можуть відкладатися, у вигляді мішених. Такі речовини здатні накопичувати всі живі клітини. Мроге у значній кількості вони нагромаджуються у відповідних нас пнах рослин. Такі тканини найчастіше називаються *паренхіма* або *основними*. Вони складаються з клітин, у яких довжина і перевищує ширину. Звичайно, це групи клітин, які є основою Р'к, пінного організму. Всі інші тканини занурені в паренхіму.

У всі егативних органах однорічних рослин не буває значних ні ікладені, запасних речовин. Багаторічні рослини нагромаджують піпасп поживних речовин у коренях і пагонах, а також у спеціалізованих органах — бульбах, цибулинах, коренеплодах, у плодах і насінні. Ці запаси витрачаються після певного періоду спокою. Запасні поживні речовини накопичуються у спеціалізованих клітинах, які і піріюють запасуючу тканину.

Запасаючі тканини представлені добре вакуолізованими клітинами, у яких є живі протопласти та тонкі первинні оболонки. Інші оболонки деяких клітин запасуючої паренхіми дуже потов-

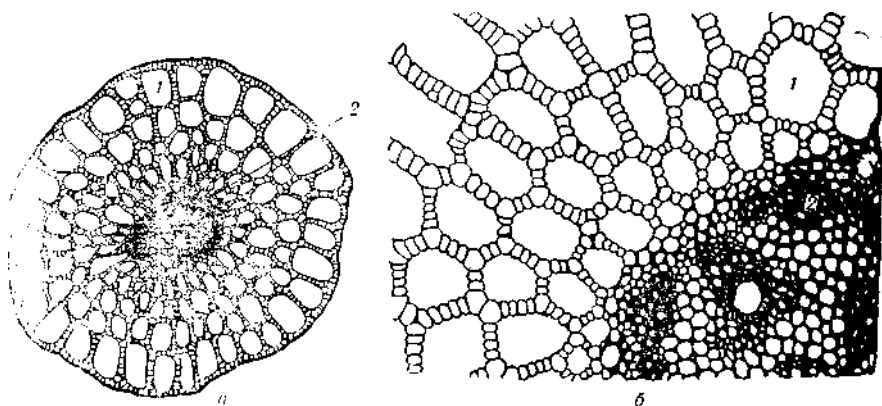
ідені за рахунок відкладень вуглеводнів, особливо геміцелюлози. Вважають, що такі відкладення бувають у клітинах ендосперму фінікової пальми (*Phoenix dactylifera*), кофе (*Coffea arabica*) та ін.

Клітини запасуючої паренхіми синтезують та накопичують різні запасні речовини. У тому самому протопласті можуть відкладатися речовини кількох типів. Ці речовини розчинені у клітинному соці або містяться в цитоплазмі у вигляді включень твердої або рідкої консистенції. Це можуть бути крохмальні зерна, білкові гранули, кристалоїди, краплини олії. У клітинному соці розчинені цукри та інші вуглеводні, аміді та білки. Так, у клітинному соці коренеплодів буряків і лусок цибулі в розчиненому стані перебувають аміді, білки та цукри. Для бульб картоплі та кореневищ багатьох рослин характерна наявність амідів і білків у клітинному соці, а крохмалю — у цитоплазмі. Білкові гранули та крохмальні зерна зустрічаються в цитоплазмі паренхімних клітин сім'ядолей квасолі, гороху, сочевиці. Білкові гранули та олія містяться також у клітинах ендосперму рицини та ін. До найбільш поширених запасних поживних речовин належить крохмаль. Він зустрічається у паренхімних клітинах кори та серцевини, у деревній та луб'яній паренхімі, у кореневищах, цибулинах, плодах.

Паренхіма може бути дуже вузькоспеціалізованою як водозапасаюча тканина. Це особливо характерне для сукулентів. Клітини водозапасаючої тканини мають тонкі целюлозні оболонки, живі протопласти, які розташовані у пристінному шарі клітини, та вакуолі. Такі клітини насичені водою. Вони витягнуті у довжину подібно палісадному мезофілу і розташовані у листках і стеблах. У підземних запасуючих органах спеціалізованої водозапасаючої тканини не буває. Проте якщо в них міститься крохмаль та інші запасні поживні речовини, то спостерігається і висока насиченість їх водою.

АЕРЕНХІМА

Паренхімну тканину, в якій розвинені міжклітинники значних розмірів, називають аеренхімою. У такій тканині на перше місце виступає функція вентиляції. Аеренхіма добре розвинена у болотяних та водяних рослин. В одних випадках великі паренхімні клітини утворюють перемички, між якими розташовані великі порожнини, заповнені повітрям, наприклад у комишу озерного (*Scirpus lacustris*). В інших випадках дрібні паренхімні клітини розташовані ланцюжками і оточують повітряну порожнину (мал. 39), як це характерно для рдесника блискучого (*Potamogeton lucens*). Призначення аеренхіми — забезпечення коренів киснем, у деяких випадках — листків вуглекислим газом, а також забезпечення плавучості рослин.



Лист .) Іудшіп сісПла рдесника при малому (а) та великому (б) збільшен-
нях:

/ — аеренхіма; 2 — провідні пучки.

ПОКРИВНІ ТКАНИНИ

Покривні тканини покривають всі вегетативні та генеративні частини рослин. Вони різноманітні за будовою та походженням і виконують різноманітні функції. Покривні тканини регулюють втрату води рослиною від надмірного випаровування води, під температурних коливань, механічних впливів, від проникнення організм паразитів і збудників хвороб.

Всі покривні тканини, залежно від меристем, які їх утворюють, поділяються на первинні, вторинні і третинні. До первинної покривної тканини належить *епідерма* (від гр. *epi* — над, *derma* — шкіра), до вторинної — *перидерма* (від гр. *peri* — навколо, *derma* — шкіра), до третинної — *кірка*.

Епідерма виникає із зовнішнього шару апікальної меристеми (протодерми) у конусі наростання пагона. Вона покриває листки і молоді пагони. На зміну епідермі з вторинних меристем формуються *перидерма*, а з перидерми — *кірка*, або *рутидом*.

ЕПІДЕРМА

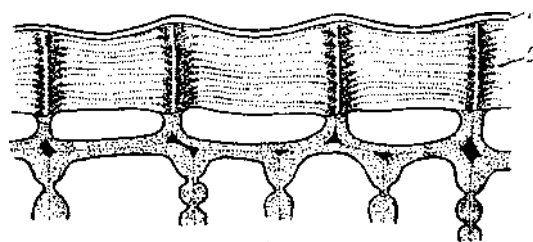
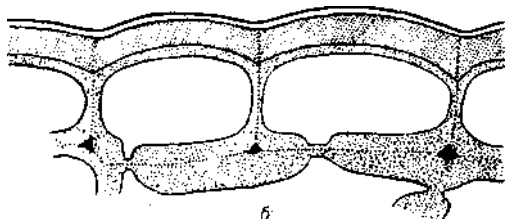
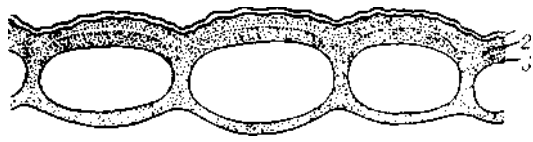
Це жива покривна тканина, первинна за походженням, яка виконує ряд функцій. За зовнішнім виглядом це тонка і прозора шкірочка, яка, як аравило, розташована в один ряд клітин на молодих пагонах, квітках і плодах. Епідерма виникла у рослин дуже давно і еволюціонувала як захисна тканина в умовах виходу рос-

лин на сушу. Вона спеціалізувалася у рослин у зв'язку із життям у повітряному середовищі. Без епідерми неможливе існування вищих суходольних рослин. Їх тіло існує в стані безперервного обміну речовин і не може бути повністю ізольованим від зовнішнього середовища. Завдяки особливим структурним особливостям епідерми здійснюється винятково чутлива і ефективна регуляція газообміну, транспірації (випаровування води живими тканинами) та забезпечується виконання нею захисної функції! Клітини епідерми щільно зімкнені між собою (крім продихових щілин). Вони мають ряд пристосувань, які захищають організм від втрати води, до яких належить, зокрема, наявність кутикули, воскового нальоту, трихом. Епідерма захищає рослину від проникнення патогенних організмів, а внутрішні тканини від механічних пошкоджень, а також надає органам міцності. Крізь епідерму можуть виділятися назовні ефірні олії, вода та солі. В окремих випадках епідерма може функціонувати як всмоктуюча тканина.

Крім того, епідерма бере участь у синтезі різних речовин, у русі листків та в сприйманні подразнень.

Епідерма — складна тканина. До її складу входить ряд морфологічно різних клітин: 1) основні клітини епідерми; 2) "замикаючі" клітини придихів; 3) бічні клітини продихів; "Т-ДРІ" ми, тобто похідні епідермальних клітин у вигляді виростів волосків. Замикаючі клітини та бічні клітини становлять продишні апарати.

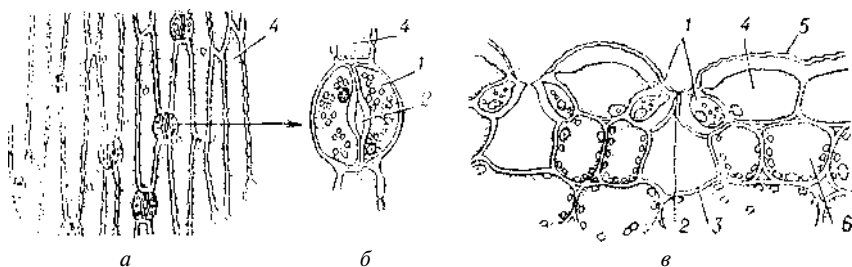
Вивчення клітин епідерми їх треба розглядати з поверхні та на розрізах, зроблених перпендикулярно до поверхні органа. Бічні стінки (антиклінальні, тобто направлені перпендикулярно до поверхні органу) по до поверхні органу (наприклад, до верхньої поверхні стебла) мають особливу будову. Вони мають особливу будову, яку можна побачити на зображенні 4. Клітини епідерми мають особливу будову, яку можна побачити на зображенні 4.



Мал. 40. Епідерма на поперечному зрізі: а — листки гвоздики; б — стебла ннпейпта; в — стебла клейні: / — кутикула. 2 — кутикулярні про- шарки; 3 — ЗСИППВЯ нл.гпло.ипп ооолсчкч

мі. Це підвищує міцність епідерми. Зовнішні стінки товщі від апікальних та внутрішніх і складаються з целюлози та пектинових речовин, а зовні вкриті кутикулою (мал. 40). До останнього часу вважали, що кутикула — це однорідна маса кутину. Проте останніми дослідженнями на рівні електронної мікроскопії доведено, що вона неоднорідна. В середині кутикули є прошарки рослинного воску. Віск може виділятися також і на поверхню кутикули у вигляді лусочок, паличок та інших структур різної форми та форми. На листках капусти та плодах сливи такий віск утворює тонкий наліт, який можна досить легко зняти з поверхні. На межі кутикули та целюлозного шару знаходиться прошарок пектинових речовин, які безпосередньо пов'язані з пектиновою речовиною середньої (міжклітинної) пластинки. Кутикули пронизують тонкі розгалужені каналці, які зв'язані з пектиновими прошарками та гістолітичним пектином (мал. 41). Вважають, що каналці функціонують, як транспортні ходи для проникнення речовин із середини клітин і повні. Товщина кутикули, наявність і розподіл воску і пектинових речовин у стінках визначають важливі властивості епідерми: проникність для розчинів і газів, протидію хвороботворним організмам тощо. Особливості кутикули полягають ще і в тому, що в певному стані вона більш проникна для рідин і газів. При підшуванні її проникність дуже знижується.

Структура клітин епідерми змінюється у процесі життєдіяльності рослин і залежить від віку рослини, умов її життя, наявності жимієч протопластів. Таким чином, усі свої функції епідерма може виконувати доти, доки вона жива. Кутин і віск — продукти її діяльності живих протопластів клітин епідерми. Протопласти в основних клітинах епідермальної тканини займають пристійне положення. У них завжди є ядро, ендоплазматичний ретикулум, високоактивний апарат Гольджі, що свідчить про енергійну життєдіяльність. Хлоропласти у таких клітинах зустрічаються рідко.



Мал. 41. Епідерма листка півників:

а — довгий розріз з поверхні; б — продиховий апарат; о — поперечний розріз; / — замкнені клітини продиху; 2 — щілина продиху; 3 — повітряна порожнина; 4 — клітини епідерми; 5 — кутикула; 6 — клітини мезофілу листка.

ються дуже рідко. Якщо вони присутні, то в стромі клітин слабо розвинена сітка внутрішніх мембран. Ці клітини, як правило, вакуолізовані.

Клітини епідерми дуже різноманітні, якщо їх розглядати з поверхні. Це можуть бути клітини неправильної форми зі звивистими краями або многокутники чи прямокутники тощо. Форма клітин епідерми часто буває різною навіть на одній листовій пластинці. Так, у деяких дводольних рослин верхня та нижня епідерма відрізняється за формою клітин. Навіть ті клітини, які знаходяться над жилками листків, мають відмінність.

Особливість будови епідерми (обриси, будова продихових апаратів, типи волосків) використовуються у систематиці рослин як додаткові таксономічні ознаки.

Інколи епідерма складається з кількох шарів клітин. При утворенні багат шарової епідерми протодерма ділиться кілька разів паралельно поверхні листка. Такий тип епідерми характерний для тропічних рослин, які живуть в умовах нестійкої забезпеченості водою (фікуси, паперомії тощо). Вважають, що багат шарова епідерма виконує і водозапасаючу роль.

ПРОДИХИ

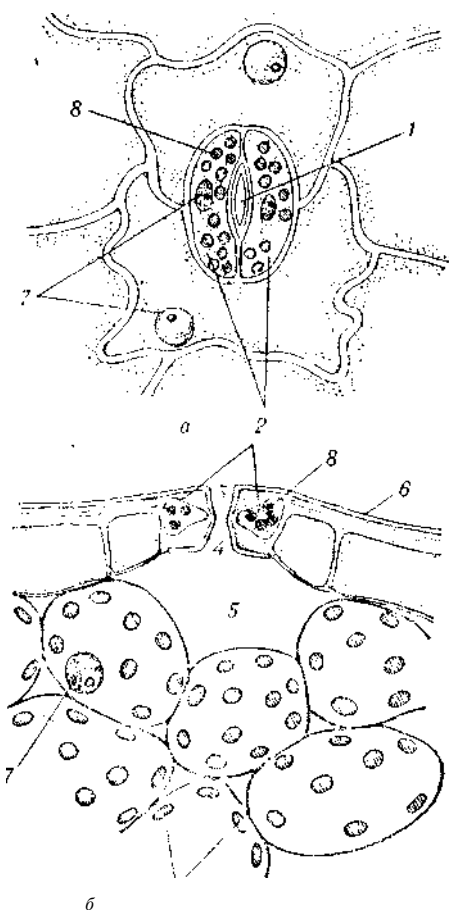
I Продихи складаються із замикаючих клітин, центральної продихової щілини та побічних клітин. Замикаючі та побічні клітини становлять продиховий апарат* Продихові апарати розташовані серед основних клітин епідерми у певному порядку та кількості, що відповідає особливостям виду рослин. Залежно від кількості та взаємного розташування побічних клітин розрізняють різні типи продихових апаратів (мал. 42).

Замикаючі клітини продихових апаратів мають свої особливості у будові. Ці клітини завжди вакуолізовані. Протопласти знаходяться у пристінному шарі. Інколи вакуолі роз'єднані на окремі сегменти за допомогою цитоплазматичних тяжів. У протопласті міститься ядро, яке може бути витягнутим вздовж стінки клітини, та значна кількість хлоропластів з добре розвинутою сіткою внутрішніх мембран, що свідчить про фотосинтетичну активність їх. Крім того є мітохондрії, ендоплазматичний ретикулум, диктіосоми. Особливу будову мають оболонки замикаючих клітин продихових апаратів. Вони мають топку структуру зовні пі нерівномірно потовщені з середини, тобто з боку центральної продихової щілини. Якщо розглядати продих у поперечному розрізі, то з боку центральної продихової щілини видно нерівномірно потовщені оболонки, які утворюють виступи та заглибини. Виступи утворюють так звані ключики, між якими знизу та зверху є заглиблення, які формують передній та задній дворики. Між перед-

Пів і заднім двориком є потовщення, що формує центральний продиховий хід. Під замикаючими клітинами міститься ідидродихова порожнина. Па «особливого розташовані маклчфібРИЛИ ДЕЛЮЛОЗИ у ЗЕМІ-І.;ЮЧИХ клітинах продихових і каратів. Вони орієнтовані ; і'ювж та поперек клітин. Всі І, особливості⁴^ будові замикаючих клітин 'відіграють зна-ну роль при регуляції відкри-; ; ! f Ш я та закривання продихів. "ікіщо продпхп відкриті, тс; рапсірлція відбувас-тьс як, кібн епідерми не було зовсім.

Мехлпзм руху замикаючих І.ШШ різний, але завжди по- "ч ;'іініі І особливостями по-ичіЦейе, іХньої оболонКП, які мі ш.іча іЮ"11. мстіі іміпп формі і. 11 іпуп нрп т'іімі п об'єму і рп 11 .л \ п.шиі і іКІ.ЮШКН. Зміна (<и)ї му і. Ш:Ш продихового аиа-Г.Ш.І підоу илс ті,с я внаслідок шиї концсії грації осмотично іпо'іііі речовини. Вважають чп \theta кліпшіі активно (проти і'лдїєпта копцеп грації) відтя-\ "мі, від оточуючих к.чітїш іо- і калію, що спричинює під-вищення осмотичного тиску в нї\, збільшення об'єму за ра-уіюк всмоктування води. Зво-мпніпі підтік іонів відбуваєть-н пасивно, тобто за градієн-ті концентрації, тоді вода ви-> тип. із замикаючих клітин.

• мм їх зменшується — і продихова щілина закривається. Зміна тургору в замикаючих клітинах залежить також і від •'• Ілеводів, нагромаджених хлоропластами цих клітин. При зцу ' .топанні первинного крохмалю в продихових клітинах підвищу ; ; іі-я концентрація клітинного соку, а звідси і всмоктуюча сила по її зумовлює відкривання продихів.



Мал. 42. Про; и епідерми листка чеб-рецю:

а — на поперечному зрізі / — продихова щілина; 2 — замикаючі клітини продихової щілини; 3 — передній дворик; 4 — задній дворик; 5 — порожнина; 6 — кутикула; 7 — ядро з ядрцем; 8 — хлоропласти.

Кількість та розподіл продихів на одиницю поверхні варіює залежно від виду рослин та умов їх життя. У більшості наземних рослин продихи розташовані з нижнього боку листка, але вони можуть бути і на верхній епідермі. У рослин лук, лісу та у сільськогосподарських культур кількість продихів коливається від 100 до 700 на 1 мм² поверхні листкової пластинки. У посухостійких рослин продихи глибоко занурені у тканини. Їхні розміри незначні, але кількість на одиницю поверхні велика. Утворення продихів залежить від інтенсивності освітлення. Так, соняшник, вирощений у затінку, має 140 продихів на 1 мм² поверхні листкової пластинки, а при інтенсивному освітленні — до 220. У водяних рослин продихи мають спрощену будову. Щілина їх не поділяється на передній та задній дворики, а у вигляді лійки відкривається у підпродихову повітряну порожнину листка. Така будова продихів є наслідком редукції (спрощення), що пов'язано з життям їх у водному середовищі.

ТРИХОМИ

Клітини епідерми утворюють зовнішні вирости різноманітної форми та будови, які можуть мати вигляд сосочків, гачечків, горбочків, лусочок, волосків та виконувати різноманітні функції (мал. 43).

Покривні трихоми бувають одноклітинними та багатоклітинними, простими лінійними, розгалуженими або зірчастими. Прості волоски бувають на епідермі багатьох рослин. Вони найчастіше відокремлені від клітин епідерми поперечною перегородкою. Клітина волоска залишається живою недовго, потім відмирає, а її порожнина заповнюється повітрям. Волоски утворюють повстистий покрив на листках, стеблах. Такий покрив відбиває сонячні промені, створює своєрідний мікроклімат поблизу листкових пластинок, тим самим захищає тканини листка від перегріву та зменшує транспірацію. Часто волоски вкривають листок з нижнього боку, де розташовані продихи. На стеблах волоски розташовані у певному порядку, наприклад, на нижній частині стебла губоцвітих, тощо. Форма трихом різноманітна, але є сталою і типовою для відповідних видів, родів і навіть родин. Тому ознаки будови трихом, розташування їх використовують у систематиці рослин.

У деяких рослин волоски утворюються на покривах насіння (у бавовнику, тополі та ін.). У бавовнику трихоми мають значну довжину (від 10 до 60 мм) і складаються з целюлози, яку використовують у народному господарстві. Серед шорстколистих, кропизових тощо, є рослини, оболонки волосків яких пройняті кремнеземом або вапном. Такі волоски стають дуже шорсткими і захищають рослину від поїдання тваринами.

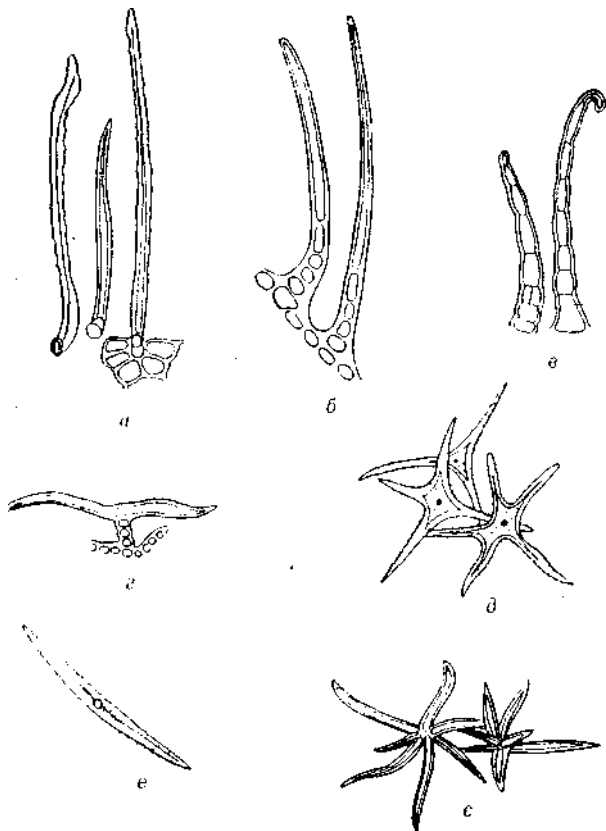


Рис. 44. Прості волоски:

а - ірис; б - ірис; в - хрестовий корінь; г - полигон; д - грицики; е - бузок; ж - дивина.

Багатоклітинні розгалужені волоски властиві багатьом рослинам, наприклад дивині, яблуні, канатнику, майже всім представникам родини губоцвітих та ін. Вони, як і прості волоски, на листі і в'ючись утворюють повстистий шар, який захищає рослину і надмірного випаровування та перегрівання.

Залозисті волоски характерні для представників первоцвітих, рапівих, коноплевих, айстрових та ін. Це багатоклітинні волоски. Вони складаються з ніжки та круглої голівки. Форма їх різноманітна. Клітини залозистих волосків живі, вивонені іонлазною, мають велике ядро. У них утворюються ефірні олії і смоли. Секрет залозистих волосків виділяється у простір між оболонкою кутикулою, причому кутикула розтягується і тріска-

ється. Інколи кутикула регенерує. Після цього знову нагромаджується секрет, а інколи волосок дегенерує після одного акту ескреції.

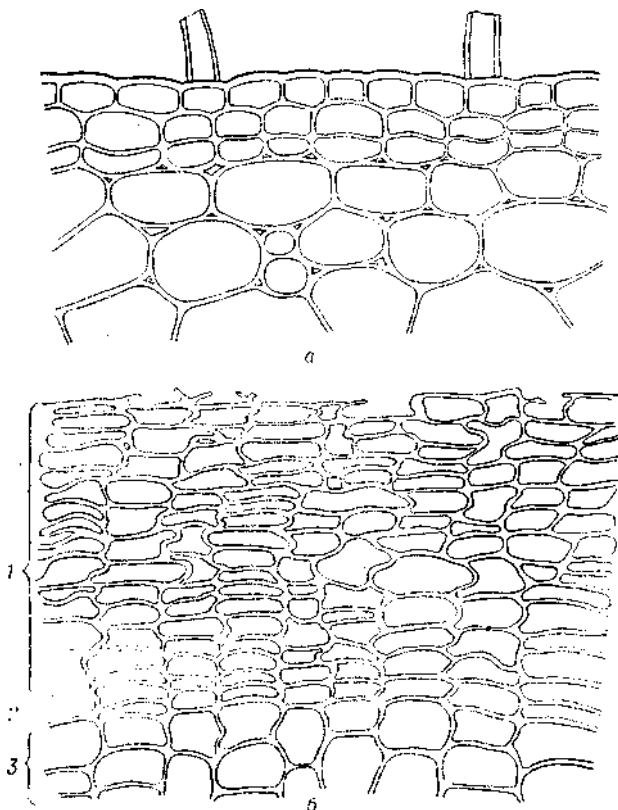
Жалкі волоски при основі мають групу клітин та спеціалізований апарат для звільнення жалючої речовини. Кожен волосок подібний до тонкої капілярної трубочки, просякнutoї карбонатом кальцію на нижньому кінці та кремнеземом на верхньому. Нижній пухирцеподібний кінець трубки занурений у клітини епідерми. На верхньому кінці трубки є голівка, яка зламується, якщо волосок дотикається до будь-якого предмета. Після відламування голівки залишається гострий край, який легко проколє шкіру людини або тварини, а вміст трубки виливається у виразку, спричинюючи подразнення шкіри. Таку будову мають жалкі волоски кропиви. Жалкий сік кропиви дуже складний. Він містить мурашину кислоту, гістамін.

Шипи, або емергенци,— вирости епідерми та клітин глибшого шару, розташованого під епідермою, їх називають *клітинами субепідерміальної тканини*. Це здрев'янілі утворення, гачкуваті або загострені. Найчастіше вони виконують захисну функцію, а інколи і функцію поширення плодів та насіння. Шипи характерні для стебел малини, шипшини, плодів каштану, дурману, рицини. Емергенци розташовані на органах звичайно неупорядковано (безладно). Шипи епідермального походження при відокремленні їх від органа відділяються разом з епідермою, не пошкоджуючи внутрішніх тканин, їх слід відрізнати від колючок, які утворюються як результат метаморфози вегетативних органів (у глоду, дикої груші, дикої яблуні). Колючки можна відокремити від органів рослини лише з пошкодженням внутрішніх тканин.

ПЕРИДЕРМА

Перидерма—захисна тканина вторинного походження, яка виникає у багаторічних рослин на зміну первинній покривній тканині епідерми. Це складна багатошарова та багатофункційна тканина, утворена комплексом клітин, різних за будовою та функціями (мал. 44). До складу перидерми входять: а) ϕ елементі або корок; б) фелоген, або корковий камбій; в) фелодерма⁷ о-корк⁶ва паренхіма^Гтеридерма захищає рослину від втрат вологи, різких коливань температури (терморегуляція), проникнення хвороботворних мікроорганізмів. Крім того, клітини корка виконують механічні та інші функції.

Корок — багатошарова тканина, яка виконує головну свою функцію, коли її клітини перебувають у мертвому стані. Корок утворюється за рахунок ділення меристеми (коркового камбію,



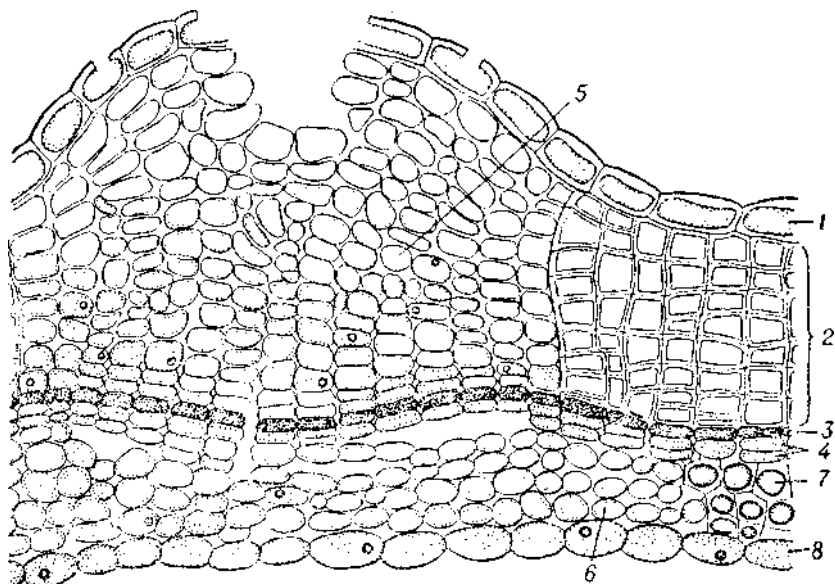
Мал. 44. Перидерма герані:

a — поперечний зріз молодого стебла герані; *б* — поперечний зріз стебла герані: 1 — корок; 2 — фелоген; 3 — фелодерма.

бо фелогену), внаслідок тангентального поділу його клітин. На ювш під фелогену відкладаються клітини, які внаслідок спеціалізації формуються в корок. Спочатку ці клітини вакуолізуються, і живі протопласти їх виробляють речовину суберин, який є компонентом вторинної клітинної оболонки. Процес суберинізації (екорковінія) призводить до відмирання клітин, бо скорковіла шкілонка не пропускає поживних речовин і води. Такі клітини заїк ішпоються повітрям і виконують захисні функції. Клітини корка і формою і розмірами подібні до клітин фелогену. Вони щільно розташовані одна над одною. Щільне розташування та наявність поїітря у клітинах корка зумовлюють високі ізоляційні властивос-

ті цієї покривної тканини. У деяких рослин мертві клітини корка можуть чергуватися з шарами живих клітин, які злегка корковіють. На п'ятирічних та старіших за віком гілках берези тонкостінні клітини заповнені бетуліном— речовиною, яка надає їй гілкам білого забарвлення. З часом клітини корка на стовбурах руйнуються, а бетулін висипається. У багаторічних деревних рослин клітини корка зазнають деформації, розтягуючись внаслідок приросту стовбура у товщину, а також сплющуються в радіальному напрямку. Оскільки вони мертві, то при деформації відбувається розтріскування та злущування клітин іззовні. Одночасно із середини вони відновлюються утворенням нових клітин.

Фелоген закладається у більшості дерев та кущів па однорічних пагонах у кіпці вегетаційного періоду на зміну епідермі. Формування перидерми розпочинається із закладання фелогену. Він може виникати з клітин епідерми шляхом тангентального поділу їх, проте, частіше фелоген виникає в субепідермальном шарі (у клітинах, безпосередньо розташованих під епідермою). Інколи фелоген формується у більш глибоких шарах кори. Клітини фелогену починають ділитися, відкладаючи назовні клітини корка, а до центру— клітини фелодерми. У бік корка фелоген ділиться частіше. Тому шарів клітин корка значно більше, ніж фелодерми.



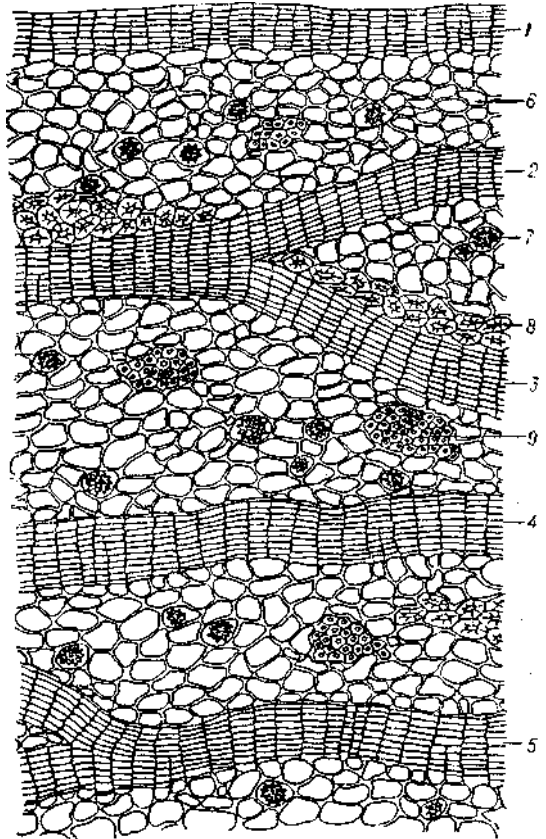
Мал. 45. Сочевички гілки бузини чорної на поперечному зрілі:

/ ~ епідерма; 2 — корок; 3 — фелоген; 4 — фелодерма; Л — шпикошкіючі клітини;
 Б --- паренхіма первинної кори; 7 — коленхіма; 8 — ендодерма.

Фелодерма — жива паренхімна тканина, яка утворюється внаслідок ділення фелогену. Клітини фелодерми мають хлоропласти і ; іатні фотосинтезувати. Вважають, що фелодерма живить фело-

Сочевички — отвори, що формуються у неридермі та за допомогою яких відбувається газообмін (мал. 45). При утворенні сочезчки під деякими продохами в епідермі починають інтенсивно ді- ійтися клітини і утворюється фелоген. Потім фелоген до поверхні • іргана продукує клітини, які розташовані між собою пухко. На- вівіають їх *виповнюючими клітинами*. Під тиском виповнюючих клітин корок тріскається, утворюючи вхід до сочевички, завдяки -ікому відбувається газообмін і випаровування води. На поверхні

молодих пагонів соче- іаїчкн мають вигляд невеликих горбочків, які найчастіше розта- шовані певнорядкова- ііі). У настанням холо- пи фелоген відкладає піт виповнюючою тка- ниною шар замикаю- чи \ клі мій, ЯКІ закри- шім М. У W I Т O П П С П М І і. п І Ш к. і і и и п час і ко іні ск і рко і і м і і а між ' о і ю і о Ш І Ь Н О З І М К І ю і і і Навесні шар зами- каючих клітин розкри- ши і і с я під піском по- ію і норенпх ншіошпо- ю'іх клітин. Форма та Го і га шукання сочевп- Ч'ї < у різних рослин мо- к.\ і і > бути різними. У П П С З П попи витягнуті и горизонтальному на- прямку у вигляді чор- них стрічок у покрив- ній тканині, у кленів ' иченпчкп витягнуті г- l ю і / к стебла, у бузи- ни нони розкидані по і і с і і . і у і мають Є Л П П Т И Ч - П \ форму. У Д Е Я К И Х п і в ч п п П І М П И И П О І , [М К . І Ш І , Наприклад у



Малу 46. Будова кірки дуба:

1 — S — перидерма; 6 — мертва корова паренхіма.
7 " — ДРУЖІ; * — кам'яністі клітини; 8 — склореї- хічні волокна.

винограду, сочевички не утворюються. Стебла таких рослин щороку звільняються від покривної тканини. Тоді вся поверхня стає проникною для повітря.

КІРКА, АБО РИТИДОМ

У більшості деревних рослин у результаті багаторазового на шарування перидерм утворюється кірка, або ритидом (мал. 46). Це мертва тканина, майже непроникна для газів, води та поживних речовин. У яблуні вона утворюється на 6—8-му році, у граба — через 50 років. На зовнішній вигляд кірка — дірчаста, тріщинувата тканина. Тріщини в ній утворюються під тиском новоутворених тканин з середини стебла та внаслідок відмирання клітин корка. Кірка утворюється в результаті щорічного закладання нових шарів фелогену та формування з них щорічних перидерм. Мертві тканини кірки не можуть розтягуватися і тому розтріскуються досить глибоко до живих тканин. Кірка — значно міцніша покривна тканина, ніж корок, тому краще і виконує захисну функцію. Вона захищає стовбури та багаторічні гілки від випаровування води, вимерзання, весняних опіків, проникнення паразитів, обгорання при лісових пожежах, від пошкоджень гризунами та ін. У народному господарстві кірку використовують для добування дубильних речовин, дьогтю тощо.

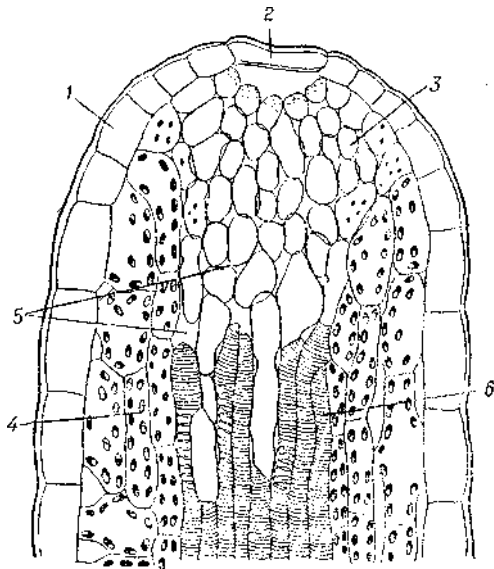
ВИДІЛЬНІ ТКАНИНИ

Видільні тканини дуже різноманітні за будовою та розташуванням у тілі рослин. Клітини продукують багато речовин, які є побічними продуктами метаболізму. Ці речовини не використовуються рослиною і часто видаляються з неї. Існує кілька типів секреторних структур. Вони можуть знаходитися як зовні, так і всередині організму, і відповідно мають назву внутрішніх та зовнішніх секреторних структур. До зовнішніх секреторних структур належать гідатоди, нектарники, трихоми, залозки.

Гідатоди — структури, які виділяють воду та розчинені у ній солі з внутрішніх тканин листка на його поверхню (мал. 47). Найчастіше вони є у рослин, які ростуть у вологих місцях. Гідатоди називають ще *водяними продихами*. Процес виділення краплинорідкої води називають *гутацією* (від лат. gutta — крапля). Вона; відбувається тоді, коли температура ґрунту вища за температуру повітря.

Гідатоди дуже різноманітні за будовою. Вони можуть бути у вигляді секреторних трихом з тонкими клітинними стінками або

"ітп складну будову. Гідаюдн складаються з клітин мсціалізованого мезофілу — *пітеми* (від гр. *epithema* — окришка). Епітема — жи, і паренхімна тканина, що ас міжклітинники з вносо- >жо водопропускною здат- !"тю. Вода, яка виділяеть- ;і гідатадами, трахеїдами ровідних пучків подається і епітсми і по її міжклітин- никах підходить до епідер- мі. В епідермі над епіте- юю є отвір. Гідатада з по- верхні подібна до продуху. І.ІС її ^ а м к кп к - ч і клітини не маки і. (іа міос і і рухатися. Інколи сні ісма оточена скор- копілімі: клітинами, для



Мал. 47. Гідатада листка первоцвіту:

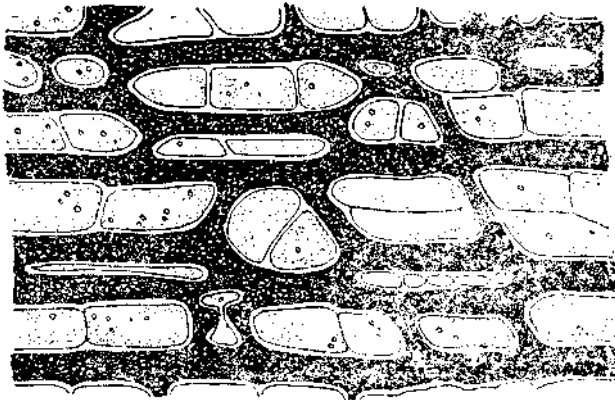
/ - - епідерма листка; 2 - замикаючі клітини водяного продуху; 3 - паренхіма; 4 - клітина і хлоропластами; 5 - міжклітинники; 6 - судини.

• ікп\ характерні потовщен- її і (пояски Каснарі). В де її іі\ рослин і іа, і ІІІ ш не ча К ч і. і-піісїи, і І, і і; І рух;; І.Г.І п' ІІ і. ір\ ;ю аввчнїі- ; ІІ м \ чі- ; кІ: і. іу.

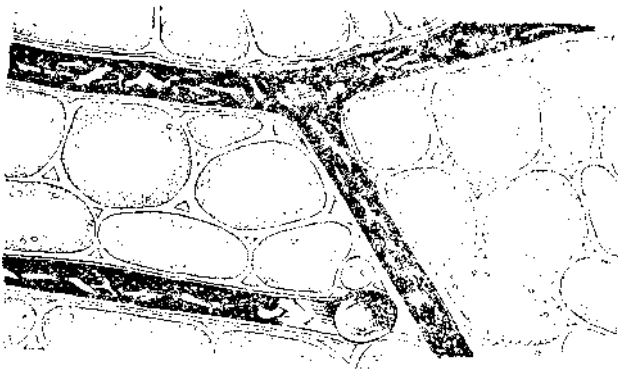
//с/, іііі/ні:<іі група тонкостінних паренхімних клітин, які вирсмі.гаю і, пек; гар (по ;. п і І її розчин цукрів) і виділяють його у зов- і...п < і /g • ішпїп.с. Нектарники розташовані на різних частинах кл...•. їхні К.ІІІПІІІ мало вакуолізовані. У цитоплазмі мало плас- мі і, а іс пюру ІІ с і: г і і и • і м і Гі ендоплазматичний ретикулум, що є оз- іілкою високої фі аолоїі'піої активності. Нектарники можуть мати сїп.гид ямпк, і ШКП якої вкриті залозистим епітелієм, невеликого орбочка, кишеньки та іп. Діяльність їх впливає на розвиток пилку та ріст пилкової трубки.

До іпуїрішпїх секреторних структур належать молочні судини та смоляні капали.

Молочні судини — це система каналців, або ходів, які пропи- сують паренхіму кори стебла або кореня деревних рослин (мал. 18). Характерною особливістю їх є вміст у них молочного соку, який можна бачити па зломі деяких рослин. Це найчастіше рідина молочпо-білого, іноді жовтого або оранжевого забарвлення. Склад молочного соку досить різноманітний. У ньому є запасні по- живні речовини (цукри, амінокислоти, білки) та кіпцеві продукти обміну (алкалоїди, глікозиди, дубильні речовини, каучук, гута-



a



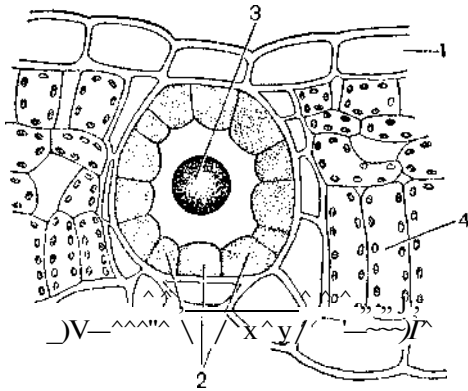
b

Мал. 48. Молочники:

a — нечленисті (у молочаю); б — членисті (у ,;пукаК

перча). Молочні судини бувають членисті та нечленисті. Нечленисті молочники зустрічаються у молочайних та фікусів. У цьому випадку вся система молочних ходів представлена однією гігантською розгалуженою клітиною. Членисті молочні судини бувають у макових, дзвоникових, айстрових. Вони утворені з багатьох клітин, у яких руйнуються поперечні стінки. При цьому вміст клітин не руйнується, а зберігаються пристінні протопласти.

Смоляні ходи (мал. 49) виконують аналогічну функцію. Вони продукують смоли та є їхнім вмістищем. Смоли — складні органічні сполуки, які в рослині виконз'ють роль антисептика. Стінки-



Мал. 50 Схизогенні вмістища ефірної олії у звіробую (на поперечному зрізі): / — епідерма; 2 — епітелій; 3 — ефірна олія; 4 — клітини листка з хлоропластами.

ються шляхом розходження деяких клітин, їх називають схизогенним (від гр. schisip — розчеплювати) (мал. 50).

МЕХАНІЧНІ ТКАНИНИ

Міцності рослинним організмам надають усі клітини, які мають целюлозну оболонку та знаходяться в стані тургору. Ці клітини насичені водою і добре зберігають свою форму. Рослини, які ростуть в умовах надмірної зволоженості (у водоймах, вологих лісах то-

що), спеціалізованих механічних тканин можуть не мати. У таких випадках тургорний стан та целюлозна оболонка клітин забезпечують збереження форми рослин та положення їх у просторі. У рослин, органи яких мають високе механічне навантаження, розвиваються спеціалізовані механічні тканини. Міцність механічних тканин залежить від особливостей будови клітин та способів розташування їх в органах. Лише в сукупності з іншими тканинами механічні здатні створити в тілі рослини міцну арматуру. Тому дуже часто їх називають *арматурними тканинами*. Механічні тканини дуже різноманітні за будовою, проте їх головною спільною особливістю є потовщення клітинних оболонок. Виділяють три типи механічних тканин: коленхіму, склеренхіму та склерейди.

Коленхіма—механічна тканина, яка складається з живих клітин і діє лише тоді, коли клітини знаходяться в стані тургору. Вона первинна за походженням і формується з конуса наростання разом з іншими живими тканинами первинної кори. Коленхіма може розташуватися суцільним кільцем або окремими масивами (групами клітин). Найчастіше вона зустрічається у дводольних рослин у стеблах, черешках та пластинках листків, а інколи навіть у тичинкових нитках. У однодольних буває рідко, але може траплятися у вузлах злаків, що сприяє випростанню стебел при виляганні їх. Коленхіму характеризують як тканину іарснхімного типу, але її клітини бувають значно витягнутими вздовж осі органів. На поперечному розрізі вони мають вигляд 4—6-кутників. За розмірами вони значно дрібніші за клітини основної паренхіми. Коленхімі властиве нерівномірне потовщення клітинних оболонок. Характер

і потовщення такий, що дає змогу клітинам розтягуватися у міру оточуючих клітин і в цілому не заважає їм. Потовщення даються з целюлози, геміцелюлози та пектину. Оболонки поцінуються лише частково, тому вміст клітин не відмирає. У клінах колєнхіми є вакуолі і протопласт, який міститься у пристінній положєнні, з усіма органєлами, що характерні для живих клітин, і навіть діяльні хлоропласти. За характером лєнення клітинних оболонок розрізняють три типи колєнхіми: пластинчасту та пухку.

У кутовій колєнхімі потовщення формуються у кутах клітин (I. і. Г!). Кутові потовщення 3—4 сусідніх клітин ніби зливаються і утворюють «острівки». Завдяки цьому тканина може пружніти, пом'якшуючи зовнішні поштовхи. При розгляданні в мікроскопі потовщення мають зеленкуватий відблиск. Кутова колєнхіма найбільш поширений тип колєнхіми, який зустрічається у пільких рослин.

У пластинчастій колєнхімі потовщуються тангентальні стінки і нинішні (так і внутрішні). При цьому утворюються ніби пластинки між сусідніми рядами клітин. Радіальні стінки не потовщуються. Такий тип колєнхіми зустрічається у стеблах бузини, соняшника і ін.

У аурікулярній колєнхімі добре розвішені міжклітинники. Потовщуються і мембрани оболонок клітин, які межують з міжклітинниками. Пучка колєнхіма лєється у стеблах та черешках ревеню, пика, піп'я і ін.

Склеренхіма найпоширеніший тип механічної тканини, яка міцкєть осьових органів. Вона складається виключно з проаєспіхїмної форми з досить потовщєними клітинними оболонками. Попа діє як механічна тканина тоді, коли живий вміст склеренхіми іє. Склеренхімні клітини різноманітні за формою, що, ієхо ієппам та характером розвитку. Склеренхіма зустрієть лише у наземних рослин.

Склеренхіма з первинних та вторинних меристем є походженням вона може бути як первинною, так і вторинною. Гопа роїє ашована у центральному оєвовому циліндрі, у перїїї кїпа оєвових органів, а також у листових пластинках та ієпіє, от ієїє. За будовою та характером розташування в орєї склеренхіму ділять на луб'яні та деревні волокна, або ліб-

ієїє ієолокна (мал. 52)—дуже видовжені клітини. Довжинє досягти 0,5 м. Формуються вони або з прокамбію, або іє. Внаслідок поділу прокамбію спочатку утворюються живі ієїє... які мають живі протопласти з кількома ядрами та по... м. юнкою. Згодом клітини формуються остаточно. Вони іє м., іє/льшуються в розмірах. Для цих клітин спочатку харак-

XCCCCOOooooor :xOO

y ~ /-^v Л^ООГ^СзС

-¹ - 'V-^*Z^CZ5C3CZ>C3c5r- /

if

\$ <^
I

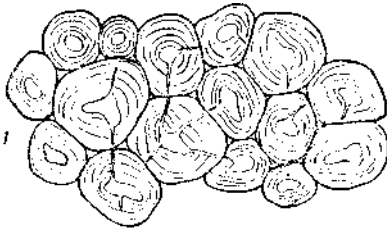
Г"

4

Мал. 51. Коленхіма:

a — кутова коленхіма "гЗ*-черешку листка плюша; *б* — пластинчаста коленхіма в стеблі соняшника; *в* — пухка коленхіма в листку ревеню; *Г* — епідерма; *2* — хлорофілоносна паренхіма; *3* — міжклітинники; *4* — потовщені оболонки клітин; *5* — ядро; *в* — хлоропласти.

тершій симпластичний ріст, а згодом, коли стебло припиняє ріст, може відбуватися апікальний ріст. Разом з тим формується вторинна клітинна оболонка, яка значно потовщується за рахунок відкладень целюлози. Протопласти у клітин відмирають і порожнина



Ль. і. Л' Пудопя луб'яних волокон:

1 - поперечний зріз клітинних волокон льону; 2 - поперечний зріз склеренхіми; 3 - поперечний зріз клітинних волокон; 4 - поперечний зріз склеренхіми; 5 - поперечний зріз клітинних волокон; 6 - пучок склеренхіми.

МІ.ІЩ, И.СЯ повітрям. Пори у клітинних оболонках з округлих П'МІ, МІ.тіпніодібін.мп. Клітини між собою щільно зімкнені та ..ті псі- і тіпни ми речовинами. Завдяки пектину клітини добре .і'оіі,і" і мацерації. При намочуванні їх у воді та розчинах лупатіша ро іііадаї-ті.ея на окремі волокна, які використовуються і і І.м.паііі промисловості. Так формуються первинні луб'яні .•"па, які входять до складу флоємної частини судинно-волокч пучків. Первинні луб'яні волокна цінні для текстильної пролі-лі і. Тому що їхні оболонки целюлозні, еластичні. Такі во-сі ф...і\ іом.ся у льону. З них виготовляють цінні тканини: ба-І ар ишче ла шніє полотно високої якості.

••'(рікші луо'яііі волокна утворюються за участю камбію. Во-.-ят!.- до складу лубу, тобто вторинної флоєми. Ці волокна і-і>ропіі, тому що формуються під час вторинних змін, ко-• чии відбулося формування організмів і їх ріст припи- , пжина їх від 5 до 10 мм. Оболонки цих клітин часто .•• іі агійном. Тому вони не такі еластичні, як первинні луб'я-.-, ііла При ліпіїфікації волокна втрачають еластичність.

Тому з них виготовляють грубі полотна, мішковину, шпагат, мотузки тощо. Луб'яні волокна використовують також для виготовлення нітроцелюлози, вибухових речовин, кіноплівки, фотоплівки. Такі вторинні луб'яні волокна утворюються у прядивних рослин — конопель, кенафу, джуту, абутилону, кендиру та ін.

Лібриформ, або деревні волокна, входить до складу деревини, його клітини значно коротші від клітин луб'яних волокон. Вважають, що довжина волокон не перевищує 2 мм. Оболонки клітин лібриформу дуже швидко дерев'яніють через відклади лігніну, який проникає в міжміцелярні простори і падає оболонкам крихкості. Пори завжди прості, щілиноподібні. Їх кількість незначна. Розташовані вони спіралью. Якщо деревина має велику кількість клітин лібриформу, то вона має виключну твердість і велику щільність, наприклад у граба, кизилу, каштана та ін.

Крім лібриформу, який виконує механічну функцію, у деревній частіші стебла рослини бувають елементи, які структурно належать до проміжних між паренхімою і механічною тканиною. Це так звані перетинчасті лібриформ, який утворюється внаслідок поділу клітин лібриформу поперечними перегородками. Клітини його тривалий час зберігаються живими і виконують крім механічної функції ще й запасуючу.

Склереїди — особливий тип механічної тканини. Це клітини паренхімного типу. Їхні оболонки просякнуті лігніном, вапном, а інколи навіть кремнеземом, завдяки чому оболонки дерев'яніють, втрачають живий вміст, і клітини відмирають. В середині таких клітин утворюються порожнини, які заповнюються повітрям або залишками мертвого протопласта. В оболонці склереїд можуть бути як прості, так і розгалужені нори. Склереїди можуть утворювати комплекси тканин (найчастіше з клітин ізодіаметричної форми)

^2

N?£.

-- o r

'Яч .

v? J

^ AV/

-л **+•' »Эw'

'x

r

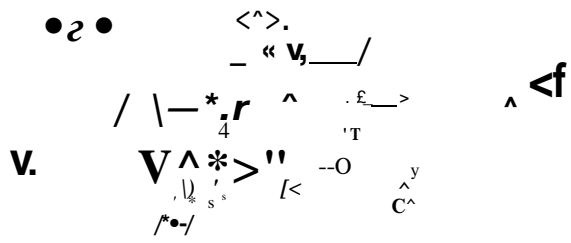
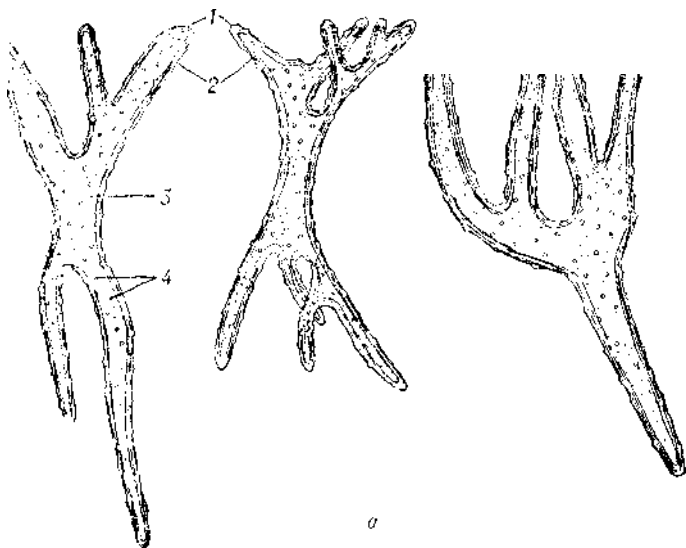
» rO r . . .

Мал. 53. Брахісклереїди КІС-точки недостиглої аличі розлогуї:

/ — потоптана оболонка; 2 — іа-лузнета пої>а па стінках склепеї-ДІВ.

або вони можуть розташовуватися групами серед інших тканин. Бувають і поодинокі склереїди, які називають *ідіобластами*. Це великі клітини витягнутої форми. Такі клітини зустрічаються у пластинках листків. Із склереїдів складаються дерев'янисті оплодні горіха грецького, ліщини, жолудя та ін. У кісточкових ендокарпій представлений склереїдами (абрикоси, вишні, сливи та ін.). Часто зустрічаються ка-

'>'
"яписті КЛІТИНИ, наприклад у плодах груші, айви та ін. Завдяки наявності у ііЛОДЭХ Кам'яшСТИХ КЛІТИН значно погіршуються їхні смакові



Мал. 54 Астросклерейди:

1 — 'К-К' лнґапя білого, 6 — Б листкз' камелії; / * — первинна оболонка; : — вторинна оболонка; ? — клітинна порожнина; 4 — по-
 довні канали.

і тки м і'd.ii, іх у м'якоті плодів не визначена.
 1 ірсї г! різноманітні за будовою і зустрічаються у різних
 -•Г, рсс.пїпшх організмів. Розрізняють такі типи склерейд:
 • і и-рсїї та астросклерейди.
 : •перейди, або кам'янисті клітини,— короткі ізодіаметрич-
 : • р * пі. Складаються з клітин паренхімного типу і широко
 ••* і" ;кені в корі, флоємі та серцевині стебла, а також у м'я-
 II N і"! (МЯЛ 53).
 1 ПЧІ-І;-Н>реїди (мал. 54)—розгалужені клітини. Зустрічають-
 • III у листках дводольних рослин (камелія, чай та іи.).

ПРОВІДНІ ТКАНИНИ

Провідні тканини забезпечують рух речовин у тілі рослин. Виникли вони у зв'язку з виходом рослин на сушу ще у ринієфітів і мохів, спеціалізувалися у хвощів, папоротей, голонасінних та інших рослин. Найбільшої спеціалізації провідні тканини набули у покритонасінних.

З виходом рослин на сушу виникло два типи живлення — повітряне та мшеральне (грунтове), а тіло рослин спеціалізувалося в напрямку розчленування на дві вегетативні системи, які забезпечують ці два типи живлення. Спеціалізація вегетативної сфери рослин забезпечувалася вдосконаленням внутрішніх структур, тобто виникненням різних типів тканин. Поряд з іншими тканинами виникли та спеціалізувалися два типи провідних тканин — ксилема та флоема.

Ксилема створює висхідну течію речовин у рослині та здійснює дальнє транспортування їх. По ксилемі від кореневої системи рухаються вода та розчинені в ній мінеральні солі, а навесні рухається пасока — вода з мінеральними та органічними речовинами.

Флоема — тканина, на якій здійснюється психідна течія речовин у рослині. По флоемі рухаються асиміляти (пластичні речовини), які утворюються в процесі фотосинтезу у листках. Вони доставляються до меристем і використовуються для побудови нових клітин, з яких в результаті спеціалізації формуються комплекси тканин.

Флоема та ксилема мають ряд спільних особливостей. Це складні комплексні тканини, які одночасно є і багатофункційшими. Крім провідних функцій, вони виконують опірну (механічну) і запасуючу, а в деяких випадках у них синтезуються органічні речовини. До складу флоєми та ксилеми входять різні елементи: провідні, механічні, запасуючі. У тілі рослин флоєма і ксилема утворюють безперервну, замкнуту, розгалужену систему, за допомогою якої з'єднуються всі органи рослин і всі частини тіла рослини. Флоєма і ксилема розташовані в центрі органів (кореня, стебла), утворюючи *центральный осевой цилиндр*, або *стелу*. У листках вони сконцентровані в жилках. У квітках флоєма та ксилема знаходяться у вигляді провідних пучків у центрі тичинкових ниток, квіткові маточок і діють до повного дозрівання квіток, тобто до утворення плодів.

За походженням ксилема і флоєма бувають як первинними, так і вторинними, то залежить від того, якими твірними тканинами вони утворені.

КСИЛЕМА

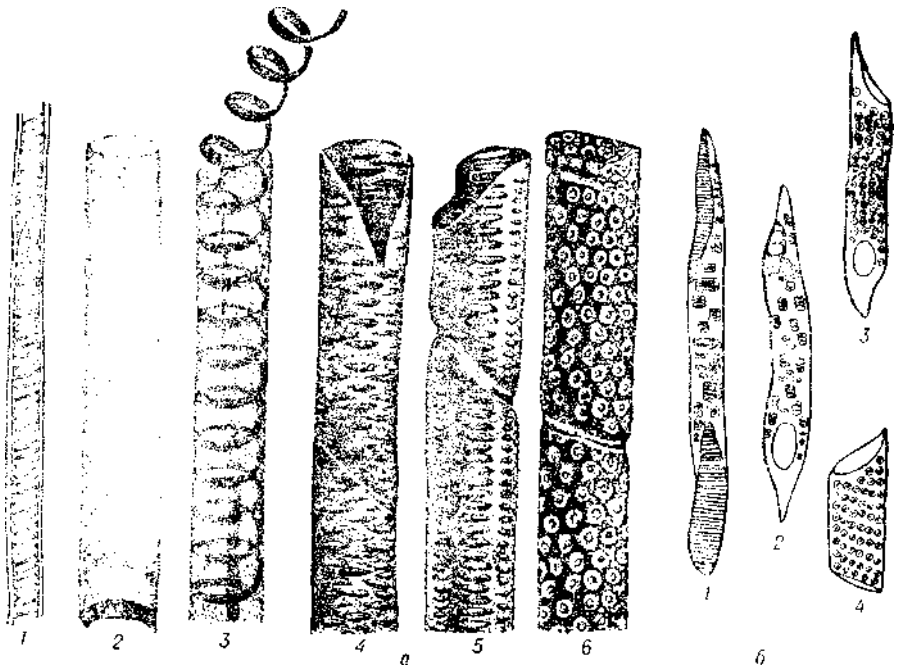
Ксилема, або деревина,— комплексна тканина, до складу якої входять провідні елементи — трахеїди та трахеї (судини), живі паренхімні клітини (деревна паренхіма) та механічні волокна. Термін «ксилема» вперше ввів німецький ботанік Карл Вільгельм Гельмгольц (1817—1891). Ксилема походить від гр. *ksilos* — деревина. Трахеїди та трахеї об'єднують під назвою «трахеальні елементи». Цей термін походить від слова «трахея» і застосовується до елементів ксилеми, які за своєю будовою нагадують трахеї комах.

Трахеїди — замкнуті видовжені клітини з витягнутими, скоше-ними та загостреними кінцями. Якщо їх розглядати на поперечному розрізі, то вони можуть мати досить різноманітну форму. Це може бути трикутні або з різко вираженими кутами клітини, які часто майже круглі або з імокутною форми. Трахеїди мають потовщені та здерев'янілі стінки та оболонки, тому в них немає протопластів. Потовщення відбуваються за рахунок відкладів лігніну. Потовщення бувають двох форм, і залежно від цього розрізняють кільчасті, спіральні, кільчасті та крапчасті трахеїди. Біологічна роль потовщень полягає в тому, що при порівняно економній витраті органічної речовини забезпечують стійкість трахеїд проти стискання та розриву. Трахеїди між собою сполучаються через пори. Для забезпечення водопровідності пори з торусом і без торуса.

Таким чином, трахеїди мають таку будову, яка забезпечує їм певні функції. Головна функція їх — постачання води, а до того ж запобігання падінню вмісту органічної речовини. Трахеїди мають довгі вузьких трубочок з міцними стінками. Вони виступають задовж осі рослини організму. Сполучення між сусідніми трахеїдами та іншими типами клітин (живими та неживими) відбувається за допомогою крип. Тонкі перетинки забезпечують дифузію води між сусідніми (прилеглими) клітинами. Трахеїди розташовані завжди по черзі, клітини змикаються своїми звуженими кінцями, а між ними багато пор. Утворюються міцні канали для поперечної водопровідності.

Трахеїди, являють собою хрупкі, якісно складатися з первинних клітин (члеників), спільно (поперечно) стінки перфоровані (мал. 55). Ці клітини мертві, в результаті їхньої витрати протопласти. Такими клітинами вода рухається за допомогою капілярних сил, що довжина судин може досягати від 60 см до 100 м. а в деревних рослинах судини проходять крізь усю

Трахеїди онтогенетичного розвитку судини виникають із зовнішнього ряду меристематичних клітин. Якщо ксилема первинна, вона утворюється з прокамбіальних клітин. Елементи вторинної ксилеми походять від камбіальних клітин. Спочатку ці клітини рос-



Мал. Е5. Провідні тканини ксyleм:

a — типи судин: 1 — вузькопорожнинна трахеїдална; 2 — кільчаста; 3 — спіральна; 4 — сітчаста; 5 — драбинчаста; 6 — крапчаста з облямованими порами; *б* — еволюція членків СУДИН: 1 — зменшення довжини членка; 2 — зменшення ступеня нахилу кінцевих стінок; 3 — драбинчасті перфораційні пластинки перетворюються на просі; 4 — супротивне розташування пор замінюється черговим.

туть, збільшуються у розмірах. Після закінчення їх росту починає формуватися вторинна клітинна оболонка. У тих ділянках первинної оболонки, де згодом формуються перфорації, вторинна оболонка не утворюється. На ранніх етапах розвитку всіх покритонасінних рослин виробилось оптимальне пристосування до відкладання ліпіну в окремих місцях клітини у вигляді кілець та спіралей, що не заважає видовженню клітин. Вважають, що це пристосування збереглося у рослин на всіх етапах наступної еволюції. Лише згодом з'явилися інші типи потовщень: сітчасті і дашшсті, драбинчасті. Кільця та спіралі варіюють за товщиною. До первинної оболонки вони можуть прикріплюватися за допомогою вузького тяжа, або ніжки.

У крапчастих, драбинчастих і сітчастих судин вторинна клітинна оболонка формується так, що залишаються лише окремі непотовщені місця у поздовжніх клітинних стінках. Будь-яке непотовщене місце у клітинній оболонці називається *дорою*. Часто

- і зустрічаються облямовані пори. Якщо облямовані пори витяг-
" гі поперечно і розташовані в один вертикальний ряд, то таку
ігривість називають драбинчастою, а судину, відповідно, також
!• швагоць *драбинчастою*. Потовщення оболонки драбинчастого
ІІму часто важко відрізнити від драбинчасто-сітчастого потовщен-
•ІІ. У крапчастих судин пори не витягнуті і розташовані невпо-
•ічковано.

Разом з формуванням потовщень у клітині відбувається також
! її вакуолізація. У протопластах таких клітин добре розвинуті
руктури, які формують вторинну клітинну оболонку. Це ендो-
. І.; матичний ретикулум, диктіосоми, мікротрубочки. Після потов-
... пня бічних та розчинення поперечних оболонок розвиваються
, іи'оми, з допомогою яких відбувається лізис всього протопласта.
І ікпм чином, у клітинах залишається лише сформована клітинна
"...іюпка, а порожнина заповнюється рідиною.

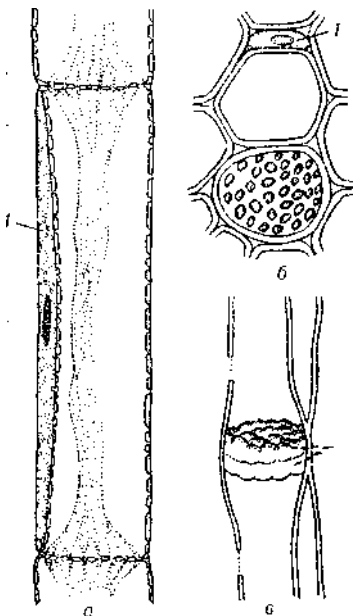
Л виходом рослин па сушу у них виникли трахеїди. їх знайдено
ІНШІІ та інших рнп'ієфітів. Судини з'явилися в процесі еволюції,
щчію її і.міію шляхом перетворення та вдосконалення трахеїд.
! • імм чипом, трахеїди видозмінювалися та еволюціонували в бік
і-премия судин. Членики судин ставали більш короткими та ши-
ІІМП, а видовжені скошені їх кіпці вкорочувалися і займали
< ,рпзщгальпе положення.

Судини г майже у всіх покритонасінних рослин. Папоротевидні
... ..асііші, як правило, судин не мають. їх ксилама представ-
и па і >-г сї.іамп. Лише у рідкісних випадках судини зустрічаю-
чі а \ і.ікпх вищих спорових рослин, як селазінеїла, хвощі та деякі
і ііпроїі, а також у деяких голонасінних (гнетових). Проте виник-
ііппгл у них рослин судин відбулося незалежно від виникнення
і пп у покритонасінних. Виникнення судин у покритонасінних—
і і, і і йі- сволоніпне досягнення. Завдяки судинам краще прово-
... ..ся вода, тому покритонасінні рослини стали більш пристосо-
- ,ними до життя па суші.

Іірєвпі волокна мають потовщені оболонки, навіть грубіші,
и '- у трахеїд., з яких вони виникли в процесі еволюції. Ці клітини
.. ••рпжішп'і. їхні пори не мають облямівок. З'єднуються вони за
•ШПМ.І що вузьких простих пор. Спеціалізація волокон відбува-
нні в пік пірати провідної функції та підвищення механічної міц-
" ІІ І аявність волокон у деревині падає йі міцності.

ФЛОЕМА

іі'мібно до ксплеми флоема є комплексною багатфункційною
і і.,гі ім. Головною, найважливішою функцією її є проведення
' іи...них речовин. Флоема та ксилама просторово пов'язані між
... і, і і



Мал. 56. Ситовидні трубки стебла гарбуза:

a — поздовжній розріз; *б* — поперечний зріз; *в* — клітинні супутники; *г* — мозолисте тіло.

ні на поперечних стінках жев ситовидних елемент мени (камбієм чи прокамбієм)

Ситовидні поля — це ділянки клітинної стінки, пронизані численними отворами, крізь які за допомогою нитковидних тяжів з'єднуються протопласти сусідніх ситовидних елементів. Ситовидні поля — спеціалізовані первинні порові поля. Діаметр каналців у ситовидних полях коливається. Система каналців у ситовидних пластинках вислана полімером вуглеводню — *кальозою*.

У деяких низько організованих (примітивних) рослин у флоемі немає ситовидних трубок, а провідну функцію виконують ситовидні клітини.

Ситовидні клітини — елементи флоеми з відносно малоспеціалізованими ситовидними полями, які не відрізняються одні під одного та не мають таких частин клітини, які б можна було характеризувати як ситовидні пластинки. Ситовидні клітини довгі та вузькі, з дуже нахиленими кінцевими стінками.

Утворення ситовидних трубок розпочинається з подіу меристе-

Флоема складається з кількох типів клітин, спеціалізованих у метаболічному та структурному відношеннях. Подібно до ксилеми, флоема поділяється на первинну та вторинну, що залежить від часу появи її в процесі розвитку рослин. Первинна флоема формується з прокамбію і починає відособлюватися ще під час розвитку зародка. Потім у процесі розвитку первинного тіла рослини утворюються її нові елементи. У дводольних та голонасінних рослин, які мають здатність до вторинного росту, флоема, як і ксилема, формується з камбію.

До складу флоеми входять ситовидні трубки, ситовидні клітини, клітини-супутники, луб'яна паренхіма, луб'яні волокна та ін. Найважливішими в трапезпортному відношенні є ситовидні трубки з клітинними-супутниками (мал. 56).

Ситовидна трубка складається з поздовжнього ряду клітин, які називаються *ситовидними елементами*. Кожен з них має ситовидні пластинки, утворенні пронизані ситовидними полями. Ко-творений однією клітиною твірної тка-

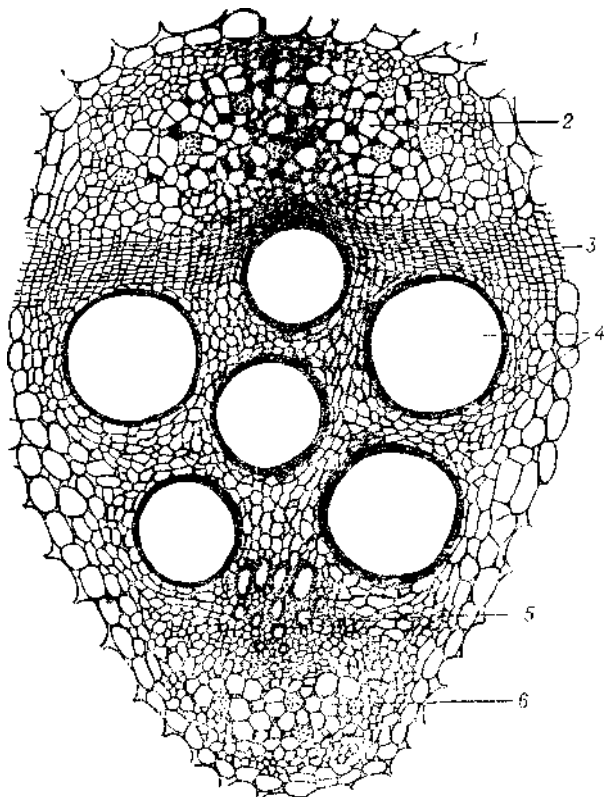
- • пчої клітини. Похідна клітини меристеми ділиться в довжину дві. Одна з клітин перетворюється на елемент ситовидної клітини, друга — в клітину-супутницю. Утворений елемент росте та ілгується, набуваючи остаточних розмірів. Потім з клітинами ••букається ряд змін. У одній з них оболонки потовщуються, але іерев'япіють. Спочатку в клітині утворюється кілька дрібних ••уолей, які згодом, зливаючись, утворюють одну центральну •••••<. Потім у протопласті дегенерує ядро. Ендоплазматичний зкулум стає гладеньким і укладається стопками вздовж плаз- •емн. Зникають диктіосоми і рибосоми. Залишаються мітохонд- Іл пластиди двох типів. Одні пластиди накопичують крохмаль, •чи — білки у вигляді фібрил чи кристалів. У клітинах руйнує- •• тонопласт, і клітинний сік змішується з цитоплазмою. Плаз- , :ема у таких клітинах' зберігається та здійснюється однобічний • речовин. У сптовидпнх елементах утворюється особливий тип -и много б'чка (ф білок), який має фібрилярну структуру. Його прн.іі и,!)} !:;!0;> трубчастої форми. Вони можуть вистилати •ШКІІ пі іої;д чного елемента та з'єднувати ситовидні пластинки, • "Мі,ІІСН н ,доиж ситовндппх елементів.

Клітини-супутннкк тягнуться вздовж ситовидної трубки. Їхні Ніні пічки, як і ситовидних елементів, пронизані гіллястими • •.модесманн. Кількість плазмодесм у цих клітинах у 3—10 ра- оілмнз. ніж у пінках інших сусідніх клітин. Клітини-супутни- •• маюї:, •! ії.). \, них велика кількість рибосом, диктіосом, ендо- : і ;м г;Ш"М) реіпкулуму, мітохондрій, а також можуть бути Гміпії.іагіп -Іа хлоропласти. Вважають, що важливу роль у про- '-ніі асимілятів по сптовидних трубках відіграють клітини-су- зз-п, ('••) ікчі процес відбувається з витратами значної кількості • :м ії. Це підтверджується тим, що рух асимілятів відбувається • а іп іепепшюхіу диханні клітин флоєми. Якщо дихання припи- м.ея, то припиняється і рух речовин.

У дводольних рослин ситовидні трубки функціонують 1—2 ро- а потім, завдяки камбіальній діяльності, формуються нові про- зі елементи. Ситовидні пластинки старих провідних елементів •.!>n:saio'i вся суцільним шаром кальозн, яка утворює калюс— • "зі"" мло. Вміст клітини відмирає, а сама вона облітерується • впливом сусідніх клітин.

ПРОВІДНІ, АБО СУДИННО-ВОЛОКНИСТІ, ПУЧКИ

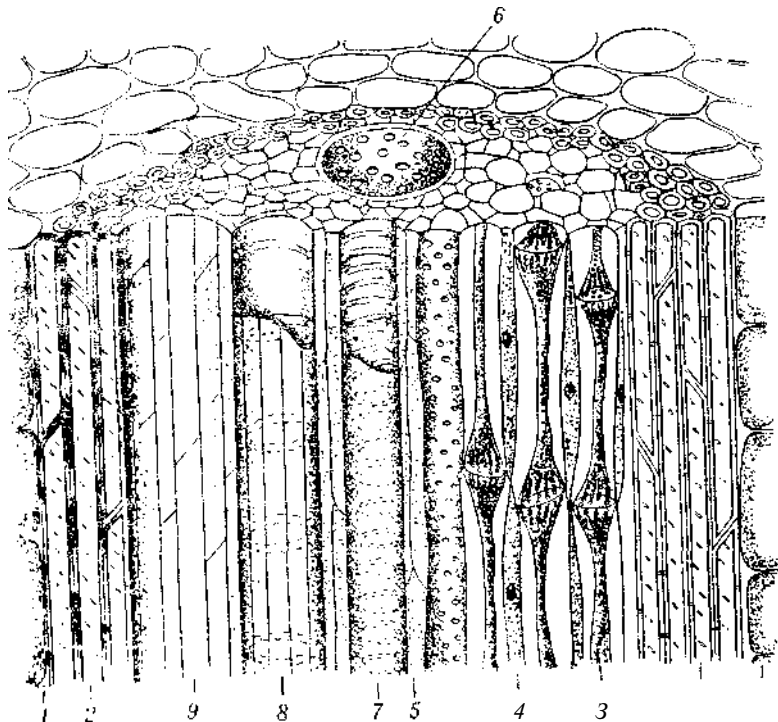
і< рмін судініміий пучок означає обособлену у вигляді поздовж- ...тяжа групу елементів провідної системи рослин. Судинно- >.кппс-гі(провідні) пучки — це сукупність судин, трахеїд, сілеГ- 11 11 шт труббіПГ"клТпта аішсфугу_тн икам пТ механічійх" ёл-ём ентівГі и мін /кішоПТа'ренхіми.



Мал. 57. Біколлатеральний судинно-волокістий пучок гарбуза на поперечному зрізі:

1 — основна паренхіма; 2 — зовнішня флоема; 3 — камбій; 4 — вторинна ксилема; 5 — первинна ксилема; 6 — внутрішня флоема.

Провідні пучки якщо вони складаються з флоєми і ксилеми, та *неповними*, якщо представлені або флоємою (флоємний пучок), або ксилемою (ксилемний пучок). За наявності камбію пучки поділяють на *відкриті* та *закриті*. Первинні провідні пучки формуються з тяжів і прокамбію. Якщо частина прокамбію не диференціюється на ксилему та флоему, а зберігається як камбій, то такий пучок називають *відкритим*. Якщо ж камбію немає, то пучок називають *закритим*. Відкриті пучки характерні для дводольних (мал. 57), закриті — для однодольних (мал. 58). За рахунок діяльності камбію у відкритих провідних пучках утворюються нові елементи флоєми та ксилеми, що забезпечує вторинне потовщення органів рослин. Пучкова будова характерна для веге-



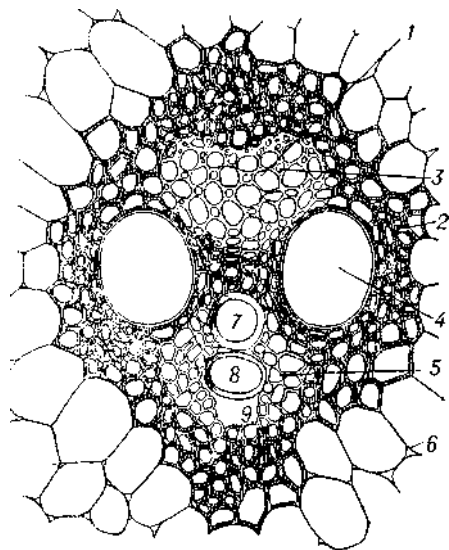
м.і. Кол теральши закритий су ннмо-нолоқністші іучок ку-
курудэл:

/ - - основна паренхіма; 2 — склеренхіма; 3 — ситовидні трубки; 4 — клі-
шмп ечупіпкїї; 5 — паренхіма деревини; 6 - крапчата суднна; 7 — спі-
р...її, -] суднна ,ч - кілчата суднна; 9 — повітряна порожнина (лакуна
протоксиле ми).

::ішіп\ га генеративних органів покритонасінних. Особливо роз-
іужепа сітка у листових пластинках, де пучки називають жил-
•мі, а всі жилки зв'язані між собою анастомозами. Завдяки
а л.ужснії сітці провідних пучків у вегетативних і генеративних
іапах псі органи у рослин об'єднані у єдине ціле. Це забезпече.,
××. Ії; Ії і єдиний обмінний процес.

.Іл-пГа(ілі7/76:ггашуванням" флоеми та ксилеми пучки поділяють
чотири типи: колатеральні, біколateralьпі, концентричні, раді-
'пі. " " " " "

Колатеральні, або бокобічні, пучки найпоширеніші серед на-
ли.\ рослин. У них флоема та ксилема розташовані поруч в од-
\ \ радіусі. Флоема завжди повернена назовні стебла. З внутріш-
"її опіву до неї прилягає ксилема. Колатеральні пучки бувають
, імптімн і закритими. У відкритих колатеральних судново-во-



Мал. 59. Колатеральний закритий судинно-волокістий пучок стебла кукурудзи на поперечному -фізі:

/ — ситовидна трубка; 2 — супровідна клітина; 3 — склеренхіма; 4 — судина (метаксилема); 5 — паренхіма деревини; 6 — основна паренхіма; 7 — спіральна судина; 8 — кільчаста судина; 9 — повітряна порожнина (лакуна протоксилеми).

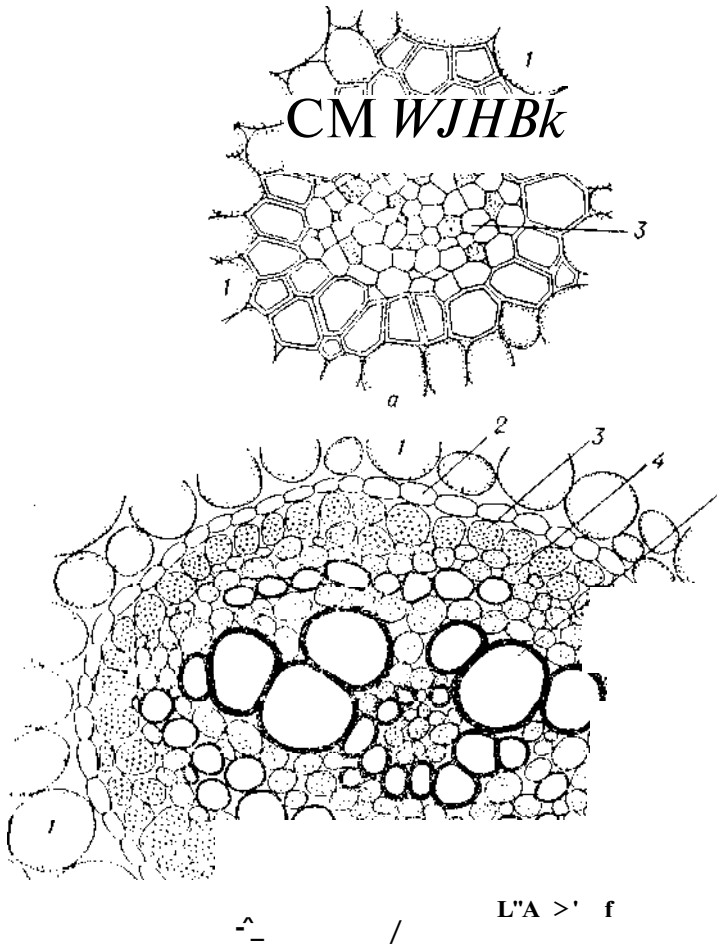
локистих пучках провідні тканини розташовані в одному радіусі, а між флоемою і ксилемою є камбій. Такі пучки характерні для голонасінних та дводольних, покритонасінних. За рахунок твірної діяльності пучкового камбію відкриті колатеральні судинно-волокісті пучки розростаються в радіальному напрямку. Вторинні тканини, які виникають у пучках пізніше, розташовані бли-

зько до камбію, а раніш утворені первинні тканини віддалені від нього. Тому первинна ксилема відтиснута до перимедулярної зони, а первинна флоема — до первинної кори стебла. Закриті колатеральні пучки (мал. 59) поширені в основному у однодольних ЮСЛШ. Вони не мають камбію у своєму складі, тому в них провідні тканини формуються за рахунок прокамбію. До центра прокамбію відкладає первинну ксилему, а назовні — первинну флоему. Первинна ксилема пучків складається з протокенлеми та метаксилеми. Диференціація первинної ксилемн з прокамбію може бути відцентровою, коли елементи утворюються в напрямку від центра відносно осі органа до периферії. Це властиве більшості судинно-волокістим пучків стебла.

У коренях, які мають первинну будову, первинна ксилема розвивається доцентрово (екзархно). Перші судини пучка розташовані до периферії, а пізніше — до центра.

Первинна флоема складається з протофлоєми та метафлоєми. Провідні елементи протофлоєми представлені вузькопорожнинними ситовидними трубками без клітин-супутників, а в метафлоємі — з клітинами-супутниками. Крім того, до складу флоєми входять механічні тканини (луб'яні шлокда), а між ситовидними трубками, крім клітин-супутників, розташована луск'яна лакуна.

Протофлоєма і протоксилема існують недовго. Ті елементи швидко облітеруються (від лат. *obliteratio* — непридатність). Метафлоєма і метаксилема зберігаються і діють тривалий час. Вони



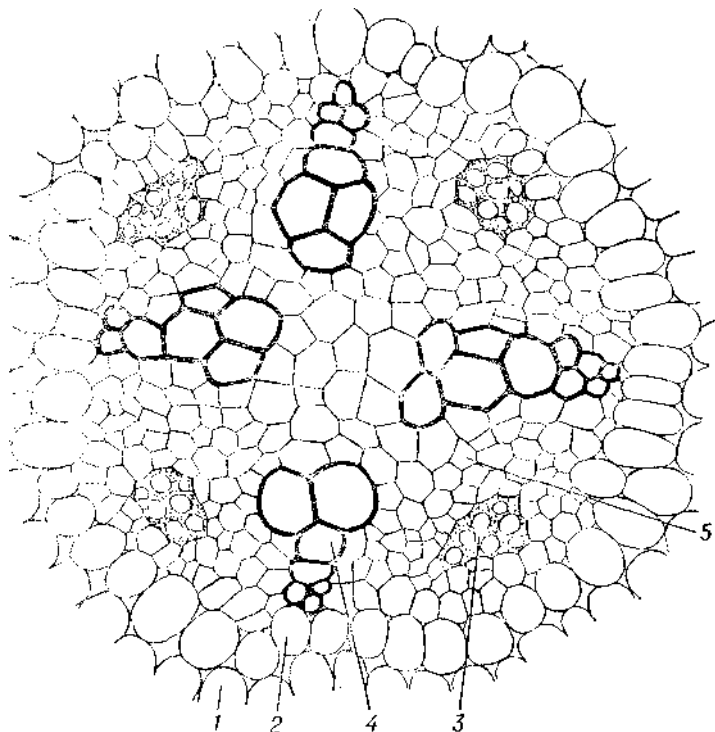
А.І. ГО. Концентричні провідні пучки на поперечному зрізі:
 а - амфілігіл м'якої і чупідний пучок кореневища конвалії; 1 - основна паренхіма; 2 - ксилема; 3 - флоєма; 4 - амфікрибрлярні і водінші і ксилема; 5 - ксилема;
 б - амфікрибрлярні і водінші і ксилема; 1 - основна паренхіма; 2 - ендодерма; 3 - флоєма; 4 - флоєма; 5 - ксилема.

в основному становлять первинну ксилему і флоему судинно-волокнистого пучка.

У судинно-волокнистому пучку дводольних з прокамбію утворюється камбій, який продовжує твірну діяльність. Доцентрово відкладаються клітини ксилеми, а назовні — клітини флоеми. Тканини, утворені пізніше, знаходяться поруч з камбієм, а утворені на початку діяльності камбію — віддалені від нього. Пучок збільшується у радіальному напрямку за рахунок тангентальних поділів клітин камбію.

Вторинна ксилема судинно-волокнистого пучка складається з більш удосконалених судин, драбинчастих та крапчастих.

Вторинна флоема представлена більш удосконаленими ситовидними елементами, ніж первинна флоема. Ситовидні пластинки в ситовидних трубках розташовані горизонтально. У пластинці зменшується кількість отворів, а їхні розміри збільшуються.



Мал. 61. Радіальний провідний пучок кореня соняшника на поперечному зрізі:

1—епідерма; 2 — періцикл; 3 — флоема; 4 — ксилема; 5 — паренхіма.

ібільшується також і розмір самих трубок (їхня довжина та діаметр). У зв'язку з цим провідна здатність ситовидних трубок

- пачно підвищується.

Віко латеральний судинно-волокнистий пучок характеризується тим, що в ньому між двома ділянками флоєми розташована ксилема. У таких пучках є зовнішня та внутрішня флоєма, а ксилема розташована між ними. Такі пучки, як правило, бувають відкритими, тому що між ділянкою зовнішньої флоєми та ділянкою ксилеми знаходиться шар камбію. Зустрічаються вони у стеблах паспоіювих та гарбузових.

Концентричні судинно-волокнисті пучки бувають двох типів — імфівазальні та амфікрибральні. В амфікрибральних пучках флоєма оточує ксилему, в амфівазальних, навпаки, ксилема оточує флоєму (мал. 60).

Радіальні судинно-волокнисті пучки зустрічаються в коренях, і характеризуються тим, що групи елементів ксилеми та флоєми ліжають на різних радіусах органа. Флоєма розташована між ділянками екзархної ксилеми (мал. 61). Розрізняють радіальні пучки різних типів залежно від кількості груп елементів ксилеми та флоєми. Якщо їх у корені по дві, то такий пучок називають діархним, а якщо по три — то триархним, відповідно далі — тетраархним, ікчгаархним. Якщо ж груп елементів флоєми та ксилеми по п'яти, і о такі пучки називають поліархними.

Запитання для самоконтролю

- 1. Як визначити тип пучка в рослин?
- 2. Де розташовані пучки в рослин?
- 3. Де розташовані пучки в рослин?
- 4. Де розташовані пучки в рослин?
- 5. Де розташовані пучки в рослин?

Розділ Ні

ОРГАНОГЕНЕЗ

Під органогенезом розуміють формування і розвиток органів рослин і тварин взагалі. У переважної більшості видів існує відповідна система органів. У нижчих рослин організм хоч і не розчленований на вегетативні органи, але в багатьох груп (типів) є одно- або багатоклітинні статеві органи — чоловічі — антеридії (від гр. *antheros* — квітучий), жіночі—оогонії (від гр. *oo* — яйце і *gone*—народження). У статевих органах розвиваються статеві клітини. У вищих рослин відбулося розчленування тіла на вегетативні органи. Поряд з цим у архегоніальних рослин розвиваються також і статеві органи — антеридії і архегонії (від гр. *arch* є — початок, *gone* — народження), (мохоподібні, папоротеподібні та голонасінні). У процесі дальшої еволюції статевий процес удосконалювався, статеві органи зазнавали глибокої редукції (аж до зникнення), з'явилася квітка як генеративний (репродуктивний) орган.

Таким чином, до арсеналу органів рослин входять: 1 — статеві органи-антеридії, оогонії, архегонії; 2 — вегетативні органи — корінь і пагінь; 3 — генеративні, або репродуктивні органи — у нижчих архегоніальних рослин — гаметаигій, у голонасінних—насіння, у покритонасінних — квітка, плід і насіння; 4 — органи вегетативного та безстатевого розмноження (частини вегетативних органів та спори безстатевого розмноження).

Формування органів у насінних рослин. Розвиток насінної рослини та її органів розпочинається з насіння. Поява насіння у рослин знаменує якісно новий етап в еволюції рослинного світу порівняно зі споровими рослинами. Рослини, що утворюють насіння, краще пристосовуються до умов зростання. Насіння може довгий час зберігати схожість, за допомогою цих органів рослинні організми швидко розмножуються і розселяються. На цій основі створюються умови для розвитку нових рослинних угруповань, екологічних і географічних рас, видів і різновидів, що є спрямованим фактором природного добору. Тому насінні рослини займають панівне

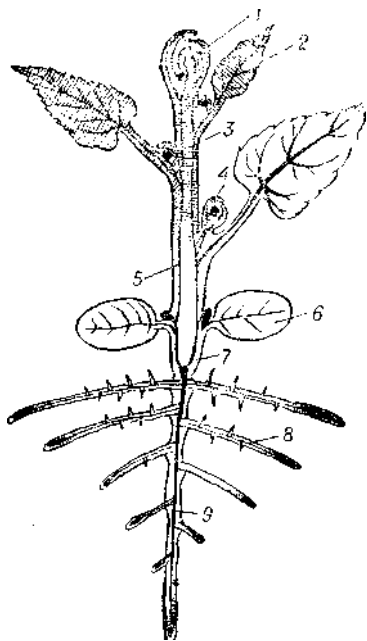
юложеппя у флорі земної кулі. Спорові ж рослини менше при- лосовані до виживання в несприятливих екологічних умовах. Од- іа з причин криється в будові спори. У спорі немає зародка, мі- :ерпий запас поживних речовин, оскільки вона одноклітинна, не- достатньо захищена від несприятливих екологічних факторів оіцо. Насіння ж, порівняно зі спорою, має достатній! запас пожив- іих речовин, віддиферснциюований зародок, довгий час зберігає хожість. Насініну вкриває насінна оболонка, що захищає її від \шкодження хворобами. Насіння сприяє швидкому поширенню РОСЛИННИХ форм, оскільки може переноситися на великі відстані, іе втрачаючи схожості тощо.

ХАРАКТЕРИСТИКА НАСІННЯ КВІТКОВИХ РОСЛИН

.Аа фирмою, розміром і забарвленням насіння різноманітне. і Іс сипеїєрігнється не тільки між окремими систематичними гру- пами рослин, а її в межах одного виду.

Незважаючи на велику різноманітність зовнішньої та внутрі- шньої будови, насіння квіткових рослин має ряд загальних рис. ій складу кожної насінини входить: насінна оболонка (шкірка), зро/іоі: і запасні пожіїнні речовини. Насінна шкіра формується покрпнії (інтегументій) (під лат. *integumentum* — покрив, по- і.рпгія) насінного зачаїка. Вона багатощарова і виконує захисну)\тікшію, захищає зародок від механічних пошкоджень, грибних люроб, висихання тощо. За рахунок насінної шкірки можуть |">рмуватися різні придатки — волоски (у тополі), завдяки яким іасіппя розсіюється вітром. .М'ясисті утворення на насінні брус- ами, копитняка та інших рослин є кормом для птахів і мурашок, о теж сприяє перенесенню їх у нові екологічні умови.

Зародок розвивається із зиготи і є продуктом статевого про- .су. У зародку в ембріональному стані закладаються сім'ядолі а вегетативні органи — зародковий корінець і брунечка (вісь з ;ародковими листочками). Однак не завжди в насініні відбуває- ч,ся диференціація па ембріональні органи. Інколи він не дифе- н'їїпінкється (у орхідних) або зазнає редукції, що має місце в юслип-паразитів (вовчок, повитиця). Сім'ядолі у насініні утво- нінотії сім'ядольний вузол. Між сім'ядолями формується вісь з І! рпетсмаіичним апексом пагона. В точці росту вже закладаю- і см зачаткові листки. Зародковий корінь нагадує згусток мери- їЛі,-! нічних клітин, прикритих кореневим чошликом. Проміжок мі.І. сім'ядолями і зародковим коренем називають *підсім'ядоль- шув поліном*, або *сінокотилем* (від гр. *hypo* — внизу, *kotyl* — за- .іпблення). Перехід від кореня до гіпокотиле називають кореие- ;"ію шпіікою (мал. 62).



Мал. 62. Схема будови дводольної рослини:

верхівкова брунька; 2 — молодий листок; *ii* — вісь стебла; -/— бічна брунька; 5 — листовий вузол; 6 — сім'ядоля; 7 — гіпокотиле; *H* — бічний корінь; 9 — головний корінь.

За походженням та характером розвитку насіння квіткових поділяють на дві групи — однодольне та дводольне (у голонасінних — багатодольне).

Запасні поживні речовини відкладаються у різних частинах насінини. У злакових рослин вони нагромаджуються в ендоспермі (від гр. *endon* — всередині, *sperma* — насіння), у бобових — в сім'ядолях, у рослин з родини лободових, гвоздичних, лататтевих — у периспермі (від гр. *peri* — навколо, *sperma* — насіння). Енергетичний запас потрібний на перших етапах розвитку рослини — від (проростання до появи сходів, оскільки на початку життя рослина поводить себе як гетеротрофний організм. При появі фотосинтезуючих органів розпочинається автотрофне живлення.

За станом розвитку сім'ядолів та ендосперму насіння буває: у дводольних рослин — з ендоспермом, без ендосперму з ендоспермом і периспермом; в однодольних — з ендоспермом і без ендосперму.

Насіння дводольних рослин з ендоспермом характерне для рицини (*Ricinus communis*), ясена

(*Fraxinus excelsior*), помідора (*Lycopersicon esculentum*) (мал. 63), жимолостевих, зонтичних та ін. Запас поживних речовин у насінні цих видів нагромаджується в ендоспермі, а сім'ядолі виконують функцію гаусторій. Клітини сім'ядолей при проростанні насіння втілюються в ендосперм, виділяють ензими і переводять складні молекули вуглеводів, білків чи жирів у прості, а потім всмоктують їх і передають до **зачаткових органів**. Таким чином, сім'ядолі в даному випадку виконують функцію виділення і всмоктування. Форма сім'ядолів у цій групі рослин різна. В рицини сім'ядолі широкі, але тоненькі, безбарвні, жилкуванням. У ясена та помідорів вони занурені в ендосперм, значно менші, але при проростанні насіння активно ростуть у довжину.

Насіння дводольних рослин без ендосперму мають бобові, гарбузові, айстрові, капустяні та багато інших представників рослинної флори. Характерною особливістю насіння цих



vi 4 ^ %

Чк \ ^ _ J,

Мал. 64. Будова насінніші квасолі:

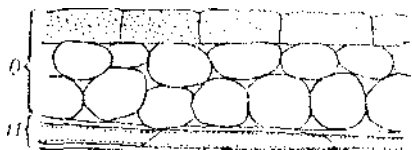
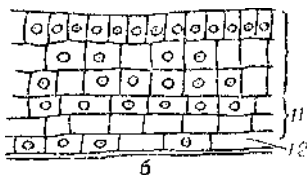
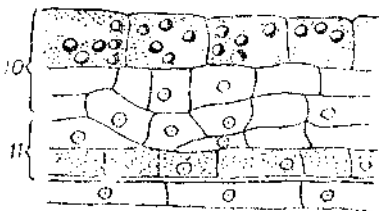
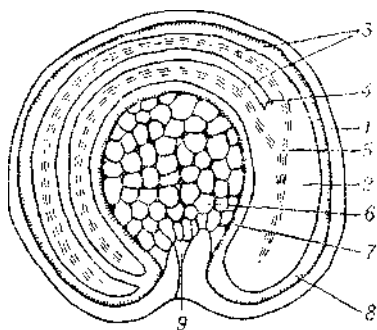
a — загальні вигляд; *b* — зародок; / — корінець; ? — мікроніле; 3 — рубчик; 4 — насінний шов. ± — спермодорма; *e* — брунечка; 7 — стбельіе; 6 — сім'ядоля.

гатьох рослій (гороху, кормових бобів, сочевиці, нуту, чини) сім'ядолі знаходяться у ґрунті.

Третьою групою в дводольних рослин є пасіпняз ендоспермом і периспермом. За своїм походженням вони не ідентичні. Ендосперм формується в зародковому мішку з вторинного ядра зародкового мішка, перисперм —

це залишки незруйнованого нуцлусу. Обидві тканини зберігаютьі) запасні речовини для зародка. У процесі розвитку насіння ендосперм може повністю поглинатися, а перисперм продовжує розвиватися. Яскраво цей процес ілюструється на поперечному зрізі насіння буряків (мал. 65). В середині його підковоподібно розташований ендосперм, в основі якого формується зародок. Перисперм потужний і є основною масою насінини.

Насіння однодольних рослин представлено двома різновидами • — з ендоспермом і без ендосперму.



Мал. 65. Будова насіння цукрового буряка:

a — поздовжній розріз насінний; 6-? — насінна шкірка на різних стадіях розвитку: / — шкірка; 2 — зародковий корінець; 3 — сім'ядолі зародка; 4 -• зародкова брунечка; 5 — зародкове стбельце; *e* — перисперм; 7 — кутикула; 8 — ендосперм; / — прозідний пучок; 10 — зовнішній інтегумент; 11 — внутрішній інтегумеш; 11 — з фуцелус.

•Лил 66. Поздовжній зріз зернівки пшениці:

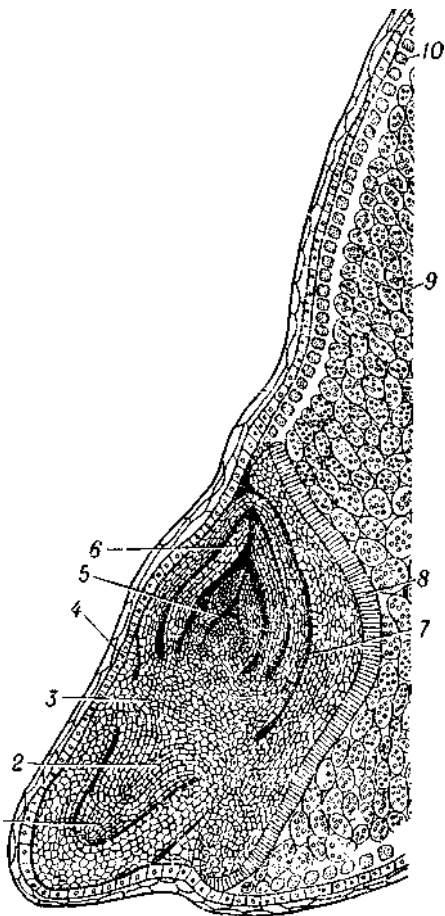
- кореневий чохлак; - зародковий орінь; 3 — початок формування сте-
• лья; 4 — насінна оболочка; 5 — за-
мкова брунька; 6 — зачаткові листки;
колеопіль; <S — пипок; У — ендос-
сперм; 10 — алейроновий шар.

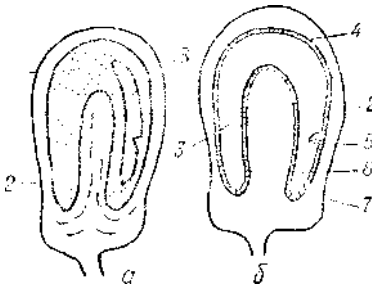
Н а с і п п я з с ї д о с п е р -
.] о м формують рослини ро-
ПШ злакових, півникових, лі-
ійпих. Найбільше господар-
ЛЧС значення з цього класу
мелки мають злаки (Роасае).
злакових насінина розвнва-
. Пся її плоді зернівці. Па
юздонжш.очв ро !!)і.і насінн-
їи іаі іідяї ііс-л зародок, епдо-
• • їй-рм і п.ісіппа шкірка, яка
ті.м., . . . ірплагае, навіть зро-
і .квібія з плодовою »болон-
• їю (мал. (К)). Па межі між
п юенермом і зародком зпа-
• і і п П, ся : f П • П и. ((і піа сім'я-
Г'ИИ П > ;:;НЛК\, крім сім'я-
н'її. > під ліфсрпційовапа
"р\ пі.ка : '!' '!) ЛЧС І КОІЗІПП за-
ем камп. Зародкових коренів
• і ОДНОГО ДО КІЛЬКО*.

І) основі коренів формуєть- <
І багаточаровий чохол — ко-
• • <<[u;ia (ні/і гр. І оіеос — піхва,
і 'і - корінь). ЯМІГІ па своїй
'бі рхііі несе ПСПСШ ВОЛОСКИ І
:: ПгріПШ ПОра.Х, ДО ВИХОДУ КО-
" пін вбирає воду і мінеральні солі для живлення зародка. У зв'яз-
\ і цим вважають, що колеориза є прообразом головного первин-
>ю кореня, а всі останні корені у злакових — вторинні.
("ім'ядоля — щиток у злакових, виконує видільну і всмокту-
і іьну функцію. До складу зародка включається також невелич-
їїї придаток — епібласт, вважають, це редукована друга сі-
І І І .о.ні.

;:;п;сії поживні речовини в злакових відкладаються в ендос-
рї і. основною масою якого є крохмаль.

Па ;оіішньому боці під насінніми оболонками розташований





Мал. 67. Поперечний зріз насіння частухи подорожня нової:

a — незріле насіння, видно залишки ендосперму-, *b* — дозріле насіння без ендосперму: 1 — ендосперм; 2 — оплодень; 3 — сім'ядоля; 4 — насінна шкірка; 5 — брунька; 6 — гіпокотиль; 7 — зародковий корінь; 8 — зародок.

алеїроновий шар в одну клітину, вивпнений алеїроновими зернами.

Пасіння однодольних без ендосперму у формується в рослин родини частухових (*Alismataceae*), рдесникових (*Potamogetonaceae*). Характерною особливістю такого насіння є те, що в нього запасні продукти відкладаються в сім'ядолі, а ендосперм зазнав глибокої редукції аж до його зникнення (мал. 67).

ХІМІЧНИЙ СКЛАД НАСІННЯ

До складу насіння входить вода, органічні і мінеральні речовини. У повітряно-сухому насінні води може бути 12—14 %. Якщо спалити насіння, то при цьому випаровується вода і згоряють органічні сполуки. Ці речовини називаються *органогенами*, вони утворюють клітковину, білки, вуглеводи, жири. Кількість органічних сполук різна. У більшості випадків це залежить від виду рослин, наприклад, у зернівках пшениці вони становлять 84,1 %, у насінні квасолі — 82,4, льону — 84,3 %. Співвідношення окремих речовин у насінні різних рослин неоднакове. У зв'язку з такими особливостями насіння можна поділити на крохмалисте, білкове, олійне. Насіння злакових культур утримує багато вуглеводів у вигляді крохмалю (наприклад, у пшениці їх 66,4 %), насіння бобових має менше вуглеводів, але багато білків. В окремих випадках білковість насіння цих рослин досягає 53 % (соя, люпин). Група олійних культур характеризується високим вмістом жирів (олії). Насіння льону утримує 37% олії, соняшнику — більше 45 %, маку — 41 %, кунжуту — понад 60 %.

Зола, яка залишається після спалювання, утримує в собі цілий комплекс мінеральних сполук. Виявлено, що зольність у рослин, у тому числі і в насінні, невелика. Кількість зольних речовин становить від 1,5 (кукурудзи) до 5,3 % (маку). До складу золи входять такі сполуки: K_2O ; CaO ; P_2O_5 ; SiO_2 та ін.

Хімічний склад насіння залежить також від родючості ґрунту, системи удобрення, кліматичних умов, сортових особливостей, агротехніки вирощування та інших причин.

ПРОРОСТАННЯ НАСІННЯ

Для проростання насіння потрібна наявність трьох факторів: тепла, вологи і кисню. Ці фактори незамінні і якщо не вистачає хоча одного з них — насіння не зможе прорости. Наприклад, у зерношвищах достатньо повітря і тепла, але там насіння не проросте, оскільки мало вологи. Якщо насіння занурити в кип'ячену соду, охолоджену до кімнатної температури, то воно теж не покільчиться. Причина цьому — відсутність кисню у кип'яченій воді. Однак якщо насіння зволожити кип'яченою водою так, щоб вода її вкривала його, воно швидко проросте, бо буде достатньо повітря, тепла і вологи.

Вплив температури на проростання насіння досить зручно прослідкувати у польових умовах на посівах кукурудзи. Для цього кукурудзу слід посіяти в різні строки. На першій ділянці насіння посіяні рано наносні при температурі ґрунту на глибині загортання насіння 10—12 °С. Другу ділянку засіяти пізніше, щоб ґрунт проітріманоч па 10—12 °С. З цього досліду можна побачити, що на першій ділянці насіння проросте не все і з великим запізненням порівняно з другою ділянкою. Причини такої нерівномірності в проростанні зерна є ті, що кукурудза теплолюбна культура і для проростання насіння потребує більш високих температур.

Процес проростання насіння розпочинається з бубнявіння, яке починається зміною стану колоїдів при вбиранні великої кількості води, яка надходить крізь оболонки насіння і мікропіле. Крім того, діють і осмотичні сили, які розвиваються у зв'язку з різницею потенціалів солей клітинного соку і концентрацією солей у ґрунтовому розчині.

Кількість води, яка потрібна для проростання насіння, у різних рослин неоднакова і залежить від їхньої природи. При бубнявінні насіння пшениці вбирає 79 % води сухої маси насіння, кукурудзи — 50%, льону—100%, буряків—121% тощо.

Важливою умовою для проростання насіння є кисень. Він повніший для окислювально-відновних процесів у клітинах насіння, що сприяє вивільненню потенційної енергії. Потрібної (як і енергетичний матеріал) при його проростанні.

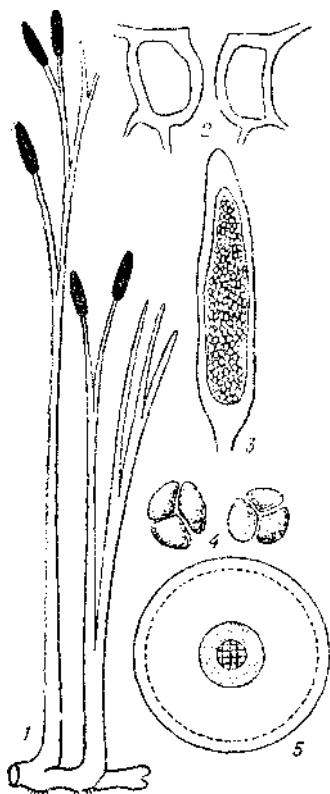
Таким чином, при наявності відповідних умов (води, тепла, повітря, інколи світла) після закінчення стану спокою у насінні починаються ферментативні процеси і зародок пробуджується до росту. Поступово із зародка формується проросток, який дасть початок розвитку всім майбутнім органам рослини.

ВЕГЕТАТИВНІ ОРГАНИ ТА ЇХНІ СИСТЕМИ

До вегетативних органів належать корінь і пагін. Вони служать для підтримання індивідуального життя рослинного організму. Вегетативні органи появились в результаті диференціювання первісного непочленованого на органи тіла нижчих рослин — талому.

Формування вегетативних органів у рослин зумовлено геологічними процесами, які відбувалися на Землі внаслідок появи суші. В таких умовах створювався дефіцит вологи, відбувався різкий перепад температур, інтенсивний рух повітря, змінювалися пори року тощо. Таким чином, при виході рослин на сушу створювалися екстремальні умови для їхнього життя, на організми впливали стихійні явища. Суворість і нестабільність екологічних факторів стимулювала розвиток відповідних пристосувань. Спочатку з'явилися тканини (у ринієфітів, які перші вийшли на сушу), пізніше, в процесі дальшого розвитку, в рослин сформувалися вегетативні органи.

Вихід рослин на сушу відбувався тривалий час і вже перші наземні вищі рослини з'явилися близько 500 млн років тому. Початок вищим рослинам дали перші наземні ринієфіти (псилофіти) (від гр. *psilos* — бідний), представником яких була ринія. На викопних залишках ринії виявлено сліди еволюції наземних рослин і формування листостеблових організмів. Ринія стала проміжною ланкою між водоростеподібними нащадками і вищими рослинами. Про це свідчать відповідні ознаки. Тіло ринії мало невеликі розміри — 50 см заввишки і до 5 мм діаметром — з дихотомічно розгалуженими підземними і надземними пагонами (теломами) (від гр. *telos* — окремість). В середині осьового органа вже був віддиференційований осьовий циліндр з провідною системою — ксилемою і флоемою. Дозовні від осьового циліндра знаходилась кора як хлорофілоносна тканина. Покривну функцію телому виконувала одношарова епідерма з кутику-



Мал. 68. Ринія:

1 — загальний вигляд; 2 — поперечний шліф продиha; 3 — спорангій; 4 — і.пори; 5 — с.ма поперечного шліфа осі

ю» і типовими продихами (мал. 68). Так від зростання теломін 'нишки вегетативні органи вищих рослин. Бічні теломи, які роз- мінувалися в одній площині, дали початок листкам. Осьові органи (стебло і корінь) теж виникли з теломів, з їх відкритою ростовою системою (апексами, або 'іптеркалярними меристемами). Поява істетативних органів сприяла швидкому заселенню рослинами су- ші та розселенню їх по всій земній кулі.

КОРІНЬ

Відомо, що корінь (Radix) як осьовий орган рослин у процесі • •полюції сформувався пізніше, ніж пагін. Утворення кореня за- • • > • печило виживання рослинних організмів в екстремальних умо- і\ за підношенням до вологи. Це один з важливих показників ; 11 її ит осу нї пня рослин до умов зростання.

Характерною особливістю кореня є те, що він має радіальну сі;мім| по, не розділений на вузли і міжвузли, точка росту його (апикальна меристема) прикрита чохлаком або кишенькою (у де- •! п\ водних рослин), бічні розгалуження ендогенні.

Чародкові корені в рослій формувалися по-різному. У вищих < іюінпніх представників рослинного світу вони розвивалися з зародка на іамеіпфіті. Чнродковпп корінь (корені) у насінних рослин (іон, і Ь.I.IHі іюпасіпних) закладався (закладається) в зародку насиниш ІМ шіше у багатьох видів коренева система розвивається :. ' н'лпок вегетативних органів (додаткові корені).

І Іоі ужпість кореневої системи залежно від її походження різ- н і Мапрпклад, у злаків більше розвинені додаткові корені, вони. • і ан.цілять основну масу кореневої системи. Первинна ж корене- са система у цих рослин має значення лише на початку їхнього ; • сіянку, пізніше особливого значення вона не має, оскільки і іаим) розвинена.

Насіння дводольних рослин проростає одним корінцем, який и: асте стає головним коренем 1-го порядку. Він у багатьох видів |і"С. . . .глибоко заходить у ґрунт. Паралельно з ростом відбуває- мо, , його розгалуження па корені другого і наступних порядків. Корес Г,І система, в якій є центральний корінь, з бічними розга- г. а.ссяями становить кореневу систему головного кореня. Вона ро .'neat:ться у багатьох трав'янистих рослин (бобових, айстро- їм . селерових) та дерев'янистих рослин.

Особливою групою є змішана коренева система, наприклад у і-мшп.і Тут, ПОРЯД З КОрЕНЕВОЮ СИСТЕМОЮ ГОЛОВНОГО КОрЕНЯ, УТВО- НЮЮ і сен ще й додаткові корені, або адвентивні. Вони розвиваю- Пся . нижньої, підземної частини стебла.

Корінь — підземний осьовий орган, на ньому не утворюються {безпосередньо} листки і зовнішні (екзогенні) бруньки. У деяких рослин на корені можуть формуватися бруньки, але вони закладаються в перичклі ендогенно, наприклад в осоту, вишні, малини та інших рослин. Головна функція корсяя полягає в поглинанні води, мінеральних солей з ґрунту та передачі їх до стебла і листків. Коренем рослина заглиблюється в субстраті, він може бути органом вегетативного розмноження (вишня, осот, берізка, осика) або бути вмістищем запасних поживних речовин, наприклад у буряків, редиски, цикорію. Паралельно з цим корінь виконує і видільну функцію. Через кореневі волоски виділяються органічні кислоти, наприклад оцтова, вугільна, мурашина тощо. В Інституті ботаніки Академії наук Грузії одержані дані й про те, що у коренях виноградної лози розвиваються зелені пігменти, які за своєю природою ідентичні зеленим пігментам листків, але не стійкі на світлі. Завдяки цим пігментам відновлюються нітрати, які легко засвоюються рослинами. При цьому виділяється кисень, який використовується для дихання коренів і мікроорганізмів у зоні ризосфери.

Наявність зелених пігментів у корені сприяє відновленню неорганічних форм вуглецю (CO_2) в органічні його форми. Перебіг таких процесів було зумовлено екологічними умовами. Так, на початку формування рослинного покриву атмосфера була насичена вуглекислим газом за рахунок викидів його з надр планети. Пізніше, з охолодженням земної кори, надходження CO_2 за рахунок інтрузивних процесів значно зменшилося, його також значною мірою використовувала її буйна рослинність. Поступово навколишнє середовище збіднювалося на вуглекислий газ. У зв'язку з цим виникло пристосування у рослин, завдяки якому нестача вуглекислого газу поповнювалась за рахунок коренів.

Корені виділяють ферменти і вітаміни, потрібні для мікроорганізмів, що беруть участь у мінералізації поживних речовин в доступних для рослин форм.

Розвиток кореневої системи залежить від індивідуальних особливостей рослин та екологічних факторів. Рослини, що ростуть в умовах з недостатньою кількістю вологи, розвивають більш потужну кореневу систему порівняно з рослинами вологих місцевостей зростання.

Загальна довжина коренів, наприклад, однієї рослини ярої лещещі досягає 450 м, ячменю— 1000 м, вівса— 1300 м. В озимій пшениці за сприятливих умов (з урахуванням корневих волосків) вона інколи досягає 600 км і більше па одну рослину. Добовий приріст її може становити до 5 км.

Розподіл коренів у ґрунті неоднаковий. За даними Б. А. Гир-
мжа, основна маса кореневої системи ярої пшениці в період ку-
ріння розмішувалася на глибині до 20 см — 57%, 20—40 см —
:М %. 40—60 см — 11 %, 60—80 см — 5 % і 80—100 см — 3 %.
Окремі корені досягають глибини 1,5—2 м, а в долину гіркого —
до 3.5 м. Верблюжа колючка, яка росте в пустелях, має висоту
і гсбла до 1 м, а корінь досягає глибини 20 м, доходячи до під-
ї рунтових вод. У багатьох дерев'янистих порід коренева система
розвинена ще краще. Вона заходить глибоко у ґрунт і одночасно
аопшрюється далеко в ширину. Наприклад, у плодкових дерев ко-
реїгі заходять за межі крони, в 2—5 разів перевищуючи її діа-

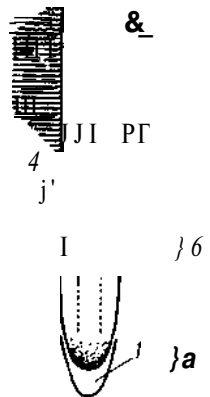
†1Стр.

ЗОНИ КОРЕНЯ

У напрямку гііпізу вгору в корені можна виділити кілька зон
і ке;>': гний чохлак (мал. 69).

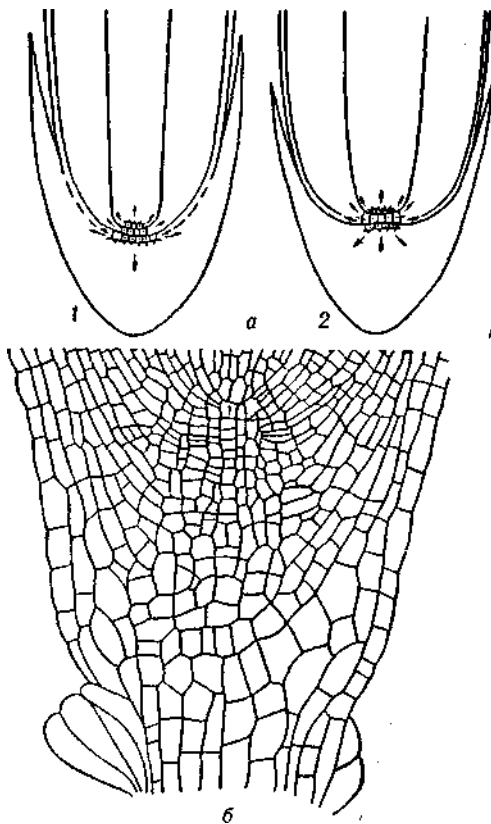
Униїі чохлак — своєрідне паренхіматичне утворення, яке
;• к. і;... ієсн з клітин, що прикривають меристематичну зону ко-
п\., аріїстаппя. Він не тільки захищає точку росту від механіч-
іи<і • анкоджешія, а її сприяє, завдяки ослизненню і злущуванню
іі,і:і \ його клітин, просуванню кореня в твердому субстраті.
і пк'.іііпп, що живуть у воді (ряска, жабурник), замість
Кир ;,, чо\шк;і мають кишеньку, яка зменшує швидкість те-
ми : оі.'я конуса наростання і цим самим надійно захищає
інг і у від вимиваючої дії води.

(«міа ділення. Нарощування кореня відбувається за рахунок
цім них клітин меристеми, яка локалізується на його верхівці
їм ч'ііовпм чохлаком (у папоротеподібних
ОП'І ініціально клітина, в покритонасінних —
КІ.М „[. Під час поділу ініціалів формується
мі к'матичпий комплекс. Зовнішній шар його
п.і н.і-j-'Огь дерматогеном (від гр. derma — шкіра,
'і — народження), із нього пізніше утворю-
'і своєрідна тканина — ризодерма, або епі-
іт (від гр. еріblema — покривало), а також
к.і іііпі кореневого чохлака. Під дерматогеном
і" шивається другий меристематичний шар —
іw • ш->лема (від гр. periblema — оболонка, нок-
ш ...), вона дає початок первинній корі, з третьо-



Мал. 69. Зони кореня (схема):

(Ниве наростання; б — зона росту; в — зона кореневих во-
- початок ЗОНІ бічних коренів; / — кореневий чохлак;
прет нин нол ісок; 3 — осьовий циліндр; 4 *— провідна си-
стема.



Мал. 70. Схема точки росту кореня:

a — типи точок росту кореня покритонасінних рослин: / — три групи ініціальних клітин, кореневий чохлак I дерматоген утворюються одними ініціалами; 2 — три групи ініціальних клітин; 6 — точка росту кореня в зародку настирції, на поздовжньому зрізі.

го шару — *плероми* (від гр. *pleroma* — заповнення) формується центральний циліндр кореня (мал. 70). Так відбувається диференціація апекса в дводольних рослин.

Однодольні рослини мають деякі особливості в будові верхівки кореня. В них з нижньої групи ініціалів розвивається тільки чохлак, а епіблема — за рахунок зовнішнього шару периблеми. Однак не завжди як Е однодольних, так і у дводольних має місце розмежування меристеми в апексі. У цьому разі меристематична зона верхівки буде однорідною, з якої пізніше розвинуться всі тканини кореня.

За зоною ділення знаходиться зона активного росту (розтягування) клітин. Тут клітини, збільшуючись у своєму розмірі, сприяють просуванню кореня у глибину субстрату.

Загальна лінійна протяжність зони росту і розтягування кореня невелика, вона становить лише 1—1,5 мм.

Вище зони росту розташована всисна зона. Вона являє собою систему *корневих волосків* та інших клітин епіблеми протяжністю 1,5—2 мм і більше. Корневими волосками рослина забирає з ґрунту воду і мінеральні солі. Завдяки великій масі корневих волосків у рослин значно збільшується всисна поверхня. Наприклад, загальна всисна зона кореневої системи озимої пшениці може перевищувати площу надземної частини в 130 разів і становити 100 тис. м² на 1 га.

Кореневий волосок формується так: ядро клітини епіблеми переміщується до зовнішньої оболонки і стимулює її ріст, клітина

Ми; ?'. Поперечний зріз
ко;>еня півників:

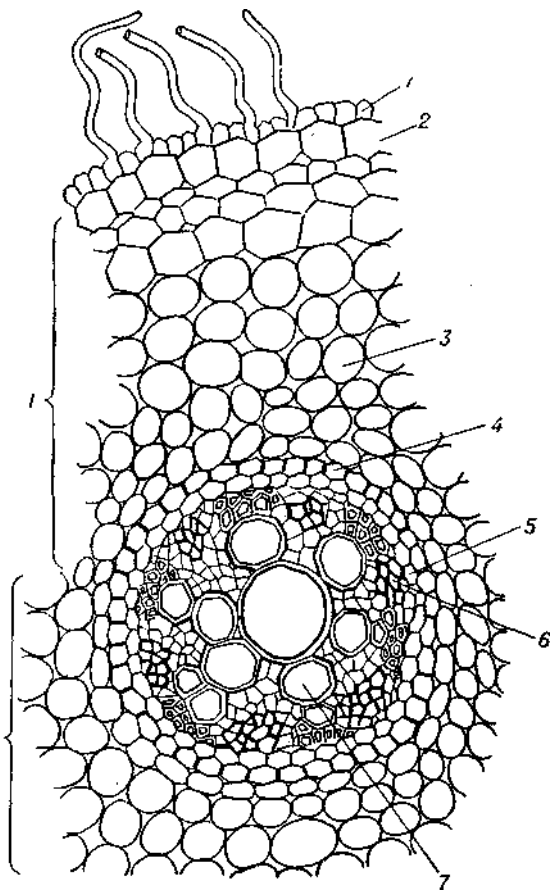
- гкрв^гна коря; // — осьо-
ліи и.илндр; / — епілема; 2 —
Кіодерма; 3 — мезодерма; 4 —
ідодсрмг.; 5 — перницкл; 6 —
qі.ієnvui 7 — судини ксилеми.

'идовжується, напов-
ШОТЬСЯ КЛІТИННИМ СО-
КОМ Коли урівнова-
кіиься величина і об'єм
клітини, ріст волоска
припиняється, форму-
вання кореневого вол-
оски триває годинами
(іп'МГі.ПІЗНО .) — 10 ГО-
ДНІЙ) іє псі клітини
<чі>м< ми утворюють
полоє кн. Там, де їх не-
має, в зоні росту клі-
•ШШШ менше всмокту-
юі і. К••д і мінеральних
со. н іі іігкі.іькп максіь
мі и іп'. і.п ми v ю інк' з
<\ I < I (> і КІМ. І Ю ділян-
ку • міопія називають
>і,пїк> незначного іо-
і лип..пня. Виіде (у на-
ііі'иуіку від верхівки
іч 11" мм) розташована
"П.І слабкого (недо-
• ін і нього) поглинан-
•ї' Наявність корене-
їд колосків утворює зону активного всмоктування.

Кореневі волоски не довговічні. Наприклад, в яблуні вони
. • моли. 10—20 днів, а потім відмирають і злущуються. Нові во-
ни мі утворюються в процесі росту кінчика кореня в довжину.
І. к (ростом кореня у глибину переміщується і зона корневих
і" іоеків, освоюючи цим самим нові райони поживного субстрату.

Всисна зона кореня вкрита слизистою речовиною — *апектином*,
лі • забезпечує прилипання ґрунту до корневих волосків.

Кореневі волоски розвиваються не в усіх рослин, їх немає у
оаі'и'юх видів водяних і болотяних рослин (калюжниці, сусака
іа іп.), а також у рослин, на коренях яких оселяються гриби (сос-
н-! дуб, береза), утворюючи так звану мікоризу (від гр. mikes —



гриб, rhiza — корінь). У них корені теж не мають волосконосних утворень, оскільки функцію кореневих волосків виконують гіфи гриба. Мікоризу мають більшість дерев'янистих рослин.

Вище кореневих волосків розташована провідна зона, або зона бічних коренів. Кореневі волоски в цій зоні відмирають, і вся епіблема злущується.

АНАТОМІЧНА БУДОВА КОРЕНЯ

Анатомічна структура кореня формується відповідно до його функції. По довжині кореня анатомічна його будова неоднорідна. В зоні епіблеми корінь має первинну будову. Вище волосконосного шару закладаються бічні корені. У дводольних рослин в цій зоні відбуваються корінні зміни, пов'язані з утворенням вторинних тканин.

Таким чином, в молодій частині кореня (мал. 71), назовні його, розвивається одношарова епіблема з щільно зімкнутими клітинами, а під нею формується первинна кора і осьовий циліндр.

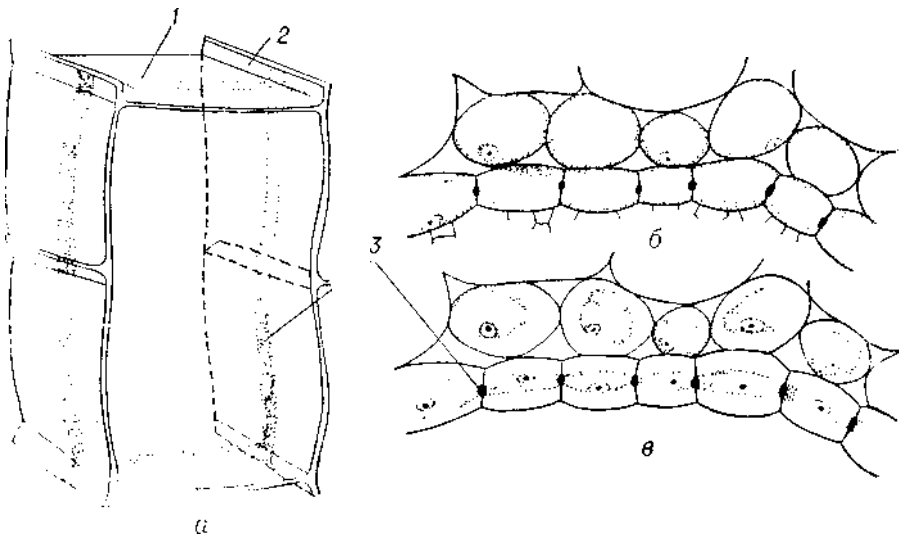
Первинна кора буває однорідною (у голонасінних і дводольних) або складається з відповідних шарів клітин: зовнішнього — екзодерми (від гр. *exo* — зовні, *derma* — шкірка), внутрішнього — ендодерми (від гр. *endo* — всередині, *derma* — шкірка) і середнього — мезодерми (від гр. *mesos* — середній, *derma* — шкірка).

Екзодерма буває одно- або багатшаровою. В деяких рослин вона виражена слабо, наприклад у бобів (*Vicia faba*). У водяних рослин екзодерми немає. Більш потужні шари екзодерми виявляються в однодольних. У дводольних екзодерма існує недовго і при появі вторинної покривної тканини злущується.

Спочатку екзодермальні клітини виконують функцію регуляції. Вони пропускають воду і мінеральні солі, які йдуть від кореневих волосків, і виділяють органічні кислоти, вітаміни для розчинення складних сполук та підживлення мікроорганізмів біля кореневої системи.

При злущуванні епіблеми відкривається зовнішній шар первинної кори, клітини зазнають корковіння, а в деяких випадках і здерев'яніння. Зміни в екзодермі спричинюють зміни її функцій, вона починає виконувати захисну (покривну) функцію. Так формується тканина — *екзодерміс*.

Найпотужніший шар паренхімних клітин первинної кори становить *мезодерму*. Мезодерма є місцем накопичення ґрунтових розчинів і сприяє пересуванню їх до ендодерми. Крім того, у цілому ряду рослин у мезодермі розвиваються повітроносні канали, утворюючи так звану *аеренхіму* (від гр. *aeg* — повітря, *enchimā* — заповнення) (в лепехи, півників болотяних, деяких сортів рису).



Мал. 72. Будова клітини ендодерми:

а — гемптичне зображення клітини ендодерми з поясками Каспарі; б — поперечний розріз «п'ягрім»; и — тон самий препарат після фіксації спиртом; / — поперечна стінка; 2 — нозонжки радіальна оболонка; 3 —> поясок.

Пп аеренхімі при утрудненій аерації повітря з листків і стебла надходить до кореневої системи. У паренхімі первинної кори корпія формуються молочники — в молочаю, рицини, дзвоників ІІ іп., у корені бруслини накопичується гутаперча. В мезодермі кореня багатьох рослин синтезуються алкалоїди (тютюн, махорка, хінне дерево) тощо.

Ял мезодермою розташований останній одноклітинний шар первинної кори — *ендодерма* (інколи буває двошарова). Вона оточує осьовий циліндр. Функція ендодерми пов'язана з регулюванням надходження води й розчинів в горизонтальному напрямку під мезодерми до осьового циліндра. Форма ендодермальних кліїш правильно чотирикутна, тонкостінна. У молодому віці клітини киш, тонкостінні. Пізніше в ендодермі, ще в зоні всмоктування, відбуваються зміни, які й проходять поетапно. На першому етапі клітинна оболонка зазнає зкорковіння і здерев'яніння в середній її частині. На цьому місці з'являються потовщення у вигляді пояска, який називають *пояском Каспарі*. Німецький ботанік Каспарі вперше виявив і описав його (мал. 72). На цьому етапі й закінчується формування ендодерми. На другому етапі зміни охоплюють всю клітинну оболонку. Із внутрішнього боку її

відкладається суцільний шар потовщення, він формується з целюлози та суберину. Однак не всі клітини ендодерми вступають в другу фазу. Частина клітин, що розташовані проти ксилемних груп, залишаються на рівні першої стадії, вони не втрачають пропускних функцій, і тому процеси обміну між первинною корою та осовим циліндром не порушуються.

Змінні процеси в ендодермі в різних рослин відбуваються неоднотипно. Наприклад, у хвощів та деяких папоротей диференціація ендодерми закінчується на першій фазі, у голонасінних та квіткових (дводольних рослин) на другому етапі. Клітини ж ендодерми більшості однодольних і деяких дводольних зазнають подальших змін, які пов'язані з нерівномірним нашаруванням целюлози на суберинову пластинку з внутрішнього боку клітини, що зумовлює сильне здерев'яніння клітинних оболонок. В третій фазі клітини ендодерми набувають механічної опорної функції, пропускні клітини не зазнають змін.

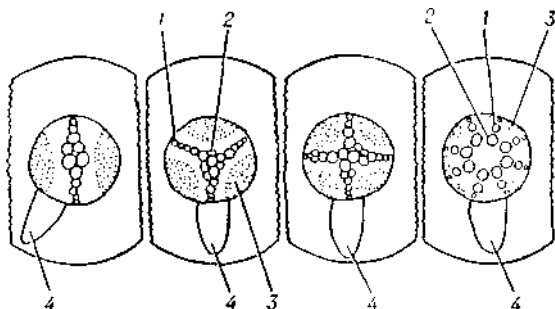
У центрі кореня розташований осовий циліндр. За анатомічною будовою він представлений відповідними тканинами, його зовнішній шар, який прилягає до первинної кори, називають *перициклом*. Тут беруть початок бічні корені, закладаються додаткові бруньки у коренепаросткових рослин (осоту, березки). У перициклі зароджується також камбій, фелоген (корковий камбій), молочники, вмістища секреторної діяльності рослин та інші тканини.

Клітини перициклу тонкостінні, ділячись тангентальними переродками, утворюють корнерідну дугу.

В осовому циліндрі формується і провідна система — *флоема* та *ксилема*. Провідні елементи закладаються екзархно, тобто протоксилема і профлоема розміщуються до перициклу, а метаксилема і метафлоема, які утворюються пізніше, формуються в напрямку-до центра осі. Кількість променів флоєми і ксилеми залежить від виду рослин. У буяків провідна система двопроменева (діархна), бобові, гарбузові мають чотирипроменеву флоєму і ксилему (тетрархну), у півників — багатопроменева (поліархна) (мал. 73). В той же час кількість променів може змінюватися внаслідок редукції їх. Наприклад, з тетрархного пучка може утворюватися триархний. Спостерігається також відмінність в кількості провідних пучків головного кореня і бічних його розгалужень.

У центральній частині осового циліндра інколи формується серцевина. Вона має тонкостінні клітинні оболонки, де відкладаються запасні поживні речовини (у мальвових). В серцевині беруть початок членисті молочники (у кульбаби), а в долину, наприклад, розвиваються видільні канали.

В осовому циліндрі формується не тільки провідна система



•Мал. 73. Типи структури коренів у деяких покритонасінних рослин: діархний — у буряків, триархний — у гороху, тетраархний — у квасолі, бобів, поліархний — у однодольних (зліва направо):

/ — протоксилема; 2 — метаксилема; 3 — флоема; 4 — бічні корені.

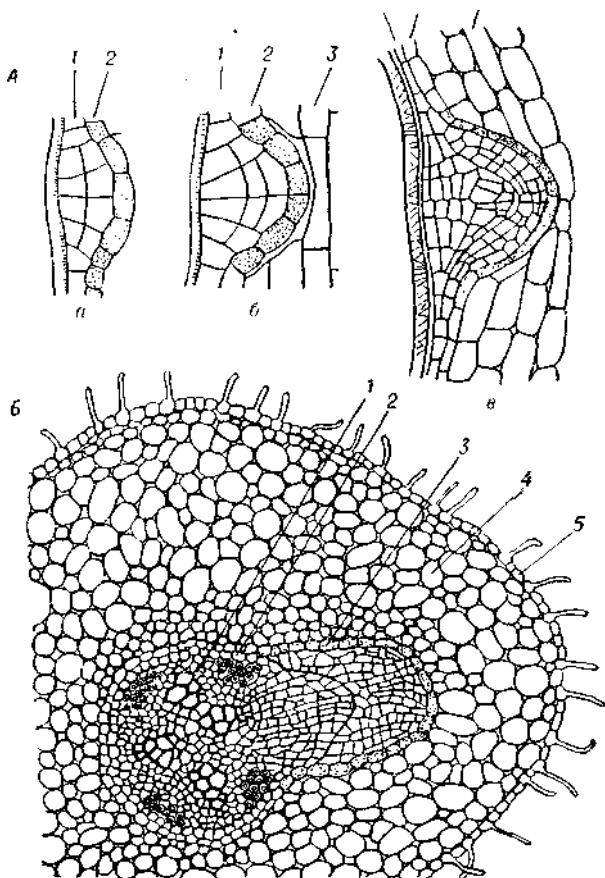
(серцевина та інші тканини), а й механічна тканина — склеренхіма (у півників, барбарису).

Формування серцевини не типове для кореня. В цьому органі інша слабо розвинена, інколи її зовсім немає, в такому разі центральну частину кореня займає ксилема, як первинна, так і вторинна (у гарбузів).

ФОРМУВАННЯ БІЧНИХ КОРЕНІВ

Одна з особливостей пристосування рослин до виживання — і алування коренів. За несприятливих умов зростання корені більша галузяться. Наприклад, у рослини одного виду або навіть того самого сорту в умовах недостатнього зволоження маса коренів більша, ніж надземної частини, і навпаки, за оптимальних умов щодо вологості коренів буде менше порівняно з надземною масою. Ії деяких рослин корені не галузяться (наприклад, ряска малої, /*pana minor*), бо вона росте у воді. Таким чином, закладання і розвиток бічних коренів залежить як від природи рослин, так і від екологічних факторів.

Пічні корені закладаються ендогенно за рахунок клітин перішпої кори, перициклу, серцевинних променів і камбію. Спочатку в місцях закладання бічного кореня клітини перициклу діляться, утворюючи меристематичний комплекс, який називають *коренерідною дугою*. У процесі розвитку меристематичної зони утворюється конус наростання кореня з кореневим чохлаком (мал. 74). Паралельно з наростанням конуса відбувається формування кишеньки за рахунок поділу клітин ендодерми. Кишенька відіграє важливу роль для виходу бічного кореня назовні. Клітини



Мал. 74. Ендогенне закладання бічних коренів:

.1 — у звіробою: а, б, в — послідовні етапи розвитку кореня; 1 — ксилем; 2 — ендодерма; 3 — корова паренхіма; 4 — періцикл; 5 — епілема.
 Б — соняшника; / — центральний циліндр головного кореня; 2 — ендодерма; 3 — корова паренхіма; 4 — періцикл; 5 — епілема.

кишеньки діють механічно на первинну кору, розсуваючи клітини, а також виділяють ензими і розчиняють клітинні оболонки первинної кори, прокладаючи цим самим шлях для виходу конуса наростання.

Бічні корені найчастіше закладаються проти ксилемних груп головного кореня. В такому разі в бічних коренів буде стільки рядів, скільки променів ксилеми. Для злакових і селерових (зонтичних) місцем зародження бічних коренів є зона флоєми.

ВТОРИННА БУДОВА КОРЕНЯ

Вторинну будову кореня мають дводольні та голонасінні. Вторинні зміни відбуваються як всередині осьового циліндра, так і у периферичній частині його. Розпочинаються вони в місцях закладання бічних коренів, інколи у верхній зоні кореневих волосків на висоті 2—3 см від кінчика кореня.

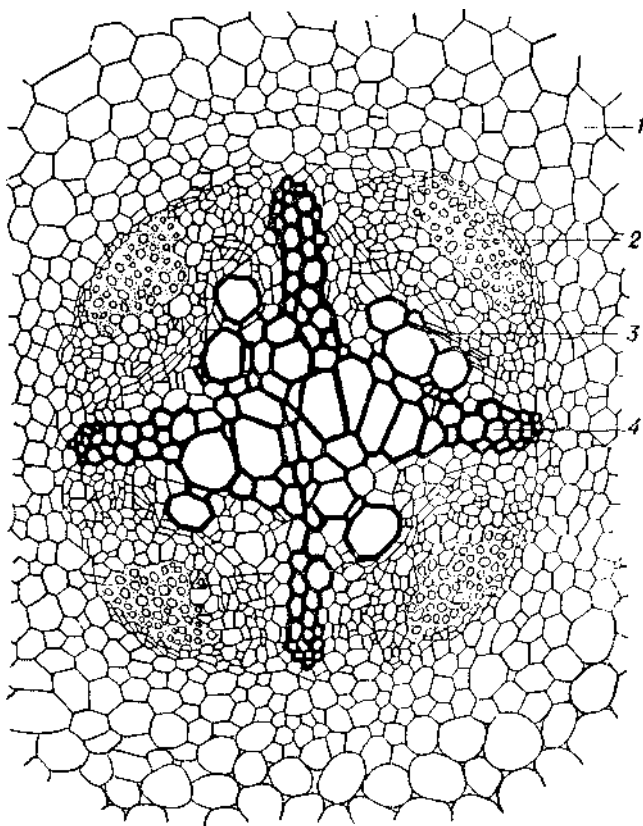
Вторинні зміни спричинюють камбій і фелоген. Поява вторинних меристем та функціональність їх зумовлюють реконструкцію анатомічної структури кореня. В основному в корені розвиваються вторинні тканини, первинні ж гістологічні елементи залишаються в невеликій кількості і майже втрачають свою роль у житті рослини.

Камбій як вторинна меристема спочатку закладається за рахунок паренхімних клітин осьового циліндра під первинною флоемою кожного сегмента провідного пучка. Потім меристематичного характеру набуває шар паренхімних клітин, що розташований між існуючою флоемою і первинною ксилемою і далі поширюється по ділянку перидерми, яка розташована проти ксилемних груп. В такому разі камбій утворює овальне або лопатеве камбіальне кільце (мал. 75). У місці закладання камбію (під первинною флоемою) він продукуватиме (у бік до серцевини) широкопротоплазмічні судини вторинної ксилеми, а до периферії (під первинною флоемою) підкладатиме вторинну флоему. В такому разі первинна флоема поступово дегенерує і втрачає свої функції: на місці її займається потужна вторинна флоема. Ділянка камбію над перидермою формує паренхіму серцевинних променів. У процесі розриву камбію буде більш активний під первинною флоемою, ніж над ксилемою, що призводить до утворення круглого камбіально-кільця. Таким чином, камбій всередині осьового циліндра утворює колатеральні провідні пучки вторинного походження і вторинні комплекси паренхімних клітин, згрупованих у вторинні серцевинні промені (мал. 76).

У первинних структурах в осьовому циліндрі первинна ксилема зберігається в повному складі, та клітини серцевини в тих рослин, де вона зберігається.

Одночасно з перебудовою осьового циліндра відбуваються зміни і в первинній корі—формується *перидерма* як покривна тканина. Крім перидерми, в корені формується ще й кірка. Це відбувається тоді, коли корені виходять на поверхню ґрунту (у дерев'янистих рослин).

У представників однодольної рослинності вторинні зміни в коренях зустрічаються рідко. В основному анатомічна структура їх зберігається на рівні первинної анатомічної будови. Винятком є однодольні з групи багаторічних дерев'янистих рослин — юки, дра-

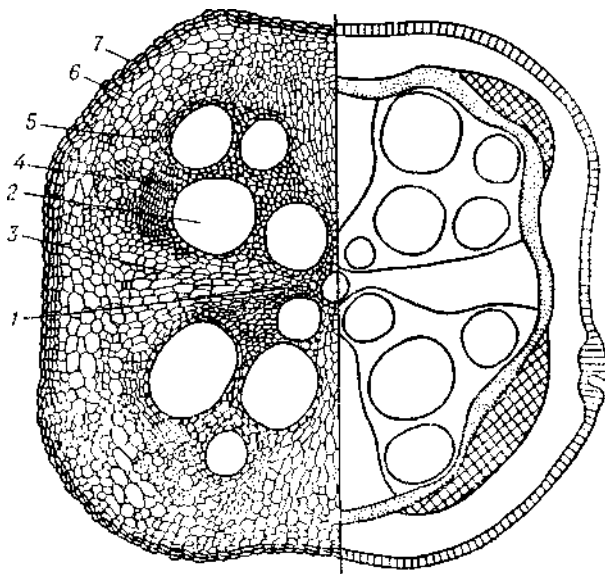


Мал. 75. Корінь бобів — поперечний зріз (перехід до вторинної будови):

1 — основна паренхіма; 2 — первинна флоєма; 3 — камбій;
4 — первинна ксилема.

цени тощо. Причому вторинний приріст у них відбувається не за рахунок вторинних меристем (там немає камбію), а з участю меристематичного кільця, яке формується з клітин первинної кори кореня, або перициклу. У цих рослин закладається кількка меристематичних кілець. Порядок їх закладання такий: спочатку відшнуровується перше меристематичне кільце, яке дає початок другому кільцю, друге — третьому і т. д. Ці кільця утворюють паренхіму і закриті провідні пучки. Так формується вторинна будова кореня у зазначених рослин.

Вторинні зміни в коренях проявляються і в деяких трав'янистих багаторічних однодольних рослин (у півників, деяких лілій-



Мал. 7G. Вторинна будова кореня гарбуза:

1 — зовнішня кора; 2 — первинна кора; 3 — радіальний промінь; 4 — камбій; 5 — первинна ксилема; 6 — основна паренхіма вторинної кори; 7 — корок (5-7 — вторинна кора).

них). Вони характеризуються тим, що коркова частина їх формуються не за рахунок фелогену. У них корковіють або дерев'яніють клітини первинної кори, які й виконують покривну функцію, подібно до корка дводольних дерев'янистих рослин. Інколи ендосірма кореня змінюється завдяки потовщенню її клітинних оболонок, що спричинює утворення масивного кільця. Внаслідок появи таких процесів первинна кора відокремлюється (злущується) від осевого циліндра.

АНАТОМІЯ М'ЯСИСТИХ КОРЕНІВ

Під м'ясистими коренями розуміють коренеплоди.

Коренеплід — це спеціалізований вегетативний орган, який має юловку, шийку та власне корінь. Головка являє собою вкорочений пагіт. Розвивається вона з бруньки, яка розташована між сім'ядольними листками. Шийка утворюється з шідсім'ядольного коліна, власне коренеплід — з зародкового кореня. Таким чином, коренеплід є спеціалізованим вегетативним органом. До того ж саме слово коренеплід по суті не відбиває справжнього змісту, оскільки в коренеплоді немає плоду.

Коренеплоди формуються, як правило, в дворічних рослин, що належать до різних родин. Є й однорічні рослини, в яких в перший рік розвивається і коренеплід, і плоди, наприклад у редиски.

Важливо зазначити, що утворення коренеплодів має пристосувальний характер. Накопичення поживних речовин забезпечує утворення повноцінного насіння навіть в екстремальних екологічних ситуаціях, і цим самим створюються відповідні умови для виживання. Так, -очевидно, відбувається природний добір.

Характерним для м'ясистих коренів є розвиток у них паренхіми і майже повна відсутність, деяких механічних елементів, як лібриформу в ксилемі та луб'яних волокон у флоемі.

За характером розвитку камбію коренеплоди бувають монокамбіальні, до них належать коренеплоди флоемного і ксилемного типів та полікамбіального типу в буряків. Анатомічна структура їх представлена в основному вторинними тканинами.

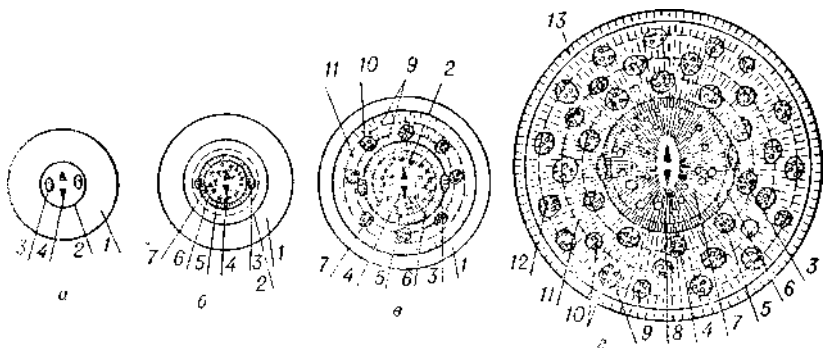
У коренеплодів флоемного типу основну масу становить флоема. Для прикладу доцільно розглянути анатомічну будову коренеплоду моркви. Зовнішній коренеплід вкритий перидермою, але вона слабо розвинута, і тому коренеплоди моркви взимку погано зберігаються.

Під перидермою виділяється два чітко виражені шари. Зовнішній шар більш потужний, він формується за рахунок крупноклітинної паренхіми і є фторинною флоемою. Внутрішня частина кореня менш розвинена, це вторинна ксилема. Між флоемою і ксилемою розташований вузький шар камбію, який утворює ці два тканинних комплекси.

Аналізуючи смакові якості коренеплоду моркви, можна виявити, що зовнішній шар (вторинна флоема) на смак солодший, ніж внутрішній (ксилемний). Така відмінність смакової якості залежить від функціональності цих тканин. Зовнішня, флоемна частина коренеплоду проводить через себе продукти фотосинтезу, вона більш насичена вуглеводами, які і надають тканині солодкого смаку. По ксилемі рухаються мінеральні солі і вода, вуглеводів тут мало, тому ця частина коренеплоду не солодка. Щодо поживних якостей, то весь коренеплід має велику цінність як овоч. У коровій частині накопичуються каротиноїди, вуглеводи і цілий ряд інших досить цінних сполук. У внутрішній частині (ксилемі) містяться розчини мінеральних солей, які потрібні людині або тварині (особливо молодим організмам) для росту і розвитку.

Будова коренеплодів редьки, турнепсу, брукви, редиски подібна. У них досить добре розвинена паренхіма вторинної ксилеми, тоді як вторинна кора розвинена слабо і розташована вона невеликою смужкою в напрямку до периферії кореня. Такі коренеплоди мають назву ксилемного типу.

Складнішу будову мають коренеплоди буряків. Особливість



Г⁷ Зміни в будові коренеплуду цукрового буряка в міру його розростання (поперечні зрізи):

1 — орпія; 2 — сталії первинної будови; 3 — сформувалася нормальний вторинний приріст; 4 — додатковим камбії утворив провідні пучки; 5 — будова кореня при більш пізньому вітварої-іанні; 6 — первинна кора; 7 — ендодерма; 8 — первинна флоема; 9 — первинні к.-н./к/ма; 10 — камбії; 11 — вторинна флоема; 12 — вторинна ксилема; 13 — заклався перам п н; і /КОМПІ камбії; 14 — флоема; 15 — ксилема; 16 — другий додатковий камбій; 17 — провідні пучки; 18 — покривна тканина.

і і Мічкої структури їх в тому, що в них проявляється полікамбіальності.

Пі початку розпитку буряків — до появи перших справжніх щ.и.и, коріш. має первинну будову (мал. 77). Зовні він вкритий г.п.и.т.ч.м.ю, під якою розміщується первинна кора з великими па-ччі і мішми клітинами і добре вираженою ендодермою. В осьовому циліндрі виділяється одношаровий перицикл. Первинна про-і.инл система нагадує радіальний, діархний пучок, який складається з двопроменевої ксилеми і двопроменевої флоеми.

Після появи перших пар справжніх листків у корені відбуваючі ✨ вторинні зміни, які охоплюють і підсім'ядольне коліно. Ці і кладій перетворення вносить камбій. Спочатку він закладається паренхімі між флоемою і ксилемою, а потім поширюється на ті н.і.у.ши перициклу, які розташовані над ксилемними групами.

Камбій до центра відкладає вторинну ксилему, а до перифер-чі вторинну флоему. У цей час коренеплід активно наростає в хі.в.п.с.чу із середини, внаслідок чого первинна кора спочатку роз-зі уєт.ся, а потім тріскається і поступово злушується. Процес ієідування первинної кори називають *линькою* буряків.

Під час лінки первинна кора у місцях виходу бічних коренів розвивається, що створює більш сприятливі умови для їхнього позривку. Відомо, що бічні корені здебільшого закладаються у порициклі, тобто ендогенно. Якщо первинна кора не злушиться і зарубе, тоді кореням важко пробитися крізь її товщу. В таких \ мова к не вся маса коренів зможе вийти з коренеплуду, частина

їх залишаться недорозвиненими, а значить, коренів буде менше, ніж могло бути.

Якщо линька відбувається не своєчасно, то говорять, що буряки «стікають». Щоб не допустити «стікання», слід створити оптимальні умови освітлення в ранній період їхнього життя (при появі розвиненої «вилочки»), ще до появи справжніх листків; для цього буряки слід швидко прорвати, залишаючи 80—120 тис. рослин на 1 га. Сходи слід прорідити максимум за 8—10 днів, тобто у фазі «вилочки», і закінчити при утворенні 1—2 пар справжніх листків. Затримка з прориванням може призвести до значних втрат урожаю коренеплодів (до 20—40%)— Знаючи найвідповідальніший період у житті рослин, коли закладаються основи майбутнього врожаю, можна виростити високий урожай. У

Коренеплід потовщується не тільки за рахунок основного камбію. В ньому утворюються ще й додаткові кільцеві камбії.

Перший додатковий камбій відшнуровується з клітин перкциклу або з флоемної паренхіми, інколи з інших тканин.

Після появи першого додаткового камбію зовні від нього утворюється другий, а потім третій. Так може закладатися до 12 камбіальних кілець і більше, але повного розвитку досягне лише 4—5. Кожне камбіальне кільце утворює додатково провідні пучки, що складаються з флоєми і ксилеми. Між пучками формується *міжпучковий камбій*, який утворює паренхіму, де'ї відкладається сахароза.

Так за рахунок кільцевих камбіїв коренеплід у буряків розростається до великих розмірів.

ПОГЛИНАННЯ КОРЕНЯМИ ВОДИ І МІНЕРАЛЬНИХ РЕЧОВИН

Грунтовий розчин і вода поглинаються не всією поверхнею; кореня, а лише епіблемою і особливо кореневими волосками. Інколи цю функцію виконують гіфи грибів, які оселяються на коренях. На прикладі живлення рослин можна показати тісний взаємозв'язок живої і неживої природи. Тільки така єдність є джерелом життя.

Рослина забирає з ґрунту макроелементи (азот, фосфор, калій, кальцій, залізо) і цілий ряд мікроелементів (марганець, хлор, йод, алюміній, бор та ін.). Всі ці елементи входять до складу мінеральних сполук і надходять у рослину одночасно з водою.

Процес поглинання речовин коренем розглядається С:ОСУВНО не тільки самої клітини, а й пересування їх від клітини до клітини. Під поглинанням у даному випадку розуміють надходження поживних елементів з навколишнього середовища до провідної системи кореня.

Вважають, що рух речовин у корені здійснюється двома шля-

..імп — шляхом пасивного та активного і а імпортування.

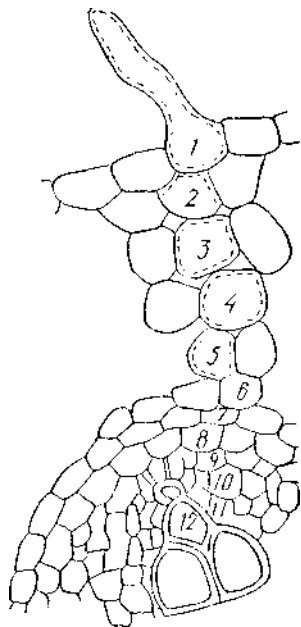
Пасивне транспортування речовин по ііопласту забезпечується завдяки дифу- і по вільних прошарках клітинних сті- • <ік, а також з участю гідрофільних пор мпоплазматичних мембран. Ліпофільні і човини дифундують по ліпоїдних про- арках цитоплазматичної мембрани. Та- ким чином, пасивне транспортування від- сукається без затрат енергії хімічних счізків. Це пояснюється тим, що моле- іл, ії по апопласту рухаються шляхом простої дифузії.

Процес надходження поживних солей :о кореня слід пов'язувати з рухом води, скільки кода в цьому процесі є водною ДЛЮК>. У воді нейтральні молекули та Г"ї і солей рухаються за законами віль- нії дифузії та в зв'язку з концентрацією .н ІПІ пінно заряджених іонів і в іонооб- мінні фазі.

Оскільки такті акт надходження ре- іінііііі \ клітину відбувається без затрат іш\ ІІ >і ні іі іоімі і пінної енергії, тому його на піками і, псметаболічним, або пасив- ним поглинанням (мал.78).

Лишене транспортування надходжен- і ч речовин у клітину відбувається крізь 'с\іо>апі| за рахунок витрат внутрішньо- 'лпшної енергії і направлене проти градієнта концентрації, тоб- ю по симпласту. Симпласт — це система плазмодесм, які забезпе- ПЛОМ> живий зв'язок клітин між собою і об'єднують їх в єдиний "чилекс. Отже, у таких зв'язках бере участь цитоплазма, плаз- la.icva, ендоплазматичний ретикулум і клітинні стінки.

ІІ пресування води і розчинних у ній солей по рослині залежить • а імік і від транспірації. Це фізіологічний процес, який пов'яза- нні ; випаровуванням води живими рослинами. Сила всмоктуван- ої водн з ґрунту прямо пропорційна випаровуванню. Чим актив- ній к- іода випаровується, тим з більшою силою вона всмоктується. " \ \ поди по судинах знизу вгору зумовлюється взаємодією моле- кули води з стінками судини під дією поверхневого натягу. Кіль- кість надходження води залежить також і від внутрішнього ко- рі некого тиску, який розвивається на основі підвищеної концен- ірації всередині клітин кореня порівняно з зовнішнім субстратом



Мал. 78. Будова кореня в зоні кореневих волосків (на схемі цифрами показані шляхи надходження води і розчинів до провідної системи).

(середовищем). Концентрація клітинного соку у клітинах нарастає у напрямку від периферії до осевого циліндра. Таким чином, вода, увібрана кореневими волосками, рухається до провідно; системи кореня, яка розташована в осевому циліндрі.

Кореневий тиск можна виміряти, провівши нескладний дослід. Для цього слід на свіжий зріз стебла соняшника, кропиви чи гарбуза надіти гумову трубку з манометром. Клітинний сік, який виділяється з рослини, нагромаджуватиметься у трубці, створюючи цим самим відповідний тиск. Виявлено, що сила кореневого тиску може досягати 2—3 атмосфер і навіть більше. З результатів дослідів можна бачити, що корінь не тільки вбирає, а й нагнітає воду, створюючи цим самим рух води по стеблу до листків.

Розглядаючи питання сукупності всіх механізмів надходження води і поживних речовин у рослину, слід констатувати, що співвідношення активних і пасивних процесів спрямовані на максимальне використання неметаболических шляхів.

Надходження води у рослину залежить також і від зовнішніх факторів. Велике значення має аерація ґрунту, наявність повітря і відповідна температура. Наприклад, при нестачі кисню у ґрунті дихання коренів утруднюється, в результаті чого порушуються всі життєві функції, зокрема і поглинання води коренями. Чим холодніший ґрунт, тим менше рослина вбирає води і поживних елементів.

Доступ повітря і тепла до кореневої системи створюється лише при належній розпученості ґрунту. Тому при вирощуванні сільськогосподарських культур проводиться цілий ряд агротехнічних заходів, спрямованих на поліпшення повітряного режиму ґрунту.

ФОРМИ І ТИПИ КОРЕНІВ ТА ЇХНІ ЕКОЛОГІЧНІ ГРУПИ

Форма кореня залежить від багатьох факторів — від природи рослин, від функцій, які вони виконують, тощо. Наприклад, злакові при проростанні насіння мають ниткоподібну форму, потім — мичкувату. Якщо в коренях відкладаються запасні поживні речовини, тоді форма може бути конусо-, колесо-, ріпоподібною, циліндричною, кулястою тощо. Причому в того самого виду рослин форми можуть бути різними. Так, у моркви в одних сортів коренеплоди конічні, в інших циліндричні, є й кулясті. Велика різноманітність коренеплодів і в буряків — конічна, мішкоподібна, куляста, в турнепсу — конічна, напівкуляста, колесоподібна. Для жоржин характерні корені-шишки (мал. 79). Дерев'янисті багаторічні рослини мають корені гілчастої форми з наступною диференціацією на скелетні, напівскелетні та обростаючі розгалуження. На обростаючих коренях формуються кореневі мички, які

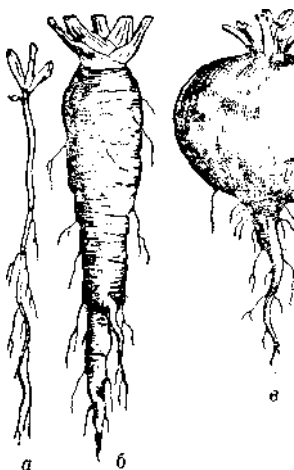
її суть на своєму тілі ростові та всмокуючі закінчення (ростові — швидко : метуть, всмокуючі — розвиваються :ї ростових, ріст їх незначний) (мал.

Звичайно здебільшого корені предмавлені не поодинокими елементами, : цілими системами. Враховуючи форц та походження, виділяють такі типі кореневих систем: /•—коренева истема головного кореня; 2 — системі додаткових коренів і 3 — змішана коренева система.

Коренева система головного корени за походженням первинна, за формію — стрижнева. Головний корінь !>мівивіювся з зародка, він несе на собі пі корені. Вона характерна для бобо

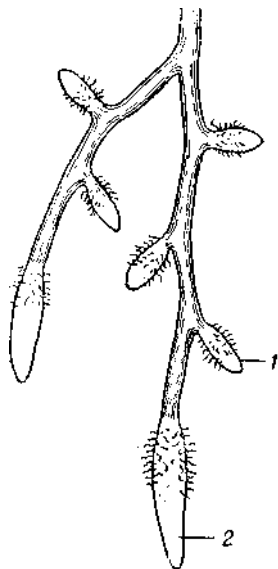
П\, багатьох дерев'янистих рослин і ш. Система додаткових коренів хадїк ієризується тим, що основна маса

ї\ вторинного походження, головний корінь (корені) розвивається слабко, частина відмирає.. Форма такої кореневої системи — мичн\ мі і ;т, п основному вторинного походження. Таку кореневу епсте-



Мал. 79. Форми кореня:

a — ниткоподібна в пшениці; *б* — веретеноподібна в моркви, *в* — ріпоподібна в редьки.

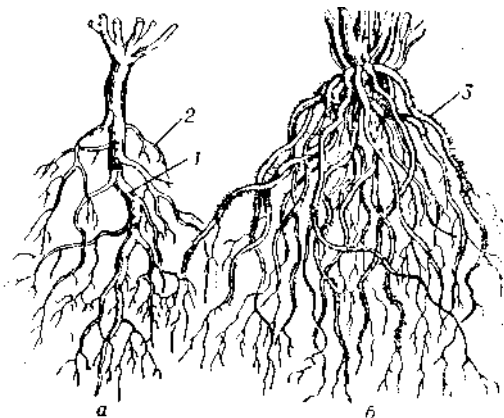


Мал. 80. Коренева мичка:

1 — всмокуючі закінчення; *2* — ростові закінчення.

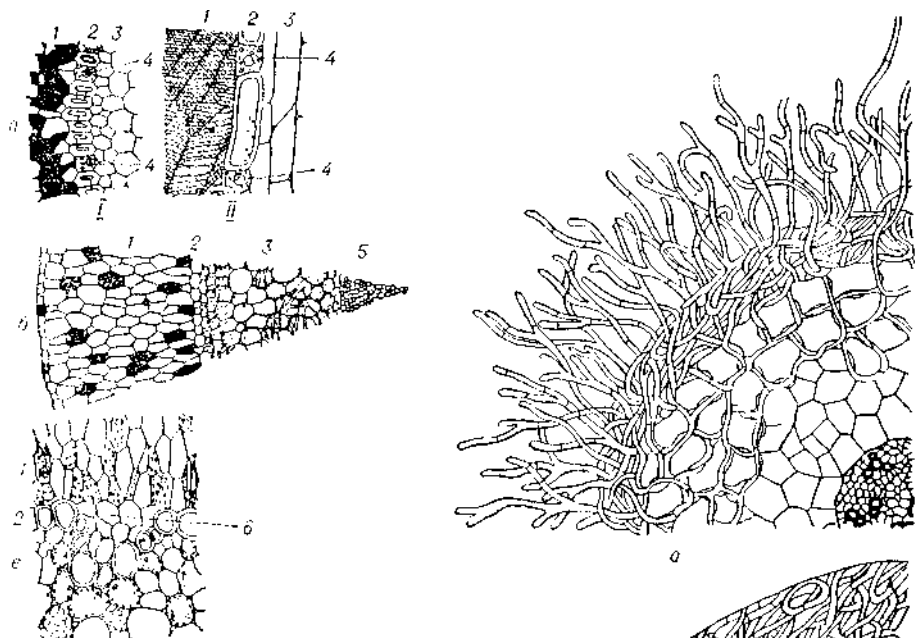
Мал. 8L Кореневі системи:

a — стрижнева; *б* — мичкувата; *1* — головний корінь; *2* — бічні корені; *3* — додаткові корені.



му мають злакові. До цього типу кореневої системи належать також корені вищих спорових рослин, в яких зовсім немає головного кореня, а розвивається лише додаткова (вторинна) коренева система. До третього типу належать змішана коренева система, яка має добре розвинений стрижневий корінь, і додаткові корені (у сояшника, суніці).

У природі існує велика група рослин, які увібрали в себе ознаки рослин першого і другого типів. Вони розмножуються і насінням, і вегетативно. З насіння спочатку у них формується первинна коренева система за рахунок зародка. Пізніше при розмноженні їх вегетативно утворюються корені вторинного походження. Такий характер формування корневих систем мають як трав'янисті, так

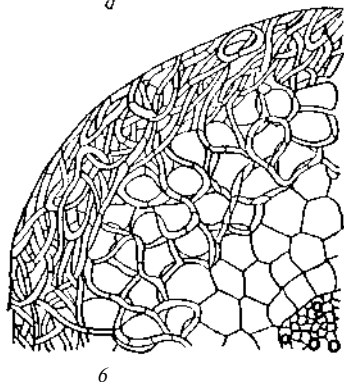


Мал. 82. Деталі будови повітряних коренів епіфітичних орхідей:

a — суміжна ділянка первинної кори і веламену: *I* — на поперечному зрізі; *II* — на поздовжньо-радіальному зрізі; *1* — веламен; *2* — ексодерма; *3* — паренхіма кори; *4* — пропускні клітини; *b* — сектор поперечного зрізу кореня; *5* — епідерма; *в* — частина поперечного зрізу; *б* — пневматофори.

Мал. 83. Мікориза сосни:

a — ектотрофна мікориза; *б* — ендотрофна мікориза,



• дерев'янисті рослини. Наприклад, на селекційних станціях для бсереження цінних якостей картоплю часто розмножують насінним. З насіння розвивається стрижнева коренева система первипіого походження. У виробничих умовах органами розмноження іа-рпоплі є бульби. На бульбах формуються лише додаткові корей. і. Так розмножуються (штучно і в природних умовах) суш-щі, •мородина, малина, верба, тополя та інші рослини.

Щодо екологічних факторів та пристосування до умов зростання корневих систем виділяють чотири групи рослин: з підземними-грунтовими), водяними (або плаваючими), повітряними та гаусторіями (від лат. *haustor* — той, що черпає, п'є) як особливим типом всмоктуючої системи.

Характерною особливістю підземних коренів є те, то воші і,ебільшого заглиблені в ґрунт, який є основним субстратом для ньої функціональності. Більшість вищих рослин мають підземні лрені.

Водяні корені менше розгалужені порівняно з ґрунтовими, лають добре розвинену аеренхіму. Вони не заякорюються у підлідній частині ґрунту, а плавають у товщі води і переміщуються > ЮМ з водою — ряска (*Lemna*), жабурник (*Hydrocharis*).

Рослини-епіфіти мають повітряні корені вторинного походження, субстратом для них є вологе повітря, звідки вони черпають іиду і поживні елементи. Представниками такої рослинності є делкі [піді тропічних орхідей (мал. 82).

Гаусторії....різновидність всисних тканин стебла, які виконую> II, функцію коренів, маючи назву коренів-присосок, розвиваючої в рослин паразитів (у повитиці — *Cuscuta*) і напівпаразктів (омели — *Viscum*), живляться вони за рахунок рослини-хазяїна.

ОСОБЛИВОСТІ СПЕЦІАЛІЗАЦІЇ КОРЕНІВ ТА ЇХ МЕТАМОРФОЗИ

Спеціалізація та видозміна органів рослин характеризують ви•тку пластичність їх щодо раціонального використання ними екологічних факторів росту і розвитку. Це важливий напрям а еволюційному процесі, життєвість рослинного організму й заключае-мся в єдності його з навколишнім середовищем.

Яскравим проявом спеціалізації коренів є співжиття їх з лижними формами живих організмів — грибами та бактеріями.

Співжиття вищих рослин з грибами називають *мікоризою*. Міі призупершим виявив ботанік Львівського університету Ф. Галиський.

У природі існує три різних види мікоризи — *ектотрофна*., *ендотрофна* і *екзоендотрофна* (мал. 83).

Органічний зв'язок вищих рослин і грибів — взаємовигідний.

Із субстрату гриби доставляють для рослини воду та мінеральні речовини, замінюючи цим самим у деяких випадках функцію корневих волосків. Функція грибів пов'язана також і з мінералізацією органічних рослин, із збагаченням рослин вітамінами, гормонами тощо. В той же час енергетичний матеріал для грибів — це вуглеводи рослини. Таким чином, відбувається ніби взаємний паразитизм, де виграють як гриби, так і рослини, подібні взаємозв'язки рослини з грибом мають симбіотичний характер.

Характерні особливості екзотрофної мікоризи полягають в тому, що гіфи гриба розвиваються зовні на корневих мичках. Гіфи, з одного боку, тісно зв'язані з грудочками ґрунту, забираючи звідти воду і мінеральні сполуки. З іншого боку, грибниця заходить в міжклітинники рослини аж до ендодерми і там віддає провідній системі все те, що взяла з ґрунту, замінюючи функцію корневих волосків. Рослина постачає для гриба органічні сполуки.

Гриби екзотрофної мікоризи оселяються на коренях дерев'янистих рослин (дуба, клена, сосни, липи тощо). До них належать більшість базидіальних грибів, серед яких є їстівні гриби — білий, маслюк, рижик тощо.

Ендотрофна мікориза розвивається всередині клітин, утворюючи клубочки міцелію. Інколи гіфи гриба виходять назовні епідермальних клітин, утворюючи невеликі опуклості. Функціональність ендотрофної мікоризи пов'язана з внутрішньометаболічними процесами клітини, оскільки в її гіфах синтезуються ензими. Крім того, в процесі наростання гіф гриба одночасно вони розчиняються клітинами рослини. Утворені речовини використовуються коренем. В свою чергу, ендотрофні гриби живляться за рахунок клітин тих рослин, на яких вони оселяються. В рослин з ендотрофною мікоризою кореневі волоски розвиваються нормально.

Ендотрофну мікоризу мають деякі види орхідних, верескових, а також багато видів трав'янистих рослин (костриця, цибуля, стоколос. конюшина, суніця, люцерна).

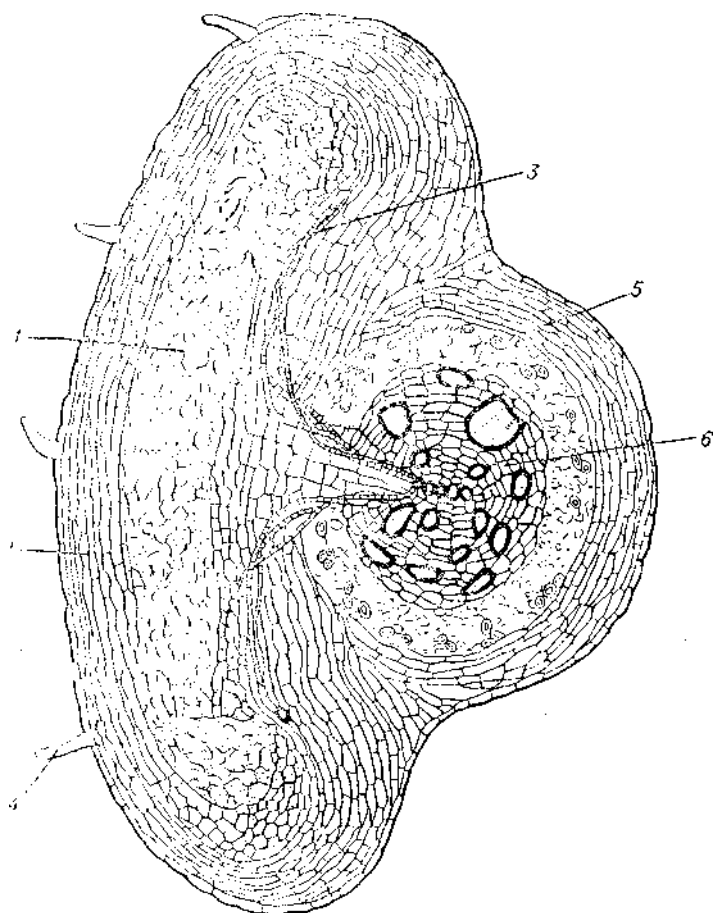
Міцелій гриба ектоендотрофної мікоризи функціонує як ектотрофна, так і ендотрофна мікориза. Гіфи міцелію обплітають не тільки молоді кореневі закінчення, а й проникають всередину паренхімних клітин кореня.

Вищі рослини, які живляться за рахунок мікоризних грибів, називаються *мікотрофними* рослинами.

Більшість мікоризних грибів не проявляють вузької спеціалізації, той самий гриб може симбіювати на кількох, а іноді й на багатьох видах рослин. І лише деякі види грибів вузькоспеціалізовані, використовують лише один вид рослин.

Виявлено, що мікотрофні рослини не можуть існувати без співжиття з грибною флорою.

Співжиття вищих рослин з бактеріями теж має пристосуваль-



Мал. 84. Бульбочка кореня люпину:

- бактеріальна тканина; 2 — кора бульбочки; 3 — трахеїди бульбочки;
- кореневий волосок; 5 — первинна кора кореня; 6 — центральний циліндр кореня.

і:!!! характер, при такому симбіозі поліпшується азотне живлення [• г.іп.п. Як відомо, в повітрі міститься велика маса незв'язаного і тільного) азоту, але рослина не може засвоїти його безпосередні.'. Існують різні канали надходження такої форми азоту в грунт і" рослини. Він може конденсуватися грозовими розрядами або і.імспідок синтезу вільноживучими азотфіксаторами — бактеріями ••• роду *Rhizobium*, які живуть у симбіозі з бобовими рослинами, ік культурними, так і дикорослими видами (мал. 84). Бульбоч-

кові бактерії проникають до клітин паренхіми кореня через кореневі волоски. Там вони своїми виділеннями активізують поділ клітин хазяїна, утворюючи бактероїдну тканину, яка нагадує форму бульбочки. Таких бульбочок на корені формується велика кількість. Бульбочка зовні вкрита перидермою, на верхівці має апікальну меристему, за рахунок якої вона наростає. Зв'язок бактероїди ої тканини з тканинами рослини здійснюється крізь провідну систему, яка розташована між бульбочками і підключається до провідної системи материнської рослини. У процесі розвитку бактерії накопичують у своєму тілі багато азоту, частково виділяють його в ґрунт. Більша частина азоту залишається в клітинах після відмирання бактерій. Таким чином, ґрунт і рослина збагачується на легкодоступні форми азоту. На одному гектарі посівів гороху при такому співжитті може фіксуватися до 100 кг азоту, а на ділянках, зайнятих багаторічним люпином, синтез його може досягати 300 кг/га і більше. Живлення бактерій відбувається з л рахунок вуглеводів та мінеральних речовин рослини-хазяїна.

Здебільшого бульбочкові бактерії являють собою окремі раси, які можуть жити в симбіозі лише з відповідними видами бобових рослин. Вони не завжди є в ґрунті. Якщо довгий час на цьому полі не вирощують бобові культури, то ґрунт стерилізується від цих бактерій. У цьому разі насіння слід обробити чистою культурою відповідної раси бульбочкових бактерій — нітрагіном (є ще чиста культура вільноживучих азотфіксаторів—азотобактерин). Можна також заражати ґрунт бульбочковими бактеріями, перевозючи невеликі дози ґрунту з того поля, де вирощувалась бобова культура.

На основі симбіозу бобових рослин з бульбочковими бактеріями не тільки збагачується ґрунт легко засвоюваними формами азоту, а й значно підвищується білковість рослин, що має велике значення для продовольчих і кормових цілей. Через це бобові рослини можуть використовуватись і як зелене добриво — сидерати (серадела, люпин та інші культури) для зайнятих паріз.

Науково розвиток та роль бульбочкових бактерій обґрунтував ботанік М. Вороній.

МЕТАМОРФОЗИ КОРЕНІВ

Метаморфози (від гр. *metamorphosis* — перетворення) — це успадкована в формі та будові видозміна органа рослини чи його частини, що пов'язана з виконанням різних або непрямих йому функцій.

У процесі еволюції та шляхом селекції в багатьох рослин корені набули додаткових функцій. В одних випадках основні функції кореня зберігаються, в інших випадках він зазнає глибокої метаморфози із втратою першопочаткових функцій.

До таких форм належать ко-
І иєплоди, кореневі бульби, втя-
ючі, опорні, стовпоподібні, хо-
-vibiii, дихальні, фотосинтезую-
корені та корені-причіпки.

В коренеплоді додаткових
; акцій набув власне коренеплід,
паренхімі якого відкладаються
пасні речовини.

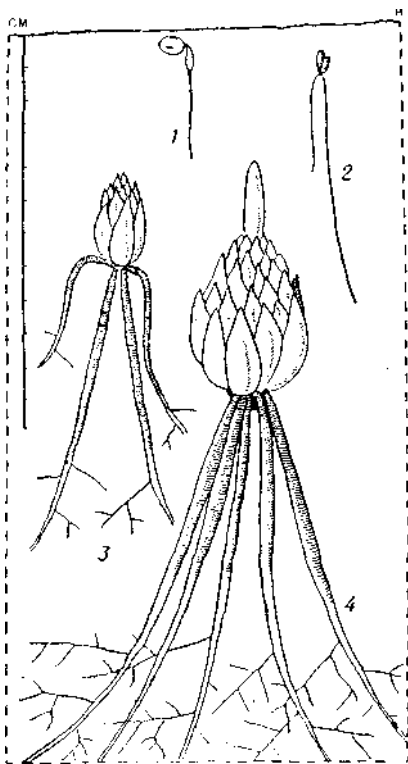
Корневими бульбами назн-
ають потовщення корневих роз-
лужень, в яких накопичуються
і пасні поживні речовини. На
: Фспевих бульбах формуються
ідаткові бруньки. Тому такі
"ульби служать для вегетативно-
<<< >> розмноження рослин. Кореневі
Пульби розвішаються в жоржини,
паники, таволги степової та в ін-
ll: і x видів рослин.

Итїгуючі корені формуються
і; шафрапа, лілії, деяких перво-
інііііііі тощо. Ноші мають своерід-
ну пудику ііотоііііііі частини
кирі-імі!, тобто наявність попереч-
них кільцевих зморшок, які ут-
ворюються в паренхімі кори. При
ііііііііііі корової паренхімі ко-
рни, скорочується в поздовжньо-
му напрямку, і надземна части-
на рослини (розетка) притиска-
> ;і.си до поверхні ґрунту. Якщо

і. таких рослин формуються цибулини чи бульби, то вони втягу-
и'ься в ґрунт. Так рослини захищаються від несприятливих умов.

Опорні корені укріплюють рослину в субстраті. Наприклад, у
кукурудзи вони відходять від нижніх наземних вузлів, заглиблю-
нчш в ґрунт і цим самим захищають рослину від вилягання. Од-
ночасно вони беруть участь у живленні рослини. До опорних ко-
ртів належать і дошкоподібні форми, які закладаються внизу
> іовбура дерева. Такі корені розвиваються у деяких тропічних
рослин.

Стовпоподібні корені (корені-підпорки) має тропічна рослина
індійський баньян (родина фікусових). Такі корені згодом набу-
вають значної товщини і ростуть вони в напрямку від гілок вниз —
прямовісно. На рослині їх утворюється багато. Завдяки таким



Мал. Втягуючі корені лілії:

1 — проростання насінини; 2 — про-
росток другого року; 3 — молода
рослина в фазі утворення підземних
пагонів; 4 — доросла рослина з нор-
мальним заляганням цибулини.

Мал. 86. Схема кореневої системи авіценії з дихальними коренями. Ш грішім показаний рівень ґрунту.

стовпоподібним утворенням крона дерева розростається до тисячі і більше квадратних метрів.

Дихальні корені (пневматофори) характерні для болотної рослинності тропічних регіонів з бідним кисневим середовищем (болотяні кипариси, авіценії та інші рослини). Для дихальних коренів властивий від'ємний геотропізм, вони виходять з ґрунту вертикально вгору (мал. 86). Повітря до паренхіми коренів надходить крізь отвори, що розвиваються на їхніх верхівках. Через пневматофори повітря надходить до підземної частини коренів в область ризосфери.

Ходульні корені має мангрова рослинність, яка зростає на заболочених ґрунтах морських лагун, утворюючи великі зарості (мал. 87). До цієї групи рослин належить тропічна рослина ризофора.

Асиміляційні корені (фотосинтезуючі) зустрічаються рідко. З представників місцевої флори такі корені розвиваються у водяного горіха, закладаються вони на підсім'ядольному коліні. У даної рослини, крім звичайних коренів, є корені розсічені, які містять хлорофіл і виконують функцію фотосинтезу.

Корені-причіпки властиві деяким ліанам, з допомогою яких рослини своїми пагонами фіксуються на скелях, стінах, стовбурах дерев тощо. До цих рослин належать деякі види фікусів, текоми, плющі.

ЗНАЧЕННЯ КОРЕНІВ У ҐРУНТОТВОРЧИХ ПРОЦЕСАХ ТА ЖИТТІ ЛЮДИНИ

У ґрунтотворчих процесах важливу роль відіграють корені в формуванні родючого шару ґрунту. Оселяючись на материнській породі, корінь діє механічно і хімічно, розпуджуючи його. Коре-



Мал. 87. Ходульні корені у ризофори, яка утворює мангрові зарості.

• и !• полоски виділяють органічні кислоти — мурашину, вугільну та сприяють розчиненню мінералів, змінюючи їхню природу. ір:: і ілмиранні кореневої системи в ґрунті залишається багато і "Г" іу МХ залишків, які, розкладаючись, утворюють гумус — най- !>•; ^іпіу частину біосфери. Кореневі системи багатьох видів і рі.'••'•іних рослин значно поліпшують структуру ґрунту, накопи! и-ь велику масу перегною, підвищують його продуктивність.

^ І ікнх рослин корінь є органом вегетативного розмноження. і .КІМ чином, корінь бере участь у ґрунтоутворчих процесах. Б"р нова система запобігає водній і вітровій ерозії. Наприклад, І; окремих регіонах коренями закріплюються барханні піски (у •ґс;.. лях Середньої Азії, Казахстані та інших місцях). Для цього

використовують вербу гостролисту, або шельюгу (*Salix acutifolia*), овес піщаний (*Avena stricosa*) та ін. Верба-шельюга утворює масу додаткових коренів на засипаних піском стовбурах і цим самим запобігає пересуванню пісків. На місцях, де вона зростає, утворюються піщані наноси, інколи до 10 м висоти, створюючи захисний вал, який оберігає інші рослини від засипання їх піском. <

На крутих схилах створюються полезахисні сівозміни, які, розвиваючи потужну кореневу систему, запобігають водній ерозії.

Завдяки розвитку кореневої системи рослини краще пристосовуються до екстремальних умов навколишнього середовища, що сприяло і сприяє інтенсивному заселенню нашої планети, змінюючи її облік. В свою чергу, розвиток корневих систем сприяв формуванню та збереженню тисяч видів рослин.

Що стосується використання коренів людиною, воно посідає належне місце в її житті. Людина багато рослин вирощує заради одержання коренів. Наприклад, близько 50 % світової маси цукру одержують за рахунок коренеплодів цукрових буряків. Високі продовольчі якості мають коренеплоди моркви, брукви, столових буряків, редиски, редьки, ріпи. Широко використовуються потовщені корені селери, хрону, цикорію. У коренях багатьох видів рослин накопичуються алкалоїди, вітаміни, мінеральні солі та інші речовини, з яких виготовляють ліки. У медицині з кореня валеріани (*Valeriana*) добувають ефірну олію, валеріанову кислоту, алкалоїди валерин і хатинін. Виготовлені ліки досить ефективні як заспокійливий засіб проти спазм, корчів та інших хвороб. Однією з найцінніших рослин є жень-шень (*Panax gins'ng*). Лікарські препарати з кореня жень-шеню застосовуються при нервовому виснаженні, атеросклерозі. Лікарську сировину одержують також з коренів первоцвіту лікарського (*Primula officinalis*), синюхи голубої (*Polemonium coeruleum*), оману (*Inula heleniurn*) та багатьох інших видів рослин.

Корені часто використовують для вегетативного розмноження рослин. Наприклад, сливу, вишню, малину здебільшого розмножують кореневими паростками. На горизонтальних корневих розгалуженнях цих рослин утворюються потовщення, на яких у великій кількості ендогенно закладаються бруньки, з яких пізніше при пересаджуванні формуються нові рослини.

Запитання для самоконтролю

1. У зв'язку з чим при первинній будові у корені закладається радіальна провідна система?
2. Чим обгрунтована відсутність епідерми на корені?
3. Чи є рослини, в яких на корені немає кореневого чохла?
4. В чому подібність і відмінність у походженні та функції ризоїдів і коренів?

Їшло вирощувати рослини в космосі (що вже експериментувалось), в якому і пряму слід чекати ріст коренів — вгору; вниз чи в сторони?

Чи є рослини, в яких немає первинних коренів на всіх етапах їхнього розвитку, а функціонують лише вторинні корені?

Місце кореня в еволюційному процесі вищих рослин.

ПАГІН

ВИЗНАЧЕННЯ ПАГОНА ТА ЙОГО МЕТАМЕРНІСТЬ

Пагін формується лише у вищих рослин і виконує функцію прямого живлення. Він складається з осі (стебла) і листків. М пагона без листків (хоча б укороченого чи редукованого), ні п тків без пагону (хоча б зачаткових чи видозмінених) утворили я не може, оскільки вони одночасно закладаються в апексі і . >му мають єдине походження. Головна функція пагона пов'язана . фотосинтезом, яку виконують листки. Його вісь (стебло) — • • 'шорним органом. Однак пагін виконує ще й провідну, механіч- •А а інколи фотосинтезуючу і запасуючу функцію або є органом і і вегетативного розмноження рослин.

Крім листків, обов'язковими для пагона є бруньки — зачатко- гі і пши. Нові (зачаткові) пагони закладаються в певному по- |ім..hu па ,ага.іі.ііій осі головного пагона, що й забезпечує тривале кім мі росшим, а також його галуження з утворенням системи II: і: іліі. Пагін, який розвивається з бруньки протягом одного ве- і' .пшиного періоду, називають *річним*. Багаторічна ж рослина •П і<• розглядатися як система послідовно утворених річних паго- •. В однорічних рослин головне стебло і кожна його бічна гілка 1.1"Ж може вважатися окремим пагоном. У багаторічних рослин п. «ном вважається нерозгалужене стебло з листками і брунь- лічі, що розвинувся протягом одного вегетаційного періоду.

І Пагін, як і корінь, є утворенням верхівкової меристеми, але його "• 'на порівняно з коренем значно складніша. Він відрізняється і кореня наявністю листків (або їх видозмін) і вузлів.

Вузол—це ділянка стебла, від якого відходить один або кіль- . місків. У багатьох рослин, таких як злаки, гвоздичні, селерові мгні, вузол має чітко виражене потовщення, в інших рослин ій'. чишень майже немає і межі вузлів умовні. Якщо листок або і іка листків, що знаходяться на вузлі, охоплюють його повнісі- іі' і ноєю основою, то такий вузол називають закритим, а якщо і охоплюють — • відкритим.

Ділянки стебла від вузла до вузла називають міжвузлями. І гшипа міжвузлів може бути довгою або короткою, від цього и алежать розміри пагонів —чи то вони будуть довгими, чи ко- in ;: ними.

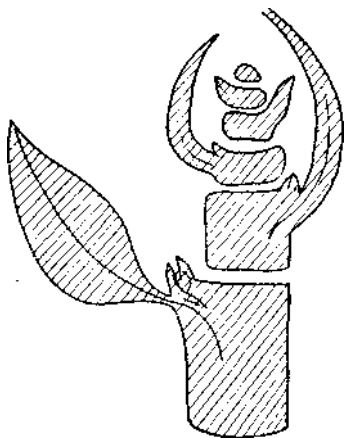
На пагоні може бути кілька, а іноді багато вузлів і міжвузлів, уздовж його осі. Отже, пагін має метамерну будову (складається з метамерів).

Перший пагін рослини — головний пагін, або пагін першого порядку, бере свій початок з бруньки зародка насінини. До його складу входить гіпокотиле, сім'ядолі і брунечка. При подальшому розвитку пагона послідовно формуються нові його метамерії.

Крім верхівкової бруньки, в пазухах листків пагона в більшості насінних рослин закладаються пазушні, або бічні бруньки. У деяких рослин в пазусі одного листка може закладатися кілька бруньок, які розташовані по-різному. Якщо вони знаходяться одна над одною (в один вертикальний ряд), таке розташування називають *серіальним*. Найчастіше воно буває в дводольних рослин, наприклад у робінії (білої акації), жимолості татарської, горіха грецького тощо. Якщо бруньки розташовані у вузлі одна біля одної (збоку), то таке розташування буде *колатеральним* (від лат. *соп* — разом, *lateralis* — бічний). Характерне воно в основному для однодольних рослин, частіше для злаків.

Із бічних пазушних бруньок формуються бічні пагони, за рахунок яких і галузиться головний пагін і збільшується загальна фотосинтезуюча площа рослини.

Так формується система пагонів, серед яких головний пагін буде пагоном першого порядку, його бічні — пагони другого порядку, а з подальшим галуженням — будуть пагони третього, четвертого та іншого порядків. Пагін кожного порядку здатний до верхівкового росту доти, доки зберігає свою діяльність конус наростання його верхівкової бруньки. Верхівковий ріст властивий не тільки для головного, а й для пагонів інших порядків.



Мал. 88. Загальна схема розвитку метамерів пагона.

Листок, в пазусі якого розташована брунька, або пагін, що розвивається з неї, називають *криючим*. Бруньки можуть утворюватися в багатьох рослин не тільки на верхівках пагона, але й на інших частинах або органах його — старих стовбурах, міжвузлях, коренях, листках (такі бруньки називають додатковими).

Для пагонів характерна метамерність, тобто повторність будови уздовж осі пагона.

Кожен метамер вегетативного пагона складається з вузла і розташованого в ньому ЛИСТКОМ, пазушною брунькою і нижнім міжвузлям.

Формування метамерів у конусі наростання (на апексі) пагона розпочинається з вичленування вузлів у вигляді серії дисків і утворювальних кілець), які відповідають рівню закладених листових зачатків, а потім міжвузля розростається (інтеркалярно) /мал. 88).

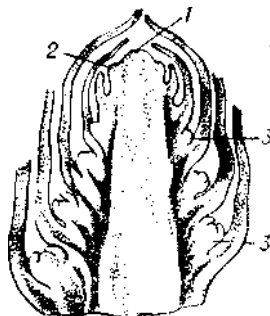
БУДОВА БРУНЬКИ

Брунька — це зачатковий, нерозвинений пагін. Вона складається з меристематичної зачаткової осі, яка закінчується конусом наростання. Нижче конуса закладаються зачатки листків, вони різні і віком і розмірами. Листки розташовані в бруньці один над одним. В пазухах зачаткових листків утворюються горбочки — зачатки бічних (пазушних) бруньок. Отже, вегетативна брунька — це пагін з усіма його елементами, кожен з яких перебуває в зачатковому стані.

Оскільки зачатки листків у бруньці ростуть швидше своєю зовнішньою стороною, то вони загинаються догори так, що нижчі зародкові листки закривають і захищають з боків та зверху більш молоді верхівкові зачатки листків і конус наростання (мал. 89).

Брунька, яка перебуває в стані спокою, має максимально набліжені вузли, оскільки в міжвузлях ріст не спостерігається. Одні вже в цей час в пазухах листових зачатків, крім зачатків і бічних бруньок, можна помітити закладання вторинних горбочків — бруньок наступного порядку, тобто спостерігається потенційна брунька II, майбутнього пагона до галузнення.

У більшості дерев і кущів переважно холодного і помірного клімату і кінці літа перед настанням зимового спокою на верхівці пагона, а також в пазухах листків уже є бруньки. Вони змінюють умови на наступної весни, інші нагони. Для більш надійності внутрішніх частин бруньки від коливань температури та запобігання висиханню меристематичних клітин, бруньки перетворюються на короткі, бурі лусочки (видозмінені листки). Ці лусочки властивості покривних лусок підсилюються через наявність у них шару кутикули на їхній поверхні, а не значно зменшує випаровування води лусочками. У деяких рослин, наприклад у каштана, тополі бальзамічної, у бруньках хвойних, покривні луски виділяють смолисті речовини, які склеюють і ущільнюють їх у бруньці.



Мал. 89. Схема поздовжнього розрізу бруньки насінних рослин:

1 — конус наростання; 2 — листковий примордій; 3 — зачатки пазушних бруньок.

Для деяких рослин характерним є утворення поверхневого волосяного покриву (опушення), який посилює захист бруньки від надмірного випаровування води та поїдання птахами. Бруньки, що мають захисні луски, називають *закритими*. Серед рослин помірної зони лише незначна кількість їх мають зимуючі бруньки, які не захищені типовими захисними лусками, їх називають *відкритими*. Відкриті бруньки мають барбарис, крушина ламка та інші рослини.

Відкриті бруньки властиві також багатьом, але не всім дерев'янистим рослинам вологих тропіків та субтропіків (цитрусовим, фікусовим та ін.). Протягом весни та літа відкриті верхівкові бруньки мають пагони дерев і кущів, які знаходяться в стані росту (зимуючі бруньки у них закриті), а також більшість пагонів багаторічних та однорічних трав.

Розглядаючи відкриті бруньки, треба мати на увазі, що конус наростання та інші меристематичні елементи їх звичайно не відкриті, тобто не позбавлені захисту. Вони оточені, а часто і щільно закриті частинами більш розвинutih листків. Наприклад, у ростучого пагона берези прилистки щільно прикривають ще нерозгорнуту пластинку листка, у конюшини кожен листковий зачаток повністю вкривається прилистками попереднього листка. Своєрідне пристосування до захисту верхівкової бруньки мають злаки. У них вона знаходиться під захистом піхви одного або кількох розвинutih листків.

Основний ріст і галузнення» рослин як дерев'янистих, так і трав'янистих, здійснюється за допомогою вегетативних бруньок, які іноді називають листковими. З останнім погодитись не можна, тому що в такій бруньці формується зачатковий пагін з усіма його елементами, а не тільки листки. При розвитку такої вегетативної бруньки зачаткова вісь пагона (стебло) видовжується, нижні листки бруньки поступово збільшуються і відгинаються донизу. Верхній бік їх набуває швидкого росту, міжвузля видовжуються, одночасно на апексі закладаються нові зачатки листків. Отже, на верхівці пагона зберігається верхівковий ріст. Однак в деяких рослин протягом деякого часу відбувається так званий *вставний*, або *інтеркалярний*, ріст (від лат. *intercalaris* — вставний). Він локалізується в основному біля основи міжвузля, які закінчили ріст. Особливо характерний такий ріст для злаків. Інтеркалярно ростуть стебла хвощів, квітконосні пагони сон-трави (*Pulsatilla patens*), кульбаби (*Taraxacum officinales*) та ін. Ростуча зона на верхівці пагона значно довша від зони росту кореня і становить іноді ділянку від кількох до десятків сантиметрів. Ріст в довжину відбувається, як і в кінчика кореня, не самою верхівкою, дов клітини діляться (меристема), а нижче, де відбувається витягування (вакуолізація) раніше утворених клітин. Швидкість росту коливається. Навіть за сприятливих умов приріст становить в середньому 0,3 мм

за годину, але в деяких рослин він може бути значно більшим, наприклад у бамбуків — 3,5 см. За добу стебло в них виростає в довжину до 30—50 см, максимально до 91 см. В умовах помірного клімату дерева і кущі інтенсивно ростуть навесні і влітку, восени ріст уповільнюється і припиняється на зиму. Проте доведено, що у багатьох рослин взимку дуже повільний ріст відбувається в закритих бруньках. У трав'янистих багаторічних рослин надземні пагони ростуть по-різному, найінтенсивніше навесні з поступовим згасанням до осені, а в одно-, дворічних ріст завершується значно раніше. Наприклад, у анемони, проліски, пшінки весняної, рясту ріст надземного пагона завершується уже навесні через кілька тижнів після початку вегетації.

Крім вегетативних бруньок, виділяють вегетативно-генеративні, її яких закладено кілька вегетативних метамерів, а конус наростання повністю перетворився на зачаток квітки або суцвіття. Такі бруньки іноді називають змішаними. З них розвиваються обліснені пагони з квітками. Вони характерні для багатьох трав'янистих рослин, наприклад копитняка, зустрічаються також і в дерев'янистих, наприклад у бузку і бузини.

У більшості дерев та кущів утворюються чисто квіткові (генеративні) бруньки. Вони містять лише зачатки суцвіття без зелених лсимілюючих листочків (наприклад, яблуня, вишня). Іноді брунька містить зачаток поодинокі квітки.

У дернГиннстих рослин не всі бруньки навесні розкриваються. Паглато пазушних бруньок довгий час залишаються у стані спокою,, інколи протягом багатьох років. Такі бруньки називають *сплячими*. У разі ушкодження -або відмирання верхівкової бруньки (або інших негетуючих) ці бруньки розпускаються під дією ростових речовин (ауксинів).

При пошкодженнях пагонів (тваринами, суховіями, морозами, погнем тощо) інтенсивно можуть закладатися додаткові бруньки. Вони утворюються на коренях, на стеблі, частіше поза вузлами, а також на листках. На стеблі і коренях додаткові бруньки здебільшого ендогенного походження. В утворенні їх бере участь каміоїї, пепицикл, перимедулярна зона серцевини, паренхіма вторинної копи тощо. На листках вони можуть утворюватися і ендогенно — ; камбію жилок, і екзогенно — з клітин епідерми.

Утворення додаткових бруньок можна спричинювати і штучно хірургічними засобами. Наприклад, при вирощуванні декоративних дерев і кущів, щоб створити густішу крону або надати деревам і кущам певної форми часто обрізують гілки.

Пагони, що розвиваються з додаткових бруньок на старих стовбурах дерев, називають *вовчками*. Вони характеризуються швидким ростом, довгими міжвузлями, великими листками. Такі пагони сприяють омолодженню крони старого дерева, особливо це має

велике значення у плідівництві. Після вирубування багатьох видів дерев'янистих порід (дуба, берези, осики, ясена, граба тощо) закладаються додаткові бруньки, з яких на пеньках розвивається порість, завдяки якій може відновлюватися ліс.

Особливе значення мають додаткові бруньки, що утворюються на коренях. Пагони, що розвиваються з них, називають *кореневими паростками*. У малини, вишні, сливи, осоту польового, берізки польової та інших утворюється велика кількість кореневих паростків, якими ці рослини розмножуються.

Видозмінену своєрідну будову мають виводкові бруньки, які закладаються в пазухах листків або суцвіть деяких рослин. У цих бруньках відкладаються запасні поживні речовини, тому вони набувають іншого вигляду — соковиті, ущільнені, округлі або грушоподібні. Вони легко відокремлюються від материнської рослини і виконують вегетативне розмноження. Виводкові бруньки є в пазухах листків лілії цибулинкової, зубниці бульбистої (*Dentaria bulbifera*), в суцвіттях — часника, деяких видів цибулі тощо.

ГІСТОГЕНЕЗ ВЕРХІВКИ ПАГОНА

Основною частиною пагона є його меристематична верхівка — *апекс*. Це — ростовий центр пагона. Завдяки діяльності його клітин формуються первинні тканини і зачатки всіх органів (вісь, листки та бруньки), тобто йому властиві як гістогенні, так і органогенні процеси.

Поняття апекс і конус наростання не можна ототожнювати. Пояснюється це тим, що під конусом наростання розуміють лише верхню (часто конусоподібну) частину апекса, де немає листових зачатків (вище примордіальної зони) апекса. Тобто під апексом мається на увазі цілий комплекс меристематичних клітин з різними функціями.

Апекс — основна частина бруньки. Клітини апекса мають меристематичний характер, клітини його постійно діляться (мітотично). В апексі у процесі диференціації меристематичного комплексу й зароджуються всі елементи пагона.

Вперше про значення і будову апекса звернув увагу в 1759 р. К. Ф. Вольф. Майже через сто років (1851 р.) В. Гофмейстер, вивчаючи розвиток мохів, виявив, що пагін починає формуватися з однієї ініціальної клітини, яка розташована на верхівці конуса наростання. Тривалий час концепція Гофмейстера поширювалася на всі вищі рослини. Однак дослідження Й. Ганштейна підтвердили наявність однієї ініціали в апексі лише для вищих спорових рослин.

Отже, у вищих спорових рослин (плаунів, хвощів і деяких папоротей) на верхівці апекса є лише одна, рідше невелика, група

ініціальних клітин. Ініціальна клітина серед інших меристематичних клітин конуса наростання виділяється більшим розміром, тетраедричною або двогранною формою і здатністю до постійного поділу. Ділячись паралельно своїм граням, вона відчленовує клітини, які поповнюють меристемні клітини конуса наростання (що знаходяться нижче ініціалей) і мають порівняно обмежений час поділу, внаслідок обводнення та інших фізіологічних і морфологічних змін юни вступають до первинної диференціації клітин. Одноразово, після деякого часу поділу зовнішніх клітин меристеми, формуються місткові зачатки і вузли, а також первинні тканини.

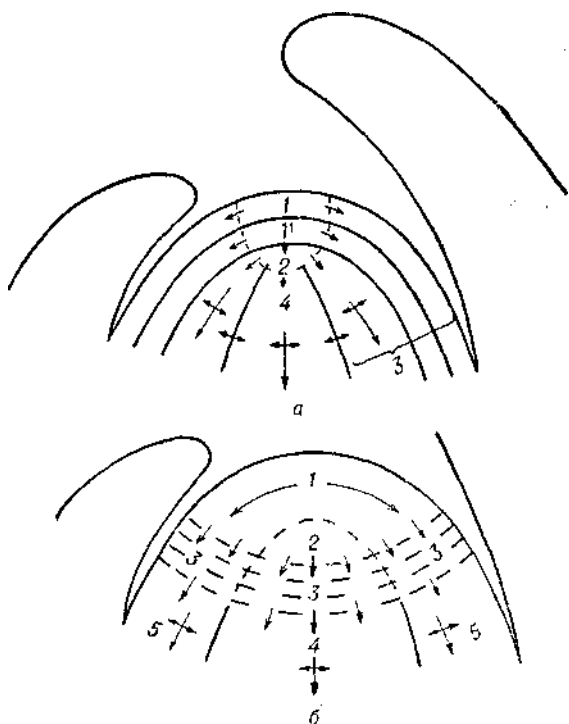
В насінних рослин апекс пагона на верхівці має досить численну групу ініціальних клітин, які відрізняються від інших клітин меристеми розміром, формою, розташуванням, темпом і напрямками поділу, а також їхньою подальшою диференціацією в первинні каппи.

Голонасінні рослини мають апекс, в якому є група ініціальних клітин. Частина з них розташована в поверхневому шарі, а частина клітин становить нижні шари. Ділячись в різних напрямках, ці клітини падають апексу зональної структури. На дистальній (верхній!) частині його виникає поверхневий зовнішній шар, в якому клітин діляться досить інтенсивно, переважно перпендикулярно до площини апекса, тобто антиклінальними перегородками. Цей шар утворює меристематичну тканину — протодерму, з якої пізніше формується первинна покривна тканина — епідерма.

Нижче групи ініціалей, в глибині дистальної частини апекса, виділяється група досить великих вакуолізованих центральних клітин — субапикальна меристема. В центрі осі, під впливом дії субапикальної меристеми, утворюється так звана конічна, або стрижнева (серцевинна), меристема. Клітини її, ділячись поперечним: перегородками, утворюють вертикальні ряди і формують уздовж осі пагона. З цих клітин формується центральна частина пагона — серцевина, а також видовжуються його міжвузля.

В периферійній частині апекса під субапикальною меристемою в процесі формування листового зачатка виділяється так звана периферійна (або флангова) меристема, що характеризується інтенсивним поділом клітин. Периферійною меристемою закладаються всі основні структури листка (крім епідерми), а також первинна меристема, зовнішні шари осевого циліндра пагона та прокамбій.

В покритонасінних рослин спостерігається ще більш чітка шаблонна ініціальна і початкова диференціація меристеми (мал. 90). Верхівку пагона прикривають 1—4 шари меристематичних клітин. Кожен шар мріє свої ініціалі, які продукують клітини, відкладаючи їх на щільні і в корені шари клітин, розміщуючись зверху, викриваючи внутрішні клітини, а також забезпечують ріст поверхневої частини апекса. Намішають їх *тунікою* (від гр. tunica — одяг).



Мал. 90. Схема двох концепцій росту верхівки пагона дводольної рослини:

a — теорія туніки і корпусу: 1, 1' — ініціали туніки; 2 — ініціали корпусу; 3 — периферійна зона; 4 — стрижнева меристема; *b* — за концепції мантії і серцевини: 1 — зона мантії; 2 — центральна зона материнських клітин; 3 — камбіальна зона; 4 — стрижнева меристема; 5 — периферійна зона.

Під тунікою розташований так званий корпус, який має свої ініціальні клітини. В корпусі клітини діляться досить повільно, але в усіх напрямках, забезпечуючи об'ємний ріст апекса. В центральній частині апекса, як і в голонасінних, формується стрижнева меристема, яка утворює клітини серцевини.

На ділянці утворення листового зачатка інтенсивність поділу клітин підвищується, поділ стає частіше периклінальним, межа між тунікою і корпусом зникає. Цю частину меристеми, як і в голонасінних, називають периферійною (за пропозицією французьких ботаніків, ділянкою ініціального кільця). В цій ділянці визначається порядок закладання листових зачатків і майбутнє листорозташування пагона.

На основі будови апекса покритонасінних рослин німецький ботанік А. Шмідт в 1924 р. по-своєму сформулював теорію туніки кор-

••і яка була вже відома. Згідно з цією теорією з туніки форму-
"і епідерма, а також частково або і всі елементи первинної ко-
'••:) рахунок корпусу утворюються тканини центрального цилінд-
тканипи первинної кори, які не сформувалися за рахунок клі-
' 1МК11.

: -!|>Я ІШідта була не зовсім повною. Вона не пояснювала фор-
• ••зя листкових зачатків, вузлів та ін. Пізніше вона була об'єд-
'••гонцепцією ^цитологічної зональності апекса» американсь-
' ілпіка Е. Фостера. Вона дає уявлення про положення іні-
і розподіл загальної меристематичної активності в апексі,
лжж процес органоутворення тощо.

'••• ; ••ліпі ткапипп формуються майже одночасно із закладанням
•іііі пагона. У поверхневому шарі клітин апекса, що є прямим
жженням зовнішнього шару туніки, відбувається диференціа-
ж-толсрмії, тобто жічаткового шару епідерми, на майбутні лист-
стеб.к). Па межі формуючого листкового горбочка і майбут-
ня жижі :, які формуються в межах периферійної зони апек-
• • і 'ГЛ'ІГП, ранньому етапі виділяються тяжі вузьких видовжених
'(мптпчнних клітин—прокамбію, який згодом дає початок
"••чм тканинам провідних пучків. У процесі подальшого росту
'••гї пропиши: г> формуючі тканини листкового зачатка і в
• тіш, фі.ііуючпго "'геб/із—осі гтїгона, утворюючи основу май-
І;І . іm; іі іпо' сшжем пагона, що з'єднує стебло і листки.

I'v ІМІС\М\ і пр(;:амбій можна назвати гістогенами, тобто спе-
і.' м < •, . • і м і; м ІІ мепгжжзми, тому що вони дають початок певним
• • житійних тканин. Клітини іншої частини апекса (так звана
• • меристема) утворюють переважно парепхімні асимілюючі
• • чочі, а також первинні механічні тканини.

' і •• :\ючи розвиток апекса пагона і гістологічні процеси, мож-
• і . жн сліди сжжіюпії вищих рослин — від вищих спорових з
• 'жіціальною клітиною у конусі наростання до кількох іні-
' . ' голонасінних і цілого комплексу їх—у квіткових рослин.
• • спостерігає.'!ьсм посилення тенденції розшарування цих

МОРФОЛОГІЧНА БУДОВА АПЕКСА ПАГОНА

v вегетативного пагона на відміну від гладенького кінчи-
і ші формує, на своїй поверхні (екзогенно) горбочки, так зва-
• "і примордії, які є зачатками листків. Зачатки листків ут-
'Ж 'я ь акропетальному порядку, тобто вони закладаються
"• " іо від верхівки донизу. Гладеньким залишається лише кін-
ні і і.,•', верхня, часто конусоподібна частина апекса, яку і на-
ііі'іірм. , іпін/гом наростання пагона (бруньки). Проте конус нарост-
і.пії.і мо,ко бути різним як за формою, так і за розміром, зокрема

конусоподібний він у елодеї, злаків та соснових. У деяких рослин конус наростання закруглений, широкий, а у видів, що мають листову розетку (подорожника, кульбаби), він навіть угнутий. Отже, традиційна назва конус наростання умовна. Крім того, це структура динамічна: форма і розмір його в процесі діяльності весь час змінюються. Зміни, що спостерігаються в апексі, пов'язані насамперед з закладанням нових листових зачатків, в утворенні вузлів, тобто з вичленуванням нових метамерів пагона. Цей процес характеризується певною ритмічністю. З кожним формуванням і вичленуванням нового метамера об'єм діяльної частини апекса зменшується іноді на досить значну величину. Величина зменшення залежить як від розміру закладеного зачатка, так і від розміру апекса, тобто від того, яка частина конуса наростання була витрачена на утворення листового зачатка разом з його вузлом. Подальше закладання нових метамерів на конусі наростання відбувається через певні проміжки часу, величина яких залежить від виду рослини та екологічних умов росту. Відрізок часу між закладанням двох сусідніх метамерів називають *пластохроном* (від гр. *plasto* — формувати, *chronos* — час).

За дослідженням І. Г. Серебрякова тривалість пластохрона у різних рослин тієї самої рослини в різних умовах і навіть того самого пагона в різний період росту — неоднакова. Наприклад, в період активного весняно-літнього росту в умовах помірного клімату пластохрон у клена гостролистого дорівнює 12,5 дня, у ліщини і берези — 8,3, у липи — 5,1, а у дуба і черемхи — 2,8 дня. Найменший пластохрон виявлено у ялини звичайної. Він становить всього 4,3 години. Тобто кожні 3—4 години па конусі наростання формується новин зачаток хвої, а в клена гостролистого формування листового зачатка триває понад 12 діб. Навіть ці наведені приклади свідчать, що чим дрібніший листовий зачаток і чим меншу частину загальної мерпетеми апекса витрачається па його формування, тим менше часу потрібно па відновлення апекса, тим коротшим буде пластохрон, і навпаки.

Повна, або майже повна, зупинка поділу клітин і оргапогворчх процесів в апексі зумовлюється сезонною ритмічністю росту пагона. Також на верхівкову діяльну частину пагона крім ритмічних пластохронних змін відбиваються і вікові, онтогенетичні, які тісно взаємодіють з пластохропними. Так, загальний розмір апекса протягом вегетації спочатку поступово збільшується, що відповідно спричинює посилення росту пагона. Згодом, якщо цей пагін залишається вегетативним, апекс може зменшуватися, а діяльність — згасати, що є свідченням його старіння. Якщо пагін з вегетативного переходить в генеративну фазу, в діяльності апекса спостерігаються дуже складні зовнішні і внутрішні зміни, що зумовлені відповідними фізіологічними і біохімічними процесами. Зовні ці

перетворення змінюють форму апекса: він видовжується або розширюється, замість листових зачатків формуються зачатки квітки цілого суцвіття або окремої верхівкової квітки. Так відбувається перетворення вегетативного у флоральний (квітковий) апекс. >іже, апікальна меристема є тим місцем, де відбуваються важливі її Оологічні перетворення, наслідком яких є утворення органів сталого розмноження, що є кінцевою фазою розвитку пагона.

ЛИСТКОРОЗТАШУВАННЯ

Листкорозташування — це розташування листків пагона, що зумовлює взаємодію їх між собою. Тобто в розташуванні листків у насінних рослин спостерігається певна закономірність, яку було виявлено і описано понад 150 років тому.

Відомі кілька основних варіантів листкорозташування: спіральне, дворядне, супротивне і кільцеве.

Спіральне, або по чергово му (розсіяному), листкорозташування з кожного вузла відходить по одному листку і основи послідовних листків пагона можна сполучити умовною вигальною лінією, яку називають основною генетичною спіраллю, тому що вона показує послідовність закладання листків, і не змінюється. Спіральне листкорозташування характерне для переважної більшості рослин, як насінних, так і вищих спорових.

Іншим варіантом є дворядне листкорозташування, при якому листки розташовані в двох рядах по чергу по обидві сторони від основи листка. Спіральне листкорозташування відбиває так звану *маятникову симетрію* відносно основи листка і може розглядатися як окремий випадок спірального листкорозташування. Характерне воно для всієї родини злаків, для багатьох члеників родини Гімарових, але є винятком для дводольних.

Супротивне листкорозташування на одному вузлі утворюється два листки, які містяться один проти одного. Супротивне розташування листків сусідніх міжвузлів знаходиться на протилежних сторонах взаємоперпендикулярних площин, тобто хрестоподібно. Це характерне для таких родин як губоцвіті, гвоздикові, для родин родини ранникових, маслинкових та ін.

Кільцеве (мутовчатому) листкорозташування на одному рівні закладається кілька листових зачатків, які утворюють один вузол. Таке розташування характерне для родин родини ірисових, елодеї, олеандра, хвощів та ін. Кільцеве листкорозташування зустрічається в сусідніх мутовках має таке розташування, що кожна верхня мутовка не затіняє нижню.

Від справжнього кільцевого листкорозташування відрізняють несправжнє, яке виникає внаслідок розростання прилистків до розмірів листків, і їх не можливо відрізнити. Несправжні кільця бувають чотири-, шести-, восьмичленні і з більшою кількістю листочків. Чотиричленні кільця складаються з двох супротивних листків і такої ж кількості прилистків, що зрослися попарно; шестичленні — з двох листків і чотирьох прилистків. Кільця з восьми і більше членів утворюються внаслідок розщеплення прилистків.

При несправжньому кільцевому листкорозташуванні справжні листки від їх прилистків на одному вузлі відрізняються тим, що в їх пазухах закладаються бруньки і бічні пагони яких не спостерігається в пазухах листкоподібних прилистків. Несправжнє кільцеве листкорозташування поширене у представників родини мареновії *N* — маренки пахучої, підмаренника справжнього, марени татарської тощо.

Порядок листкорозташування на пагоні є спадковою ознакою кожного виду, роду, а іноді навіть всієї родини рослин; він залежить від спадкових генетичних факторів. Дими внутрішніми факторами контролюється порядок закладання листових зачатків і вузлів на осі пагона. Однак у процесі розвитку пагона з бруньки на листкорозташування можуть діяти фактори навколишнього середовища — умови освітлення, сила власної маси та вітру, що зумовлюють зміни напрямку росту самого пагона тощо. Отже, загальний вигляд листкорозташування може змінюватися і відрізнятися від початкового (генетично зумовленого). Ці зміни, як правило, мають пристосувальний характер. Листки завжди зорієнтовані щодо світла так, щоб па їхню поверхню падало якнайбільше світла.

В усіх розглянутих раніше варіантах листкорозташування має місце певна закономірність, що тісно пов'язана з симетрією пагона.

Порядок розташування листків при черговому (спіральному) листкорозташуванні можна з'ясувати, якщо провести лінію через місця прикріплення листків на пагоні. Якщо взяти ділянку спіралі до листка, що міститься на вертикальній лінії з першим (на ортостисі, від гр. *orthos* — прямий, *stichos* — ряд), то матимемо основну, або генетичну, спіраль. Залежно від виду рослин вона може складатися з одного, двох або більше обертів лінії навколо стебла. Листки, то розташовані на основній генетичній спіралі, становлять листовий цикл. Кількість листків у листовому циклі залежить від кута розходження між ними. Величина цих кутів може бути різною, її можна виразити дробовим числом. Так, чисельник покаже кількість обертів, що зробить генетична спіраль, а знаменник — кількість листків у листовому циклі. Одержаний дробний вираз становитиме формулу листкорозташування, яка покаже кут розходження листків у генетичній спіралі (мал. 91). Наприклад,

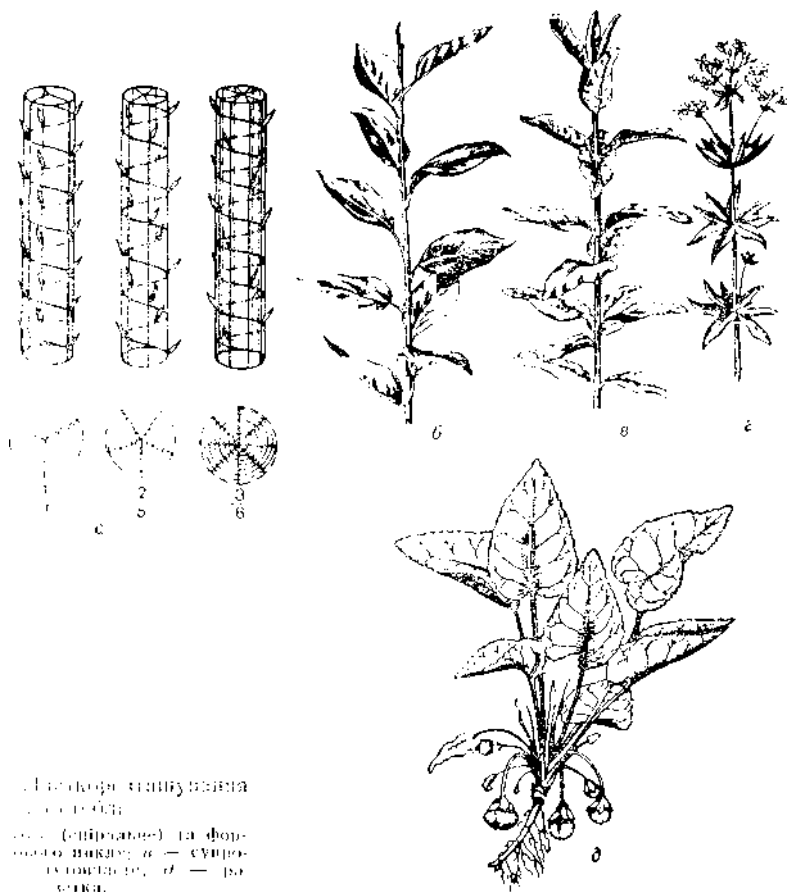


Рис. 10. Форми закручування
 стебла рослин:
 а) — спіральне та фор-
 мально виклад; б) — спіраль-
 ностебельне, в) — ра-
 бочка.

ік'тпчна спіраль (при почерговому листкорозташуванні)
 •чип оберт і з'єднає три листки, то кут розходження ста-

і 20". Однак часто зустрічаються рослини, в яких
 і. спіраль побить на пагоні кілька обертів, з'єднуючи ве-
 :ікість листків. Таке листкорозташування має капуста, мо-
 ільоп та ряд інших рослин. Для капусти формула буде:

!..н")ю генетична спіраль зробить 3 оберти, об'єднавши 8
 ні розташовані на одній ортостисі. Кут дивергенції (від
 префікс означає розходження, vergo — розходження ку-
 лі ч випадку визначиться в 135°. Для молодила цей по-

казник дорівнюватиме $138^{\circ}27'$, виходячи з формули $5/13$, у льону — відповідно $137^{\circ}8'$ і $8/21$ тощо.

Для визначення емності листового циклу і межі генетичної спіралі до уваги слід брати ортостиху. Ортостиха покаже початок і кінець цих параметрів. Наприклад, листовий цикл у капусти об'єднує 8 листків. Тут генетична спіраль робить 3 оберти, доки не вийде на свою ортостиху. Ортостиха рівною лінією з'єднує нижній і верхній листки. З нижнього листка (позначивши його цифрою 1) розпочинається генетична спіраль і відповідно листовий цикл і закінчується на 8-му листку. З 9-го листка бере свій початок наступний цикл.

Якщо спіральне листкорозташування має досить звужені міжвузля, де важко визначити ортостихи, тоді визначають його з контактними парастихами (від гр. *para* — ряд, *stichos* — ряд, лінія) (косими рядами). Парастихи мають напрям від центра до периферії, спіралью закручуючись. Вони можуть проходити як за годинниковою стрілкою, так і навпаки.

Контактні парастихи проявляються в розташуванні спорофілів (лусок) на стрижні шишок у хвойних, в суцвіттях айстрових тощо. Формули листкорозташування у них такі: в ялини і сосни — $8/21$, в соняшника — $13/34$.

Дворядне листкорозташування характеризується тим, що генетична спіраль об'єднує лише 2 листки. У такому разі кут розходження знаходиться в межах 180° (за формулою $1/2$).

При дворядному листкорозташуванні листові зачатки на апексі закладаються не по спіралі, а лише з супротивних двох боків, їхні медіани (середні лінії) кожного наступного листка лежать в площині 180° , тобто на половині кола від попереднього. Таким чином, при дворядному листкорозташуванні утворюється лише дві ортостихи.

При трирядному розташуванні листків порядок закладання їх з кутом розходження (між листками) становитиме $120^{\circ}(360^{\circ} : 3)$.

ДІАГРАМИ ЛИСТКОРОЗТАШУВАННЯ

Діаграма — це проекція пагона з його деталями па площину. Нею зручно користуватися, в такій проекції можна побачити відповідні закономірності в листкорозташуванні.

При складанні діаграми спочатку проектують вісь пагона, яка має вигляд кола, па колі зображують апекс у вигляді загостреної піраміди. Потім наносять розташування стеблових вузлів, які з'єднуються генетичною спіраллю, спіраль показує місця прикріплення листків па вузлах.

Листки на піраміду (конус) наносять у вигляді листових пластинок, а па площині — фігурних дужок з кілями.

Закладання нових листкових зачатків на апексі залежить від існуючих зачатків. У місцях майбутнього листкового зачатка відбувається активний поділ клітин з наступною їх диференціалізацією на відповідні комплекси аж до утворення листка.

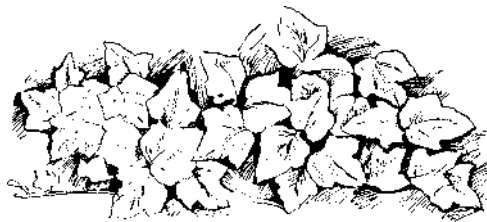
Про характер закладання листкових примордіїв існує дві гіпотези. Одну з них висунув Л. Плантафоль (1948) — гіпотеза «багатокісткових спіралей» і другу — К. Уордлоу (1953) з інтерпретацією як «теорія фізіологічних полів». Ці вчені по-різному пояснюють закономірності в закладанні примордіїв.

Георія Плантафольа ґрунтується на тому, що кожний новий примордієвий па апексі стимулюється попереднім за рахунок контактних ініціаторів. Однак таке трактування не пояснює в чому ж лежить і вся природа генеруючих центрів, які закладаються на дистальній частині апекса. Крім того, не розкриваються закономірності і симетричності у формуванні спіралей, на яких закладаються нові примордії.

Якщо гіпотеза Плантафольа визнає стимулюючу роль примордіїв на закладання нових листкових зачатків на апексі, то гіпотеза Уордлоу суперечить такому твердженню. Згідно з його теорією фізіологічних полів кожен листковий примордієвий утворює навколо себе симетричний полюс, де не можуть закладатися нові листкові центри ініціатори, що активно діляться. Таким чином, фізіологічне поле є симетричним полем (що гальмує), а не стимулюючим. Це питання це чим ґіюю чі Уордлоу пояснюється тим, що під час росту апекс і примордії віддаляються один від одного, то вони утворюються не в симетричній області (місця), а в цих місцях закладається меристема, не притягуючи нового меристематичного примордія. Однак це питання не вичерпує розв'язане, оскільки не вивчено вплив фізіологічних полів — симетричних, еліптичних і інших явищ і їхню сукупність на симетричність поля. Одночасно гіпотеза дещо розкриває природу симетричних полів і особливо більш актуально розкриває симетричність, які відбуваються в апексі в плані формування примордіїв.

Ураховуючи раніше висунуті гіпотези про закладання примордіїв в тексті та фактичного спостереження за розвитком їх, можна припустити, що листкорозташування змінюється в процесі росту рослини (гало відомо, що на цей процес впливає світло. Нерівномірний ріст цього фактора на ріст пагона зумовлює закручування пагона навколо своєї осі. Це призводить до відхилення від правильної форми листкових ортостих. В такому разі ортостихи перетворюються на парастихи і навпаки.

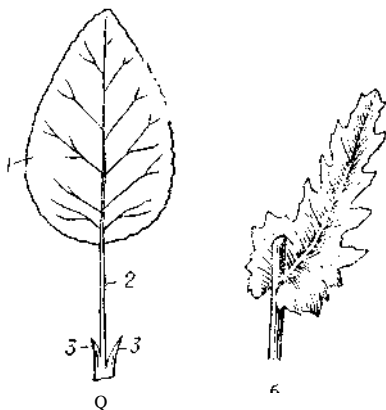
Вивчення листків важко встановити і формулу, і діаграму розташування. За таких умов черешки листків можуть зги-



Мал. 92. Листкова мозаїка в паюша.

Мал. 93. Загальна будова листка:

- а — листок з черешком і пластинкою;
 1 — пластинка листка; 2 — черешок;
 3 — прилистки; б — листок без черешка (сидячий).



натися, скручуватися або видовжуватися і цим самим змінювати положення листкових пластинок.

Умови освітлення впливають не лише на листкорозташування, а й на розмір листків, інколи навіть на їхню форму. Розглядаючи пагони дерев, кущів, деяких трав'янистих рослин з боку падаючого світла, можна помітити, що на пагоні листки розташовані в такому плані, аби не затінити один одного. Це забезпечується тим, що черешки їх неоднакового розміру (довгі, середні, короткі), мають різну форму і розмір листкових пластинок. Інколи такі умови призводять до закручування міжвузлів пагона. Таке формування листкових серій нагадує форму розташування камінців у мозаїці. Тому мозаїчне розташування листків на пагоні дістало назву листкової мозаїки (мал. 92). Тому в листкових мозаїках псаємозатінення листків майже немає.

ЛИСТОК, ЙОГО ФУНКЦІЇ ТА СТРУКТУРА

Роль листка в житті рослини зводиться до трьох основних функцій — *фотосинтезу*, *транспірації* та *газообміну*.

Поява листка як основного органа свідчить про більш високий рівень розвитку рослинних форм.

Першопочатково листки закладаються в зародку — зародкові листки, а наступні формуються в бруньках як основного, так і бічних пагонів.

Листок — бічний плагіотропний орган пагона з обмеженим ростом. Основною частиною листка є його пластинка. Крім пластинки в значній частині листків розвивається ще й черешок, з допомогою якого листок прикріплюється до стебла. Листки без черешків називають *сидячими* (мал. 93). У деяких рослин нижня частина лист-

і розширюючись утворює *півхву*, яка зліє стебло (злаки, осоки, деякі рові та ін.) (мал. 94). Півхва захищує бруньки та інтеркалярну отому від пошкодження та дії негативних факторів.



> i,

Листочки верби, фіалки, конюшини, мпії, робінії мають добре розчленовані, які нагадують форму міх листків, колючок, листопадних тощо (мал. 95). Листові форми прилистки фотоешіз, колючі — захищають рослини від шкідливих тваринами. У деяких розчленовані у чубі: берези, черемухи, попи і розкривання

А-
ІІІ

/

і ні

і < чи
у

... і ...

... і ...

... і ...

... і ...

... і ...

... і ...

... і ...

... і ...

... і ...

... і ...

... і ...

... і ...

... і ...

... і ...

... і ...

... і ...

... і ...

... і ...

... і ...

... і ...

... і ...

... і ...

... і ...

... і ...

... і ...

... і ...

... і ...

... і ...

... і ...

і. 04. Утворення півхви листка: у і-іаконих: 5 — у сплєрових.

... і/илишків гречкових над півхвою (і...; формується своєрідний виріс.' — розпр./>. Сім утворює, — рХВіОК зроєзья;; прилистки або виросту півхви і охоплює

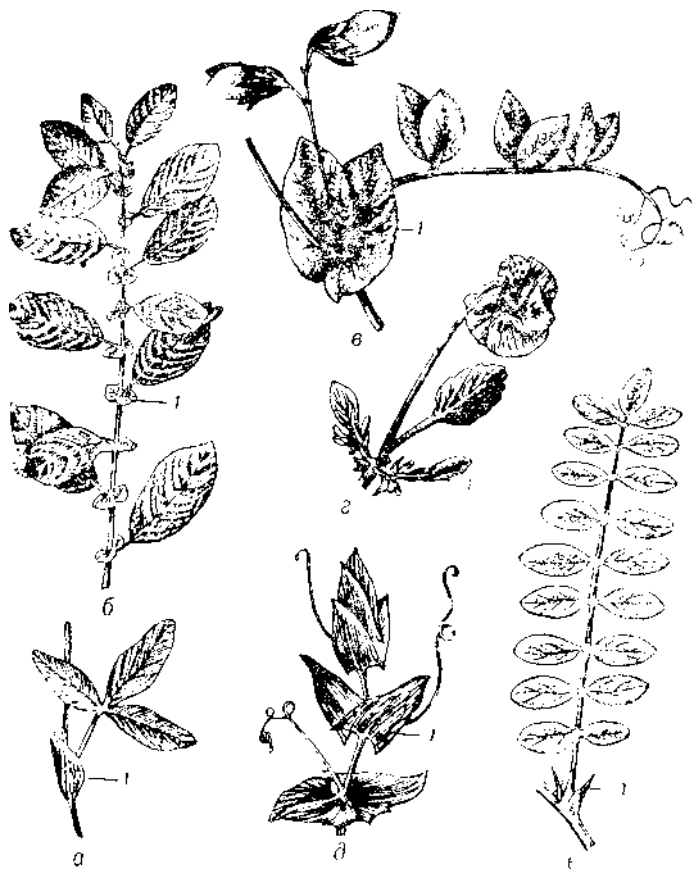
... великого морфологічною різноманітністю форм всі листки зліють, на дві групи: прості й складні.

ПРОСТІ ЛИСТКИ

... і, кно від форми пластинки простого листка, розпізнають ... і ТПШ з перозчлепованою і розчленованою пластинкою. До ... і тину належить голчастий, лінійний, довгастий, ланцетний,

з-ззі. занцетпій, овальний, або еліптичний, округлий, лопатевий, зчіп, яйцеподібний, оберненояйцеподібний, дельтоподібний, нидібіпій, серцеподібний, ниркоподібний, стрілоподібний, спи- і чім. ііібпій, ліроподібний (мал. 96).

і переліку простих нерозчленованих листків видно, що назви і пі. фі> і походять від назв відповідного предмета (голчастий)



Мал. 95. Прилистки:

a — конюшини; *б* — верби; *в* — гороху; *г* — братків; *д* — чини; *е* — білої акації; / — прилисток.

або геометричного тіла (ромбічний), чи органа тварин (серцеподібний, ниркоподібний) і т. п.

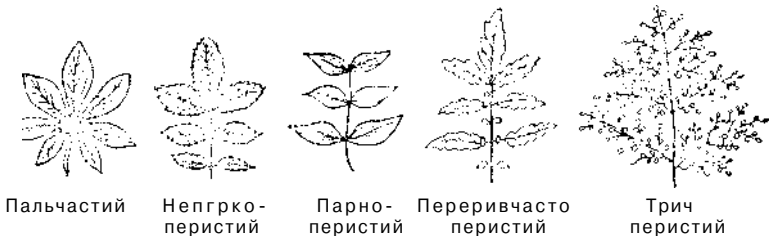
За обрисом країв листової пластинки бувають цілюкраї, без зазубленості (бузок) або з невеликими зазублеюстями — цільні. До цільних належать городчасті, коли зазубленість країв округла (у буквиці), зубчаста'—зазубленість відходить перпендикулярно від країв листка (у калюжниці), пилчаста — виступи гострі і стгрямовані до верхівки листка (у суніці), подвійнопилчаста (у в'яза), виімчаста (у лободи, сіруватої тополі) є й проміжні форми (мал. 97).

Характерним для складних листків є те, що вони мають по кількі листкових пластинок, які прикріплюються своїми черешками до загального черешка. Кожен такий листочок з черешком нагадує простий листок і може відпадати окремо. У трав'янистих рослин в кінці вегетації листки відмирають разом з стеблом. Залежно від розташування листочків на рахісу складні листки бувають пальчастоскладні, пальчastosкладні і трійчastosкладні. До пальчastosкладних належать: а) непарно-пальчastosкладні, в яких на верхівці листочок (нут, робінія), б) парно-пальчastosкладні (Гіпарно-пальчastosкладні) У чини, двопарно-пальчastosкладні у вики; в) двічінірчastosкладні (у орляка); г) тричінірчastosкладні (у рутвиці); д) трійчastosкладні (у конюшини, квасолі, сої) (мал. 99). У пальчastosкладних листків листочки прикріплюються до черешка і розміщуються радіально в одній площині; пальці на руках. Сюди належать листки гіркокаштана звичайного, люпину.

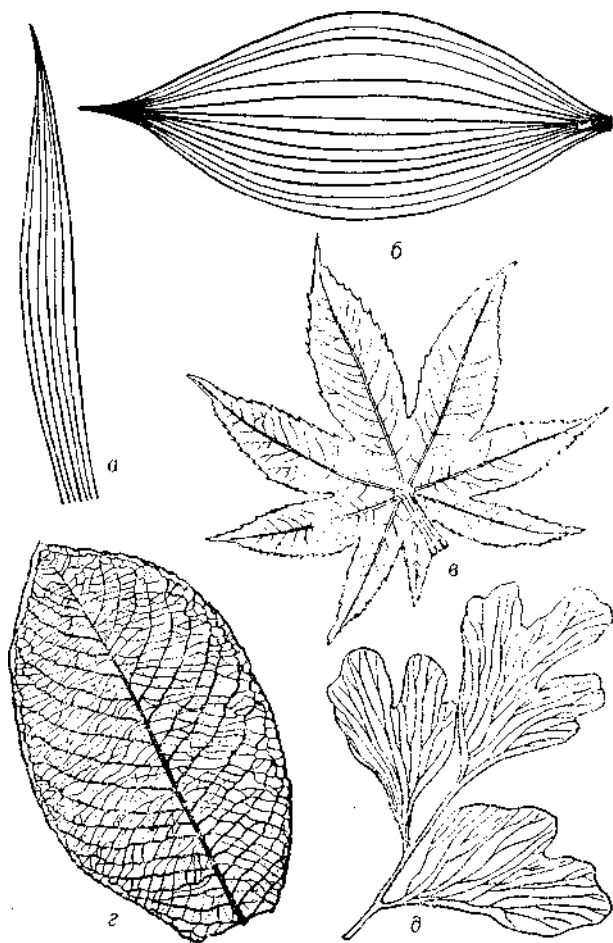
ЖИЛКУВАННЯ ЛИСТКІВ

Жилкування - це судинно-провідний пучок, який забезпечує його мінеральними речовинами, відводить синтезовані в листку органічні речовини до інших органів рослини. Жилки є також опорними елементами паренхіми листка.

За характером галузіння розрізняють такі типи: паралельне, радіальне (жилки розташовані вздовж листка паралельно, у злакових рослин - ілюї); дугове (у купини, конвалії, подорожника, при цьому жилки розташовані джкоподібно, внизу і зверху листка вони зближуються); пальчastosітчасте (у клена); пірчastosітчасте, коли виділяється центральна жилка, від якої відходять бічні, меншої товщини, жилки чергу, неодноразово галузяться, утворюючи цілу сітку жилко (в'яз, кропива); дихотомічне, представлене лп-



Мал. 99. Форми складних листків.



Мал. 100. Типи жилкування листків:

a — паралельні; *б* — дугоподібне; *в* — пальчастосітчасте; *г* — ристосітчасте; *д* — дихотомічне.

частим розгалуженням жилок, воно має місце у гінкго (*Ginkgo biloba*) — представника широколистяних голонасінних рослин.

Деякі вчені виділяють ще й просте жилкування, коли в листку розвивається лише одна жилка, у мохів, плаунів, голонасінних, а з покритонасінних — у елодеї.

Найбільш поширена сітчаста форма жилкування (пірчастосітчасте та пальчастосітчасте). Такий тип жилкування мають дводольні. Паралельне та дугоподібне жилкування властиве для однодоль-

них. У деяких випадках дугоподібна форма жилок зустрічається і в дводольних — у подорожника.

Просте і дихотомічне жилкування вважають найпримітивнішим, воно було досить поширене в рослин минулих епох.

АНАТОМІЧНА БУДОВА ЛИСТКА

Анатомічна структура листка зумовлена його функціональністю, яка зводиться до забезпечення фотосинтезу, газообміну і транспірації і радіції. У зв'язку з цим у листку добре розвинена фотосинтезуюча мезофіта — мезофіл і система провітрювання (газообміну). Оскільки листок дорзовентральний, тобто верхній і нижній боки виконують різні функції, то будова їх різна.

Структура хлоренхіми

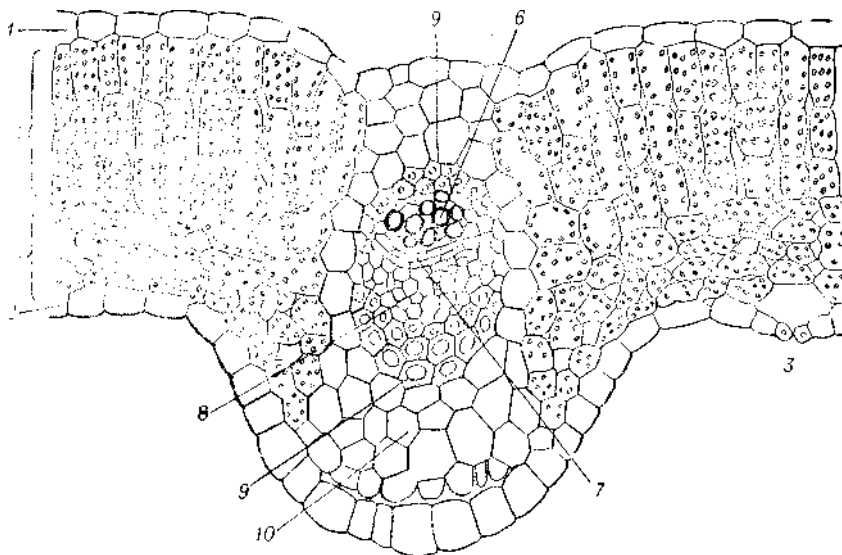
Апаратами фотосинтезу є хлоропласти (хлорофілові зерна). Завдяки наявності у них відповідних пігментів вони затримують насичену променів сонячного спектра, особливо червоних променів. Інтенсивна хлорофілом сонячна енергія створює умови для окислюючих і відновних процесів, у результаті яких і утворюються продукти.

Мезофіл — основна тканина листка. Клітини мезофіту неоднорідні. Шар клітин, який прилягає до верхнього епідермісу, називається *пальчастим*, або *стовпчастою*, *хлоренхімою* (тканина, в клітинах якої містяться хлоропласти) (мал. 101). Якщо листок інтенсивно освітлюється з обох сторін, тоді пальчаста тканина формується на морфологічно нижньому боці його. Під нижнім епідермісом знаходиться *губчаста* тканина з великими міжклітинними порами.

Мезофіл виконує фотосинтезуючу функцію виконує пальчаста хлоренхіма. Її клітини витягнуті перпендикулярно до поверхні епідермісу. Це створює кращі умови для дотику світла до хлорофілових зерен, оскільки світло не лише віддає частину свого спектра, а й спричиняє рух хлоропластів.

Коли прямі сонячні промені падають на листок, хлоропласти при ньому розміщуються вздовж оболонок стовпчастих клітин. Це захищає їх від руйнівної дії яскравого світла. Увечері і вночі хлорофілові зерна розподіляються по всій клітині, що сприяє ефективнішому використанню розсіяного світла, тому листки увечері і вночі, ніж удень.

Клітини стовпчастої хлоренхіми залежно від природи рослин і німі освітлення розташовані в один, два і більше шарів. Наприклад, світлові листки мають два-три шари. У міру зменшення напруженості освітлення кількість рядів клітин зменшується, а в тіньозі



Мал. 10!. Середня частина поперечного зрізу листка редьки:

1 — верхній епідерміс; 2 — нижній епідерміс; 3 — продиhi з повітряною порожниною; 4 — палисадна паренхіма; 5 — губчаста паренхіма; 6 — ксилема; 7 — камбій; 8 — флоєма; 9 — склеренхіма; 10 — паренхіма.

листіків окремих видів рослин стовпчастої хлоренхіми взагалі немає (у квасениці — *Oxalis*).

У клітинах губчастої паренхіми менше хлорофілових зерен, і тому вона не має відповідного значення для фотосинтезу. Голова V; ф пкція пов'язана з газообміном і транспірацією. Процеси обміну з навколишнім середовищем здійснюються через продиhi. Цим забезпечується вільне надходження повітря до листка ззовні.

Міжклітинники має й палисадна хлоренхіма, але вони значно менші, ніж у губчастої тканини.

Обмін газів у листку зумовлюється законами дифузії. Вдень, коли відбувається фотосинтез, всередині листка, не зважаючи на активність дихання, концентрація вуглекислого газу зменшується порівняно з зовнішнім повітрям, бо він витрачається па утворення вуглеводів. Тому CO_2 дифундує крізь продиhi до міжклітинників губчастої хлоренхіми, а звідти — у клітини. Одночасно, з листків виділяється кисень, який вивільнився у процесі фотосинтезу. Вночі відбуваються зворотні процеси. У зв'язку з тим що фотосинтез у ней час не спостерігається, то й поглинання вуглекислого газу не відбувається. Наявність його в листках зростає за рахунок дихання, і тому він у значній кількості виділяється з листків. Вночі у приміщенні, де багато кімнатних рослин, концентрація вуглекислого газу підвищується.

Покривна тканина листка

Зовні листок вкритий епідермою. Епідерма вкриває не лише пластинку листка, а й черешок. На листку вона здебільшого батангова, рідше 2-3-шарова.

Клітини епідерми того самого листка різні за формою і мають (•однакове потовщення клітинних оболонок. На нижньому його ці вони дрібніші і більш звивисті, ніж на верхньому. Клітинні поломки верхньої епідерми значно потовщені порівняно з ппж-чю епідермою.

Наявність в листку гіподерми пов'язана з водозапасаючою функ-• -ю, а також з виконанням і механічних функцій.

Клітини епідерми живі, щільно з'єднані між собою, мають не ••••• піроплазму, а й ядро, інколи — лейкопласти та вакуоїї \ло-пластів здебільшого немає, що створює краші умови Д'УІ п;ю-КІКЧІНЯ світла до фотосинтезуючої тканини листка. Однак деяк! иві та водні рослини в епідермісі мають хлоропласти. Вони г'ггься також у клітинах покривної тканини листка папоротей.

Провідна система та арматура листка

Пріч-л'чпа система листка представлена жилками. Головні роз- і '•••'•'ІЧІЧ жилки зв'язані з листовими слідами. *Листковий слід*— іі. ••••• • і" і"п. всіх судш-іно-волоконних пучків листка, ЯКІІн бере ••••• іііі, ні і його основи і поширюється по стеблу до з'єднання з •Ррвідно системою осьового циліндра чи стебловими пучками. і.ї.і чином, провідна система листка і стебла становить єдину г.'ті'мв.

Провідні пучки (жилки) — колатеральні, здебільшого закриті, і в них немає камбію. Інколи у крупних пучках листка дводоль- і' проявляється камбій, але він пасивний і майже не формує вто- •• ;3\ гістологічних елементів.

У_ міру розгалуження крупних провідних пучків відбувається мнення їхньої будови. У ксилемній системі зменшується кіль- і . провідних елементів, поступово зникають трахеї, їхнє місце іі\;!оть трахеїди, кількість яких теж зменшується до одного — , , .. -ементів.

ІІ!.-до флоєми, то тут спочатку скорочується кількість ситовид- "ІІ\ тр-бок і супровідних клітин, аж до однієї супровідної клітини.

У чайтонших розгалужених пучках провідні елементи флоєми і'- піференціуються, замість них залишається лише паренхіма. І.ч.нм чином, наитонші розгалуження являють собою неповні пуч- ки у них немає флоєми.

Дрібні бічні розгалуження оточені спеціальними паренхімними і.типами, які називають *обкладовими* клітинами. В обкладових

клітин не розвиваються хлоропласти. Ці клітини більші за хлоренхім, розташовані вони щільно, інколи на їхніх радіальних клітинних оболонках відкладаються *плями Каспарі*. Така будова обкладових клітин нагадує будову клітин ендодерми, тобто функція їх збігається з функцією ендодерми. Обкладові клітини передають продукти фотосинтезу, які надходять від збираючих клітин губчастої паренхіми, до провідної тканини флоєми.

Арматуру листка становлять добре розвинені механічні тканини — *коленхіма* та *склеренхімні волокна*, можуть бути й *склерейди*. Тканинна коленхіма надає міцності та еластичності органу. Розміщується коленхіма в кілька шарів проти головної жилки між нижнім і верхнім епідермісом. Інколи вона поширюється на краю листової пластинки і захищає пластинку від розривання її вітром, дощами або охоплює крупні розгалуження головної жилки.

Склеренхімні волокна розташовані по всій пластинці листка, супроводжуючи провідні пучки. Пучки, в яких склеренхіма огортає провідну систему, називають судинно-волокнистими. У злакових, крім обкладки механічних волокон, біля пучка формуються ще так звані *склеренхімні вузелкові волокна*. Вони ланцюжком тягнуться від бічних розгалужень пучків до нижнього і верхнього епідермісу, становлячи механічну опору для країв листка.

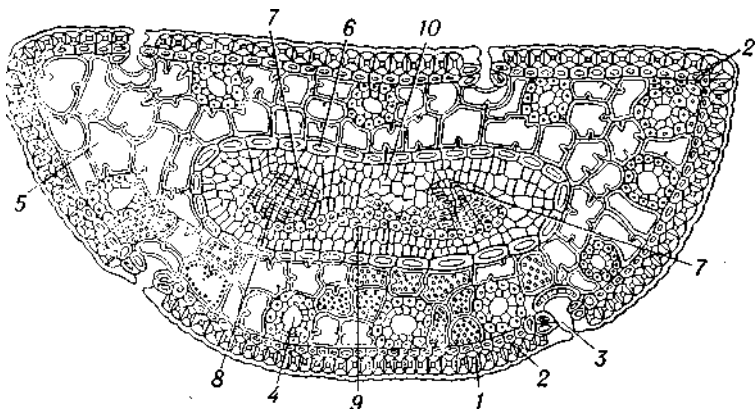
Механічну функцію у листках деяких рослин, крім механічних тканин, виконують склерейди (у маслини, камелії, латаття). Вони підтримують соковиту багатшарову тканину мезофілу.

Механічна функція листка залежить також і від клітин епідерми, оскільки в них потовщені зовнішні клітинні оболонки з потужними шарами кутикули.

Анатомічна будова черешка відрізняється від будови листка. Внутрішня його структура подібна до стебла. Зовні черешок вкрити епідермою. В середній частині черешка провідна система розташована півколом. Провідні пучки стебла поширюються на черешок, а звідти на пластинку листка. Черешок у цьому разі виступає як з'єднуюча лапка між стеблом і пластинкою. Основна паренхіма черешка не диференційована на стовпчасту і губчасту тканини, всі клітини її однорідні.

АНАТОМІЧНА БУДОВА ХВОЇ ГОЛОНАСІННИХ

Анатомічна структура хвої побудована в плані ксероморфності, тобто вона формувалася в умовах недостатнього зволоження. Тому ксероморфність листків хвойних зручно розглядати на прикладі анатомічної будови хвої сосни (мал. 102). Хвоя вкрита епідермою, яка представлена дрібними тісно зімкнутими клітинами з досить потовщеними зовнішніми оболонками. Продихи глибоко занурені в тканину листка. Розташовані вони знизу й зверху листка. Під епі-



Мал. 102. Анатомічна будова хвої сосни:

1 — шкіра; 2 — епітелій; 3 — складчаста хлорофі-
 ларна тканина; 4 — смоляний хід; 5 — складчаста хлорофі-
 ларна тканина; 6 — ендодерма; 7 — ксилема провідного пучка; 8 — флоєма про-
 відного пучка; 9 — клерепхіма (механічна тканина); 10 — паренхіма.

ермою знаходиться шар клітин (в одну клітину), який називають *intra-cellular*, з потовщеними клітинними оболонками, яка виконує механічну функцію. Фотосинтезуючою тканиною у миї (*intra-cellular хлорофіма*). Вона відрізняється від стовпчастої і її клітинні оболонки (гліколіти) і тпПоко заходять у порожнину клітини. Утворення скла-дчастого шару є наслідком того, що їхні оболонки під тиском епі-телію розростаються до периферії. Такі умови зумовлю-ють розростання їх усередину клітини. Формування складчасто-ї тканини — один із показників ксероморфності. При зменшенні площі листової пластинки зменшується й випаровування води. одночасно збільшується площа клітинних оболонок, і тому зрос-тає площа поверхня хвої, оскільки хлоропласти здебільшо-го знаходяться біля складок.

Клітинна складчаста хлорофіма розташована *ендодерма*, яка скла-дається з одного шару клітин. Роль ендодерми ймовірно по-казується з пропусковими функціями. Під ендодермою знаходиться *паренхіма* сітка. Стелу заповнюють трахеїдоподібні клітини паренхі-ми, з *механічної* тканини у вигляді тяж та двох провідних

• складчаста паренхіма пронизана *смоляними ходами*. Смоляний хід (канал) усередині вистелений епітелієм, який виділяє секрет (гліколіти, ефірні олії). За епітелієм розташовані механічні клітини (паренхіма), які протидіють руйнуванню смоляного ходу. Смоляні ходи пронизують всю рослину.

Будова світлових і тіньових листків

Залежно від умов освітлення виділяють дві групи листків: *світлові* і *тіньові*. Кожна група нормально розвивається лише при певній сонячній радіації. Світлові листки нормально розвиваються при доброму освітленні. Якщо їх помістити у затінку, вони можуть загинути. Тіньові листки нормально розвиваються лише в місцях з пониженою інсоляцією.

У відповідності з світловою фазою у листках відбувається перебудова анатомо-морфологічної структури і особливо фотосинтезуючого апарата.

У рослин, що розвиваються при достатньому освітленні, листки чають потовщену листову пластинку. Палісадна тканина тут закладається з двох, трьох шарів і більше. Судинно-волокнисті пучки її добре розвинені. Поряд з цим клітини епідерми без хлорофілових і мають товсті зовнішні клітинні оболонки і добре розвинутий кутикули або восковий наліт. У багатьох рослин на епідермі зустрічаються волоски.

У тіньових рослин немає стовпчастої паренхіми і функцію фотосинтезу виконує губчаста. У неї досить розвинені чутливі до світла хлоропласти. Зелені пластиди тіньових листків утримують більшу кількість хлорофілу порівняно з світловими листками, що й пояснює належну активність фотосинтезу в умовах недостатнього освітлення.

Епідерма тіньових листків представлена крупними тонкостінними клітинами, часто з хлоропластами. Кутикула тут слабо розвинена, продихи не заглиблені і випинаються над поверхнею листка, що сприяє більш активній транспірації.

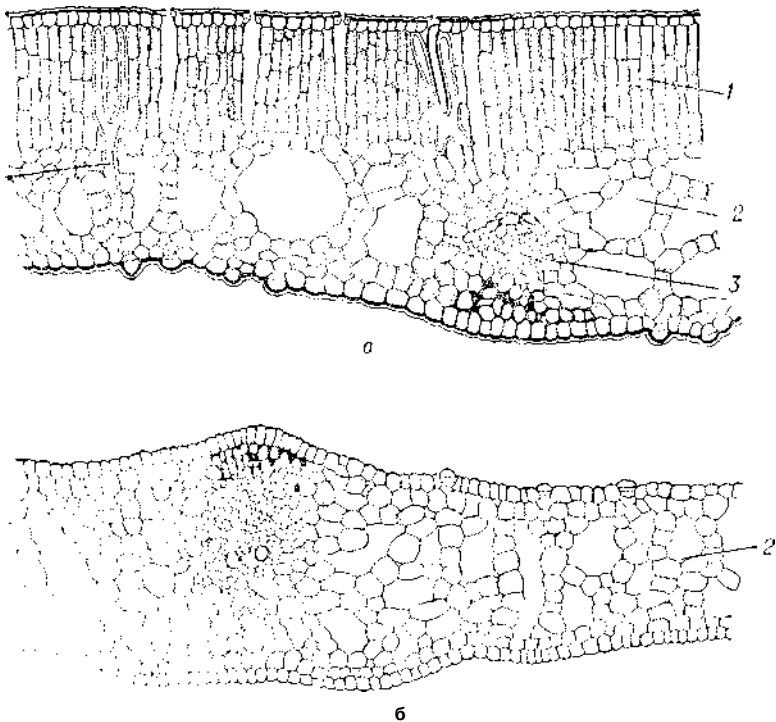
Тіньові листки більш м'які і менш щільні, вони мають слабо розвинену механічну тканину, оскільки ростуть під наметом лісу або в глибоких гірських ущелинах, де затишніше.

До рослин з світловими листками належать всі ті види дерев, які в лісі «и посадках займають верхній ярус, наприклад береза, дуб, ялина, плодові дерева, а також польові та лучні рослини відкритих місць зростання — культурні злаки, овочеві культури тощо.

Представниками рослин з тіньовими листками є квасениця, грушачка, конвалія, медунка, чорниця та інші рослини.

Анатомічна будова листків
водяних рослин

Листки водяних рослин можуть розвиватися як на поверхні води, так і в зануреному стані. Для надводних листків характерне те, що листки у них масивні, м'ясисті. Хлорофілоносна тканину тут становить дрібноклітинна стовпчаста паренхіма з великою кіль-



Мал. 103. Анатомічна будова листка глечиків жовтих:

1 - і ІНЧШШІІІ переріз плаваючого листка; б - поперечний переріз підводного листка
 .к > * L ^ • > ; / -- стовпчаста паренхіма; 2 - губчаста паренхіма з повітряними порож-
 .;>"a '!; .7 - проч дміін пучок; 4 - ідіобласти.

-> хлоропластів. Губчаста хлоренхіма достатньо розвинена,
 •• -находиться в нижній частині листка з системою міжклітин-
 ;•• ч які наповнені повітрям, що і забезпечує утримання листків
 - герхні води (мал. 103).

І (роє\лма система у водяних листків слабо розвинута. Гісто-
 ••• Ічні провідні елементи ксилеми і флоєми малочислені, дрібні.
 : мс\;!!ічних тканин є лише склерейди (одиначні), склеренхіми і
 н'нхіми майже немає.

Чинні листок вкриває звивиста епідерма. У більшості водяних
 , " •' ШІІ на клітинах покривної тканини нашаровується кутикула,
 П і захищає листок від змочування його водою. Продихи дрібні,
 і») гатповані лише на верхній епідермі (знизу листка продихів не-
 м.н і, кутикули немає. Підтримуючу функцію від занурення листка
 в нпду виконують також групи опробковілих мертвих клітин ниж-
 ім, піо епідермісу.

У листках, які повністю занурені у воду, стовпчаста хлоренхіма не формується, продихів в епідермі немає (водяний жовтець, валиснерія), а в елодеї навіть невіддиференційована епідерма.

У зв'язку з тим що листки знаходяться у водному середовищі, у їхніх клітинах низький осмотичний тиск (висока осмотична сила у таких екологічних обставинах не має значення). Підводні листки мають розсічену пластинку, що зменшує опір водним потокам.

Анатомічна будова листків солончакових рослин

У більшості солончакових рослин листки циліндричної форми, з розвинутою водозапасаючою паренхімою. У центрі кожного листка формується один крупний судинно-волокнистий пучок. Дрібніші бічні розгалуження провідної системи тісно контактують з хлоренхімою.

Характерною особливістю галофітів (солончакових рослин) є те, що вони мають підвищену концентрацію солей у вакуолях. У зв'язку з чим у клітинах розвивається високий осмотичний тиск, він буде вищим, ніж у ґрунтового розчині. Це саме і застерігає клітини від негативних плазмолітичних явищ.

Типовими представниками галофітів є солонець, содпк, кураї тощо.

Для характеристики анатомічної будови листків солончакових листків доцільно розглянути їхню будову на прикладі кураю деревовидного (*Salsola dendroides*).

Листки кураю деревовидного вкриті епідермою. Є гіподерма, яка підстиляє епідерму. Фотосинтезуюча тканина листка диференційована на клітини з продовгуватою і чотирикутною формою. Однак основну функцію виконують довгасті клітини. Скріплюється тканина листка за рахунок перехрещування клітин зовнішнього і внутрішнього шарів листка та хлоренхіми. На поперечному зрізі листка, в його центрі, яскраво виражена крушюклітша паренхіма, яка запасє воду.

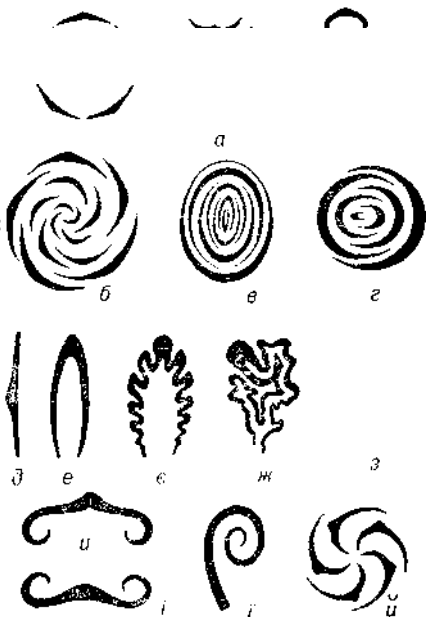
РОЗВИТОК ЛИСТКА В ОНТОГЕНЕЗІ

Листок зароджується на верхівці пагона (апексі) в примордіальній зоні у вигляді горбочків. Спочатку горбочок представлений ембріональною меристематичною тканиною. З часом відбувається розмежування майбутнього листка на верхню та нижню його частини. Інтенсивність росту їх різна. Спочатку більш активно росте верхня частина. Однак швидко ріст верхівки припиняється. Продовжується ріст листка за рахунок нижньої частини, за винятком деяких папоротей, дводольних, у яких верхівковий ріст зберігається.

Послідовність диференціації горбочка така: спочатку з'явля-



Мал. 105. Вельвіція:
рослина; 2 — стара ро-
л к на



Мал. 106. Типи Орункоекладають та
листокскладання:

д — ирукоекладання стверчає / — з
замкнутими краями; 2 — з відгорнутими
краями; о — загорнуте); б — черспитчає
п'ятірне; в — охоплююче; г — напівохоп-
лююче; д — й — листокскладання (д — плос-
ке; е — здвоєне; в — складчає; ж — зім'я-
те; з — трубчає; и — загорнуте; і — Від-
іорпуге; і — закручене; иі — екру-:енс)

його клітини ще не втрачають меристематичного характеру і продовжують ділитися, внаслідок чого пластинка розростається, збільшуючись у багато разів.

ТИПИ ЛИСТОКСКЛАДАПНЯ У БРУНЦІ

Характер листокскладання є систематичною ознакою, що дає змогу взимку або навесні визначити належність рослини до відповідної класифікаційної одиниці.

виділяють такі типи листкоскладан-
<чал. 106):

"воене — листкова пластинка скла-
< вдвоє по центральній жилці (у
•••): складчасте — боки листової
с.пки з багатьма складками (у
•••):

г.і'яте — листкова пластинка зі-
а іу ревеня);

••••:—чиг^: — краї загорнуті в бік

••: •' •к-стішн листка (у тополі);

•Торнуте — краї відгорнуті до

•за,иго боку листка (у верби);

у-і/пчассс — краї листової плас-

•. І утворюють трубку (у вишні).

РІЗНОМАНІТНІСТЬ ФОРМ ЛИСТКІВ

7 МЕЖАХ ОДНОГО ПАГОНА

уючн форми листків па річ-
т) рості пагона можна виявнт:;

Г.ГІ ;•• ;\m!! (категорії, або форма-

т) ;;; /і ' і СГ(Ч)ЦИ\П та верХлеКСві

!!),.) 'Т:П"МІ Низової формації

а\юи. за\іісп\ функцію і тому

і. спрощену будову. В основному

•..ЗІКН з широкого основою невели-

розчіру, інколи мають слабо

пнвіі прилистки (у гороху), плас-

•. лтнетка представлена рудиментом

•м; надземні, так і підземні бруньки, в основному безхлоро-

і., мають жовтувате, коричневе, блідо-зелене забарвлення, у

••; рослин рано опадають (у липи). Серединні листки склада-

< ;.злніу масу па пагоні і є типовими для даного виду. Основ-

іі фхпкція — фотосинтезуюча. В межах цієї формації вони

;=•• =І-І Спочатку мають спрощену будову. У складних лист-

•.,,, аої формації закладається менша кількість листочків на

•• потім кількість їх збільшується в напрямку до середньої

Г.ГІ стебла, далі до верхівки — зменшується. Верхівкові лист-

аладаються у верхній": частині пагона. Вони вкривають квітки

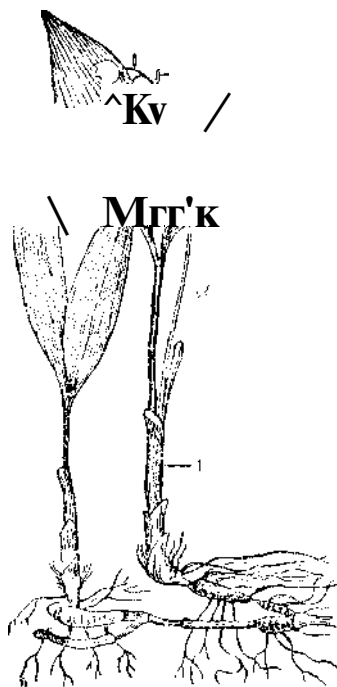
кимтіикн) або суцвіття (обгортка у кошика), мають нерозви-

лпеткову пластинку, як і низові листки, інколи змінюють свій

і і функції. Наприклад, у перестріча дібровного (*Melarnpirum*

ніі ігочіпп) верхівкові листки під час розкривання квіток забарв-

і .ні іться у фіолетові або сині кольори і приваблюють комах для



10/. Три категорії
кіп у конвалії:

низові: 2 — середні; 3
верхівкові.

запилення. Таким чином, верхівкова формація листків різноманітна. Чашолистки інколи відносять до цієї категорії.

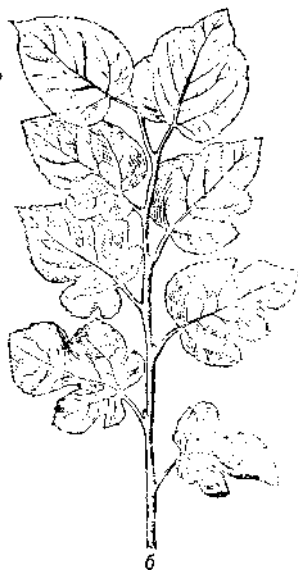
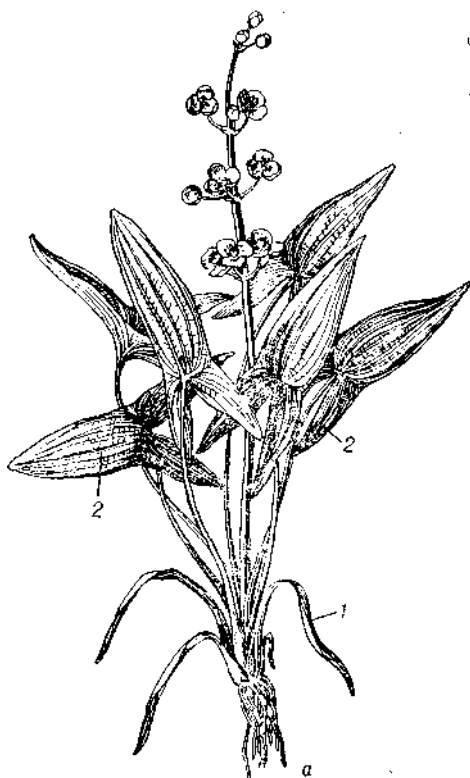
У деяких видів рослин не всі формації листків розвиваються. Так, у верби козячої, грушанки, мати-й-мачухи, які рано зацвітають, середні листки не встигають розвинути. У вероніки лікарської та гравілату міського розвиваються лише середні листки, а бруньки у них захищаються від несприятливих умов опалим листям та сніговим покривом.

ГЕТЕРОФІЛІЯ

Гетерофілія (різнолистість) має пристосувальний характер щодо екологічних факторів (умов зростання). Наприклад, у водяного жовтню (мал. 108) підводні листки розсічені, а надводні, п'ятилопатові, у стрілолиста, відповідно — стрічко- і стрілоподібні. Розчленування листків у водному середовищі зменшує опір води, особ-

Рис. 108. Гетерофілія у стрілолиста (а) і пенкивиці (б):

1 — підводний листок; 2 — надводний листок



іпво у проточних водах. Явище гетерофілії поширюється і в умовах надземного життя. Так, у шовковиці середня формація листків має і цілюнокраї листкові пластинки, і частково розчленовані па лопаті. Характерним виразом пристосування рослин до екстремальних \ мов посушливого клімату є філодійпі акації, які зростають в \нстралії. В умовах достатньої вологості у цих рослин розвива- ем,ся складні двоякопірчасті листки. Одночасно при нестачі воло- : и листкова пластинка редукується і функцію фотосинтезу бере на гос черешок, який сплющується, і цим самим збільшується його аоисрхня. Завдяки редукції набагато зменшується випаровування г.>ди.

Явище гетерофілії проявляється також у деяких рдестів, час мі подорожникової та інших рослин.

Мозаїчність листків зумовлена пристосуванням рослий до мак- симального використання світлового фактора. При цьому листки на •"н-лпші формуються та розмішуються у такому плані, щоб листок містка ііс затіняв, усі просвіти заповнюються масою листків. Мо- лочність створюється згинанням черешків, внаслідок чого плас- тики листка повертаються до світла, та скручуванням міжвузлів і ігола.

.Мозаїчність формується па плагіотропних пагонах у винограду, п. ін>иЛ-І. в'яза, та в розеточних рослин — у кульбаби, подорожника, оур-іку і а мііііпх рослий.

І і :L:ИИИ ППСТЮ мозаїчності, мабуть, слід вважати анізофілію. 'ли ;і:філ'я лис і кін теж характерна неоднаковим розміром лпетко- і'п\ плаї-тинок і черешків, що розвиваються па окремому стеблово- і\ ВУЗЛІ, наприклад у гіркокаштана. Явище анізофілії теж забез- пгчує більш раціональне використання сонячного світла, оскільки ігі містки добре освітлюються.

ВИПАРОВУВАННЯ ВОДИ ЛИСТКАМИ

Г>о'да—важлива частина живого організму. Без води пемож- ІМПП перебіг обмінних процесів у клітині. Вода впливає на фі- аіко-хімічні процеси, вона охолоджує організм під час високих • •митратур, розносить органічні і мінеральні речовини по всьому : м.міі;му. Дія ферментних систем залежить від наявності воли — клітині. Вода підтримує активність колоїдної системи цитоплаз- мі, 'абсзнечує відповідний тургор у рослині, є невід'ємним фак- мірпм для процесу фотосинтезу.

Иода, яка надходить у рослину, лише частково витрачається пі внутрішньоклітинні процеси. Більша частина її випаровується. Підраховано, що в деяких рослин із 1000 г води, увібраної орга- ні :мм, .ліше 10 г затримується в клітинах, а решта 990 г випаро- н\ і вся.

Таблиця 5. Кількість води, що випаровується деякими сільськогосподарськими рослинами

Кількість води, що випаровується за період вегетації, кг

Кукурудза і соняшник (одна рослина)	до 200
Гечина, пшениці, ячменю, вівса	від 1 600 000 до 2 400 000
Гри-роші буряків	до 4 000 000
Ірис	до 6 000 000

Процес випаровування води рослиною називають *транспірацією*. Це не просте фізичне "вище", а складний фізіологічний процес.

Швидкість випаровування води залежить від багатьох факторів. На активність транспірації впливає рух повітря, температура, вік листків (молоді листки більше випаровують порівняно з старшими), величина листової поверхні, фізіологічний стан рослин тощо.

Транспірація, як життєво необхідний процес, забезпечує безперервний рух води, а разом з цим і надходження до рослин розчинених у воді мінеральних солей, розвантажує провідну систему від залишків води та ін.

У процесі життєдіяльності за один вегетаційний період рослини пропускають крізь себе велику кількість води (табл. 5).

З таблиці видно, що рослини випаровують неоднакову кількість води. Це залежить від індивідуальних особливостей, їхньої продуктивності та інших причин. Надходження і витрата води в рослині в основному погоджується, і тому водний баланс не порушується. Однак інколи водний баланс порушується у зв'язку з нестачею води в ґрунті, що негативно впливає на продуктивність рослин. Багато видів і форм рослин у процесі еволюції пристосувалися добре витримувати несприятливі умови року. Прикладом є осока піщана (*Carex physodes*), яка росте в пустелях Кара-Кумів. Втративши велику кількість води під час посух, вона може довго жити в напівактивному стані і після випадання дощів знову відновлювати вегетацію. Таку особливість має і просо, в якого під час посух продишки закриваються, вегетація майже не відбувається, у рослин настає ніби стан анабіозу. При поліпшенні умов зволоження вегетація відновлюється.

Таким чином, вода в рослинному організмі — один з потрібних факторів для його життєдіяльності.

Вік листків визначають з часу появи їх з бруньки, тобто за весь період його функціональності. Однак в кожному листку відбувається ще й брунькова фаза. Брунькова фаза може тягнутися довго, навіть кілька років, а позабрунькова — кілька місяців. Такий період формування мають папороті, в яких від закладання до виходу листка з бруньки проходить 3—4 роки. У більшості рослин функціональність листків визначається місяцями, але є листки, яких активна фаза тягнеться кілька років. Рослини, в яких листки живуть роками, називаються *вічнозеленими*. Проте вони не вічнозелені, оскільки опадають через 1,5—2, а інколи і через більші роки. Вічнозеленість створюється тим, що систематично старі листки замінюються новими. Типові вічнозелені листки у вельвічій дивної, але і в цій рослині вічність листків відносна, бо її листки ІКСІ, час наростають своєю основою (інтеркалярно), а верхівка відразу відмирає. Тому поняття вічнозелений не зовсім відповідає жодному визначенню.

Вік листків залежить не лише від природи рослин, а й значною мірою і від екологічних умов. Чим триваліший вегетаційний період, і тим коротший період життя листків. Листки досить активно функціонуючі, і йому швидко зношуються.

У. \ ВИДОЗМІНА ЛИСТКІВ (МЕТАМОРФОЗИ)

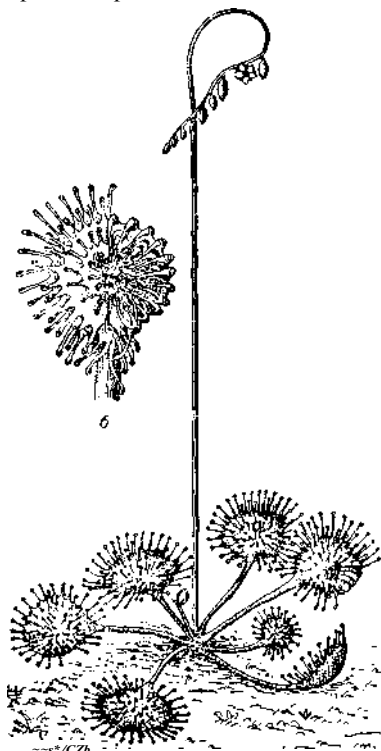
Чисток досить пластичний. Він виконує не тільки прямі, а часом і додаткові функції, може легко витримувати умови з високою інтенсивністю природних факторів. Наприклад, у листків алое і "л., і їм дооре розвинена водоутримуюча паренхіма, де створюються ніїси коди, яку вони витрачають під час посухи. У барбарису ілкі листки видозмінені на колючки, що й призводить до зміни і між функцій, вони захищають рослини від поїдання тваринами. І ускоїодібні зовнішні листки бруньок захищають конуси наростання під дію на них несприятливих температур. У гороху часткової метаморфоз листкової пластинки зумовив утворення *вусиків*,

- допомогою яких рослини чіпляються одна за одну і не вилягають.

Досить оригінальні метаморфози листків утворюються в комахоїдних рослин. До цієї групи належить близько 450 видів. В основному це рослини болотистих місцевостей, де ґрунт бідний на азот. Нестача азоту компенсується за рахунок дрібних комах, які захоплюються листками рослин, тіла їх розчиняються, і утворені полини: елементи засвоюються рослинами. У помірних широтах поширені *Тіїї* на торфовищах з групи комахоїдів зустрічається роїчкль (*Drosera rotundifolia*) (мал. 109). Вона невелика, листки її

Таблиця 6. Тривалість життя листків різних рослин у післябруньковій фазі

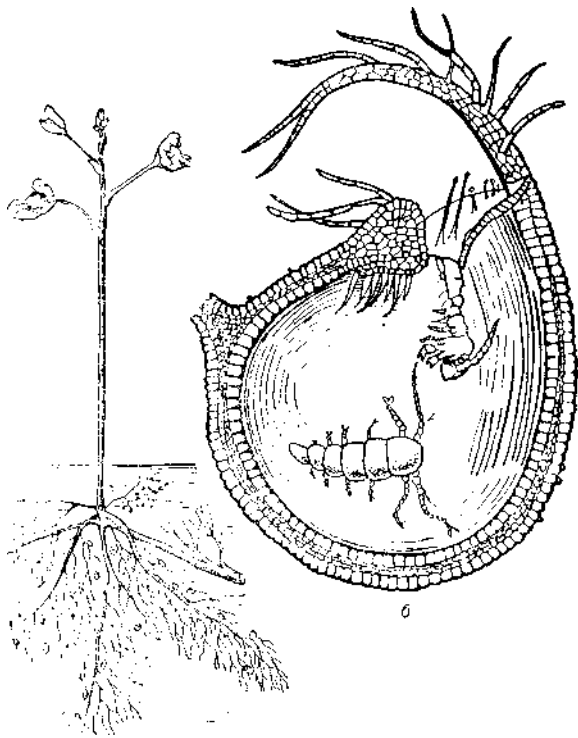
Дерева і кущі	Тривалість життя листків	Кущі і трави	Тривалість життя листків
Вельвічія дивна	Більше 100 років	Андромеда білопегнета	2—3 роки
Ялина (різні види)	Від 5—28 років	Багно болотне	2 роки
Смерека кавказька	2—5 років	Грушанка (види)	3—5 років
Сосна Кітайська	2—4 роки	Плауни (види)	5—9 років
Модрина європейська	4—6 місяців	Плющ (види)	1—2—3 роки
Дуб коріковий	2—3 роки	Копитняк європейський	14—16 місяців
Олеандр звичайний	1—3 роки	Горлянка повзуча	9—10 місяців
Чагарники помірної зони	4—6 місяців	Суніці лісові	5—20 місяців
Рододендрон жовтий	3—4 роки	Квасениця звичайна	4—6 місяців
Верба поліярна	2—3 місяці	Проліска дволиста	2,5 місяці



Мал. 109. Росичка:
— завальний вигляд; б — листок з розправленими волосками.

зібрані в розетку. На листках розвиваються численні залозисті волоски з липким секретом па їхніх кінцях. Невеликі комахи затримуються липкими волосками. Потім волоски виділяють травні соки, подібні до пепсину, і розщеплюють білки комах на амінокислоти, які пізніше вбираються рослиною. Розчинивши комаху, волоски випростовуються, перозчинені рештки покриву жертви здуваються вітром і листок підготовляється до нових ловів.

Своєрідні пристосування для захоплення дрібних комах має водяна рослина пухирник (*Utricularia vulgaris*). Живе вона в стоячих водах, де плаває у воді. Підводні листки пухирника розсічені. З окремих частин листка утворюються пухирці. Вони мають клапани, що відкриваються всередину. При попаданні до пухирця водяної комахи клапани закриваються, і вона не може вибратися назовні. У пухирці тваринки спочатку там живляться, а потім вже перетравлюються. Рослина засвоює легкодоступні органічні сполуки, а неперетравлені решт-



Мал. ПО. Пухирник

а — загальний вигляд; б — пухирець в оптичному зрізі.

••, ч:ждп чалпшаються на дні пухирця (мал. ПО). До комахо-
 II> I сел и и належить також непентес, венерина мухоловка та інші

Псін.чгсс (.Nepenthes)—представник лязячих рослин Індо-ма-
 і' і.чп флори (мал. III). Ловчу функцію виконує черешок лист-
 Мсгжіша черешка значна і неоднорідна. В основі він розшире-
 і чім свідчить про ного синтезуючу функцію. Середня частина
 і I-I і має властивість обвиватися навколо предметів, рослин,
 їси, її набула назву лязячих рослин. За рахунок верхньої час-
 іі чі решка формується глечикоподібний утвір (урночка). Звер-
 нім напівзакритий за рахунок маленької листкової пластинки.
 млу приваблює цукрова рідина, що виділяється у верхній звуже-
 члспіііі урпочки. Нижче розташована гладенька поверхня. Ко-
 -і, ібраіочп солодку рідину, проникає глибше й глибше, потрап-

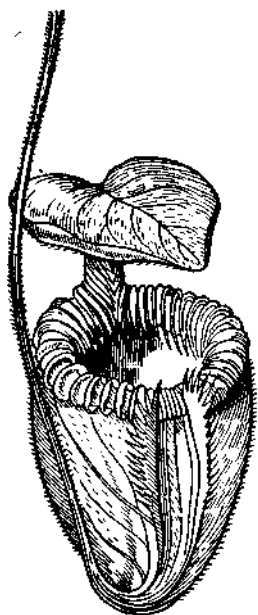
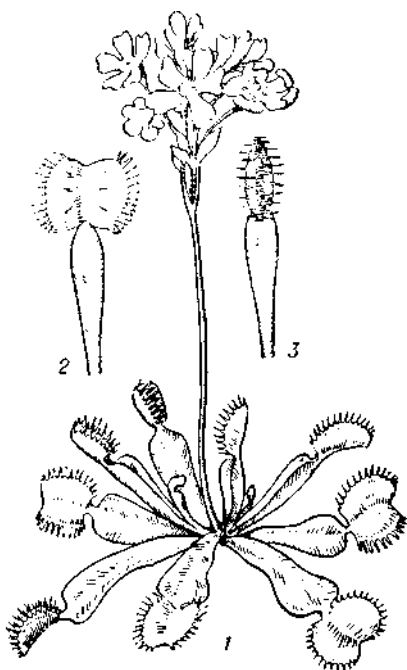


Рис. 111. Ловильний апарат Комахоїдної РОСЛИНИ Непентеса П-бпилнго



Мал. 112. Венерина мухоловка: / — загальний вигляд рослини; 2 — розкритий її листок; 3 — схематичний роз-р¹3 " " р²3 " " складний листок.

ляє на слизьку поверхню і сповзає на дно глечикоподібного утвору, де містяться травні соки, які розчиняють комаху. Азотні сполуки й мінеральні солі всмоктуються рослиною, а хітин та інші неперс-травні рештки так і залишаються на дні глечика.

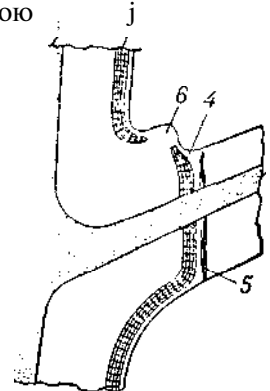
Венерина мухоловка (*Dionaea muscipula*) росте на торфови-щах у східній частині Північної Америки. Вона ловить комах лист-ковою дволопатевою пластинкою. На краях лопатей є замикаючі зубці, а на внутрішньому боці кожної лопаті формується по три чутливі щетинки (мал. 112). Комаха, сідаючи на листок, доторку-ється до щетинок, подразнює їх, і листок швидко закривається, зчіплюючись зубцями. Живильні соки (ферменти) листка розчи-няють тіло комах. Після розчинення рослина забирає відповідні речовини. Потім листок розкривається і нерозчинені залишки від комах здуваються вітром, розкрита пластинка листка чекає нову жертву.

ЛИСТОПАД

- онад пов'язаний з проходженням у листку відповідних фізіологічних і біохімічних змін.
- ті ознаки при підготовці рослини до листопаду — це зміна листкових пластинок. У деяких рослин (бирючина, вільгіт) опадають зеленими. Набування листками різнобарв- лежить від руйнування пігментів та накопичення антоціанів. Чітку руйнуються хлорофіли, і листки втрачають зелений колір; втрачають за рахунок каротину і ксантофілу жовтогарячий і похідних від цих кольорів. Дані пігменти, як втрачаються в хлоропластах, але маскуються хлорофілом. Листки забираються і за рахунок антоціанів, які синтезуються в листках, сніжному при понижених температурах. Листки при цьому стають фіолетового кольору, наприклад у кленів, барбариса, лікшо винограду. У процесі подальшого старіння листків клітини зникають. Перед листопадом частина пластичних речовин перекачується з листків до стебла (вуглеводи, амінокислоти), які використовуватимуться майбутніми молодими рослинами (починаючи від бруньок — до плодів).
 - ніщо листків перед утворення відокремлюючого шару (каліптр) і пишм). який закладається в основі черешка (дані дані джерел щодо листопаду присвячуються в основному листопаду).
 - • [еміюю'шп шар закладається перпендикулярно до основи черешка і проходить через усі його тканини (мал. 113). Одноформним відокремлюючого шару, трохи нижче його, закладається провідної системи. Флоемні провідники і ситовидні трубки закупорюються наростанням калюшечок і масами, камедям або слизами. Листковий рубець і перидермою. Вона закладається в основі листка, но не з'єднується з перидермою. Перидерма не з'єднуються лише у основі де закладається пазушна

що листопад зумовлюється змінами, які відбуваються у всіх частях черешка, тут спостерігається руйнування міжклітинної речовини, яка з'єднує клітини між собою.

і (хематичний поздовжній розріз через осередок піка тополі перед опаданням листка: 1 — верхня частина стебла; 2 — кора стебла; 3 — внутрішній шар; 4 — внутрішній шар; 5 — роз'єднуючий шар; 6 — внутрішній шар в пазусі листка.



бою, а інколи зазнають змін і первинні клітинні оболонки. Доведено, що руйнування серединної пластинки пов'язане з дією ферментів, вони переводять пектат кальцію в пектин, розчинний у воді

У багатьох дерев'янистих рослин відокремлюючий шар формується за рахунок вторинної меристеми, яка проходить крізь всю основу черешка. Утворені таким чином клітини слабо з'єднані між собою пектиновими речовинами, і листок легко опадає.

Хоч існують наукові дані про природу листопаду, але причину його остаточно не з'ясовано. Вважають, що перед листопадом у листках зменшується кількість стимуляторів росту і особливо індолілоцтової кислоти (ЮК) з групи ауксинів. Ці речовини стримують листопад. Однак із зменшенням стимуляторів росту та ЮК нагромаджується своєрідний гормон — абсцизин, який стимулює формування відокремлюючого шару, а звідси і листопаду.

Листопад, як біологічний процес, має надзвичайно важливе значення для життя багаторічних рослин, що живуть в умовах, де бувають зими або літні довготривалі посухи. Рослини, втрачаючи листки, захищаються від активного випаровування води взимку і цим самим не піддаються впливу екстремальних умов. У районах пустель і напівпустель, з настанням високих температур і значної сухості повітря, спостерігається літній листопад і рослини успішно переживають цей критичний період з найменшою втратою води. Листопад не спричинює безповоротної втрати поживних речовин, які утримуються в опадаючих листках. Опале листя під дією мікроорганізмів розкладається, спостерігається процес мінералізації органічних речовин, і вони знову поглинаються кореневою системою. Так відбувається відповідний кругообіг речовин у природі. Крім того, завдяки листопаду захищається поверхня ґрунту від промерзання та надмірного випаровування води. Через опале листя виводяться шкідливі для організму речовини.

На прикладі листопаду можна побачити закономірності, що розкривають ступінь єдності та протиріччя, які існують у живій природі (опалий листок несе життя для майбутніх нових листків).

Що стосується однодольних та трав'янистих дводольних рослин, то у багатьох їхніх видів листки і стебло відмирають разом, роз'єднуючий шар у них не утворюється, і листопад, як такий, не відбувається.

Запитання для самоконтролю

1. В чому проявляється раціональність в будові форми листка?
2. Чим спричинене утворення первинного крохмалю в листку?
3. Пояснити, чому в листку флоема провідного пучка зорієнтована до його поверхні, а ксилема до нижнього боку листка?

Вік стебел, а звідси і всієї рослини коливається від кількох тижнів у ефемерних (від гр. ephemerae — скоромипущий) рослин до тисячі і більше років. Найдовговічнішим вважають мамонтове дерево, яке живе понад 3 тис. років.

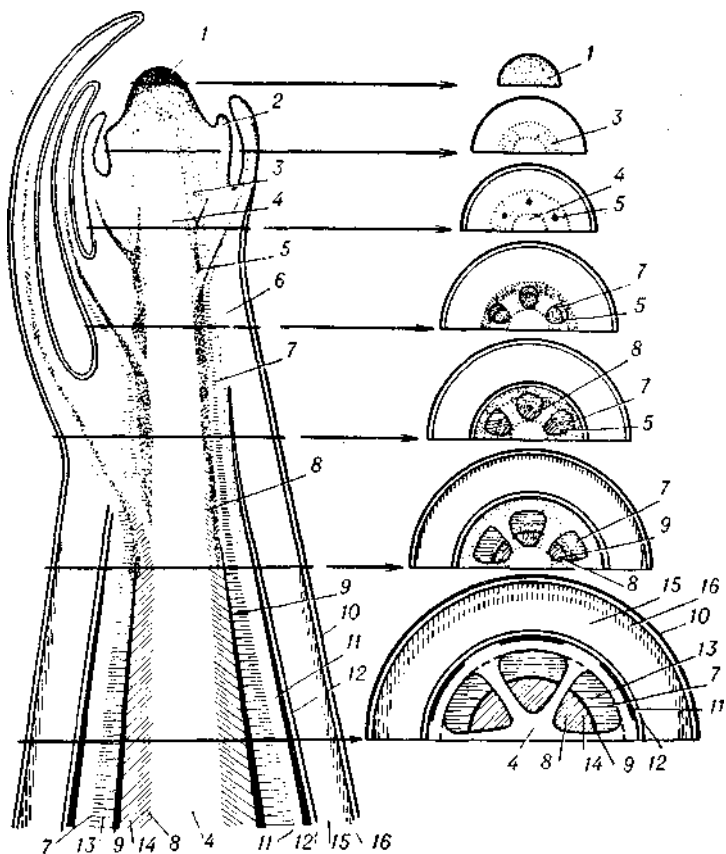
У деяких рослин формується стрілка. Це здебільшого видовжена, безлиста верхня частина стебла, що закінчується квіткою (у нарцисів, тюльпанів) або суцвіттям (у кульбаби).

Висота стебел різко коливається в межах — від 1—2 мм у вольфії до 155 у евкаліпта, секвойї. Діаметр останньої становить 10—11 м (мал. 115), а у повитиці він менший 1 мм.

Зовні стебла можуть бути гладенькими (у багатьох злакових, бальзамінових), опушеними (у шорстколистих) або шипуватими



Мал. 115. Зовнішній вигляд мамонтового дерева.



Мал. 116. Схема розвитку постійних тканин у стеблі:

1 — зона верхівкової меристемп; 2 — листкові зачатки; 3 — меристематичне кільце; 4 — серцевина; 5 — прокамбій; 6 — первинна кора; 7 — первинна флоема; 8 — первинна ксилема; 9 — камбій; 10 — епідерміс; // — перицикл; 12 — ендодерма; А> — вторинна ксилема; 1-1 — вторинна ксилема; 15 — паренхіма первинної кори; 16 — коленхіма.

стема — фелоген (корковий камбій) і бічні корені. Утворений фелогеном корок і фелодерма з часом замінять первинну кору.

В однодольних рослин первинна кора слабо розвинена, тому в ній формування тканин утруднюється. Однак в деяких представників цього класу, наприклад драцен, на периферії стебла зберігається меристематична зона потовщення, що зумовлює масивне розростання стовбурів цих рослин.

Під епідермісом стебла або глибше (під хлоренхімою у дводольних рослин, дуже рідко в однодольних) розвивається механічна тканина — коленхіма (інколи в стеблах її немає). В одних

шшадках вона залягає суцільним кільцем (у пасльонових, гарбу-
нішх), в інших — групами (у моркви) або по кутах стебла (у гу-
хіцмітих). Коленхіма, яка розташована під епідермою, має хло-
!-ч!ласти, і одночасно з механічною функцією вона ще й фотоеи-
і'-\:-є. Крім коленхіми, в стеблах може бути й склеренхіма (у
" рані лучної). Механічна тканина надає міцності стеблу, а у зла-
ї:.;и.\ нона розвивається у його вузлах і сприяє підняттю стебла
чи ія вилягання.

внутрішні клітини первинної кори можуть виступати в ролі
г рсііхіми, якщо вони мають великі міжклітинні прошарки, Аерен-
і\ мають водні рослини, меншою мірою — наземна флора.

Первинна кора може виконувати й функції запасної ткапппп.
Мніриклад, у кореневищах і бульбах відкладається багато крох-
'і по, у стеблах кактусів та рослин родини товстолистих створю-
' і D-| резерви води. У первинній корі бруслини синтезується гута-
I |!;I. Клітини первинної кори можуть бути містишем виділень
! оережепнн відповідних речовин, наприклад солей оксалату
. и.цїю у кореневищах купини, стеблах канатника, кенафу тощо.
' .і".t,ііі ходи у хвойних, як і молочні судини у макових і молочай-
ні к ж формуються за рахунок клітин первинної кори.

Г.м\трішіііі"і шар первинної кори (ендодерма) представлений
• • ІІІІ м шаром крупних клітин, який становить внутрішню межу її.
і' • • • ІІ. і пікону* пропускну функцію. В окремих випадках у кліти-
ііі. < ІІ лю/і (| • \і ІІ можуть відкладатися зерна крохмалу. Вони спри-
..... in рі іі.к.мі.пому положенню стебла, тобто створюють умови
' Ні }» ти і к\ - і себлї від'ємного геотропізму.

І іі'юдсрма м стеблах порівняно з коренем розвинена слабо,
...гонит и нан'Мііих рослин. У водної рослинності вона розвинена
• г ние ІІ ІЛКОЖ можна ВИЯВИТИ в стеблах злакових та деяких лі-
ні ІІ • | М і П І Ю К).

• ині і п іііі.іпо, що первинна кора багатофункціональна, і тому
• п і м' може носити назву якоїсь однієї тканини, зручніше її на-
ши.ІІ и комплексом паренхімних клітин з багатофункціональною
• • • • •!....No свідчить про значну пластичність та високу раціо-
.... п" и- і.шіюї системи у максимальному використанні екологіч-
..... и "• ои.п

і ій [і ІІ!ПО!0 корою розташований осьовий, або центральний,
• "і .mm|. і ила). Як епідерма, первинна кора, так і осьовий ци-
• ". •> <|,.,|. і, ішься за рахунок меристем апекса.

і. . і. її іу осьового циліндра входить основна паренхіма і про-
• "і >..лиши. Зовнішній шар клітин стели називають *перициклом*.
" і' і V -. ги до дермою і представлений кількома шарами клітин
' і' і мнім). За своєю функцією — це меристема. З її клітин
..... \ і і'.орюнатпся первинні (перициклічні) луб'яні волокна (у
• "" і "''"!'-п.). твірна тканина — фелоген, молочні судини (у

макових, дзвоникових та ін.), елементи флоеми — у пасльонових.

У паренхімі осьового циліндра стебла розташована первинна провідна система — флоема і ксилема. Зароджуються провідні системи у примордіальній зоні апекса з прокамбію під дією листових зачатків. Прокамбій закладається у вигляді суцільного шару або окремих пучків. Клітини прокамбію, поділившись кілька разів, перетворюються на постійні провідні тканини. Спочатку еюархно (в доцентровому напрямку) закладається первинна флоема, пізніше ендархно (у відцентровому напрямку) формується яєрвинна ксилема. Провідні елементи, які відклались першими, ізбко розвинені, їх називають *протофлоемою* і *протоксилою*. Пізніше вони замінюються більш досконаліми елементами і становлять *мстаксилему* і *метафлоему*. Первинна провідна система стебла, яка формується з прокамбію, — закритого типу. З появою камбію, як вторинної меристеми, у первинній ксилемі і флоемі відбуваються вторинні зміни внаслідок нарощування вторинних елементів провідної системи.

Прокамбій, який закладається у примордіальній зоні, продукуватиме первинну ксилему і первинну флоему у двох напрямках — втру до листків акропетально і вниз до стебла базипетально. Таким чином, провідна система листків і стебла буде з'єднана в єдину систему. До осьового циліндра вона проходить через стеблові вузли. Якщо флоема і ксилема пучкової будови, тоді листові сліди з'єднуються з провідними пучками стебла, утворюючи складні синтетичні пучки.

До стели провідні пучки проходять по-різному. За пучкової будови: провідної системи як в листках, так і в стеблі до стели пучки проходять не порушуючи її цілосності. Одночасно при суцільному закладанні прокамбію, а отже, і провідної системи суцільним кільцем листові пучки (сліди) роблять у ньому прориви, утворюючи лакуни (від лат. *lacuna* — заглиблення). Оскільки листовий слід має різну кількість провідних пучків, то в такому разі однопучковому листовому сліду відповідає одна лакуна. Якщо листовий слід з кількома провідними пучками, то формуються типи зв'язків між листовими пучками і лакунами: двопучковий однолакунний, трипучковий однолакунний, трипучковий трилакунний, багатопучковий, багатолакунний та інші типи їх (мал. 117).

Внутрішню частину стебла займає серцевина, основою якої є великі паренхімні клітини. У клітинах серцевини можуть відкладатися продукти обміну — крохмаль (у тропічних саговників), дубильні речовини, солі оксалату кальцію (у чайного дерева, липи) і т. ін. У деяких рослин в серцевині формуються молочні судини (зонтичні, або селерові, айстрові) або каучуконосні та смоляні канали з продуктами, які утворюються під час метаболічних процесів. У багатьох випадках клітини серцевинної паренхіми роз-

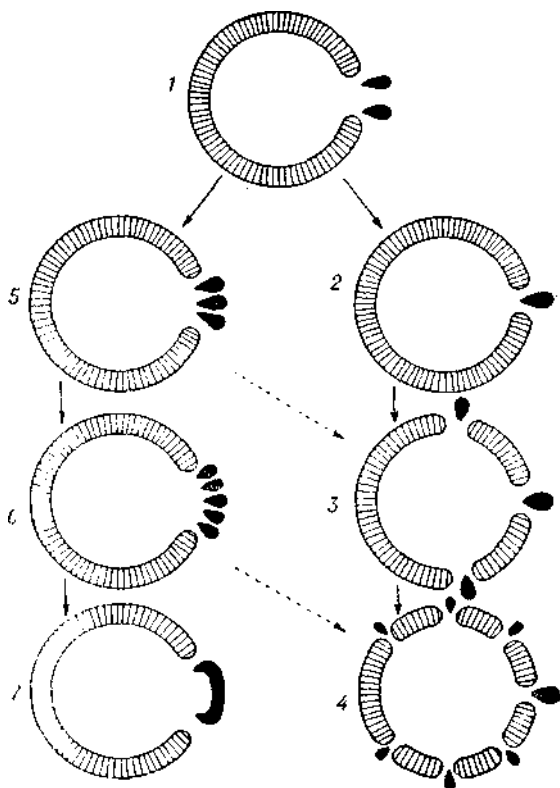


Рис. 1. Еволюція вузла покритонасінних рослин: 1 — вузол з двома пучками, що зливаються; 2 — однопучковий вузол з двома пучками, що зливаються; 3 — вузол з двома пучками, що зливаються; 4 — багатопучковий вузол; 5 — однопучковий вузол; 6 — вузол з двома пучками, що зливаються; 7 — однопучковий вузол з одним великим пучком.

пни H_2O , утворюючи великі міжклітинні прошарки, які частіше пов'язані з периферією.

Серцевина може функціонувати десятки років, особливо в периферії. Цю зону називають *перимедулярною*.

В рослин (в соломині злакових, в стеблах зонтичних, орхідеях і інших) серцевина руйнується. Руйнування серцевини відбувається різницею в більш інтенсивному рості міжвузлів. Серцевина менш активним ростом клітин серцевини. Зустрічаються рослини, в яких серцевина не має чіткого вираження контурів і може бути представлена внутрішніми судинно-волокнистими пучками, як наприклад у:

- *С. ІІ*
- *ІІІ* — дзвониківих та ін.

Загальна анатомічна будова стебла дводольних

Первинна будова стебла у дводольних рослин зберігається лише на верхівках пагона. Нижче апекса в стеблі відбуваються вторинні зміни, зумовлені появою в осьовому циліндрі камбію та закладанням фелогену у периферичній частині органа. Утворення камбію характерне також для голонасінних і небагатьох однодольних з родини лілійних. Завдяки камбію стебло набуває вторинної структури.

Проходження камбію у центральному циліндрі залежить від характеру закладання прокамбію. У зв'язку з цим виділяють кілька типів анатомічної будови стебла. Відомий французький ботанік Г. Боньє виділив 8 груп генетичних структур. Весь процес формування камбію з прокамбіальних клітин і його функціональність можна звести до двох варіантів. Для першого варіанта характерним є те, що камбій утворюється із суцільного прокамбіального кільця. Він виникає за рахунок клітин прокамбію, які розташовані на межі між первинною флоемою і первинною ксилемою. У цьому варіанті можна виділити не менше 3 типів анатомічної будови стебла.

Перший тип зустрічається у мильнянки, підмаренника, іпомеї. Тут до центру осі органа камбій відкладає елементи вторинної ксилеми суцільним кільцем, а в протилежний бік — суцільні комплекси клітин вторинної флоеми.

Другим типом цього варіанта може бути будова стебла липи, клену, льону. У цих рослин, поряд з суцільно відкладеними камбієм вторинною ксилемою і вторинною флоемою, як і в першого типу, ще мають місце виражені виступи первинної ксилеми.

Нарешті, третій тип вторинних змін (у варіанті, що розглядається) характеризується пучковою будовою провідної системи з міжпучковою склеренхімою або здерев'янілою паренхімою. Виявлений він у кропу, конюшини.

Особливістю другого варіанту анатомічної будови стебла дводольних рослин є закладання прокамбію у вигляді тяжів (пучків). Поява камбію в цьому випадку зумовлює (як і в першому варіанті) докорінну реконструкцію осьового циліндра. Анатомічну будову стебел цього варіанта можна звести теж до трьох типів. У першому типі вторинна провідна система нагадує форму пучків. Тут розвивається пучковий і міжиучковий камбій. Такий тип будови стебла має хвилівник, гарбузові, чистотіл.

Друга модифікація анатомічної структури стебла з даного варіанта зустрічається у соняшника, в якого розвивається пучкова будова вторинних провідних тканин з міжпучковим камбієм. Міжпучковий камбій відкладає не лише паренхіму, а й нові провідні

і іки у серцевинних променях, що спричинює суцільну будову
бла.

Досить своєрідною групою дводольних є деякі трав'янисті рос-
; із родини жовтецевих, а також представники рослин ефемер-
н У стеблах цих рослин не утворюється камбіального кільця
і і) тип будови стебла). Камбій, який з'явився у пучках, діє не-
ГО, внаслідок чого судинно-волокнисті пучки хоч і називають
і критими, але вони вторинного приросту не мають.

Активність камбію у рослин різних систематичних груп неод-
мжл. У дерев'янистих багаторічних рослин камбіальна діяль-
и. проявляється сильніше порівняно з трав'янистими формами,
і і. процес функціонування камбію зводиться до утворення по-
ліпах тканин вторинного походження.

Камбіальні клітини живі, меристематичні, мають крім цито-
і -а: мп і ядра дрібні лейкопласти, мітохондрії та інші структу-
ри їхні клітинні оболонки целюлозні, більшої щільності, ніж у
мі... камбію, утримують невелику кількість пектину. За формою
...ні камбію прозенхімні, з великою вакуолізацією цитоплазми.
і н-жо від природи рослин змінюється співвідношення довжини
і пі ірші камбіальних клітин. Наприклад, у стеблі яблуні дов-
ііа їх перевищує ширину в 25 разів, а в сосні досягає стократ-
... і'пччмі і більше.

Лінійні виміри клітин, камбію дводольних становлять 150—
" мкм, інші їм досягають довжини 500 мкм (у деяких хвойних).
її пі... рп нашивані в один шар.

Кліпиш камбію довгий час діляться і завжди відкладають клі-
м нп ірііііні кенлеми до осі органа, а елементи вторинної фло-
• іі і> пі'рік)ерії. Однак після першого поділу утворені молоді
...н... є можуть ділитися багато разів, утворюючи так звану
і < І'ІІІІ ;,іііі/. а після цього вони диференціюються на елементи
ІІІІІ х тканин вторинного походження.

і і мг.і.імі.пін зоні можна виділити дві групи клітин: одні —
і ' • пчп.цібпі, другі — округлі, які нагадують клітини паренхі-
П;П шференціації їх з клітин веретеноподібної форми утво-
• і'т нр > 'енхімні гістологічні структури. Вони дають початок
' ' п: к.тілсмї та флоемі. З округлих паренхімоподібних твір-
І"І і'угої групи формуються вторинні серцевинні промені.

Анатомічна будова стебла дводольних трав'янистих рослин

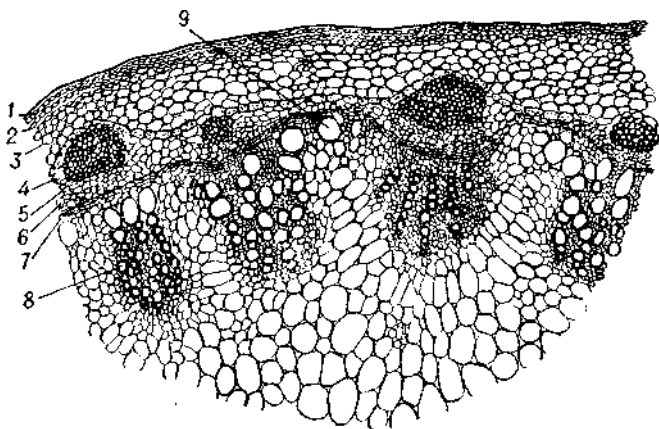
"іп природою дводольні трав'янисті рослини бувають
>•" . и'-, іа багаторічні. Однак в багаторічних рослин у помір-
•чп і і ;(мпї стебла (у більшості видів) живуть один сезон.
Ми ' • ії і.істина їх багаторічна (конюшина, люцерна, бур-

кун тошо). Тому у стеблах дводольних трав'янистих рослин не утворюється коркового камбію (фелогену). Інколи він проявляється, але недостатньо розвинений, внаслідок чого й не формується вторинна покривна тканина — корок. У середині таких стебел паренхіма інтенсивно розвивається. Поряд з цим укорочені надземні стебла (розеточні форми) — здебільшого багаторічні. У них немає вторинної покривної тканини, і захисну функцію виконує „шале листя, сніговий покрив.

Щоб краще уявити анатомічну структуру цієї групи рослин, доцільно розглянути кілька представників їх.

Соняшник. Стебло вкрите епідермою з багатоклітинними волосками. Епідерму підстилає механічна тканина — коленхіма, яка виконує не лише механічну функцію, а її виступає в ролі хлоренхіми, оскільки в її клітинах розвиваються хлоропласти. Зд коленхімою розташована решта первинної кори (решта тому, що коленхіма формується за її рахунок). Нижню межу первинної кори становлять клітини крохмаленосної піхви.

Осьовий циліндр розпочинається перицнкллом, представленим одним рядом клітин. Вторинні зміни відбуваються в осьовому циліндрі внаслідок появи камбію. Спочатку камбій закладається між флоемою і ксилемою, потім поширюється на міжпучкову паренхіму первинних серцевинних променів. Тобто відповідні клітини міжпучкової паренхіми набувають меристематичного характеру. У процесі розвитку, незабаром, утворюється суцільне камібальне кільце (мал. 118).



Мал. 118. Поперечний зріз стебла соняшника;

1 — епідерма; 2 — коленхіма; 3 — паренхіма; 4 — крохмальна піхва; 5 — склеренхіма перициклічного походження; 6 — флоема; 7 — пучковий камбій; 8 — міжпучковий камбій; 9 — ксилема.

За рахунок міжпучкового камбію відкладається паренхіма вторинного походження і додаткові провідні пучки. Пізніше у нижній частині стебла великі і малі судинно-волокнисті пучки зливаються.

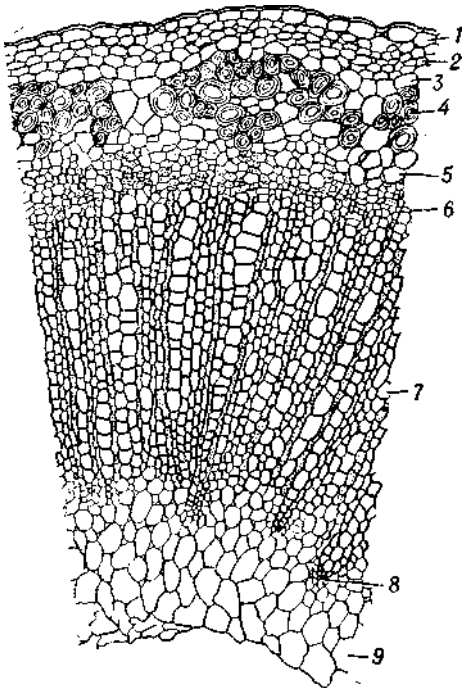
Іпаслідок чого утворюється майже суцільний шар вторинної плени (деревини), загострені виступи якої спрямовані в бік серцевини і вторинної флоєми. Утворенню спільного масиву провідної системи сприяють також листкові сліди. Вони в основі стебла мають; ПОТІСЯ, утворюючи синтетичні судинно-волокнисті пучки. Тому нижня частина стебла має дерев'янисту будову. Верхня частина стебла подовжується трав'янистою, оскільки там ще не зливаються великі і малі судинно-волокнисті не об'єднуються з великими провідними пучками.

Однак важливо зазначити, що анатомічна структура стебла льону соняшника, а й інших рослин, залежить від екологічних умов. Чим більша площа живлення і освітлення, тим більше розгалужень, за рахунок яких і збільшується кількість провідних пучків в осьовому циліндрі. За таких умов яскравіше проявляється дерев'яниста структура стебла. У прядивних культурах, таких як конопель, такий стан здерев'яніння стебла зумовлює збільшення маси вторинних коротких і грубих волокон, що знижує якість продукції. Одночасно у соняшника розгалужене стебло багате дрібних кошиків за рахунок зменшення основної частки, чітко, певно теж негативно впливає на одержання цінної про-

дукції. Характерною особливістю анатомічної будови стебла льону соняшника є те, що в ньому провідна система не пучкової будови, а суцільна майже суцільним масивом вторинної ксилеми і вторинної флоєми. Зовні стебло вкрите епідермою з добре розвиненою кутикулою (вона жовтуватого забарвлення). Первинна кора складається з великих клітин, але може фотосинтезувати. Внутрішню частину складає ендодерма, як і в соняшника, становить ендодерма. Глибше розташовані групи розташовані луб'яні волокна. Формуються і рахунок клітин пероциклу, їх називають елементарними луб'яними (довжина їх у льону-довгунцю 30—50 мм і більше). Це великі і волокна, вони не лише міцні, а й пластичні. Заради цього льон і культивують.

У стеблах льону знаходяться залишки первинної флоєми. Вторинна флоєма розташована суцільно. Камбій в стеблах льону відіграє велику роль у збільшенні маси вторинної ксилеми. Тому на поперечному зрізі вона виділяється великим масивом. В основі її складають великі клітини первинної ксилеми, вони прилягають до периферійної зони серцевини. Серцевина складається з великих клітин, де можуть відкладатися запасні поживні речовини (І Л. 119).

В стеблах льону, повзучий. Він має повзучі стебла, вгору вони



Мал. 119. Стебло льону (поперечний зріз):

1 — епідерма; 2 — кора паренхіма; 3 — ендодерма; 4 — луб'яні волокна; 5 — флоєма (ситовидні трубки та клітини-спутниці); 6 — камбій; 7 — вторинна ксилема; 8 — первинна ксилема; 9 — серцевина.

не піднімаються внаслідок відсутності механічної ТКНИНИИ. В стеблі досить розвинена аеренхіма за рахунок міжклітинників первинної корсЕ. Первинна кора виступає а ролі аеренхіми і хлоренхіми. Зовні стебло вкриває епідерма.

Анатомічна будова стебла у жовтецю має лише первинну структуру. Міжпучкового > камбію немає, а пучковії? майже не утворює вторинних ПСТОЛОПЧНИХ елементів.

їТаким чином, -структура стебла у жовтецю досить спрощена,. Це свідчить, очевидно, про високу ефективну раціональність у використанні енергетичного потенціалу, з. звідси й про високу пристосованість до умов зростання, тобто до виживання і збереження свого виду.

Розглянуті вище рослинні об'єкти є прикладом різноманітності анатомічної структури дводольних трав'янистих рослин.

Анатомічна структура стебла дерев'янистих рослин

Характерною особливістю дерев'янистих рослин є те. ідо їхні стебла представлені в основному вторинними тканинами. Найбільшу масу при цьому становить вторинна ксилема (деревина). Зовні стебла вкриті кіркою, за якою (у бік до осі органа) розташовані залишки первинної кори, фелодерма, вторинна флоєма, первинні і вторинні серцевинні промені, камбій. Глибше з;з, камбію знаходиться вторинна ксилема з серцевинними променями і серцевина.

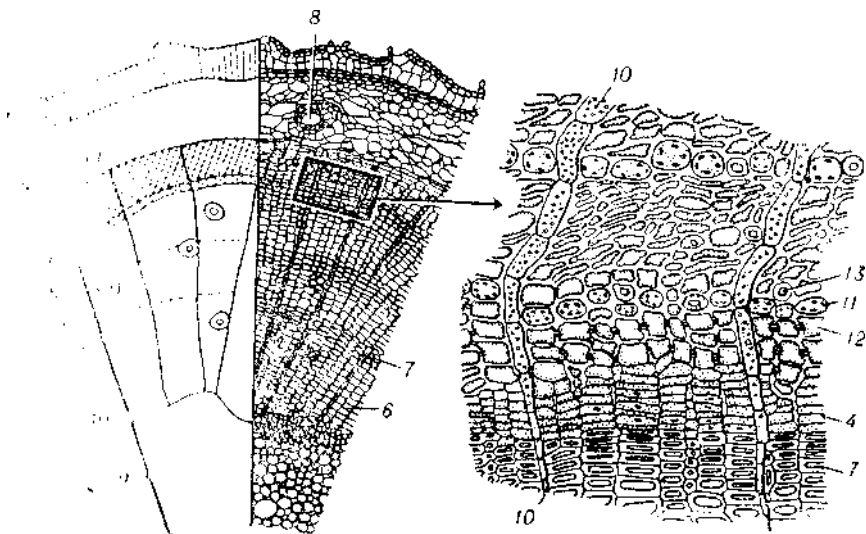
Характер будови стебла значною мірою залежить від видових особливостей та екологічних факторів.

Для більш конкретного вивчення анатомічних структур доиль-
- чоглянути будову стебла сосни (як представника хвойних) і
чи! (з квіткових рослин).

Анатомічна будова стебла сосни

" чшчайної сосни (*Pinus silvestris*) на поперечному зрізі стеб-
- чіділяється ряд тканин. Найбільш розвинена тут вторинна кеи-
- ії ; вираженими річними кільцями. За нею в бік до периферії
і. і цінований камбій, потім вторинна флоема і первинна кора.
і початку розвитку рослини стебло сосни вкрите епідермою,
ічшс — перидермою, а потім — лускатою багаторічною кіркою
• і 120).

Формування провідних гістологічних елементів, як і шпиг-, гка-
- ії розпочинається в точці росту. Спочатку в прокамбіальшр; ін-
- формуються судинно-волокнисті пучки, а потім винкаас су-
- І (камбіальне кільце. Поява і діяльність камбію зумовлює
і "; • грудкію стели. Замість пучкової будови утворюються су-
- > і а вторинна ксилема з невеликими прошарками основної тка-
- ч і вторинна флоема з більш розвиненою основною паренхімою.
І.,!, час вторинного приросту з первинних тканин залишається
ч•• ксилема, яка в невеликій кількості знаходиться біля серце-



Мал. 120. Стебло сосни на, поперечному розрізі:

г. і. паренхіма первинної кори; 3 — флоема; 4 — камбій; 5 — кеилема; 6 —
рі. • їли, 7 — осінні трахеїди; 8 — смоляний хід; 9 — серцевина; 10 — серцевин-
і" ти. // ^ луб'яна паренхіма; 12 — ситовидна трубка; 13 — клітина з кристалом.

вини, одночасно первинна флоема повністю **облітерується** (від лат. *obliteratio* — зникнення).

Вторинна ксилема сосни складається в основному з трахеїд. Оскільки в ксилемі немає механічної тканини — лібриформу, то трахеїди поряд з провідною функцією виконують ще й механічну роль.

Трахеїди за своєю будовою в межах кожного річного кільця неоднакові. Одні з них, які утворилися в найбільш сприятливих умовах, тобто навесні і в ранньолітній період, мають тонкостінні клітини з великими просвітами. У деревині, утвореній камбієм пізніше, в кінці літа і восени, трахеїди розростаються незначно, і тому просвіти в них малі, клітинні стійки потовщені з малочисленними вузькими порами.

Залежно від умов розвитку трахеїд функціональність їх різна. Весняні і літні трахеїди виконують провідну функцію, трахеїди ж пізньої деревини (волокнисті трахеїди) виступають головним чином у ролі механічних елементів. Тому трахеїди діляться на дві групи: судинні і волокнисті.

Крім трахеїд, у деревині сосни утворюються паренхімні клітини, з яких формуються серцевинні промені. Тут зустрічаються два типи клітин. Клітини середніх рядів променя живі, з великою кількістю крохмалю і незначним здерев'янінням клітинних стінок. Деякі клітини, які знаходяться на верхніх і нижніх кінцях серцевинних променів, зазнають здерев'яніння клітинних оболонок, яке призводить до втрати клітинами живого вмісту. Після сформування попи виконують роль провідної тканини, по них рухається вода, мінеральними солями.

Серед тканин у деревині сосни ще утворюються смоляні ходи. Вони пронизують деревину в поздовжньому і поперечному напрямках і, з'єднуючись між собою, створюють єдину систему смоляних ходів.

Будова лубу у хвойних характеризується тим, що в ньому немає супровідних клітин, але є невелика кількість паренхіми. Крім того, особливу групу становлять клітини, що утворюють серцевинні промені і смоляні ходи.

Ситовидні трубки складаються з члеників, які за формою є поздовжніми рядами видовжених клітин, озброєних дрібними і численними ситечками. Ситовидна трубочка функціонує близько одного року, а потім закупорюється калусом і облітерується. Ситовидні елементи починають формуватися восени, під кінець вегетації, а закінчується формування їх навесні, вони однотипні, тому у флоемній частині не помітні річні кільця.

Луб'яні промені представлені кількома рядами живих паренхімних клітин. Хімічний склад їх різний. Середній ряд клітин кожного променя називають *лежачим*, або *крохмалистим*. Клітини, які

Луб'яні промені розташовані в один ряд, з верхнього і нижнього боку променевого і плексу багаті на білки (крохмалю в них немає), звідки й назвалися білковими, або стоячих клітин променя, оскільки вони розташовані у напрямку росту осі органа. Луб'яні промені виконують важливу функцію в транспортуванні речовин. У радіальному напрямку речовини пересуваються по лежачих клітинах. І ж клітини виконують роль зв'язуючої ланки між ситовидними рубками і клітинами, багатими на пластичні речовини. Пеодіаї, що вони забирають деяку частину речовини від ситозидів і рубок і, перетворивши їх у легкорозчинну форму, передають клітини серцевинних променів до місць використання.

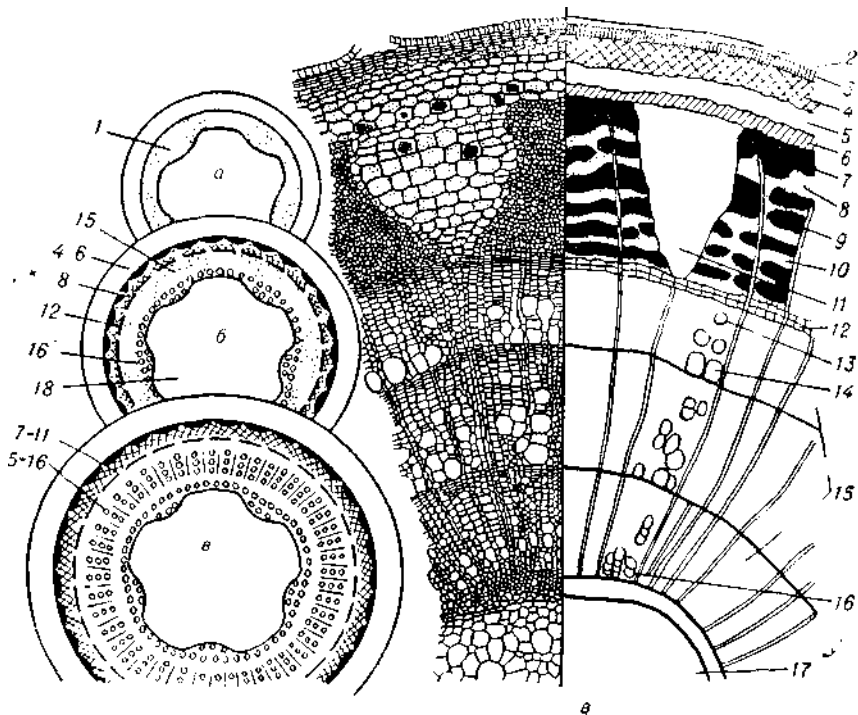
Луб'яні промені у лубові розташовані у радіальному напрямку, забезпечує з'єднання їх з променями деревини, створюючи певність цих двох систем. Тому їх можна назвати лубодерливими.

Формуються вони за рахунок камбію,

від лубу у стеблі сосни як захисна тканина формуються кірка. Складається вона з кількох мертвих перидерм, накопаних одна на одну у вигляді лусок. Сочевички на стовбурі не утворюються.

Анатомічна будова стебла липи та інших дерев'янистих рослин

- > процесі формування стебла дерев'янистих рослин, наприклад липи (*Tilia cordata*) (мал. 121), на перших початках розвитку має первинну будову. Зовні стебло вкрите епідермою, під якою розташована багатошарова коленхіма, яка утворюється в корі. Решта клітин первинної кори представлена паренхіми клітинами з розвиненими хлорофіловими зернами. Ірідіа система (первинна флоема і ксилема) є в стеблах більшості дерев'янистих рослин пучкової будови, але в липи вона су-
- г. і принцип зміни в стеблі липи розпочинаються в перший рік життя рослини з появою камбію. Найбільш розвинена тут вторинна кірка з чітко вираженими кільцями річного приросту, як і кількість утворених кілець можна обчислити не лише за кількістю кілець, а й побачити, наскільки були сприятливі умови росту рослини в цей рік. Якщо кільце широке, то рослина достатньою мірою забезпечена життєвими факторами. І навпаки, за несприятливих умов річні кільця вузькі. Однак не завжди кожне кільце відповідає одному року. Бувають випадки, коли річні кільця утворюються або зовсім випадають. Наприклад, при двикратному прирості крони (внаслідок об'їдання листків шкідниками) утворюється два кільця. Велика нестача поживних



Мал. 121. Стебло липи (поперечні розрізи на різних рівнях):

п - ч.) рівні утворення прокамбію; б — на рівні утворення камбію; в — на рівні сформованої структури; 1 — прокамбій; 2 — залишки епідерми; 3 — корок; 4–6 — первинна кора (4 — коленхіма; 5 — паренхіма кори; 6 — ендодерма); 7–11 — вторинна кора (7 — перичиклічна зона; 8 — первинна флоема; 9 — луб'яні волокна; 10 — ситовидні трубки; 11 — серцевинний промінь); 12 — камбій; 13–14 — річне кільце деревини (13 — осіння ксилема; 14 — весняна ксилема); 15–16 — ксилема (15 — вторинна ксилема (деревина); 16 — первинна ксилема); 17 — паренхіма; 18 — серцевина.

речовин або сильні посухи можуть призвести теж до випадання річного кільця.

Кільця приросту формуються в основному у дерев'янистої рослини помірної зони з різкою контрастністю пір року (тому їх можна називати річними кільцями). Формування річних кілець, як і в сосни, залежить від екологічних факторів і функціональності камбію. Клітини ранньої деревини (весняної і літньої) розвиваються у більш сприятливих умовах, ніж осінньої. Навесні і влітку достатньо вологи, тепла, світла. За таких умов утворені клітини, особливо провідні елементи ксилеми, будуть широкопросвітними. Восени камбій відкладає менше судин, а більше формує елементи механічної і запасної тканин. Тому судини будуть з малими просвітами. Таким чином формуються яскраво виражені річні кільця.

відними консервуючими речовинами. Оскільки ксилема наростає від периферії до центру осі органа, то внутрішні клітини стискуються і ущільнюються на базі цих процесів. Формується так зване ядро деревини. Клітини ядра утримують дубильні речовини, ефірні олії, камеді та інші речовини, що забезпечує її міцність та стійкість проти гниття. З цієї причини ядрова деревина забарвлюється у різні кольори, що має велике значення для мебльової промисловості. Наприклад, у барбарису і бруслини ядро матиме жовтуватий колір, у дуба — чорний або коричневий, у кипарисів — червоний. У деяких рослин (груш, кленів) тканини ядрової ксилеми заповнюються карбонатом кальцію.

У більшості рослин ядрова деревина має високу твердість, Однак є рослини, в яких стара деревина з віком стає м'якою, пухкою (у представників родини вербових), тому вона швидко руйнується грибами. У липи внутрішня частина ксилеми теж підлягає таким самим процесам, внаслідок чого стебло стає дуплистим.

Провідну функцію у ксилемній частині стебла виконують зовнішні гістоелементи, вони мають світлий колір і називаються *заболонню*. Нові клітини заболоні весь час наростають за рахунок камбію, а старі відмирають і поповнюють ядро. Таким чином, ядро буде наростати, а кількість заболоні буде майже постійною.

Кількість ядерної деревини в тій самій рослині може змінюватися. Це залежить від екологічних факторів. На відкритих місцях зростання в стеблах формується масивне ядро, а в затінених місцях ядро буде меншим і не таким щільним. При активному сонячному обігріванні формуються більш товстостінні клітинні оболонки, у клітинах відкладається багато консервуючих речовин, бо для синтезу їх потрібно багато сонячного світла. Це потрібно враховувати при підбиранні будівельного матеріалу. Наприклад, для підземних робіт доцільно використовувати будівельний матеріал з добре розвиненим і міцним ядром. Для таких операцій найбільш підходять дуби, які росли на відкритих місцях. Деревину м'яких порід можна використовувати на надземних будовах, а також для виготовлення целюлози для штучних тканин, паперу тощо.

Механічна тканина деревини складається з веретеноподібних **товстостінних** клітин, які називають *волокнами деревини*, або *лібриформом*. Клітини лібриформу в функціональному стані мертві.

З живих елементів у ксилемі є паренхіма деревини, серцевинні промені та замінуючі волокна. Для замінуючих волокон характерним є те, що вони складаються з нерозділених поперечними перегородками волокон. За функціями вони нагадують паренхіму деревини. Зустрічаються вони, крім липи, у берези і верби.

Клітини паренхіми деревини розташовані в проміжках між серцевинними променями. У її клітинах відкладається крохмаль, цукор, олія.

<>рцевинні промені. З участю серцевинних променів відбувається обмін речовин між ксилемою і флоемою. За походженням им бувають *первинні* і *вторинні*. Первинні починаються від сер-
!• і :пи і поширюються у напрямку до флоєми, розділяючи пер-
ину флоєму на трапецеподібні масиви. У флоємній зоні вони
•-.ПШрюються, нагадуючи лійкоподібну форму. Вторинні ж серце-
•мі промені закладаються у вторинній ксилемі і закінчуються
"••індексах вторинної флоєми.

<.рцевинні-ії промені дводольних дерев'янистих рослин досить
і іїмапітні. В одних представників вони лише широкі, в інших —
, ,!кі, і широкі. Промені, що складаються з однорідних клітин,
і І мають *гомогенними*. Іншу групу становлять *гетерогенні про-*
які включають лежачі і стоячі клітинні їхні функції у стеблі
г іакі самі, як і груп клітин, які розвиваються в стеблах сосни.
і і інні елементи деревини завжди з'єднані між собою і одпочас-
іровідною системою та іншими тканинами.

• /і/б як вторинна провідна тканина формується у периферійній
ши! органи. Кількість гістологічних елементів лубу набагато
;!!!; порівняно з деревиною. Луб — це комплексна тканина, до
• : включаються провідні елементи, запасальна тканина, систе-
иханічних клітин і вмістища виділень. Тканини лубу неодно-
и і їх умовно ділять на м'який і твердий луб. До м'якого лубу
, ' жать ситовидні трубки, супровідні клітини, тонкостінні кліти-
..--ірепхімн (в деяких рослин — молочники і смоляні ходи). Твер-
. \-б складається з луб'яних волокон і кам'янистих клітин.

• *пговидні трубки* становлять незначну частину лубу. Трива-
. життя сптовидних трубок невелика (2—3 роки), інколи вони
ні" закупорюються мозолистим тілом.

Іуб'яиа паренхіма за своєю функцією нагадує запасну тка-
і! якій накопичується крохмаль. Крім крохмалю на стінках
пі відкладається геміцелюлоза. Навесні органічні сполуки
::нюються з подальшим витрачанням їх на фізіологічні про-

ДІ ;я пучків лубу у дерев'янистих рослий крім звичайної парен-
м \ стрічається кристалоносна паренхіма. її клітини мають не-
ПШ- кількість пор і утримують оксалат кальцію.

і • <ііЄni.i/iii}a виділень, які утворюються в лубі, характерні для
іч,о\ дерев'янистих дводольних рослин. Продуктами виділен-
' міжуб' бути оксалат кальцію, кристалічний пісок, дубильні
ТМШППП, деякі глікозиди тощо. Наприклад, у паренхімних кліти-
нній відкладається оксалат кальцію, у бузини—кристаліч-
им-ок. Вакуолі клітин луб'яної паренхіми дуба і вільхи бага-
' і дубильні речовини, велику кількість глікозидів містить
"-її паренхіма гіркокаштана, крушини ламкої, деяких видів
її".i: іоіоц.

До системи виділення належать молочні судини, які формуються за рахунок клітин лубу. Трапляються вони у дерев субтропічної та тропічної зон. З дерев'янистих рослин помірних широт клітини молочних судин має бруслина європейська і широколиста.

Система механічних клітин становить арматуру лубу. Механічні клітини лубу згруповані в тканину, яку називають *вторинною склеренхімою*, або *вторинними луб'яними волокнами*, довжина їх становить близько 1,26 мм. У липи вторинні луб'яні волокна називають *ликом*.

У період формування луб'яних волокон спочатку вони мають живий вміст, інколи з багатьма пластидами. Пізніше клітини відмирають, порожнини їх заповнюються повітрям або водою.

У лубі містяться також кам'янисті клітини— склереїди. Склереїди утворюються за рахунок клітин паренхіми флоєми. В тканині вони розташовані безладно.

У флоємному комплексі з живих клітин формуються також своєрідні клітини, які називають *камбіформом*. Ці клітини зберігають форму камбіальних клітин. У них відкладаються запасні поживні речовини.

Луб'яні промені є продовженням променів деревини, але формуються вони до периферії від камбію. Клітини променів деревини живі, з радіальним розташуванням.

Обмін речовин всередині організму між деревиною і корою здійснюється через луб'яні промені та промені деревини.

Вторинна покривна тканина — *корок* у стеблах дерев'янистих дводольних рослин з'являється на зміну епідерми. Розвиток корка показано в розділі «Тканини».

Покривна тканина — *кірка* формується внаслідок діяльності кількох фелогенів. Перший фелоген може закладатися за рахунок клітин первинної кори, перичиклу, первинної флоєми і навіть епідерми. Другий корковий камбій закладається нижче першої епідерми, третій — глибше другого перидермального шару, четвертий — ще глибше і т. д. Тканини, розташовані над останньою перидермою, ізолюються її корковим шаром і відмирають. Нарощені перидерми від натиску внутрішніх тканин, які весь час наростають з середини органа, спочатку розтягуються, а потім більшість з них розривається, утворюючи тріщини, що яскраво виражено на стовбурах дерев дуба, липи, бархата амурського та інших рослин. Однак не всі перидерми на стеблі розвиваються. Внутрішні таким деформаціям не піддаються. Захисну функцію виконують як внутрішні, так і зовнішні комплекси перидерм.

Формування кірки, її нашарування може мати й інший характер. Наприклад, стебла ялини, смереки, кипарису та ряду інших дерев'янистих рослин вкриваються гладенькою кіркою без тріщин. У виноградної лози навесні кожного року стара перидерма

аується, а нова формується, і так з року в рік. Можуть бути
г; , легко злущується, а у більшості видів вона гладенька).

•• клітинах кірки багатьох видів рослини відкладаються алка-
• і, смоли, дубильні речовини тощо, які людина використовує
I:: I-ΠOIX потреб. Наприклад, алкалоїд хінного дерева — хінін
... ріковують у медицині, з дубової кори одержують дубильні
і .-мин, які використовують для дублення шкір, з кірки барха-
і . !M\`рського виготовляють ізоляційний матеріал корок. Кірка
• її •••> ряду рослин є сировиною для одержання різної продукції.

Будова стебла однодольних рослин

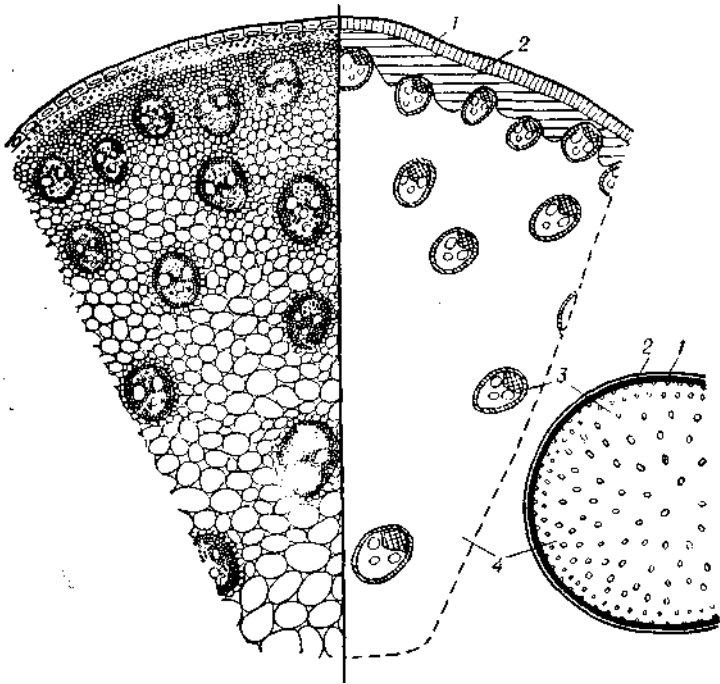
•"бла однодольних рослин (злаків, осок, лілійних та інших
г П:М) за своєю внутрішньою будовою докорінно відрізняються
і.-донн стебел дводольних. В стеблах однодольних за винятком
• і.и\`)Ослип немає камбію, судинно-волокнисті пучки закриті.
її .Мігші пучки розташовані не по колу, як у дводольних і хвой-
;"сіічі, а по всій основній паренхімі.

і анатомічною будовою виділяють два типи стебел — з вира-
' • ••н і нешіражеіою первинною корою. Перший тип стебла фор-
• і і у лілійних, півникових, амарилісових. Для прикладу мож-
, - імянупі анатомічну структуру стебла холодка (*Asparagus*).

її Ліма кора в стеблі цієї рослини розташована під одношаро-
• штермою і поширюється до багаторядної склеренхіми (меха-
••: волокон перициклічного походження). У клітинах первин-
і ' ічі розвиваються хлоропласти, тому вона виступає в ролі
• 'чмії. І Срнцпклічні волокна є верхньою межею осевого ци-
• . який вповнений основною паренхімою, де розташовані
• і судпшо-волокнисті пучки.

II • • і • III тип анатомічної структури стебла формується у зла-
исрвіінна кора в яких не виражена, але вона присутня. Він
і іїMiniі для кукурудзи, жита, пшениці та інших представни-
ці і родни. Прикладом може бути анатомічна будова стебла
;• ми (мал. 123). Зовні стебло вкрите первинною покривною
'•!•!< І нідермою, з кутикулою і невеликою кількістю про-
D• aiOі'срдньо під епідермальним шаром клітин розташо-
• ч ц'ренхіма, яка виконує важливу механічну функцію, її
"і і рівномірно потовщені. Склеренхіма утворюється за ра-
і- рнппіої кори,

і ін-рвпнпою корою знаходиться осевий циліндр—основна
• міма. Він представлений пухкою і тонкостінною паренхі-
л ми.идому віці ця паренхіма вповнена солодким клітин-
• "Г.ІМ. Протягом життя рослини запасні поживні речовини
н імр сиГі.іа витрачаються на формування зерна та інші фі-



Мал. 123, Стебло кукурудзи (поперечний розріз):

1 — епідерма; 2 — механічна тканина; 3 — закритий колатеральний судинно-волокнистий пучок; 4 — основна тканина (паренхіма) стебла.

біологічні процеси, клітини поступово відмирають і заповнюються повітрям, вся тканина стає білою, м'якою.

Провідні пучки в стеблі кукурудзи розташовані в паренхімі осевого циліндра не по колу, а розкидані по паренхімі (але не хаотично). Така розкиданість судинно-волокнистих пучків зумовлюється напрямком проходження їх по стеблу. Пучок, увійшовши з листка в стебло, спочатку під відповідним кутом проходить вниз, наближаючись до центра осі стебла. Слабкі (тонкі) пучки заглиблюються в стебло неподалік від первинної кори і йдуть паралельно до осі органа. Великі пучки можуть досягати самого центра стебла, утворюючи форму похилих дуг, потім, змінюючи напрям, вони тягнуться вниз з одночасним наближенням до периферії. Пройшовши кілька міжвузлів, кожний пучок приєднується до пучка, який входить у стебло з нижчерозташованих листків. За походженням пучки однодольних рослин є листовими слідами. Таким чином, у кукурудзи, як і в інших однодольних, система су-

-волоконнистих пучків пальмового А в дводольних пучки в осьово-піліндрі проходять паралельно одному і в основі роздвоюються, і дуючись до сусідніх пучків (дво-;пї тни, мал. 124).

у іпно-волоконнистий пучок куку- • складається з цілого ряду гісто- І;ІВ. Навколо пучка розташова- иренхімна піхва, яка нагадує су- > грубку і виконує захисну функ- ;істерігаючи від стикання з су- чи тканинами.

и>ема пучка у злакових має мало • 'імі і представлена в основному ен і'овидішими трубками з супро- ііі кліїішамл.

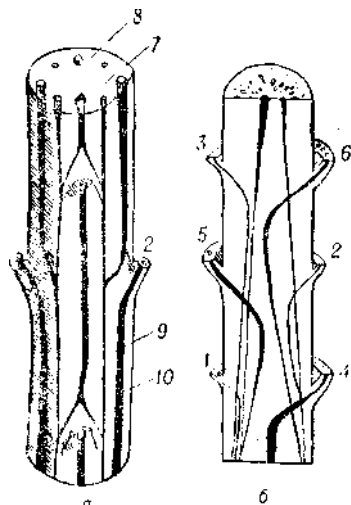
•, (іілмі чітко видно чотири тра- акпх дві великі (на поперечпо- : а вони мають овальну або ок- ІІ >рму ^д крапчастим потовщен- • Це менші.

і ічільчлсппо судиною є порож- Ііііа у і зашилася на місці фор- ам проіофлоемн і протоксилеми, апуна.іпся одночасно з дрібно- го паренхімою, що їх оточувала.

! ліпунапії судинно-волоконистпх пучків по колу, як відомо, а; лнміє дводольним рослинам. Однак такий порядок епос- Ілся і н деяких однодольних, наприклад у жита, комишу МШКП іа інших представників (мал. 125).

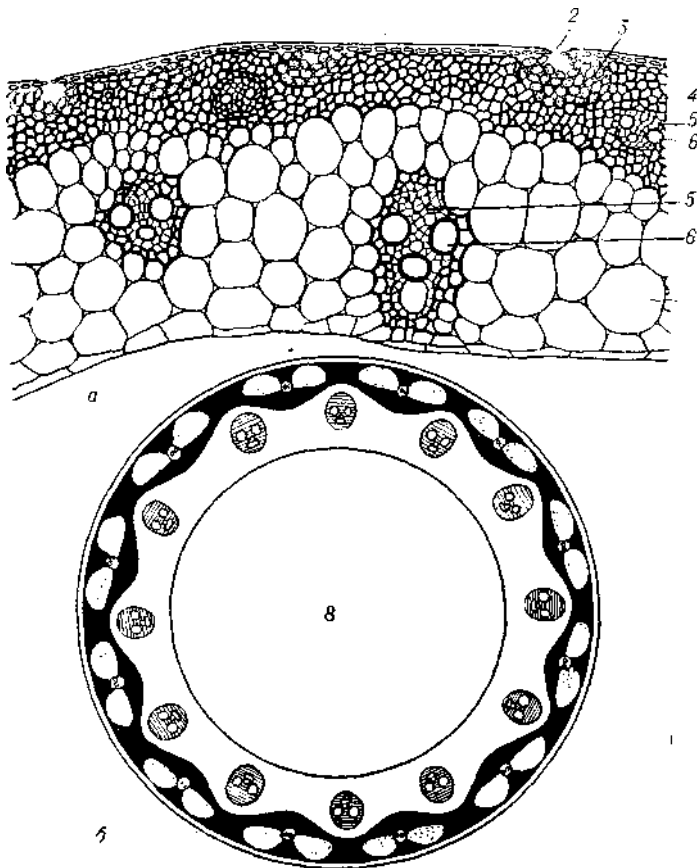
"геаїппі стебла без вторинного потовщення відбувається • аі рахунок апікальних чи інтеркалярних меристем. Ці ме- • а \ шорклоть лише частину первинного тіла рослини. Основ- і г|. мла формується за рахунок мерпетемі первинного ння. ; а розташована у примордіальній зоні. Клітини ме- : і і ш, шару відразу диференціюються на основну па> ^ • камбіальні тяжі, які знаходяться в цій самій парен- і" а прокампбію утворюються закриті провідні пучки, розтягування клітин меристем сприяє розростанню бііім стебло потовщується завдяки розростанню клі- ка ренхіми. Отже, ростові процеси в стеблі однодоль- ні Іься за рахунок кільця потовщення первинної мери-

потовщення стебла однодольних відбувається за ра-



Мал. 12-1. Схема проходження судинних пучків:

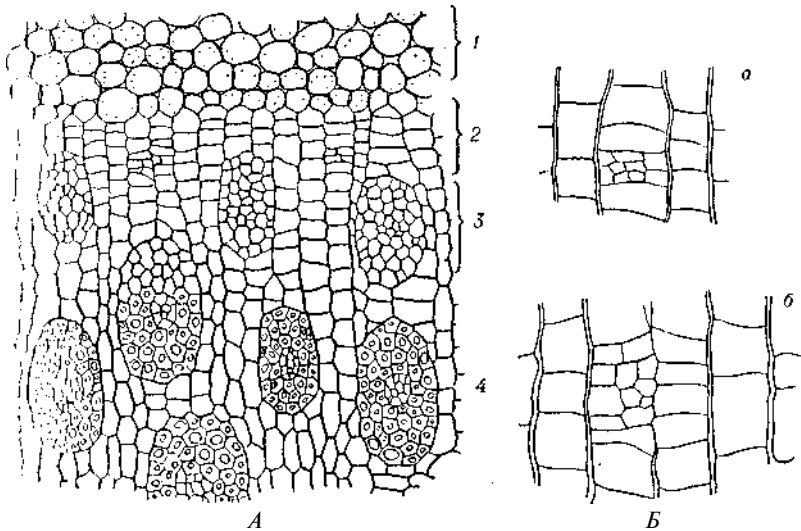
а — у дводольних рослин (дводольний тип); б — у однодольних (пальмовий тип); 1, 2, 3 — розріз в основі листків; 4, 5, 5 — серединні перерізи в основі листка; 7 — серцевина; 8 — кора; 9 — загальний пучок; 10 — листковий пучок.



Мал. 125. Стебло (соломина) жита:

a — будова стебла на поперечному зрізі; / — епідерма; 2 — продиш; 3 — асиміляційна тканина; 4 — кільце склеренхіми; 5 — флоема; 6 — ксилема; 7 — основна паренхіма; 8 — схема будови стебла жита на поперечному зрізі; *б* — пустотілість стебла.

хунок збільшення об'єму клітин (за рахунок їх росту). Однак в деяких рослин воно може відбуватися ще й іншим шляхом. У драцен, юк і алое з родини лілійних поряд з ростом клітин формується ще й меристематичне кільце вторинного приросту. Клітини кільця зазнають поділу і поновлюються новоутвореними клітинами паренхіму стебла, а також формують закриті судинно-волокнисті пучки (мал. 126). У великих стеблах, як у драцен, за рахунок меристематичних клітин потовщення утворюють тканину, подібну до перидерми, а пізніше за рахунок відкладання нових шарів корка формується тканина, яка за функціями нагадує кірку.



Мал. 126. Поперечний зріз через стовбур драцени:

при збільшенні: 1 — первинна кора; 2 — камбій; 3 — молодий вторинний пучок амфізального типу, в якому вторинна паренхіма містить потовщені стінки; 4 — деякі деталі при великому збільшенні: а і б — ранні стадії розвитку пучка в молодій зоні приросту.

(палаючи па деякі зміни, які вносить меристематичне кільце в будову стебла, його анатомічна структура характеризується характерною для однодольних рослин.

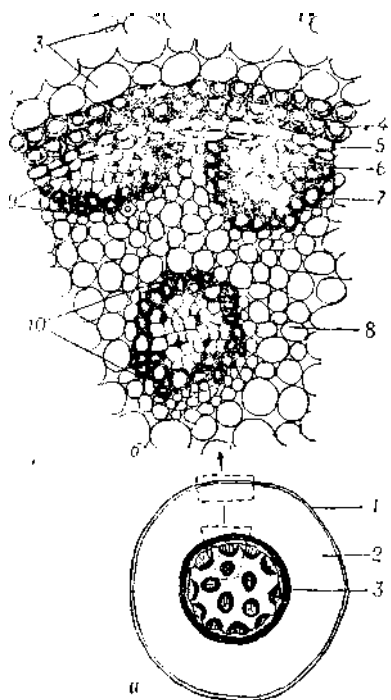
Особливості анатомічної будови визмінених стебел

Функціональність органів пов'язана з пристосуванням до відповідних умов зростання. Така спеціалізація має місце, як у насінних, так і в спорових рослин.

У цьому розділі буде розглянуто анатомічну структуру кошику водних рослин, сукулентів і

Кореш-нише. Назва кореневище походить від того, що воно походить від міропя, але іншого походження, за своєю природою це орган, як вегетативному органі, відкладаються замість ріпінши. Вони формуються у багатьох рослин, наприклад мми. \кіца, орляка, купини, конвалії та інших рослин.

У прикладу доцільно розглянути анатомічну будову кореневища (мал. 127). Зовні кореневище вкрите епідермою, зовнішня первинна кора з численними рядами великих



М.Ч. 129. Схема кореневища конвалії (а) та частина його па поперечному зрізі (б):

1 — епідерма; 2 — ектодерма первинної кори; 3 — перичкл. центрального циліндра; 4 — флоєма кола герального пучка; 5 — келеха колатеральної о пучка; 6 — парел/іма цепі родино; 7 — циліндра; 8 — корелесальпіпї з; крип:й провідний пучок; 9 — концентричний амфівазальний закрити: провідний пучок

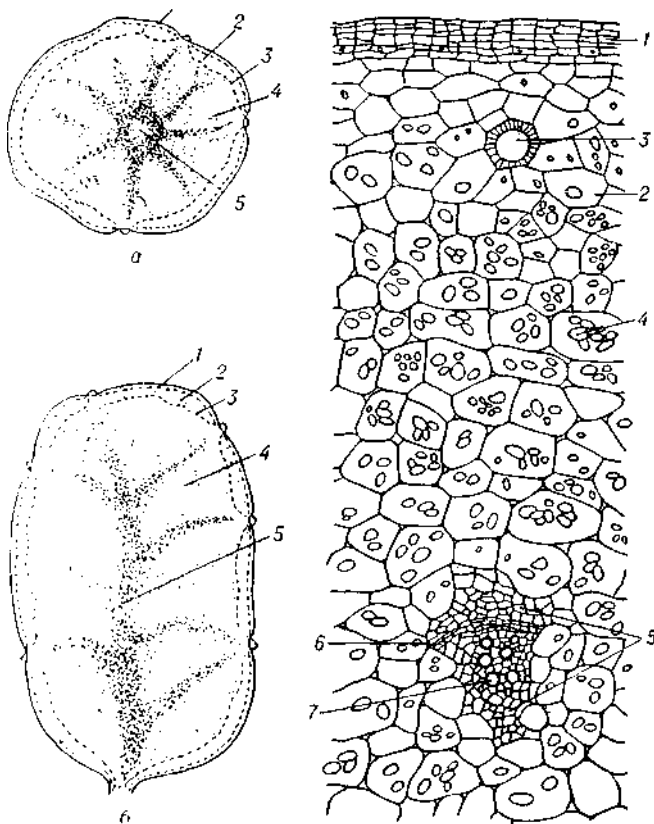
нок первинної кори, а більша — має перициклічне і прокамбіальнс походження. У формуванні цього паренхімного комплексу бере участь також міжпучковий камбій. У центральній частині бульби міститься крупноклітинна паренхіма серцевини. Клітини паренхім-ііої тканини виповнені крохмальними зернами.

В осьовому циліндрі бульби діє пучковий і міжпучковий кам-бій. За рахунок пучкового камбію утворюються невеликі провідні пучки, які розташовані між паренхімою, утвореною прокамбієм, і

паренхімних клітин. Внутрішню частину первинної кори стано-вить добре виражена двошарова ендодерма. Клітини ендодерми підковоподібно потовщені. Провідні пучки — концентричні, замкнуті, розташовані по всьому осьовому циліндру. У пучках флоєма займає центральне положення, а зовні її оточує ксилема. Функцію запасної тканини в основному виконує паренхіма первинної кори.

Бульба. Для бульби харак-не потовщення стеблової частіші пагона, тобто вона стеблового походження. Бульби можуть формуватися як на головній осі стеб-ла (у капусти кольрабі), так і на бічних відгалуженнях — столо-нах, наприклад у картоплі. Утво-рення бульб характерне для покритонасінних, іноді вони зустрі-чаються у голонасінних (цикадо-вих). Бульби, як і кореневища, служать для вегетативного роз-множення. Одночасно вони є за-пасаючими органами.

Анатомічна структура бульб залежить від виду рослин. Так, у картоплі бульба вкрита пери-дермою з сочевичками, яка замі-щає епідерму. Нижче перидерми розташований потужний шар пар-енхіми (мал. 128). Паренхіма має різне походження. Невелика її частина сформувалася за раху-



Мал. 128. Анатомічна будова бульби картоплі:

А — загальна будова (а — поперечний зріз; б — поздовжній розріз); 1 — корок; 2 — паренхіма; 3 — кам'яниста паренхіма; 4 — паренхіма; 5 — серцевина; Б — мікроскопічна будова поперечному зрізі: 1 — корок; 2 — кора паренхіми; 3 — кам'яниста паренхіма; 4 — крохмальне зерно; 5 — флоєма; 6 — камбій; 7 — ксилема.

і" ч.гіпною. Більш активний тут міжпучковий камбій, ЩО ілі іі.-іреііхмні клітини. Провідні пучки біколотеральні, від- N илрснхімі бульб як запасний продукт відкладається крок- ПІ і.-іялі ексцентричних зерен.

І.І in <орі> бульб відносять потовщені підземні пагони у то- \>, Пульбоподібні потовщення у ранника вузлуватого, роз- и і їм'ядольні коліна у редьки, ріпи та багато інших рослин. •)• •> иикликає капуста кольрабі, у якої бульбою є вкорочена і пикш пальної (надсім'ядольної) частини стебла і вкоро-

ченої частини нижніх міжвузлів з розеточними листками. Над розеткою формується звичайне стебло без потовщення, з спірально розташованими листками. Розвитку запасної паренхіми сприяючі листкові сліди, внаслідок чого клітини кори і осевого циліндра активно діляться, утворюючи кулеподібне стебло — бульбу. Анатомічна структура такого стебла—бульби властива дводольним рослинам. Потовщене стебло кольрабі на поперечному розрізі має таку будову: зовнішня частина стебла вкрита епідермою, за нею (до центра осі) розташована первинна паренхіматична кора, центральну частину органа займає осевий циліндр. У зовнішній частині осевого циліндра зароджується камбій, який має лише одне камбіальне кільце з провідними судинно-волоконистими пучками і широкими серцевинними променями камбіального походження. Форма провідних пучків колатеральна, пучки відкриті (мал. 129).

Збільшення паренхімних клітин залежить не лише від камбію. Паренхіматизація осевого циліндра пов'язана також з проходженням сюди нових листових слідів.

Бульби кольрабі, як і картоплі, топінамбура та інших сільськогосподарських рослин, широко використовують як овочеві продукти.

Будова стебла водяних рослин

Анатомічна будова стебла водяних рослин пов'язана з умовами зростання. Водне середовище збіднене на кисень, у воді незначне земне тяжіння і т. ін. Такі екологічні умови не сприяють розвитку механічних тканин у таких рослин. З покривних тканин є лише епідерма. В епідермі слабо розвинений продиховий апарат, але в клітинах утримуються хлоропласти. З усіх тканин у представників водної флори найбільшого розвитку досягає аеренхіма первинної кори.

Водяні рослини можуть поглинати воду всім тілом, тому вони мають спрощену провідну систему. У ксилемі мало провідних елементів, і флоема розвинена теж слабо (мал. 130). Інколи судин взагалі немає.

Анатомічна структура стебла залишається на первинній будові, камбій, хоч і закладається, але вторинних тканин майже не утворює.

Сукуленти (від лат. *suculentus* — соковитий). До цієї групи належать рослини з розвиненою водозапасаючою тканиною. Сюди належать як представники дикої флори — мексиканські кактуси, африканські молочаї, так і рослини кімнатної культури: кактуси, опунції, алое. Стебло сукулента пристосоване для утримання великої кількості води. Вода запасується в тонкостінній моногенії

Ч.І.І /:"). І йогощсне стебло кольрабі на Мал. 130. Поперечний зріз стебла поперечному ірічі:

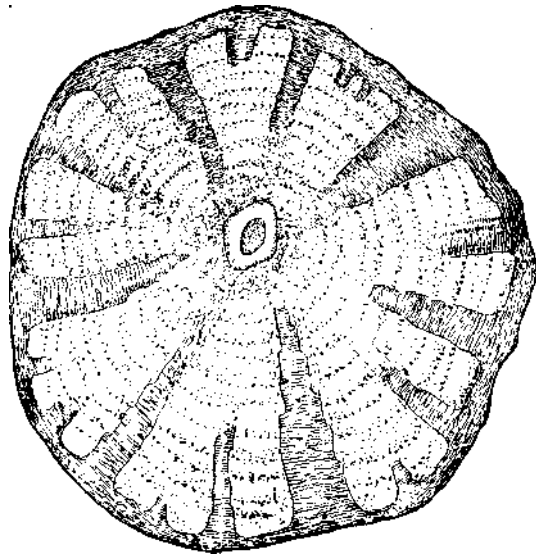
(III,HI>\I' ' ін'тніппа кора, виповнена J — корова паренхіма з великими по-
п.іі... 'п.. ііі ііопл ііпvs'і ивно ділитися вітряними порожнинами; 2 — механіч-
ч и.....м' ій по,і,і>> *) — флоема; не кільце; 3 — судинно-волокнисті
/ ' іі • ПІі іім и.і'-м.і, <• иіигральний ши- пучки.

П.І|И'П\ІМІ. Провідні пучки слабо розвинені. Зовні водоносна паренч'м;і икрпг.т епідермою і хлоренхімою. Механічну функцію ви-МНІVІOИ, ііе голої Ічні елементи усіх тканин, розташованих рядами у по :ч.<)пжліі,ому і поперечному напрямках. На особливу увагу за-і \ШІ!\(анатомія стебла поташника каспійського. У нього стебло ірое.'юєя І редукованими листками і на поперечному зрізі має таку пудову: стебло — листок, вкрите епідермісом з кутикулою, ниж-'н |м- ;і.-ипонаний потужніший шар водозапасаючої паренхіми, під іп і" мити,ся корова паренхіма і осьовий циліндр, куди входить ч. і'шт. і \н хлічні волокна, провідні системи і серцевина.

!" .і.і.ііv клітинного соку водоутримуючої паренхіми входять І"І;І.....іукрив, органічних кислот. Завдяки розчинам і ослизненню к м і пішого соку знижується водовіддача за межі рослини.

Ліани (від франц. lianes—зв'язувати) бувають дерев'яністі та і І'.ііГяиисгі. Стебла ліан гнучкі, тонкі, швидкорослі, з довгими \іі/Мі>.:лями. У пальм, наприклад, стебло тонке з сильно розвиненим механічною тканиною, довжина якого може досягати 300 м.

Особливістю анатомічної будови стебла дерев'янистих ліан є іе, що у них камбій при вторинному потовщенні органа не формує

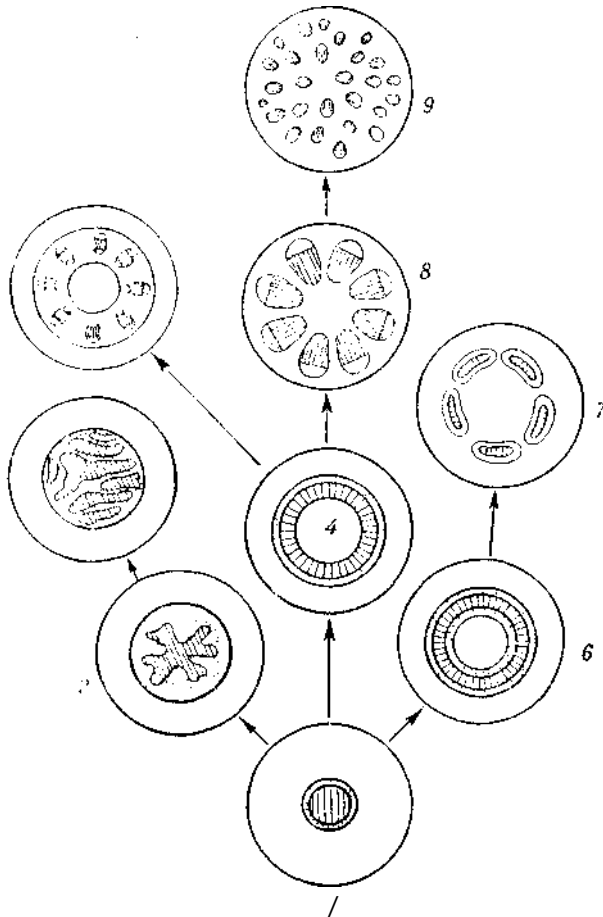


Мал. 131. Поперечний зріз стебла ліани (бігонії). Заштриховані луб і кора. У деревині показані судини, в центрі показано серцевину, яка оточена первинною ксилемою.

суцільного масиву ксилеми, як у дводольних, а утворює пучки. Між пучками відкладається паренхіма. Таким чином, деревина розділена паренхімою на радіальні ділянки, що забезпечує високу гнучкість стебел, які легко обвиваються біля підпор (мал. 131). До ліаноподібних трав'янистих рослин належать хміль, витка квасоля, деякі пасльонові. Принципи анатомічної будови їх стебла подібні до дерев'янистих ліан.

Будова стелі та еволюційні шляхи її розвитку

Стель (від гр. *stela* — стовп) — осьова частина стебла і кореня. У корені стель не зазнала, значних змін і подібна у всіх вищих рослин відповідних систематичних груп. Одночасно стель стебла значно видозмінилася, тому за її конструкцією можна простежити етапи еволюції як самої стелі, так і цілого організму. Розвитку стелі було присвячено ряд наукових праць фон Моля, де Барі, Сакса та інших ботаніків, які вивчали питання будови провідної системи. Однак не було висвітлено структурні типи та еволюцію стелі, як анатомічна її будова погоджується з історичним розвитком.



Міі. 132. Схема, яка ілюструє розвиток стелей з найпростішої протостелі:

1 — центральний стебель; 2 — протостель; 3 — актиностель; 4 — плеуростель; 5 — амфіфлейна протостель; 6 — сифоностель; 7 — диктиостель; 8 — еустель; 9 — атактостель.

.....ї рослин. Першим структуру і типи стелі детально по-
 І чужий ботанік Ван-Тігем (1839—1914). На базі ви-
 ! мімічної будови стелі та її ускладнення він створив
 ; "рію. До стелярної теорії був причетний і Едвард Дже-
 І в; 1952). Він не лише підтверджував, а й на основі до-
 її розвинув її з позицій еволюційного розвитку. Сте-
 ! іс втратила свого значення й тепер.
 •ї тою стелі розуміють сукупність усіх тканин і систем,

що знаходяться в осьовому циліндрі,— перицикл, провідні пучки, паренхіма серцевинних променів та серцевина.

За характером будови провідної системи та розвитком паренхіми виділяють кілька типів стелі (мал. 132). *Гапlostель* (від гр.— haplos — простий) (протостель) (від гр. protos — перший) — найпростіший тип стелі, у якої суцільний масив ксилеми, а по периферії її оточує флоема. Такий тип стелі характерний для ринієфітів. У рослин сучасної флори вона зустрічається в деяких папоротей. Наступні типи стелі формувалися з гапlostелі. Ускладнення в будові стелі були зумовлені збільшенням розмірів тіла рослин, розгалуженням стебла, появою листків.

Еволюційний процес розвитку рослинних форм спрямований у бік паренхіматизації відповідного органа, а конкретно — осьового циліндра. Чим більша поверхня дотику провідних елементів до живих клітин, тим раціональніше використовується (експлуатується) провідна система. Математичні закони показують, що площа поверхні тіла збільшується пропорційно квадрату лінійного розміру, а об'єм — кубу лінійного виміру, при збереженні геометричної подібності. Отже, при збільшенні органа за типом гапlostелі виникне невідповідність поверхні його дотику із зовнішнім середовищем, за рахунок якого живе рослина, і внутрішнім вмістом органа, який використовує продукти живлення.

Таким чином, на шляхах природного добору ускладнювалася форма стелі, утворювалася *актиностель*. У ній ксилема сформувалася у вигляді зірки, між променями якої знаходилась флоема (у *Asteroxylon*). У процесі подальшого ускладнення стелі з'являється плектостель, яка нагадує будову губчастої ксилеми, перемежованої з флоемою. Такий тип стелі характерний для плаунів.

Другим шляхом еволюції стелі є її віталізація (від лат. vitalis — життєвий) («оживлення»), тобто всередині ксилеми формуються живі паренхімні клітини, ксилема не лише зовні, але й з середини оточується живою тканиною, що забезпечує більш повне функціонування її провідних елементів. У процесі віталізації сформувалися такі типи стелі: *сифоностель* (від гр. siphon — трубка), *диктіостель* (від гр. diktyon — сітка, stela — стовп), *еустель* (від гр. еи — добре, повністю), *атактостель* (від гр. atactos — безладний, stela — стовп).

Сифоностель характеризується тим, що в ній ксилема і флоема розташовані кільцями, центральна частина вповнена паренхімою. Виділяють дві різновидності сифоностелі — *амфіфлойну* (від гр. amphì — навкруги, з обох боків), коли флоема розташована над ксилемою з зовнішнього боку і з середини, та *ектофлойну* (від гр. ektos — зовні), у якої флоема оточує-ксилемою лише зовні. Сифоностель характерна для викопних і сучасних папоротеподібних.

Диктіостель утворилася з сифоностелі шляхом розриву труб-

У тропічних рослин таких, як пальми, деревовидні папороті, -саговники, агави, драцени, динне дерево та інші рослини, скелетні осі формуються в основному за рахунок верхівкової бруньки. Інколи бічні осі в цих рослинних формах закладаються і за рахунок кількох бічних бруньок. Однак для компенсації не розвинених бічних пагонів у цих рослин розвиваються великі листки на верхівці стовбура, формуючи своєрідну листкову кропу. Якщо в них розвиваються бічні пагони, то вони будуть не вегетативні, а генеративні, які несуть на собі квітки або цілі суцвіття. Тому після цвітіння вони швидко опадають.

Раніше зазначену групу рослин відносять до *негалузустих* і *слабкогалузустих*. Вони не можуть розростатися в просторі і не відновлюють свій ріст у разі пошкодження.

Серед трав'янистих рослин теж зустрічаються негалузисті і слабкогалузисті рослини. Сюди належать лілійні, злаки. Головні стебла їх закінчуються квіткою або суцвіттям. Одночасно вони галузяться не в верхній частині стебла, а при основі його. У загущених посівах соняшник не галузиться, стебло закінчується суцвіттям — кошиком. Якщо збільшити площу живлення (якщо рослини розташовані на площі понад 70X70 см), то стебло галузиться, утворює кілька бічних пагонів з малими кошиками. У кукурудзи стебло теж має бічні розгалуження — початки.

До групи негалузустих і слабкогалузустих належать також ефемерні рослини і цілий ряд однорічних бур'янів.

Що стосується дерев'янистої рослинності помірного і суворого клімату, то в таких умовах рослини мають великий резерв активних життєвих бруньок. Їх відносять до галузустих і дуже галузустих рослин. За несприятливих умов, при різкому перепаді температур і зміні пір року, частина бруньок і пагонів може гинути. Крім того, густа крона захищає рослини від негативних погодних факторів.

Залежно від того, в якій частині материнських осей найбільш розвинені бічні гілки, розрізняють такі форми галуження: *акротонне* (від гр. akros — верхівка), *мезотонне* (від гр. meso — середина), *базитонне* (від гр. basis — основа).

При акротонному галуженні активність розвитку бічних пагонів відбувається в такому порядку. Найбільшого розвитку досягають бічні пагони у верхній частині материнської рослини. Середні ж гілки коротші за верхні. Вони представлені вегетативними та генеративними пагонами. З нижніх пазушних бруньок пагони не розвиваються і бруньки тут сплячі. Таке галуження можна спостерігати в лісних масивах дібров, соснових та ялинових лісах тощо. До того ж, якщо, наприклад, дуб, береза та інші дерева зростають на відкритих місцях, то в них галуження буде мезотонним.

і і" їм UKDM) пагоні цих рослин подовжені пагони формують-
 • '-у і чіп частині крони.
 !• іМмім характерна тим, що активний ріст бічних відгалу-
 і :і •лупат гьсн в основі головного стебла. Воно характерне
 - і мі:, кущиків, напівкущів, напівкущиків. Однак більш свое-
 и. Ъі тонне галуження властиве пухко-кушовим злакам —
 Финн:, костриці, грястиці, а також культурним злаковим рос-
 • і і .киту, пшениці, ячменю та іншим злакам. У них бічні
 Ф'.пхтогъеи п підземній частині материнської рослини,
мми ,щю кушіння. Причому кожен дочірній пагін в свою
 і • піп і!>ся. Отже, за рахунок одного материнського пагона
 і і'.прижлтися багато пагонів (у жита, наприклад, може бути
 • и їм...v рослину, а в житняка — понад 600).
 і і пі ппчм і п, що різновидності галуження (акротонпе, ме-
 ні.' і ...і :п типе) залежать як від спадкових особливостей, так
 і ... і п \ \ мок.

ПОЛОЖЕННЯ ПАГОНІВ У ПРОСТОРІ

пі . >" і .-и рипі ;му пагони бувають ортотропними, плагіотроп-
 . . . і пі . . . і р і н і м и м и .
 !• .и/,,/,,/,, , ті.-шц -це пагони від'ємного геотропізму. Вони
 п і ... \ п, нпр\). Такий ріст мають материнські пагони ба-
 • < і ••• III v. і і рап'яиистих рослин. Якщо материнський пагін
 "• і . і і піки рпетуть в боки — горизонтально від централь-
 • " і ' і" їй- будуть *плагіотропні пагони*, на них не діє сила
 і і і н і ч
 п і"...піп, наприклад в сосни волосистої, спочатку па-
 ч, і .іrn ;:іі тильно, потім верхівки їх піднімаються вгору,
 н-....• п.іпр-імок росту. Такі форми пагонів називають
 і
 . ••.....ч крони. Крона формується за рахунок системи па-
 • міні, лише дерева. Форма крони залежить від кута,
 ' і між стовбуром і бічними гілками.
 і ропи бувають різними. У липи, граба, бука, яли-
 • >па, береза, робінія мають ажурну крону; у кле-
 I.рамідальна форма крони характерна для родини
 • иіариеа, туї, біоти та тополі пірамідальної.
 н-мі бічних гілок мають видовжені тонкі міжвуз-
 ."и гілки звисають донизу, утворюючи плакучі фор-
 ін-рба вавілонська та ін.).
 ;і к-яких дерев та кущів стеляться по поверхні грун-
 • і > іанкі форми. До них належать сосна гірська, слан-
 > Г'.п"ї.іж'ться також шпалерна форма рослин — по-

Плагіотропні сланкі пагони дерев'янистих рослин при достатній кількості вологості ґрунту можуть утворювати додаткові корені, якими й фіксується рослина в субстраті.

У плодовому і декоративному садівництві крону формують штучно, обрізуючи дерева, надаючи їм відповідного вигляду. Однак рослини в основному обрізають лише в молодому віці.

У трав'янистих рослин крони, як такої, не утворюється. Однак в них теж існує система пагонів. Крім ортотропних у багатьох видів рослин розвиваються і плагіотропні пагони. В свою чергу, плагіотропні пагони представлені двома групами — повзучими і сланкими.

Для повзучих пагонів характерним є те, що, стелячись по землі, вони фіксуються у ґрунті за рахунок утворення додаткових коренів. До цієї групи рослин належать конюшина повзуча, горлянка повзуча, перстач повзучий, вербозілля лучне та ін.

Рослини із сланкими пагонами додаткових коренів не утворюють і, стелячись по поверхні ґрунту, не вкорінюються. Типовим представником цієї групи є остудник.

Рослини, які мають сланкі та повзучі пагони, поширені в краях з холодними зимами, в сухих місцях зростання ростуть також під пологом лісу.

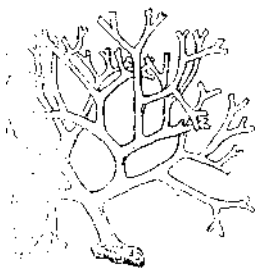
ТИПИ ГАЛУЖЕННЯ

Надземні і підземні органи більшої частини рослин, як відомо, мають властивість галузитися, що зумовлює збільшення їхніх розмірів. За формою галуження досить різноманітні. Однак їх можна івести до двох основних типів — дихотомічне і бічне (мал. 133).

При дихотомічному галуженні верхівкова (апикальна) клітина ділиться на дві паралельні з утворенням двох верхівкових клітин. В свою чергу, кожна з них забезпечує ріст своєї осі. Материнська вісь (вісь першого порядку) утворює вилчате розгалуження, яке складається з осей другого порядку. Кожна з цих осей таким самим діленням верхівкової клітини може утворювати бічні осі третього порядку тощо. Оскільки бічні осі закладаються в апикальній частині материнської осі, галуження називають *верхівковим*. Іноді завдяки верхівковому галуженню може бути утворено три (тритомія) або кілька осей (політомія).

Бічне галуження характерне тим, що на головній осі нижче верхівки виникають бічні гілки, кожна з яких, в свою чергу, може формувати бічні осі. Утворення і розвиток бічних гілок відбувається по-різному: від основи до верхівки *акроетально*, від верхівки до основи осі — *базипетально*.

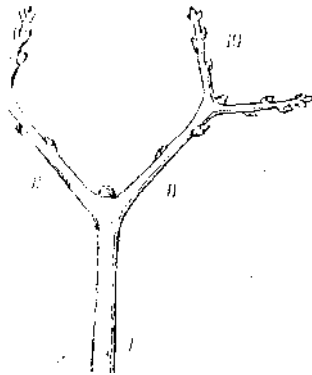
Для нижчих рослин характерне як дихотомічне галуження, наприклад у диктіоти, так і бічне — у сфацеларії. Виникли ці типи в ході еволюційного процесу незалежно один від одного.



Ш \ \ /5

W''

in



1)

Мал. 133. Способи галуження:
a — дихотомічне; *б* — моноподіальне; *в* — симподіальне; *г* — несправжня дихотомія. Дихотомічне галуження має плаун, моноподіальне — кипарис, симподіальне — груша та слива, несправжня дихотомія у г'узку (римськими цифрами позначено послідовність формування пагонів).

о: \n4iig галуження вегетативних органів властиве і для м. . . . Однак його вважають первинним і примітивним-кі і ішакоюю того, що вищі рослини походять від якихось (кілім іодоростей, для яких була характерна дихотомія. пі \отмічпе галуження мають деякі печінкові мохи, па- і илпні та ін.

іпнічму світі зустрічається і перехідний тип галуження •лі. . . . о до бічного, яке називають *анізотомічним*. В цьо- і , і і рівнозначні за походженням осі дихотомічного га- " .гайкаються неоднаково — одна з них зупиняє ріст ра- і и гн івся вбік, а друга продовжує деякий час рости. і"" іаііпя однієї з осей повторюється, завдяки чому утво- ліп вісь стебла, що складається з системи бічних ні нагонів різних порядків. Таке галуження притаманне "і п. як наслідок кількох послідовних галужень, утво- іг ісма осей, які знаходяться між собою в різній мірі

і .і іужешп, яке проявляється лише у вищих рослин,

розрізняють два типи системи осей: *моноподіальну* (від гр. *to-nos* — один, *podos* — нога) і *симподіальну* (від гр. *sym* — разом, *podos* — нога).

В моноподіальній-системі кожна вісь є монополізм, тобто наслідком діяльності однієї верхівкової меристемп. При моноподіальному галуженні головна вісь, не зупиняючи ріст в довжину нижче своєї точки росту, у звичайній висхідній послідовності утворює бічні гілки (осі), які розвинуті слабше головної і не переростають її. Моноподіальне галуження зустрічається у деяких водоростей, більшості грибів, листяних мохів, хвощів, багатьох голонасінних рослин (ялини, сосни, модрини) та ін. Моноподіальний тип галуження властивий і для деревних покритонасінних — дуба, бука, осики, вільхи тощо.

До складу симподіальної системи осей належать симподії (складові осі), які є наслідком переростання головної осі однією з бічних гілок.

При симподіальному галуженні верхівкова меристема головної осі зупиняє ріст або відмирає, при цьому ріст головної осі частіше продовжує бічний пагін, що знаходиться найближче до верхівки; згодом цей пагін також зупиняє ріст і починає рости найближчий до верхівки бічний пагін наступного порядку тощо. Отже, головна вісь рослини зовні може бути схожою на монополію, але складається вона із сполучених в одне ціле послідовно утворених осей різних порядків.

Симподіальне галуження вважають найбільш прогресивним. Воно сприяє розвитку і розгортанню бічних бруньок, більш компактному галуженню, утворенню більшої кількості листків, а також найбільш вигідному розташуванню їх щодо світла. Симподіальне галуження спостерігається в багатьох наших дерев — вільхи, тополі, ліщини та ін., а також у трав'янистих рослин (пасльонових, жовтецевих, багатьох розових, бобових, шорстколистих та інших).

У дерев, кушів і трав'янистих рослин, що мають супротивне листко- і брунькорозташування, іноді після відмирання верхівкової бруньки материнської осі розвивається не один пагін заміщення, а два супротивні, між якими залишається верхівкова редукована брунька або рубець відмерлої верхівки. Таке супротивне розташування пагонів створює враження дихотомічного галуження. Однак таке галуження є симподіальним, оскільки не спостерігається роздвоєння ініціальної клітини конуса наростання верхівкової бруньки, а її повне відмирання. Крім того, пагони заміщення утворюються справжніми бічними бруньками. Такий тип симподіального галуження називають *несправжньою дихотомією* (псевдодихотомією), або симподіальним галуженням за типом *дихазія* (від гр. *dishazo* — розділяю на двоє). Таке галуження

- і ь и :ШС для деяких дерев та кущів (каштана кінського, бузку, НІМІ, омели та ін.), трав'янистих рослин (деяких пасльонових,
- ІМІМІ частини гвоздичних, що мають суцвіття, які називають ди-

і г.ш).
 h пі іпмо, у переважної кількості дерев і кущів ріст головної с спмподіальному галуженні продовжується за рахунок са-
 Г. і мої бічної бруньки (однієї або двох). Тому до складу сим-
 і іп іп іп іп пагін відповідного порядку майже цілком, за винят-

- і ,>м, *ікросимподіальним*. Ця назва пояснює, що ріст осі про-
- • ім'я бруньками, що розміщені на його середній частині.

її І.І\копія і ріст пагона називають *мез'осимподіальним*. Во-

- . » сідіграє роль в утворенні скелетних осей деяких кущів

і і і і і і жимолості).

. м П-П а и,оx трав'янистих рослин характерне *базисимподіальне*
 і ч • ІМІГЛ. Воно характеризується тим, що до складу симподія
 і' -І..ПМІ осі) входить лише основа осі пагона кожного порядку
 і І мі, шипе купини).

\...ніїдіальпе і симподіальне галуження тісно пов'язані між

- , і • \ філогенезі рослин різних родів та видів спостерігається
- • г і і і моїюїодіального до симподіального галуження (а іно-
- п І.І.ІМІ) багаторазово і незалежно одне від одного. У деяких:

г.пдп, що мають і моно-, і симподіальне галуження. Слід

і м : ІІ • ІІІ м. що моноподіальне галуження в онтогенезі може

... і о дК) частково замінюватися симподіальним, особливо у
 м.ііпмііріі юсяганні цвітіння і плодоношення.

м-і г і, і \ женин, кількість гілок, напрямок і сила росту їх.

и і коро матування та інтенсивність облистнення визна-
 "ічііммііі вигляд (габітус), за яким можна визначити біль-

м ш. |юс:| | | | |

мі і і і і і і галужень характерні не лише для стебел і іа
 і і чп\ релнп, вони спостерігаються і в різних інших части-
 ти провідних пучках листків (жилках) і стебел.

МЕТАМОРФОЗИ ТА СПЕЦІАЛІЗАЦІЯ ПАГОНІВ

... і я метаморфозів та спеціалізація органів рослин по-
 меть довгим історичним розвитком їх і мають присто-
 ... характер до виживання в різних екологічних умовах.

м мрфозу розробив великий німецький класик — поет,

- Ії мюф, натураліст И. В. Гете. В основу своєї теорії він
- і м:мпн листків в тій самій рослині — від сім'ядоль і
- її і пки. Будуючи свою теорію, Гете брав до уваги мета-
- оіітгоіезі. Пізніше науково було підтверджено, що
- "ріаіп'іs пов'язана з еволюційним процесом. Доведено

також, що пелюстки і тичинки не листкового походження і тому їх не можна вважати за метаморфози листків.

Що стосується метаморфозу пагонів та їхньої спеціалізації, то тут видозміни можуть охоплювати весь пагін або окремо одну з його частин — стебло чи листки. У попередніх розділах було показано метаморфози та спеціалізацію листків, оскільки розглядалось питання будови і функції цього органа. З'ясовуючи анатомічну будову стебла, доцільно розглянути і анатомію його метаморфозів.

ФОРМУВАННЯ БУЛЬБ

За походженням можна виділити два типи бульб — підземні (у картоплі, топінамбура) і надземні (у капусти кольрабі, епіфітних орхідей). Потовщення підсім'ядольного коліна (гіпокотіле), як у ріпи, редиски та інших коренеплідних рослин з родини хрестоцвітних, теж вважають бульбою. Бульби за своєю будовою подібні до кореневищ, одночасно мають істотні відміни. Довговічність бульб становить один — два роки, а кореневища багаторічні. У бульб проявляється сильніша паренхіматизація тканин і нагадує сукулентні форми. Арматурна система розвинена слабо, з незначним здерев'янінням клітинних стінок тощо.

Особливості будови бульби картоплі полягають в тому, що в ній метаморфози зазнала осьова частина пагона внаслідок значної паренхіматизації первинної і вторинної кори та серцевини, де відкладаються запасні продукти — крохмаль, тоді як листки редувалися і втратили свої функції. Формується бульба під час активного фотосинтезу, коли у рослини добре розвинена листкова поверхня. За таких умов синтезується велика маса асимілятів — крохмалю, який надходить до столонів, що й призводить до роздування верхівкової частини їх. Так, верхівки столонів перетворюються на бульби. На бульбі розташовані вічка. Вічко має брівку — редукований листок, у пазусі якого закладаються по 3 інколи більше (4—5) бруньок. Найбільш життєвою є середня брунька, вона проростає першою. Цю особливість слід враховувати під час збереження бульб для садіння. Якщо бульби зберігаються в умовах підвищеної температури (понад 5 °С), то вони передчасно проростуть у сховищах і до часу садіння утворять видовжені етіоловані паростки, які непридатні до формування врожаю, тому їх видаляють, втрачаючи найкращі пагони. Щоб запобігти передчасному проростанню, бульби зберігають при температурі 2—3 °С. Перед садінням бульби прогрівають на свіжому і теплому повітрі з таким розрахунком, щоб утворилися на них товсті зелені паїростки (6—7 мм) з виразними кореневими горбочками. Бульби бататі па крохмаль і тому вони є цінним продуктом для людини і тварин.

ї формою бульби бувають округлі, видовжені, овальні. За-
їрі' нчіпя бульб біле, рожеве, світло-червоне, червоне, темно-чер-
>і • 'смпю-сипе та ін. Забарвлення вічок здебільшого однакове із
п. пиленням шкірки, але є сорти, в яких вічка забарвлені ін-
• і пінге.

КОРЕНЕВИЩЕ

Ксрепевищем називають багаторічний підземний пагін, який
і.пі'.астся в ґрунті.

і>ч\г два способи формування кореневищ. У медунки, копит-
і фіалки дивовижної кореневища формуються з надземних
і їм Порядок їхнього розвитку такий: спочатку пагони розвін
..... і па поверхні ґрунту і мають зелені лускоподібні листки,
•!•• : онтогенезі проходять фотофільну фазу, потім воші опа-
"" і. а нагони за рахунок додаткових коренів, які розвиваються

I.\ надземної частини, втягуються в ґрунт. Отже, спочатку
• і : . миші пагін перетворюється на підземний, тобто на корене-
• •і- I ,-ікпм чином, в індивідуальному розвитку такого пагона спо-
• і . ли Пця справжнє перетворення органа (орган метаморфозу-
• ' • і ік за формою, так і за функціями.

і ішим способом формуються кореневища в купини. Тут пагін,
ці розвиватиметься кореневище, не проходить фотофільної
I. . . . кореневище утворюється за рахунок проростаючого під-
•....." пагона. Одночасно на пагоні закладається верхівкова
ли і.а. яка росте вгору, виходить на поверхню ґрунту і розви-
• . її надземну частину його.

і . само, як купина, формуються кореневища у пирію повзу-
і."toii:iiюп> ока. конвалії (мал. 134) та в деяких інших рос-

!! • • іс, ш< кореневище є видозміненим пагоном, свідчать такі
с с Па кореневищі немає кореневого чохла і кореневих во-
.....ов'язково є зачаткові листки у вигляді лусочок бурого
•с ши кольорів, інколи вони безбарвні. Лусочки рано опада-
і ист і\ залишаються невеличкі рубці. У пазухах цих лу-
" і іаються бруньки, з яких розвиваються підземні і над-
С-ПІІ. Додаткові корені на кореневищі утворюються з вуз-

і . . і життєвість кореневищ сприяє швидкому вететативно-
| сепію. Наприклад, у пирію з кожного відрізка його в
ворюється нова рослина,

ііірспеище за рахунок верхівкової бруньки, яка має
.....у форму для кращого просування в твердому суб-
ікп\ рослин, г.к маренка, грушанка, **кореневище під вер-**



Мал. 134. Матеморфози пагонів:
a — кореневище пирію; *б* — кореневище купини.

хівковою брунькою згинається і цим згином, який вже має сформовані міцні тканини, прокладає собі шлях у ґрунті.

Кореневища в субстраті розташовані вертикально, похило або горизонтально — повзуче (у пирію, осоки).

За формою кореневища досить різноманітні. В одних рослин вони нагадують форму підземних батогів (у пирію), в інших — м'ясисті, потовщені і досить укорочені, як у ревеню, купини, півників.

Незважаючи на те, що хоч кореневища і є багаторічним пагоном, але підземна його частина щорічно відмирає.

ЦИБУЛИНА

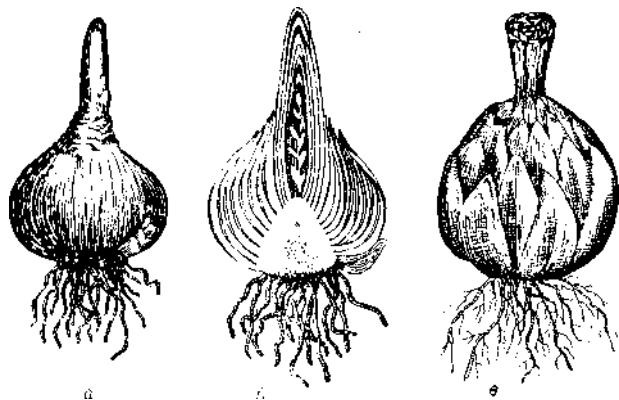
Цибулина — це видозмінений, укорочений пагін. Цибулини! • • і Ч ^ . пься У представників родини лілійних, амарилісових, пів-иі.-ш'х та інших рослин.

Цибулина складається із вкороченого і розширеного стебла > - іі • • . У верхній частині його зароджується брунька, з якої у- • я зелені листки. У нижній частині цибулини формується • . а п'ятка, звідки відходять додаткові корені у вигляді мич- і п , ич , феневої системи.

Цибулині і тієї бувають справжні та несправжні. Справжня цибули- "і і і' вкорочене стебло — денце, на якому містяться вегетативні і і' іі' і іі' бруньки. Бруньки на ній розташовані біля основи • • и Ноші бувають відкритими і закритими. Відкриті луски ма- ц , ц' юїщені основи листків, а закриті представлені видозміне- п литками; вони вкривають бруньки і живлять їх. Справжня і має багато закритих лусок. Справжню цибулину утво- " • буля ріпчаста і часник (мал. 135). Несправжня цибулина ти іонізується тим, що в неї більше відкритих лусок, ніж у "і • і' • иі.ої. Вона має потовщену основу несправжнього стебла, и і і' -" рмується за рахунок нижньої частини листків. Несправжню ;\ мають цибуля-порей, батун, слизун та ін.

Цибулині з лишку з пазушних бруньок розвиваються дочірні цибули- ! називають «зубками», або «дітками», утворюючи складну

цибулини. III ряд рослин формують надземні цибулини в суцвіттях і яку) або в пазухах надземних листків (у зубниці).



Мал. іі-.. Характер покричу цибулини:

а - городньої цибулі; б - її поперечний Ф, • • - ... LK', подібна цибулина лілії.

У деяких рослин від денця відростають кореневища з наступним утворенням на них нових цибулин. До таких рослин належать деякі сорти тюльпанів, дикорослі види цибулі.

Цибулину, що має розширену серцевинну частину, як у шафранів, гладіолусів, і нагадує форму бульби, називають *бульбоцибулиною*. Кожна бульбоцибулина прикрита сухими лускоподібними листками, які не є метаморфозами, а запасну функцію несе осьова частина бульбоцибулини. Така форма вегетативного органа більше підходить до бульби, ніж до цибулини, з тією різницею, що у бульби редуковані листки, а бульбоцибулину вкривають відмерлі піхви колишніх живих фотосинтезуючих листків.

Своєрідні пристосування до вегетативного розмноження має тонконіг живородний. У нього в основі нижніх міжвузлів і в суцвіттях розвиваються маленькі вивідкові цибулини, за допомогою яких він розмножується.

За характером покриву цибулин лусками виділяють плівчасті і лускоподібні цибулі. У плівчастої цибулі (ріпчастої) луски цілісні, а в лускоподібної цибулини вкриваються невеличкими лусочками, розташованими таблитчасто — у лілій.

Усі види цибулі — одно- та багаторічні рослини, розмножуються як вегетативно (цибулинами і зубками), так і насінням. Однак деякі види цибулі насіння не утворюють (часник).

Цибулинні рослини досить поширені на планеті. У світовій флорі налічують понад 400 видів цибулі, на Україні — 43 види. Поширені вони в степових ландшафтах, високогір'ях, напівпустелях і пустелях. На території України, крім овочевих цибуль, трапляються проліски, зірочки, цибуля гранчаста, менше поширені цибуля ведмежа, рябчики, підсніжники; у кімнатах вирощують кризун та ін. З декоративною метою вирощують тюльпани, лілії, цибулю запашну, цибулю велетенську тощо.

КЛАДОДІЇ

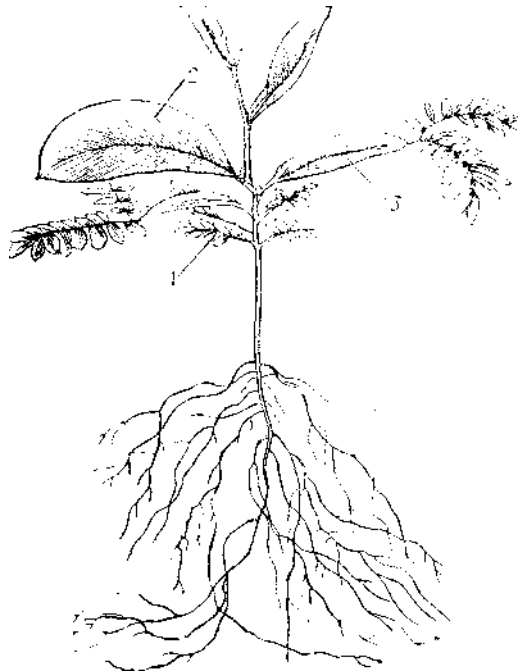
Кладодії (від гр. *klados* — гілка) — метаморфози стебла. Справжні листки на кладодіях редукуються і набувають форми лусок, волосків або колючок (мал. 136). Вони характерні для опунцій. У них форми кладодіїв (плескатої форми) набувають як бічні розгалуження, так і основне стебло. Вся система розгалуження стебла виконує функцію листків, включаючи і осьовий орган. Опунція в наших умовах є кімнатною рослиною, входить до видового складу шкільного куточка живої природи. У природних умовах види опунції ростуть в Австралії і на узбережжі Середземного моря.

ФІЛОКЛАДІТ

к-кладії (від гр. и листок, кла- і і.'ка) — видозмі- • М'ШЛО з редукованії- • м...ми у вигляді лу- • ; пазах редукова- ним кін виростають лігмії кладодії. 'НІМОК) і функцією її іюни до листків, і-, називають *філо- і чи* Філокладії по- ісікінпою функцією і.....те й функцію *мі її- !>'. На філокла- <|>"рму'ються квітки. и раз підтверджує, І • •кладії є метамор- і: і сісбла.*

III • >і • • пмпредставни- -< пні з філокладія- рві-кус колючий, спрощують ЯК КІМ- р'іслішу, а в при- \ монах він зуст- і' л и Криму.

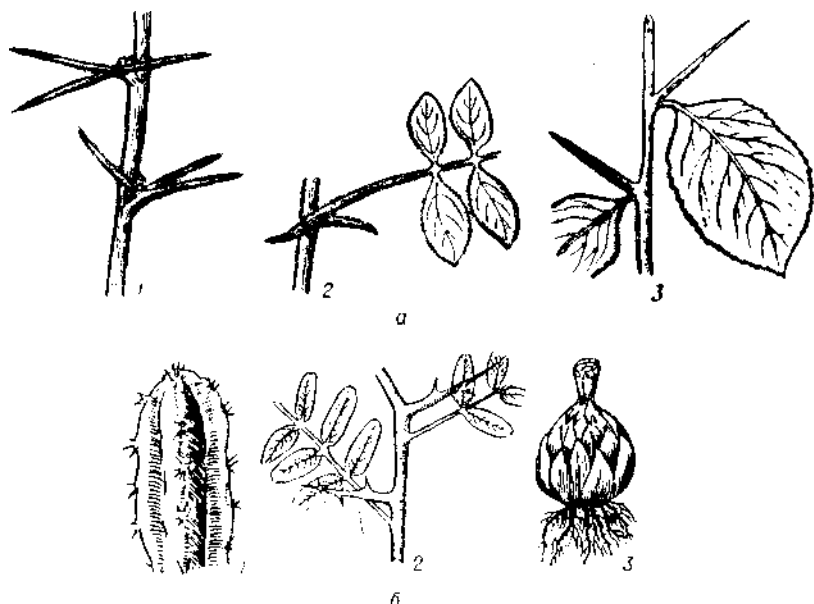
• ТілсікладіГишх рос- ' м .-ким, і холодок (спаржа). Рoste вiн на луках. Листки у ірпнії, лускоподібні (редуковані), гілочки — кладодії, ма- сі іл і зелених, голчастих, укорочених гілочок, які формують . ах листочків — лусочок.



Мал. 136. Метаморфізовані листки у проростка акації (філодії): 1 — перисті листки; 2 — філодії; 3 — у перисті- листків черешок сплюснений.

КОЛЮЧКИ

• аси виступають як метаморфози листків у барбарису, при- \ робінії, у вигляді емергенців — у шипшини. Окремою а-і-і морфозів у вигляді колючок є пагони. Широкого по- і' • III набули у дводольних дерев'янистих рослин — лимо- с і щ), глodu; гледичії, диких видів яблунь, груш та інших її ГМ). Колючки закладаються в пазухах листків (лист- и 'ото не редукуються). Головна функція цих метамор- л;апа зі зменшенням поверхні випаровування води, що ІМ.ІСЖПІСТЬ даних форм до склерофітної рослинності. Як-



Мал. 137. Метаморфізовані органи:

a — аналогічні органи — колючки: 1 — листкового походження у барбарису; 2 — з прилистків у білої акації; 3 — стеблового походження у глоду; *б* — гомологічні органи пагіневого походження: / — пагін кактуса; 2 — колючка гледичії; *в* — цибулина лілії.

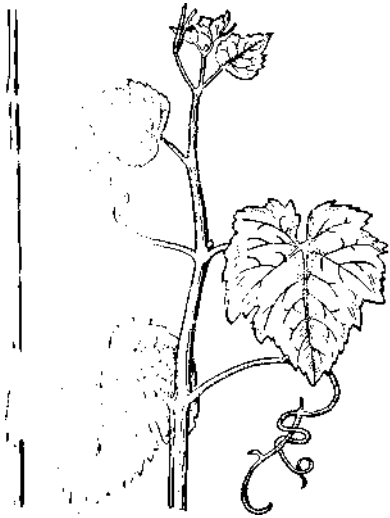
що такі рослини перенести в умови достатнього зволоження, то колючки можуть не розвиватися. Поряд з цим колючки виконують також і захисну функцію, застерігаючи рослини від поїдання тваринами.

ВУСИКИ

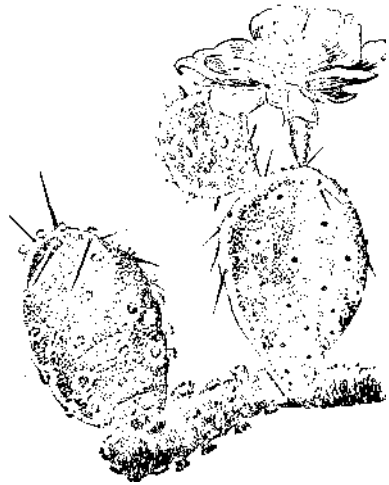
Вусики можуть бути як метаморфози листків (у гарбузових, деяких бобових), так і пагонів (у виноградної лози) (мал. 138). Основна їх функція зводиться до закріплення нестійкого стебла для більш раціонального використання сонячного світла. Вусиками пагін чіпляється за опори і таким чином завойовує собі простір для життя. Виходять вусики з пазух листків. Інколи порушуються ці принципи, вони змішуються з пазух і тому важко визначити походження їх.

УКОРОЧЕНІ ПАГОНИ

Укорочені пагони! розвиваються у тополі, яблуні, модрині. їхня спеціалізація зводиться до більш рівномірного і густого обліснення крони. У плодових дерев вони несуть квітки і плоди (у



Глики винограду (метаморфоз пагонів).



Мал. 139. Опунція

- • и тчучи'), такі пагони називають *плодушками* і *плодухами*.
- • • ні імік'ять і розеточні форми рослин, до яких належать подо-
- • • п. кульбаба, примули, буряки тощо.

СУКУЛЕНТНІ ФОРМИ

і п піні форми метаморфозів представлені листковими і і: ні сукулентами, інколи сукулентними бруньками. Харак- • "і,лишено їх є розвиток паренхімних тканин, в яких на іі'и запас води і поживних речовин. До листкових суку- . и лінь багато представників товстолистих. У флорі Ук- ііпі)сііі очітки, молодило, представники багатьох видів і і мн мх та ін. Як кімнатні рослини вирощують алое, ага- іі піц пціі тощо.

... м метаморфозів бруньок із сукулентних форм може . . . ,ді\сііі. *Качан* — це гігантська брунька, в якій потов- • • і" : розташованими на верхній його частині листками, і.ілягають один на одного. Качан буває зовнішній — іпііііки до нижнього листка і внутрішній — розташо- : і і-нчіі зони качана.

ім і-ачаи формується в перший рік життя, а на наступ- і ні і коиосні стебла і відмирає. Таким чином, городня -іі і.-шуста—дворічна культура. Більшість листків,

втрапивши хлоренхіму, виконують функцію запасуючої тканини, де накопичується багато води і запасних продуктів у вигляді цукрів. З такою ж функцією пов'язана і центральна частина бруньки — м'ясисте стебло. У зв'язку з таким розвитком качан капусти нагадує видозмінену розеточну форму рослин.

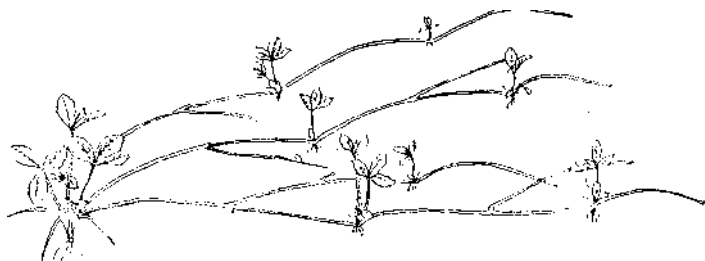
У багатьох видів рослин сукулентною частиною пагона є стебло, а листки видозмінюються на колючки. Такі рослини називаються *стебловими сукулентами*. До них належать африканські молочаї, американські кактуси (мал. 139). Соковите стебло у них ч великим запасом води сприяє виживанню рослин в екстремальних умовах. Це райони пустель і напівпустель, з жарким кліматом і малою кількістю опадів. Стебла цих рослин масивні, зелені і виконують не лише функцію запасної тканини, а й фотосинтезу. У період посухи рослини живуть за рахунок своїх резервів води і поживних елементів (цукрів, різних кислот і т. п.). Вони витримують довготривалі посухи.

До спеціалізованих пагонів належать батоги, вуса (столони).

Батогами називають повзучі надземні стебла з короткими міжвузлями, які є органами вегетативного розмноження. Поширюючись по поверхні землі, вони вкорінюються за рахунок додаткових коренів, що виходять з вузлів. У вузлах закладаються також бруньки майбутніх нових пагонів. Після вкорінення пагона черг. деякий час міжвузля відмирає, і нові рослини стають незалежними від материнської. Характерною особливістю цих пагонів є те, що вони несуть па собі нормальні листки і цим самим виконують трофічну функцію — фотосинтезують.

Пагони-батоги формуються у конюшини повзучої, жовтецю і К'бзучого та деяких видів перстачів тощо.

Вуса — довгі і тонкі пагони з редукованими листками, цим вони і відрізняються від батогів (мал. 140). Вуса — народна назва, наукова — *наземні еталони*. Наземні столони можуть бути вкриті листям (несуть звичайні листки) у костяниці і зеленчука і з редукованими листками — у суніць. Крім наземних стolonів виділяються ще й підземні — у картоплі. Різниця між наземними і під-



Мал. 140. Видозмінені пагони в суніці (вусики).

ні ні полонами та, що перші у вузлах утворюють додаткові
 .ц ; ("руньки, вони вкорінюються, другі не вкорінюються, а за-
 і с м'я бульбою, яка і є вегетативним органом для розмно-
 .4 ' Після утворення бульби столон, за рахунок якого вона
 м мск, відмирає.

- ' ' /'-слг (від лат. caudex — стовбур, пеньок) — підземний, рід-
 мійіі, багаторічний орган за природою — пагін, форму-
 і ніж ній частині його за рахунок камбію і поступово пере-
 отовщеного багаторічного кореня. У каудекса одночас-
 I."I.II.III.IV.V частиною кореня розвивається запасна тканина, в
 ' и. і пдаються запасні поживні речовини. Тканини відмирають
 " птп до периферії органа, внаслідок чого утворюється по-
 ты, що може спричинити до розчленування у верхній час-
 п. іа окремі ділянки — *партикули* (від лат. particula — чет-
 і .I\ мекен формуються у люпину багаторічного, конюшини гір-
 ііс. інших рослин.
 ь і і .I(п))фо:ш органів та спеціалізація їх показує високу плас-
 • I. и. рослинних організмів до умов зростання, які їх оточують.

Запитання для самоконтролю

- мчи механічні тканини розташовані у центральній частині органа, а в
 I' ш. є її па периферії. З чим це пов'язано?
- іі. і. нш., чому у корені провідна система закладається радіально?
 пи рослин ніколи не формується первинна коренева система, а розвн-
 іі.' -./ мине иторишіа, додаткова?
- і. • in I\ нищих рослин розвиваються корені і пагони?
 ...і п..ііГііі і чим відрізняються корені і ризоїди? У яких рослин вони рол-
 "I-A"
 . II.M і стебло розглядають як єдиний вегетативний орган. Чим це пояс-
- .. . і рс і пінних рослин безстебельні?
 ііп і іінчііісігіо листки бувають моносиметричні, рідко — асиметричні. А чи
 и іінсіісімегрічні?
- і . с іі'і. іься перший нагін у насінних рослин?
 . і. нш, чому у дерев, наприклад у дуба, лнпи, берези та ін., багаторіч-
 не.і ре и ріскана, з великими щілинами. Як її називають і чому вона не
 і • ..синий зв'язок між аспектами стебла і кореня в тій самій рослині?

РУХ ВОДИ І МІНЕРАЛЬНИХ РЕЧОВИН ПО СТЕБЛУ

- . омічна структура стебла побудована так, щоб забезпечити
 і сі мінеральних солей з кореня до листків, а в зворотному
 органічних сполук (продуктів фотосинтезу) від місць
 іі іі їх до всіх органів рослини.
- '• I і, іси, руху води по стеблу порівняно невелика, вона дорів-
 ", ні .ло 20–30 см за годину. Рух води по деревині можна

спостерігати на такому досліді: потрібно взяти дві гілочки з листками, в одній із них зняти кору сантиметрів на п'ять від нижнього зрізу, а в другій розгорнути кору і видалити кусочок деревини на таку ж висоту. Обидві гілочки кінцями занурити в воду так, щоб у першій гілочки у воді була оголена лише деревина, а в другій — лише кора. Через годину можна побачити, що гілочка з видаленою деревиною швидко почне засихати, а та, де деревина не видалена, залишиться живою. Таким чином видно, що відсутність кори не перешкоджає пересуванню води по стеблу, а видалення деревини призводить до повного порушення висхідної течії.

Причини руху води по стеблу довгий час не було з'ясовано. Існували твердження про те, що такі рухи залежать від капілярної будови провідної системи або від пульсації клітин кори i деревини. По суті, однією з рушійних сил для підняття води по стеблу (до появи листків) є кореневий тиск. З появою листової поверхні з'являється друга всисна сила, яка зумовлюється процесами транспірації. Транспірація відіграє важливу роль у русі води по рослині, бо при випаровуванні води концентрація клітинного соку наростає, що зумовлює збільшення всисної сили, і вода швидко надходить із субстрату в рослину. Активізація вбирання води клітинами залежить також і від фотосинтезу. Цукри, утворені в ході цього процесу, підвищують концентрацію клітинного соку, що сприяє наростанню осмотичної сили. Осмотичний тиск у клітинах листків дуже високий, у дерев'янистій рослинності він може досягати до 15 атмосфер.

РУХ ПО СТЕБЛУ ОРГАНІЧНИХ РЕЧОВИН

Пластичні речовини з листків по рослині рухаються ситовидними трубками. Підтвердити це положення можна таким дослідом: слід взяти свіжі гілки верби і поставити їх у посуд з водою для пророщування. При цьому в одній групі гілок у нижній частині їх зробити кільцеві вирізи кори, видаливши всі елементи флоєми. Інші гілки залишити з непошкодженою корою. Проростання гілок триватиме 2—3 тижні. За цей час на всіх гілках утворяться додаткові корені, але з'являються вони в різних місцях. На перших гілках (з видаленою внизу корою) вони пробиватимуться на верхньому краї вирізки, звідки розпочинається кора. У другій групі гілок появу коренів слід чекати на нижньому кінці гілок. Звідси можна зробити висновок, що утворенню додаткових коренів сприяють органічні сполуки, які надходять від флоєми.

Вивчення напрямків руху речовини по стеблу має надзвичайно важливе значення у практиці сільськогосподарського виробництва і особливо в плодівництві, овочівництві та декооативному садівництві. Ці знання потрібні для проведення щеплень, а також впро-

- ' і ' пня інших заходів, пов'язаних з доглядом за овочевими рами та плодовими насадженнями. Наприклад, щоб запо- . ігїїбслі пошкодженої гризунами корової частини стебла
- " п\ дерев, слід під час сокоруху (навесні) з'єднати неушко- ітрхию і нижню частини кори з допомогою заготовлених і і', ' і I; **НИХ** самих порід (такий спосіб ремонту називають містком).
- іііінуиши анатомічну будову стебла, можна зробити вис- іч і деревина, і корова частина його рівнозначні. Тільки за г. ритмічної взаємодії здійснюється регулярне переміщен- іі солей вгору по рослині, а органічних сполук вниз. Цим ііої-тьс'я нормальна життєдіяльність вищих рослин.

Розділ IV

ВІДТВОРЕННЯ І РОЗМНОЖЕННЯ РОСЛИН

Рослини здатні відтворювати собі подібних, що й забезпечує існування виду і в просторі, і в часі. В разі втрати цієї здатності вид приречений на вимирання.

Утворення нового потомства не завжди забезпечує розмноження. Останнє не відбувається, якщо кількість дочірніх особин дорівнює кількості батьківських, або призводить до зменшення їх. Прикладом може бути рослина дуналієла солоноводна. У неї статевий процес на відповідному етапі її життя відбувається злиттям двох організмів, що виступають в ролі гамет. Коли з двох організмів утворюється одна особина, то зрозуміло, що тут наявне відтворення, але не розмноження. В той же час розмноження — це утворення потомства, що спричинює збільшення особин певного виду, яке не тільки підтримує існування виду, а й забезпечує його розселення.

Рослини розмножуються нестатевим і статевим способом. При нестатевому розмноженні новий організм розвивається з однієї або кількох (іноді багатьох) клітин материнського організму. Воно дуже часто зустрічається в рослинному світі, що істотно відрізняє його від тваринного, в якому нестатеву можуть розмножуватись лише деякі нижчі форми.

Нестатеве розмноження, в свою чергу, поділяють на вегетативне і власне нестатеве. Під вегетативним розмноженням розуміють розвиток нових рослин з різних 'звичайних вегетативних органів або їхніх видозмін — стебел, коренів, листків, бульб, кореневищ, цибулин; в нижчих — частками таломів, виводковими бруньками тощо.

Нова рослина може деякий час бути зв'язаною з материнською і відокремлюється від неї пізніше, або ж спершу органи вегетативного розмноження відділяються від материнської рослини, і лише після з них розвиваються нові особини.

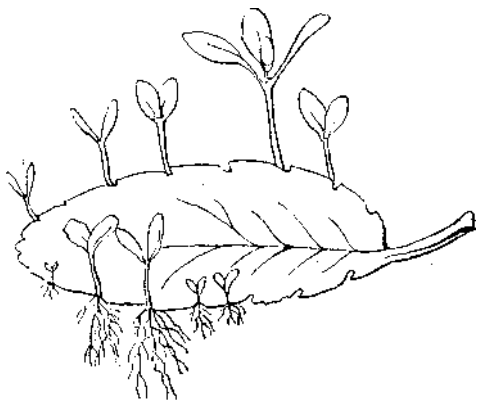
Крім природного розмноження, що відбувається безпосередньо в природі, людина в своїй діяльності розробила і застосовує в господарській діяльності штучне вегетативне розмноження, хі-

- < їю відділяючи від рослини ті частини, які здатні до подаль-
- і" розвитку і вирощення з них нових рослин, подібних до мате-
'ких.
- 'V¹¹ класне нестатевому розмноженні на материнській рослн-
• іі'ф/оються спеціальні клітини, або значно рідше — невеликі
•• клітин, які називають *спорами*. Дозрілі спори відокремлю-
ся материнської рослини, у більшості рослин розносяться
;•••*, подою, тваринами. У нижчих водних рослин (водоростей)
і "роєні джгутіками, активно рухаються. Це й будуть зооспо-
і ; I "манивши у сприятливі умови, кожна з них розвивається в
. . . . - піну.
- чгі-пс розмноження* полягає в тому, що воно здійснюється
і злиття двох статевих клітин — гамет. При цьому відбу-
• і об'єднання не лише цитоплазми, а і ядер. Гамети різної
-іч/куть утворюватися як одним (одномомні), так і різними
і¹ пі .чами (двомомні). Внаслідок злиття утворюється одна клі-
"••• ;нгота (від гр. *zigotos*—з'єднані разом), з якої розвива-
ні лінії організм.

ВЕГЕТАТИВНЕ РОЗМНОЖЕННЯ

ПРИРОДНЕ ВЕГЕТАТИВНЕ РОЗМНОЖЕННЯ

- і іііііііііе вегетативне розмноження властиве всім групам ро-
II, ііпростишою формою є поділ клітини на дві. Так розмно-
• -і о шоклітинні і деякі колоніальні форми нижчих рослин,
іі. II ц, бактерії, ціанобактерії та ін.
- ілі а гоклігінних форм природне вегетативне розмножен-
"г.;к п.ся шляхом поділу слані на окремі частини. Тіло роз-
і ім'я па частини або під дією деяких факторів навколиш-
• рі инїінца (швидка течія води, за участю тварин і т. ін.),
• шмогою мертвих клітин, які з'являються серед живої
- і приклад у рослини носток.
- ін, м. і рпбів* пристосувалися до вегетативного розмножен-
ні іліп має місце у муко́ра, домового гриба, багатьох ша-
Ф"р\;. Лишайники розмножуються в основному окреми-
і і ні слані. Це відбувається тоді, коли не вистачає воло-
'Іпшоє крихкість слані, вона розламується на шматоч-
- носиться на нові місця проживання.
- ч"::II:ОВИХ і гіменоміцетів властиве вегетативне розмно-
' і ім, які утворюються на кінцях гіф гриба у вигляді
і і члеників міцелію. Потрапивши на вологий ґрунт,
ним,, утворюючи міцелій. У муко́рових і сажкових
*ц • II]" і к- вегетативне розмноження за допомогою *хламідо-*



Мал. 141. Природне вегетативне рсц множення з участю листків у бріофі лома.

Крім розламування слані на частини лишайники вегетативно розмножуються ще й ізидіями та соредіямн. Вони утворюються на слані рослини, які нагадують своєрідні вирости — ізидії, або у вигляді відповідних накопичень — соредій. Для ізидій характерне поверхнєве розташування на слані, а для соредій — глибинне (в гопідіальному шарі лишайників).

Тіло ізидій і соредій складається з водоростей і гриба, як і дорослої рослини. Після утворення ізидій вони швидко відламуються і проростають, а соредії виходять крізь розрив у верхній «корі» слані, висипаються і розносяться вітром.

Вегетативне розмноження у вищих рослин представлене великою різноманітністю. Вищі рослини у природних умовах самостійно, без втручання людини, не можуть вегетативно розмножуватись окремою, ізольованою, клітиною, як це відбувається у нижчих рослинних організмів. Причиною такого стану є те, що всередині організму відбувається розподіл фізіологічних функцій між тканинами та їхніми органами. Тому потрібна злагодженість у роботі великої кількості різноманітних тканин для забезпечення нормального росту і розвитку організму. Вегетативно рослини розмножуються відводками, виводковими бруньками, кореневими паростками, кореневищами, бульбами, цибулинами і т. ін. Наприклад, маршанція розмножується частинами слані, які стеляться по поверхні землі. Прикріплюючись до субстрату своїми ризоїдами, кожна лопать починає самостійне життя.

Розмноження рослин за участю *виводкооих бруньок* характер-

спор. Формуються вони шляхом стягування окремих ділянок неклітинного міцелію або поділу на частини багатоклітинних гіф.

Серед водоростей, наприклад у хари, зустрічається особливий тип розмноження — *бульбочками*. За формою це кулясті, багатоклітинні утворення. Бульбочки розвиваються на ризоїдах або у вузлах, де закладаються бічні гілочки хари. Відірвавшись від материнської рослини, вони виростають в нову рослину — хару. Як материнська рослина, так і бульбочки розвиваються на дні водойм.

- і їй мохів, папоротей та інших рослин, які ростуть у вологих
 >і\). Типовим прикладом можуть бути мохн-печіночки. У де-
 представників цього систематичного класу виводкові бруньки
 I п'ються в спеціальних келихоподібних утвореннях — кошиках,
 позиваються на верхньому боці слані. Після формування
 кін виводкові бруньки випадають, потрапивши па вологий
 1 проростають і утворюють нові рослини.
- 1 і м рідне пристосування до вегетативного розмноження має
 і ; нидів тонконога — *Poa bulbosa*. У нього в основі нижніх
 . -, длів і в суцвіттях розвиваються маленькі виводкові бруньки,
 • ч'шогого яких він розмножується. Такі самі бруньки, але у
 •••••••• ;•••! цибулинок, утворюються і в піхвах надземних листків
- 1 її Завдяки перетворенню цибулинок в бруньки, як це існує у
 . видів цибулі, формуються дво-, три- і чотирирусні рослий.
 ІШНОДКОВІ бруньки є і в очитків, арктичних костриць, ситників,
 ...!ч гома тощо (мал. 14I).
- !Л'ТГО рослин розмножується *кореневими паростками*. Корене-
 і;<ц-іки розвиваються з бруньок, які закладаються в перицик-
 і.'-им способом часто розмножуються вишні, троянди, робінія
 ип;і, тополя, малина, хрін, осот польовий, щавель.
- Ін'ялин батату, пшінки весняної, жоржини, спіреї органами
 і мінного розмноження є м'ясисті *кореневі бульби*, які закла-
 1 '-я па кореневих розгалуженнях.
- і сїл'тливо рослини можуть розмножуватись також за допо-
 > *ші.онів*. Залежно від умов розвитку вони можуть бути над-
 Падземні пагони ділять на дві групи: повзучі та вуса.
- \ чпх нагонів нормально розвинуте листя (конюшина біла,
 ••ті повзучий, перстач). Вуса мають довгі і тонкі пагони.з реду-
 міми листками. Стелючись по землі, вони у вузлах утворюють
 • міопії. Вуса розвиваються за рахунок укороченого падземно-
 " іа. Кожна рослина може утворювати багато таких пагонів,
 і.. КІЛД, у суниці їх близько 200. Таким способом розмножу-
 н-які види нечуйвітру, косяниця та ін.
- і'-.*ичищами* розмножуються трав'янисті багаторічні росли-
 1 мис кореневищами розмножуються куші. На кореневищах, у
 складаються бруньки, які утворюють підземні па-
 ••і рахунок цих бруньок відбувається галушення і розмно-
- % також є органами вегетативного розмноження. Бульби
іся в ґрунті. До бульбоподібних рослин належать кар-
 " •іііп.'імбур. Бульби утворюються також у бульбокомишу
 і "і о, чистею болотного та інших рослин.
- І і гі імпрання надземної частини бульби залишаються в
 і и;,' гупного року дають нові рослини. Що стосується
 • 'іі і" її бульби викопують і кладуть на зберігання. У та-

ких рослин, як ягиця, очерет, бульби розвиваються на кінцях кореневищ і з'єднані з ними тонкими перемичками.

У деяких рослин органами вегетативного розмноження є *цибулини*. Цибулинами розмножується цибуля, тюльпани, лілії, нарциси, їх називають *цибулинними рослинами*.

ШТУЧНЕ ВЕГЕТАТИВНЕ РОЗМНОЖЕННЯ

В практиці сільськогосподарського виробництва і декоративного садівництва широко застосовують штучне вегетативне розмноження. Завдяки цьому способу можна зберегти властивості сорту. Це має важливе значення в селекційній роботі для швидкого розмноження високопродуктивних форм рослин. В деяких випадках між природним і штучним вегетативним розмноженням рослин немає різкої межі, сюди належить розмноження бульбами, кореневищами, вусами тощо.

Доведено, що велика кількість рослин розмножується *живлюванням*, тобто частинами рослини — кореня, стебла, листка. Ці частини вегетативних органів після вкорінення в ґрунті відтворюють повністю ту рослину, від якої вони взяті. Однак при розмноженні живцями слід враховувати явище полярності.

За характером формування живці бувають зимові й літні. Наприклад, вегетативне розмноження верби, тополі, спіреї, троянди, бузини, винограду, смородини, агрусу та інших рослин проводять зимовими живцями (без листя). Одночасно у деяких рослин для вегетативного розмноження використовують лише літні живці. Так розмножують, наприклад, бегонію, глоксинію та ін.

Особливості формування зимових і літніх живців різні.

Живці без листя можна заготовляти восени, узимку або рано навесні до початку активної вегетації. Живці заготовляють з од-
но-, дворічних пагонів, довжина їх має бути 20—30 см.

Живці з листками зрізають влітку. У такого живця додаткові корені утворюються після відокремлення пагона від материнської рослини. Процесу формування їх передують ряд складних фізіологічних змін всередині живця. Так, після зрізування пагона на раневому кінці його спочатку з'являється плівка, яка затягує рану. Пізніше під плівкою утворюється корок і остаточно закриває зріз. Під захистом корка, що утворився, за рахунок живих клітин в місця зрізу формується калус. У процесі подальшої диференціації в калусі закладається камбій. Він утворює комплекс тканин, в тому числі і додаткові корені. Оскільки в цих живців корені формуються влітку, а не восени, такі рослини вегетативно розмножуються лише літніми живцями.

Техніка підготовки листових живців полягає у відокремленні їх від стебла з подальшим садінням живцевою частиною у вологий

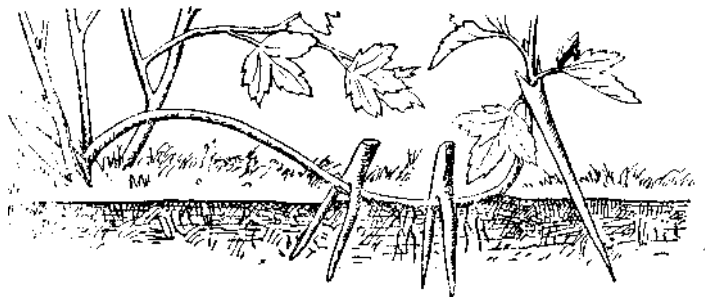
і Кі.ї,кість рослин, які можуть розмножуватись таким спосо-
 • п• іаичпа. Справа в тім, що па одних живцях можуть утво-
 і іін-і, . іііпе корені, на других •—тільки бруньки, а па третіх
 н і и П (даткові органи не утворюються. І лише незначна части-
 і••. піп па листкових живцях може формувати як корені, так і
 •ми .До таких рослин належать алое, лілії, плющ, герань то-
 • ім'я коркового, огірка, гарбуза, сої корені з пагонами-мо-
 і і поріюватися із сім'ядоль.

і ' і ∞ імпоження листковими живцями можна брати як ЦЛЕ
 . . . як і їхні частини. При проростанні їх спочатку з'являють-
 і "ік мі, а потім — бруньки. Корені і бруньки, утворюються за
 і<н клітин епідерми. Більш енергійне формування коренів і
 • м• • к відбувається в місцях розходження великих жилок.
 ПНІКОВІ живці краще пророщувати в парниках, де рослини
 і и, забезпечені потрібними факторами для їхнього росту і роз-

пр.чктиці сільськогосподарського виробництва рослини ро,-
 • і ч'Щ, кореневими живцями. Так розмножують малину, елк-
 • шпик), айву та інші плодові рослини. Живці заготовляють
 . . . ;ібо навесні. Для цього беруть корені верхніх ярусів 1—3-
 п рослин з наступним поділом їх на живці 5—15 см зав-

і і і і
 і рвііТ кореневі живці висаджують навесні. Розміщують їх
 іі чі і ально або вертикально на глибині 2—3 см.
 і'-множення рослин кореневими живцями в природі може від-
 ин;і без участі людини.

І- пі гучного вегетативного розмноження належить розмножен-
 і , н і іками (мал. 142). Для цього гілки материнської рослини
 іі і.і'оп. і прикривають їх вологою землею. Через деякий час
 прикритій частині утворюються додаткові корені. Після вкорі-
 і рослини пересаджують на постійне місце. Відсадками мож-
 мпожувати виноград, агрус, смородину, калину та інші рої-



•.І.І. 142. Штучне вегетативне розмноження відводками.

ЩЕПЛЕННЯ

Щеплення — один з поширених способів штучного вегетативного розмноження, яке широко застосовують в садівництві. Щепленням можуть розмножуватися не лише вищі, а й нижчі таломні рослини. Основою цього способу є пересаджування частин органа з однієї рослини на іншу з подальшим зростанням їх між собою.

При щепленні слід мати два компоненти рослин, а буває, що ; більше. Рослину, з якої беруть живець, називають *прищепною*, а рослину, до якої прищеплюють, — *підщепною*. Підщепка має свій власний корінь, на ньому і розвиватиметься прищеплена рослина.

Щепленням в основному відтворюються ті плодові рослини, які не можуть розмножуватися живцями або відсадками, оскільки на них не розвиваються додаткові корені. Насінням такі рослини теж розмножувати недоцільно, бо вони за своєю природою є складними гібридами і схильні до розщеплення, не відтворюючи відповідного сорту материнської рослини. Завдяки щепленню створюються умови для приживлювання цінних сортів на дикорослу форму рослин, у якої краще розвинута коренева система.

Щеплення проводять не тільки для розмноження. Інколи їх використовують, для ремонту крони. На пошкоджені або зовсім зламані окремі гілки прищеплюють новий живець.

Живці щеплять навесні при активному сокорухові, коли починає відставати кора на прищепі, тобто в період пробудження бруньок. У трав'янистих рослин щеплюють влітку.

Якщо для щеплення використовують вічка, тоді його проводять II кіпці літа сплячими бруньками.

Живці або вічка заготовляють обов'язково з плодоносних дерев відомого сорту. При цьому кращі пагони для живцювання розміщуватимуться на однорічних пагонах у квітучій зоні плодового дерева.

Успіх щеплення залежить не лише від акуратного виконання операцій. Велике значення при цьому має спорідненість індивідуумів. Найкраще прищепка приживлюється з підщепною тоді, коли вони належать до одного виду. Менша результативність буває при міжвидових щепленнях і особливо за умови міжродових зв'язків.

Вже проведені щеплення між різними родинами, наприклад, деякі складноцвіті щеплення з пасльоновими (ромашка з помідором). Великі заслуги у цьому питанні належать І. В. Мічуріну. Він прищепив лимон на грушу і навпаки, грушу на лимон, лимон на айву.

Щоб прижити прищепу до підщепки, необхідно, щоб камбії цих двох компонентів співпали. В місцях щеплення відбувається взаємне проникнення новоутворених клітин з однієї форми в дру-

- ' и 11 - 11: і к 11. Нові клітини, які з'явилися при щепленні, комбію-
- '•! і пчодженням. Через новоутворену тканину здійснюється
- і між провідними системами. Таке з'єднання відбувається
- І ічіміїіюю спеціальних провідних тканин, утворених з'єднанням
- '•• і іЮ за рахунок новоутвореної парснхімної тканини, яка
- мі. и 11,ся в місцях щеплення. Укріпленню загального зв'язку
- • '••гин-них рослин в місцях зрощування тканин сприяє утво-

м • • : м о с .

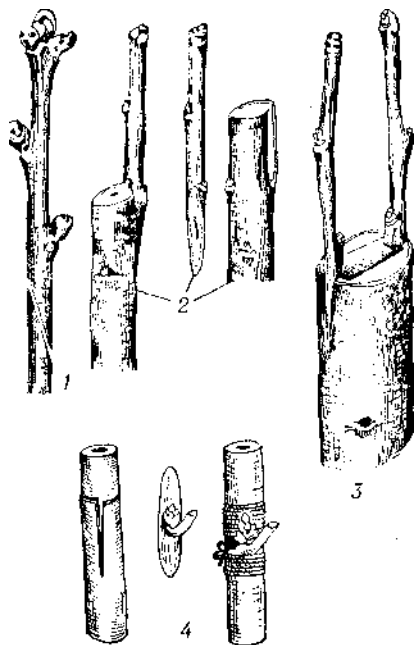
- 1.1.i.in лктивно щеплення відбувається у дводольних рослин.
- 1 Ш п v них провідна система розташована по колу, а також
- ім П однодольних рослин такий прийом майже не вдається,
- іп і проводиться, то дуже рідко. Головною причиною, щі
- і шин проведення трансплантації (від лат. transplanlatio—
- • Н • і .і унання тканин, чи органів рослини) у цих рослин, є від
- "і" п- у них камбію і безладне розміщення провідних нучкїї;
- 11 р.МУЩЦ налічують близько 100 способів щеплення.

СПОСОБИ ЩЕПЛЕННЯ

і "і і ращої орієнтації усі види щеплення можна об'єднати в
пінні групи: 1. Щеплення шляхом зближення. 2. Щеплення
 і " і" і "І. Окулірування (мал. 143).

- /// // ііния шляхом зближення, або аблакування. Тут прищепа
- ми чц- (1—2 роки) не відокремлюється від материнської
- "in При аблакуванні треба, щоб підщепа і материнська рос-
- Г • і; | * ШШ' 11 Н росли поруч. Цю операцію проводять в період ак-
- і" гикоруху. Техніка такого щеплення така. В місцях зітк-
- ії пік, відібраних для щеплення, знімають ділянки кори з
- мі що кількісно деревини однакового розміру як на прищепі,
- • мі підщепі. Обов'язково, щоб на прищепі з протилежного
- і і :I:ity була брунька, з якої й буде розвиватися молодий
- МОЛСЧІ ділянки прищепи і підщепи з'єднують між собою
- і і мит, пов'язки. Після того як відбудеться зростання цих
- мї> тентів, прищепу відокремлюють від материнської ро-
- і пї\ пька, яка розвиватиметься з прищепи, повністю пере-
- їм пч кореневе живлення підщепи. Однак відділяти його в одш
- їм рекомендується. Спочатку проводять надріз на мате-
- і їм рослині нижче щеплення, щоб досягти поступового
- м' МРІ дії своєї кореневої системи на прищепу, через деякий
- ninrPV відділяють повністю.

- і і;-i;u:і живцем. Щоб провести щеплення виготовляють
- о щорічних пагонів, на яких повинно бути не менше 2—3
- м пі кожному живці.
- ••і.....репления живцем дуже різноманітні. Якщо товщина
- мни і підщепи однакова, то їх зрощують копулюванням. При



Мал. 143. Розмноження щепленням:

1 — щеплення живцем копулюванням; 2 — щеплення і підщепа мають однакову товщину); 2 — щеплення вприклад; 3 — щеплення врозщип; 4 — окулірування.

Щеплення, підщепи і прищепи покривають садовим варом. У міру приживання пов'язку поступово відпускають, щоб вона не вросла в тканину дерева.

Щеплення під кору можливе тільки навесні, в час сокоруху, коли кора відстає від деревини. Перед щепленням на підщепі треба зробити поперечний зріз. Від зрізу донизу розрізають кору з обережно відділяють її від деревини. Одночасно підготовлюють і живець, для чого на нижньому кінці живця вирізають напівкругус і цю частину живця вставляють під кору. Потім міцно затискають обмотуванням прищепи і підщепи в місцях з'єднання. Зрізи і щілини покривають садовим варом і залишають у такому стані до повного зростання.

При щепленнях в розщип підщепу зрізають, а потім ту частину підщепи, яка залишилася, розколюють, на межі з корою в розколоту щілину з кожного боку вставляють по одному зрізаному на клин живцю. Камбії живця і прищепи повинні з'єднуватися. Місця зрощення, як і в попередніх випадках, обв'язують ликом,

такому способі на прищепі і підщепі треба в один прийом зробити косі зрізи гострим можем. Косий зріз обох компонентів повинен забезпечити з'єднання камбіїв. Косі зрізи роблять і тією метою, щоб збільшити площу зіткнення. Зону копулювання міцно обв'язують, а щілини замазують садовим варом.

У більшості випадків прищепу пересаджують на підщепу, яка має більшу товщину порівняно з прищепою, використовуючи такі способи щеплення, як щеплення вприклад, за кору, в розщип і т. ін.

Зрощення вприклад проводять на зрізаній рослині або на зрізаній гілці. Та частина рослини, що залишилася, служить підщепою. Після цього на живці прищепи і верхній частині підщепи (в напрямку до поверхні зрізу) роблять косі зрізи однакової величини з таким розрахунком, щоб вони збігалися. Після цього накладають пов'язку, а все щеплення, підщепи і прищепи покривають садовим варом.

і на незакриті місця пошкодження при трансплантації накладами, садовий вар.

Окулірування. Окулірування становить 90—95 % усіх видів їм, плення. Воно полягає в тому, що прищепою при цьому є не жіч чь, а брунька з шматочком деревини. З пересаженої бруньки і • < \ Іе розвиватися новий пагін.

Техніка окулірування проста. На підщепі роблять Т-подібний ь,;піз (на всю товщину кори до самої деревини) і після цього • псцiальною лопаточкою окулірувального ножа відгинають кору іп і камбію. Одночасно з пагона зрізають вічко і вставляють його .і кору підщепи. Потім відігнуту кору притискують до встановле ну щитка, на якому знаходиться брунька. На місце окуліруван ні накладають пов'язку.

Окулірування краще робити влітку, в липні чи серпні, сплячи іп бруньками. Якщо окулірування проведено правильно, то бру пжа приживеться на 10—15-й день після щеплення. Наступного року пов'язку знімають і зрізають підщепу, яка знаходиться ви це прищепленої бруньки (над брунькою).

Окулірують в основному на дичках, які мають добре розвинену чореневу систему, але це можна робити і на культурних підщепак.

Якість окулірування визначають за станом черешка, який за тіпається з брунькою. Якщо через деякий час (10—15 днів) пі сїя щеплення він пожовкне і легко відпадає, значить окулірування відбулося успішно. Якщо він почорнів і не відпадає, то це свід чить про те, що брунька не прижилася. Окулірування можна про рідити і навесні, але вже не сплячими, а пророслими бруньками.

Популярність окулірування полягає в тому, що його легко про водити з дуже незначними затратами матеріалу.

У цьому підрозділі більше уваги приділено штучному вегета тивному розмноженню із застосуванням щеплень, оскільки воно має важливе значення для промислового і декоративного садівни цтва. Одночасно такі операції можуть виконувати учні. Тут учні іа практиці набувають досвіду в проведенні вегетативного роз множення через щеплення. Таку роботу можна виконувати на ,!гробіостанціях у вузах або на навчально-дослідпій ділянці в школі. Для цього в школі треба організувати плодовий розсадник. Роботу слід розпочати із закладання шкільки сіянців з насіння ди ких яблунь або груш. Вони дають стійкі проти несприятливих умов підщепи.

РОЗМНОЖЕННЯ РОСЛИН СПОРАМИ (ВЛАСНЕ НЕСТАТЕВЕ РОЗМНОЖЕННЯ)

ОРГАНИ СПОРОНОШЕННЯ. МИТО- і МЕЙОСПЕРИ

Більшість нижчих рослин, а також деякі вищі рослини розмножуються спорами. Формування спор рослиною називають *спороношенням*. Воно здійснюється, по-перше, поділом протопласти клітини на частини (нові клітини) і, по-друге, виходом цих частин (клітин) з оболонки материнської клітини. Перед поділом клітини в момент спороношення в протопласті материнської клітини відбуваються складні, не зовсім з'ясовані процеси фізіологічних перетворень, які спричинюють омолодження його. Набуті якості передаються через утворені спори до молодих особин. Поділ клітин в момент спороношення мітозний або мейозний. Спори, утворені мітозом, називають мітоспорами, другий варіант спороношення (мейоз) більш універсальний — утворення мейоспор.

Мітоспори характерні для водоростей і грибів. Вони можуть бути як гаплоїдними, так і диплоїдними, залежно від ядерного стану самої рослини. Оскільки утворення мітоспор не пов'язане ні з попередніми, ні з подальшими хромосомними змінами, то нові особини, що розвиваються з мітоспор, за своїми ознаками є підтвердженням того, що між нестатевим і вегетативним розмноженням, особливо на рівні нижчих одноклітинних рослин, нема чіткої межі.

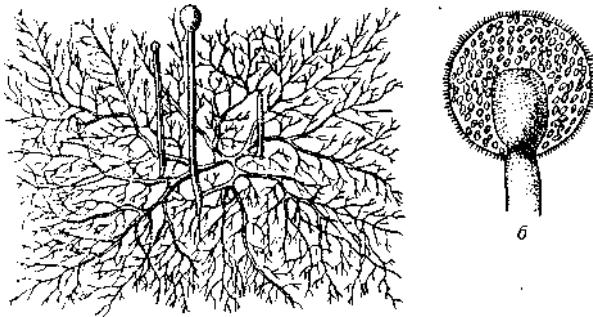
Для вищих рослин обов'язковим є утворення мейоспор. Це спори, які беруть участь у циклі статевого розвитку. Ці рослини: не можуть прямо, тобто безпосередньо, відродити організм подібний тому, на якому утворилися самі. Утворенню їх завжди передує редукція ядра (мейоз), отже вони гаплоїдні, тобто мейоспори — це спори, які забезпечили появу статевого покоління в життєвому циклі вищих рослин.

Спори відрізняються спрощеною будовою, завжди одноклітинні, дрібніші за розміром. Можуть бути кулясті, яйцеподібні або еліптичні, у нижчих рослин вони вкриті тонкою оболонкою або зовсім її позбавлені, у вищих же — обов'язковим є наявність щільної оболонки (навіть подвійної).

Формуються спори всередині спеціального органа — спорангії.

У нижчих рослин спорангії одноклітинні (мал. 144). Вони мають вигляд вегетативної клітини, але частіше більші за розміром і відрізняються формою. Кількість спор в одному спорангії може бути різною. З дозріванням спори виходять назовні, утворюючи прориви в оболонці спорангії.

Вищі рослини мають багатоклітинні спорангії, оболонка одно- або багатощарова. У молодому спорангії формується спорогенна



Мал. 144. Спороношення в муко́ра:
a — грибно́ця; *б* — одноклітинний спорангій.

• • і - • • і клітини якої після мейотичного поділу утворюють мейо-
 ... Дн нижчих рослин, які живуть у водному середовищі, ма-
 і • і • піки, за допомогою яких рухаються у воді. Це зооспори,
 і іпні, різну кількість джгутиків — два, чотири або багато,
 і ліпідної твердої оболонки в зооспор немає — це оголені

СТАТЕВИЙ ПРОЦЕС У РОСЛИН. РОЗВИТОК СТАТЕВИХ ОРГАНІВ

її ни лріотт (бактерій, ціанобактерій), а також деяких еука-
 • ІчІ-ПЧІІІ протококових водоростей, лишайників і рідше у
 • іл мн и, процесу немає і розмноження здійснюється поді-
 і і... і лм< ниток або спорами нестатевого походження (не-
) Пїдіугпїеть статевого процесу в деяких еукаріотичних
 мі пчяюпюється вторинною втратою його в процесі еволю-
 Г.М.ММІ, які за відповідних умов виключали його можли-
 ІМ" і. стосується прокаріотів, очевидно, його ніколи не було
 />>, П.ся відсутністю звичайного ядра, особливостями бу-
 '•р. л'і. то апарата і т. ін.
 ПІ-П: сі і сукаріотів (нижчих і вищих рослин) в життєвому
 і ' •лїїгм є статево розмноження, оскільки воно має ряд
 і' "і;п іїад іншими способами розмножень, а саме: 1)
 • і' • діі коефіцієнт розмноження, тобто утворюється біль-
 • •":: лічатків нових особин; 2) більша можливість роз-
 " і члчно дальші відстані, а відповідно й заселення зна-
 .П'Сїп; Зі імовірність появи під дією різних умов навко-
 мтліпіца нового матеріалу для природного добору.
 •и 'копия забезпечує повне відновлення організму,

оскільки життя кожної нової особини починається спочатку в повній якості і всі вікові зміни батьків потомству не передаються. Крім того, статеве розмноження забезпечує поєднання більш-менш різних батьківських і материнських спадкових задатків, потомство стає більш різноманітним, з новими комбінаціями батьківських і материнських властивостей, а іноді з зовсім новими ознаками. Таке генетично більш різнорідне потомство забезпечене більш широкою амплітудою пристосування до умов навколишнього середовища. Окремі представники його можуть жити в таких умовах, де їхні батьки загинули б. Отже, з появою статевого розмноження організми набули більш високої конкурентної спроможності щодо пристосованості їх і виживання.

Статевий процес — це злиття (копуляція) двох статевих клітин (гамет) і утворення однієї клітини — зиготи, тобто зменшення кількості клітин. Отже, термін «статевий процес» (злиття гамет, і «статеве розмноження» як збільшення чисельності особин певного виду, що утворилися в результаті статевого процесу, не можна вважати синонімами, оскільки збільшення статевого потомства відбувається, як правило, за рахунок збільшення кількості гамет і відповідно кількості зигот, ними утворених.

Злиття гамет супроводжується не лише злиттям цитоплазми копулюючих клітин, а й обов'язковим є злиття їхніх ядер. Утворене копуляційне ядро матиме подвійний (2n) набір хромосом, його називають диплоїдним (від гр. *diploos* — подвійний); ядра гамет мають відповідно вдвічі меншу кількість хромосом (*n*), їх називають гаплоїдними (від гр. *haploos* — простий, одинарний). Злиття ядер — найважливіший етап в статевому процесі, його називають заплідненням.

Для рослин характерні різні типи гамет, відповідно розрізняють різні типи статевого процесу. Типи статевого процесу буде описано в тій послідовності, в якій здійснювалось поступове ускладнення еволюційного шляху його становлення.

Найпростішим типом статевого процесу в нижчих рослин є злиття двох клітин, позбавлених твердої оболонки, які є цілим організмом. Наприклад, в одноклітинній зеленій водорості дуналиєли сольової (*Dunaliella salina*) при статевому розмноженні зливаються не гамети, а звичайні одноклітинні індивідууми, які на певному етапі життя поводять себе як гамети. Такий статевий процес називають хологамією. Зовні копулюючі клітини не відрізняються між собою.

Подібний примітивний тип статевого розмноження — кон'югація. Вона спостерігається в зеленій нитчастої водорості сирогіри (*Spirogyra*), нитки якої складаються з гаплоїдних клітин. Восени, коли звичайно настає час статевого розмноження, дві нитки розміщуються паралельно і клітини, що лежать одна проти одної,

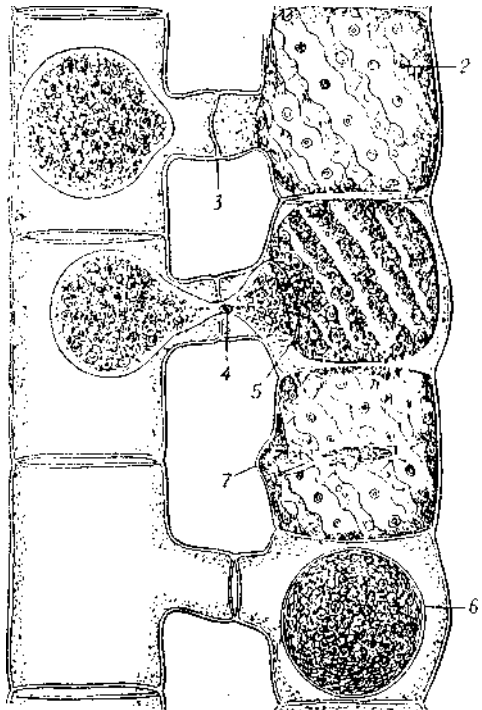
опуляшиш нід-
збільшуючись,
ся оболонки роз-
формуєчн ко-
пал між цими
I (м л. 145). Про-
III стискається і
д а потім посту-
канал з однієї
релпвається до
г. і і III, вміст якої
і до іншої,
мкати чолові-
якій відбува-
ллі і я, — жіночою.
югації беруть
; і, не спеди-
півні клітин-
інної водо-

частіше в рослин
; юмноженню пе-
і клітин і утво-
• спеціалізованих
к'їтти — гамет.
І і розміру і ру-
мім розрізняють
і> 'матевих про-

і гамети, як чо-
і жіночі, рухомі
формою та роз-
\ мовно познача-

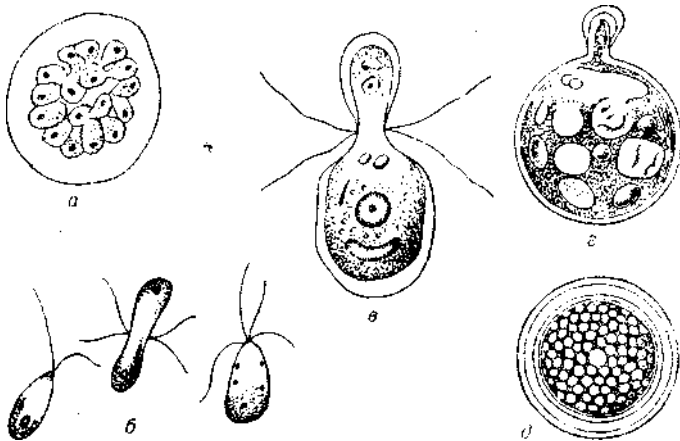
ГІ і мінусгамети, в статевий процес такого типу на-
••••• ітти. З ізогамним статевим процесом в більшості
((l i l a i i y d o m o n a s, U l o t r i x і ін.) зливаються гамети різ-
ній називають *гетероталізмом* (мал. 146).

• водоростей рухомі гамети розрізняють за розміром —
інші статевий процес. Багатьом нижчим і всім вищим
мстивий оогамний статевий процес. Це форма стате-
'і, < пня, в якому бере участь одна гамета нерухома,
'м. гутиків, що має порівняно більший розмір із знач-
> поживних речовин, її називають *яйцеклітиною*, або
:: їад. Друга гамета маленька, рухома, озброєна
містить досить велике ядро і незначну кількість цп-



Мал. 145. Статеве розмноження в спірогірі (кон'югація):

1 — чоловіча клітина; 2 — жіноча клітина;
3 — популяційний канал; 4 — перекидання
протопласта чоловічої клітини до жіночої;
5 — місце злиття двох протопластів; 6 — ли-
гота; 7 — початок утворення копуляційної о-
виросту.



Мал. 146. Статеве розмноження хламідомонади з участю різних форм статевого процесу:
 а — утворення гамет; б — ізогамети, злиття їх; в — гетерогамія;
 г — оогамія; д — зигота.

топлазми — це *чоловіча гамета*, або *сперматозоїд* (від гр. сперма — насіння, зоон — жива істота). Приваблені хімічними речовинами, виділеними яйцеклітиною, сперматозоїди підпливають до яйцеклітини і, зливаючись з нею, виконують запліднення. Більшість насінних рослин (переважна більшість голонасінних і всі покритонасінні) в процесі еволюції втратили джгутики в чоловічих гаметах. Безджгутикові чоловічі гамети називають *сперміями*.

Отже, оогамія — еволюційно найвищий тип статевого розмноження рослин, що має ряд значних переваг: 1) велика за розміром яйцеклітина з запасом поживних речовин забезпечує живлення зиготи доти, доки вона не набуде здатності до самостійного живлення; 2) зменшення за розміром чоловічих гамет забезпечило їм здатність рухатись у дуже малій кількості води або навіть за її відсутності в наземних умовах, а велика кількість і рухомість сперматозоїдів (сперміїв) підвищують ефективність статевого процесу; 3) нерухомість яйцеклітини створила передумови виникнення внутрішнього запліднення, а також надійнішого захисту зиготи, що особливо важливо в умовах наземного існування і найбільш поширене серед вищих рослин.

У більшості рослин статеві клітини формуються в особливих органах — *гаметангіях*. Гаметангії нижчих рослин, як і їхні спорангії, одноклітинні. У примітивних рослин гамети утворюються в вегетативних клітинах шляхом поділу їхнього вмісту. Кількість гамет в одному гаметангії, а також кількість гаметангіїв, що фор-

...олією особиною, може бути різною — від однієї до кі-

І оогамії чоловічі й жіночі статеві органи частіше мор-
• "> .відрізняються. Гаметангії, в яких утворюються яй-
.:І. називають *оогоніями*, чоловічі гаметангії — *антери-*

...пх рослин гаметангії багатоклітинні. Жіночі статеві ор-
дмають архегоніями, чоловічі, як і в нижчих, — антеридія-
к у насінних рослин, які пройшли значний шлях еволю-
мін, у зв'язку з пристосуванням до наземного існування
> • І > і ІІ ІІ і зазнали значної редукції (у голонасінних) або
чдчспі (в покритонасінних).

ПОНЯТТЯ ПРО ЦИКЛ ВІДТВОРЕННЯ

циклом відтворення розуміють певний відрізок життя ви-
"імежний двома однойменними етапами: від спорофіту
; • • 'фіту, від гаметофіту до гаметофіту, від мейоспори до
ІІ. ПІД ЗИГОТИ ДО ЗИГОТИ І Т. Д.

г. (іигатьох високоорганізованих водоростей (зелених, бу-
мі.'чійх) виявлено чергування поколінь в одному циклі: не-
" яке завершується формуванням спор (зооспор), і ста-
.:; закінчується утворенням гамет. Перше з них за кін-
і: і" > • \k гом називають спорофітом, друге — гаметофітом.
• • помірність є обов'язковою також для всіх вищих рослин:
ІІ;І\ плауноподібних, хвощоподібних, папоротеподібних,
"І.ІІІЧ і чокритонасінних.

...іі не чергування поколінь обов'язково супроводжується
ирпііх фаз — диплоїдною і гаплоїдною. Диплоїдна фаза
і І і-і завжди із зиготи. Характеризується вона подвійним
ІІМОСОМ в ядрі (при копуляції гамет хромосоми їх не
• і, а лише об'єднуються). Закінчується диплоїдна фаза
<ііч поділом клітин (мейозом), при якому кількість хро-
'ми; • ПСЯ ВДВІЧІ.

і ІІ: і > . ІІ ІІ поділ відбувається в рослин залежно від систе-
' І: і Іу в певний період циклу відтворення. У більшості
ішіжгутикових та інших водоростей мейотично ділить-
ічиду спокою) зигота. У зв'язку з цим все їхнє життя,
аїготи, відбувається в гаплоїдному стані — рослини
і І У деяких зелених (ульвових, улотриксових, хетофон-
:•! • і червоних водоростей, а також у всіх вищих рослин
• поділ (мейоз) відбувається при утворенні спор ста-
• і/мчша, тобто спорофіт відповідає дмплонту, а гаме-

• • • І Х .

Спори, які виникають внаслідок мейозу, називають спорами статевого розмноження, тому вони під час проростання дають початок статевого поколінню — гаметофіту.

Морфологічна будова, потужність розвитку і тривалість життя гаметофіта відносно спорофіта неоднакова в різних відділах рослин. У багатьох зелених водоростей більш розвинутий гаметофіт, у бурих (диктіоти, ектокарпуса), зелених (ульви, хетофорових), більшості червоних водоростей обидва покоління розвинені однаково. Одночасно, у ламінарії як представника бурих водоростей переважає спорофіт.

У всіх вищих рослин, за винятком мохів, домінуючим є спорофіт, гаметофіт же представлений або невеликим заростком (плауни, хвощі, папороті), або досить редукованим настільки, що розпізнати його можна лише при детальному аналізі або гіпотетично (голонасінні, покритонасінні).

Спорофіт і гаметофіт в онтогенезі не завжди є подібними і не завжди — відособленими. Тому вони становлять дві фази в онтогенезі одного покоління.

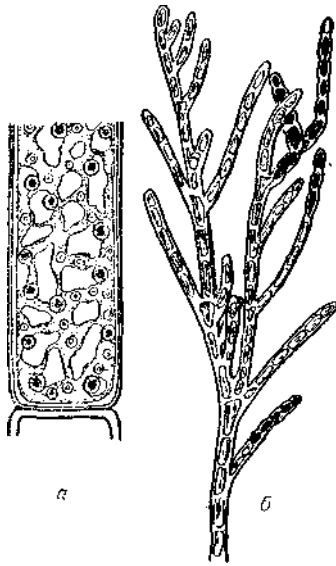
Вперше термін «чергування поколінь» в ботанічну термінологію ввів Гофмейстер.

ЗМІНА ЯДЕРНИХ ФАЗ І ЧЕРГУВАННЯ ПОКОЛІНЬ У РОСЛИН

Для кожного виду рослин, якому властиве статеве розмноження, і! ядрах клітин відповідних поколінь є обов'язковий певний дпплоїдний чи вдвоє менший гаплоїдний набір хромосом. Перехід від гаплоїдного до диплоїдного стану здійснюється шляхом запліднення, і, навпаки, перехід від диплоїдного до гаплоїдного забезпечується редуційним поділом ядра (мейозом). Мейоз відбувається у різних груп рослин і в різний період життя, тобто редуція може бути *зиготичною*, *споришичною* або *гаметичною*. Цим відрізняються більшість тварин і людина, у яких редуція хромосом відбувається обов'язково тільки перед утворенням гамет (гаметична редуція).

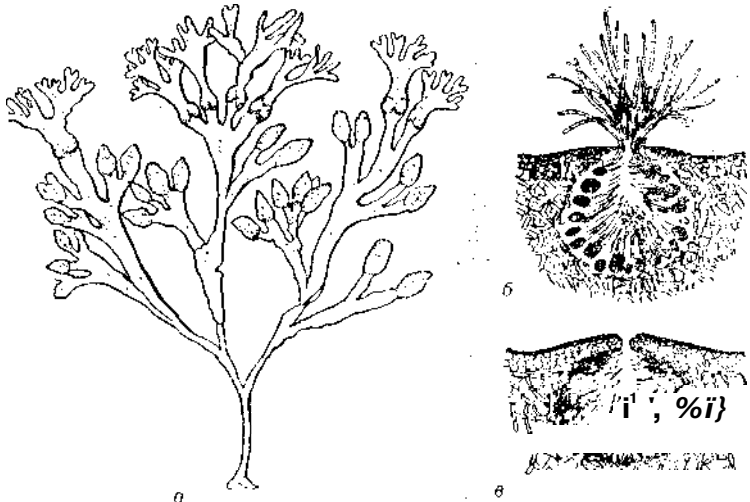
Для рослин відомо кілька варіантів зміни ядерних фаз, а також тривалість їх. Рослину з гаплоїдною кількістю хромосом називають *гапlobіонтом*, оскільки всі клітини такої рослини у вегетативному стані мають гаплоїдний набір хромосом, а рослину з диплоїдним набором — *дипlobіонтом*. У багатьох водоростей і життєвому циклі домінуючою є гаплоїдна фаза. Такими, наприклад, є більшість зелених водоростей. Диплоїдною в них є лише зигота. Перший поділ її під час проростання, після періоду спокою, — редуційний. Отже, нова рослина, що розвивається після цього, буде гаплоїдною. Детальніше подібний цикл розвитку мож-

Ч"i 11 3: Пi ми на прикладі одноклітинної зеленої водорості кла-
 • н л ш (Chlamydomonas). Це одноклітинна дводжгутикова
 і :. і.\.яїстої, овальної або яйцеподібної, іноді несиметрич-
 • I • • • j.' П я м'якою пектиновогеміцелюзнаю оболонкою. Хро-
 • Г' .ішоїодібний з піреноїдом. Клітина має дві скоротливі
 і' і іпi'му і одне гаплоїдне ядро. Розмножується вона дво-
 Г.'Г'!\!ІІІ зооспорами. При цьому клітина втрачає джгутики,
 . і. I ділиться мітозом і дає 2—4 або 8 зооспор. Зооспори
 . : III/I .', оболонки материнської клітини через отвір під час
 • пня, даючи нові дочірні, також гаплоїдні, особини.
 і> іі розмноження частіше зустрічається у вигляді ізогамії,
 і ги рогамії і оогамії.
 і • .' ,г розмноження настає за несприятливих умов. За таких
 мишах водорості відбувається мітотичний багатократ-
 I : xi.ра, внаслідок чого виникає багато ізогамет (32—64).
 ц\ "іл іs воду ізогамети попарно копулюють. Утворена зи-
 • III була диплоїдного стану, вкривається твердою оболон-
 ки накопичується достатньо запасних продуктів і чер-
 • і мм гематохром. Після деякого періоду спокою (під
 к :пiіта проростає, ділячись мейотично, утворюючи чо-
 ' :•! іні клітини, які є типовими мейоспорами. З утворен-
 'PKII! вони, розірвавши оболонку, випливають у воду і
 і' .іоіі.ся в гаплоїдні особини. Отже, в процесі відтворен-
 і"п\лиції двох гамет, сформована зигота дає чотири га-
 • • "ниш, що й забезпечує більш ефективне розмноження
 • па себе увагу і той факт, що як при нестатевому, такі
 р<ізмножшії дочірні особини гаплоїдні, а диплоїдною
 • ш і п . j .
 • ірчі ілсжним у ряду рослин є повне домінування в
 ііпкчі дшілоїдної фази (*диплобiонта*). Прикладом мо-
 . , ' . III зелені, діатомові, червоні та бурі водорості. Так.
 • і- пiі зеленої водорості кладофори грудкуватої (*Clado-*
і-п.'•,пiп) кожна особина є диплобiонтом. Розгалужені
 MII I, латаються з диплоїдних клітин. З настанням ста-
 • "• "п' .ім пня деякі клітини ниток починають функціонува-
 і' ' ..г'іі. У кожному майбутньому гаметангії відбуваєть-
 "н нії поділ ядер з утворенням дводжгутикових ізогамет.
 ічеі' відбувається у воді з наступним утворенням
 "" • • • :• проростає без періоду спокою в нову диплоїдпу
 1 : задофори характерне також і нестатеве розмножен-
 стіше 4-джгутикових зооспор, що формуються піс-
 • • " поділу ядер. Після проростання вони дають дипло-
 ' трості. Отже, в кладофори спостерігається домі-
 • ,пої фази, гаплоїдними є лише гамети (мал. 147).



• Мал. 147. Розмноження класифори спорами:
-а — будова клітини; б — частина талому з зооспорами.

Зміна ядерних фаз у бурій водорості фукуса (*Fuciis*) дещо подібна до таких процесів, які є типовими для вищих тварин. Ця водорість — диплобонт, досить складної зовнішньої і внутрішньої будови. У рослішії, яка досягла статевої зрілості, в окремих спеціальних заглибинах утворюються жіночі статеві органи — оогонії, в інших чоловічі — антеридії, в яких формування гамет передують мейотичний поділ. Утворені яйцеклітини і сперматозоїди гаплоїдні. Після виходу їх із статевих органів у воду відбувається запліднення яйцеклітин сперматозоїдами. Кожна утворена зигота вкривається оболонкою і відразу розвивається в нову диплоїдну особину фукуса (мал. 148). Отже, фукус все своє життя, як і організми вищих тварин, перебуває в диплофазі, гаплофаза обмежена лише часом існування гамет. Немає також і спороношення.



Мал. 48. Розмноження фукуса:
а — загальний вигляд; б — розріз жіночого скафідія з оогоніями; в — розріз чоловічого — з антеридіями.

і процесі життя рослин спостерігається явище переходу того стану до диплоїдного і навпаки, воно зумовлене і,!(піих фаз. Слід зазначити, що зміна ядерних фаз не і і!,ої життєдіяльності, вона властива всім нижчим еука- і тім пищим рослинам.

ЧЕРГУВАННЯ ПОКОЛІНЬ

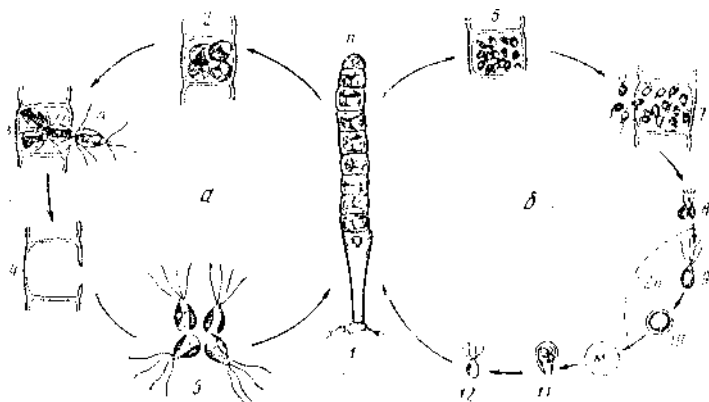
...III.OX водоростей і всіх вищих рослин чергування гапло- і шілофази у життєвому циклі пов'язане з більш складним ч чергування поколінь — гапlobіонтів і дипlobіонтін. і іі!• >•Ми відрізняється від свого попереднього насамперед хромосом, а часто і розмірами, а також зовнішнім ви-

"- III: г. к диплофазі розмножується нестатево — спорами, ут- і n-і < супроводжується редуційним поділом. Із спор роз- "і .илоїдна рослина — гаметофіт — з наступним утворен- Г.мети після злиття утворюють зиготу. Остання роз- і-і II нову диплоїдну рослину. При цьому спостерігається міна гаплоїдної і диплоїдної ядерних фаз, а й відповід- и ім \ п.іппя поколінь — статевого (гаплоїдного) і нестатево- "і того). Нерідко кожне з поколінь веде самостійне жит- ініжується статевим або нестатевим способом. Статеве і I, I іііають *гаметофітом*.

"і" юшшшньою формою гаметофіти і спорофіти в тих - ічрогісй подібні, в інших досить відрізняються між со- нм (і г.ікліпінних, у яких життєві форми однакові. До •! \ пи можна віднести морську зелену водорість ульву іп статеве і нестатеве покоління однаково добре роз- ••іі (морфологічно) відрізнити не можна. Слань має "ім іроної багатоклітинної по краях складчастої плас- .ІТНІІ у коротку ніжку, якою прикріплюється до субс- іі, II. і! розвитку ульви розрізняють нестатеву рослину "і ; .II! розвиваються тільки зооспори, і статеву (га- і -і... морфологічно схожа з першою, але в ній розвива- : 'М'. -ооспори. Зигота, утворена після копуляції гамет, - нжою і без редуційного поділу, проростає в дип- І \ — спорофіт. Утворенню зооспор передує редуцій- . тенори після дозрівання і звільнення із зооспоран- .І' -і-, даючи початок гаплоїдному статевому поколін- т у, який розвиває гаметангії і гамети. Такий тип о зміни поколінь у циклі розвитку, коли морфоло- -., м, спорофіт, так і гаметофіт, але відрізняються фі- ІОГІЧНО, називають *ізоморфним*.

Ізоморфне чергування поколінь вважається стародавнім і первинним за походженням, яке яскраво підтверджує, що обидві життєві фази (спорофіт і гаметофіт) того самого виду почали існувати як рівнозначні і незалежні в тих самих умовах.

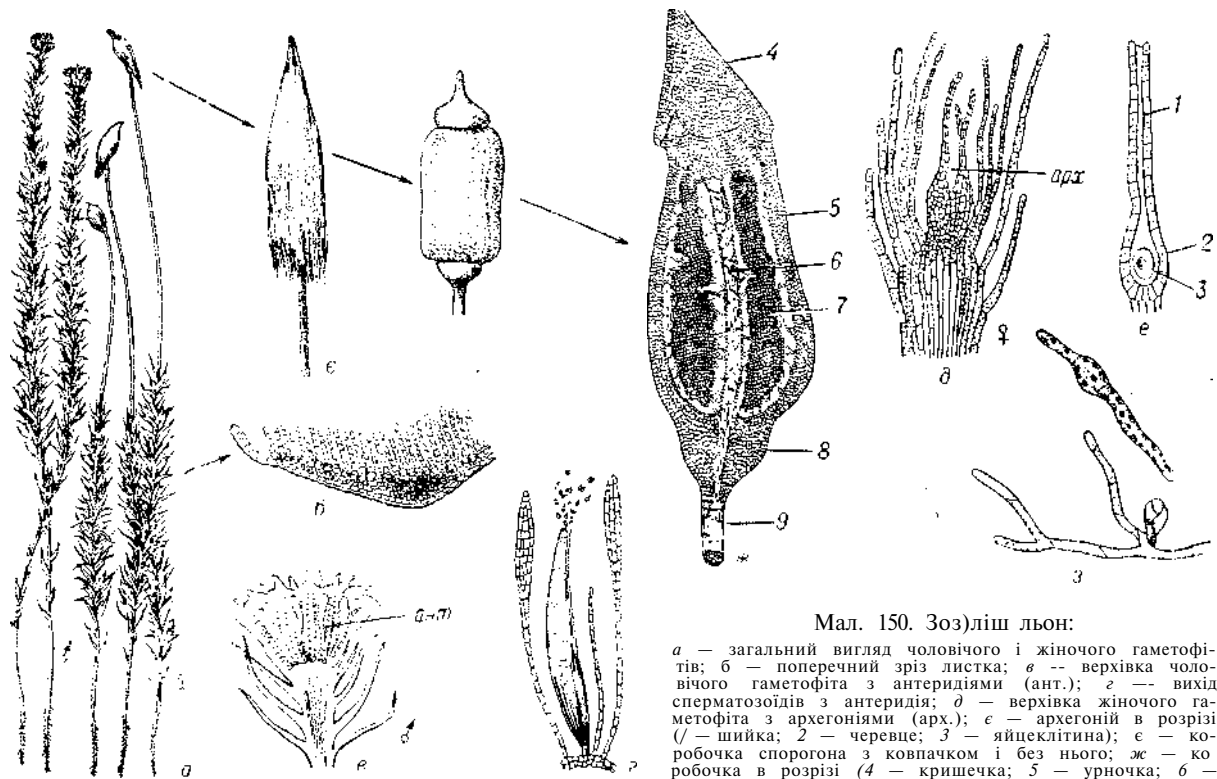
У процесі історичного розвитку в деяких водоростей спостерігалася морфологічна редукція одного з поколінь: в одних редукувалося диплоїдне покоління, в інших — гаплоїдне. Редукція одного з поколінь, як підтверджують дослідження І. Перро (1972), тісно пов'язана із зміною зовнішніх умов. Прикладом першої своліющі гілки, коли переважаючим (домінуючим) і відповідно більш морфологічно розвинутим є гапlobіонт, може бути улотрикс (*Ulotrix zonata*, мал. 149), який зустрічається в різних прісноводних водоймах і гірських річках. Це нерозгалужена однорядна нитчаста водорість, прикріплена базальною безбарвною клітиною до субстрату. Всі клітини питки, крім базальної, здатні до поділу і розмноження, в кожній з них є один нояскоподібний хроматофор, кілька пірснодів, одне ядро і центральна вакуоля, заповнена клітинним соком. Це гапlobіонт. Він розмножується нестатево — дікרו- і макрозооспорами, які несуть 4, рідше 2, джгутики, що утворюються мітозом. Проростаючи, вони дають такі ж гапlobіодні особини. Статеве розмноження — ізогамія, обов'язковим є гетероталізм (копулюють гамети різних особин). Утворена зигота дає одноклітинне гапlobіодне покоління — спорофіт. Ця диплоїдна мікроскопічна водорість, що має вигляд округлої клітини на короткій ніжці (дослідження Ю. Є. Петрова, П. Корнман), після дозрівання і мейотичного поділу утворює зооспори. Після деякого часу



Мал. 149. Цикл розвитку улотрикса:

а — безстатеве розмноження; б — статеве розмноження; 1 — вегетативна особина; 2 — утворення зооспор; 3 — вихід зооспор; 4 — порожня клітина; 5 — зооспори; 6 — утішення гамет; 7 — вихід гамет; 8 — ізогамія; 9, 10 — зигота; 11 — проростання зиготи, 12 — зооспора.

- пррп втрачають джгутики, осідають і, проростаючи, ут- і-ї тїдні нитчасті гаметофіти. Такий цикл розвитку се- ні \ рослин досить поширений. Він характерний для ба- нних (улотриксові, едогонієві), бурих і червоних водо-
- і • І • ; м, ко.їп в життєвому циклі більш редуковане гаплоїдне і і г, нижчих рослин зустрічається значно рідше. Як при- нц напряму доцільно розглянути цикл розвитку відомої і"Гін-і і — ламінарії.
- J • і. III і-ї порівняно з іншими водоростями досягла високого .:і(⟨>);іпчної організації. її спорофіт є багаторічною, ве- іі" (і м) рослиною, розрізняють розчленування талому па і мі у, стеблову (каулоїд) і листкоподібну (філоїд) частн- .: . і і злomu має вигляд суцільної або розсіченої пластинки, і п УМІ у результаті діяльності меристеми, яка розташована . і 'чгбло- і листкоподібної частини (інтеркалярно). Внут- <- ііга тканинна.
- [и нц і;ї] спорофіта з периферійних клітин утворюються •;ї<клі мінних зооспорангіїв, в яких після редукційного по- 'п.іот іс,я численні дводжгутикові зооспори. Після виходу ісідають на дно і проростають, утворюючи гаплоїдні " гі гаметофіти (заростки), що мають вигляд коротких ниток. Після деякого часу дозрівання чоловічій I-. • икремих клітин бічних гілок утворює антеридії з чис- ж-рм і гозойдами. В цей час на жіночому гаметофіті, на і • > а .іу\ жень ниток, утворюються оогонії з яйцеклітина- н II;« відбувається у воді. З утвореної зиготи без неріо- • ;' розвивається диплоїдна особина — спорофіт. Отже, і умііарії є домінуючим поколінням. Порівняно з гамето- I. II. I " I г < j більший (до 6 м) і досить складної будови. Га- ік чоловічій, так і жіночій, — мікроскопічно малий, пит- ии Г)і: живе протягом 2,5 року. За цей час відбувається II і його, утворення статевих органів, гамет і навіть ве- / • • лшпоження.
- і ні і і дше напрямки розвитку спорофіта і гаметофіта у , і, ... ювжуються і в наземних (вищих) рослин. Так, у и, і, і гаметофіт. Це найпримітивніші сучасні наземні ро- і п'пкку мохоподібних розглянемо на прикладі зелено- III ного льону звичайного (*Polytrichum commune*).
- і н.офіт дводомний, має листкостеблову будову, при- !ч субстрату за допомогою багатоклітинних розгалу- і, ' . ,п: (мал. 150). На верхівках чоловічих рослин в ото- I " " бурих листових розеток утворюються антеридії ' . л'іллпї), що мають вигляд округлих або видовжених



Мал. 150. Зозліш льон:

а — загальний вигляд чоловічого і жіночого гаметофітів; б — поперечний зріз листка; в — верхівка чоловічого гаметофіта з антеридіями (ант.); г — вихід сперматозоїдів з антеридія; д — верхівка жіночого гаметофіта з архегоніями (арх.); е — архегоній в розрізі (1 — шийка; 2 — черевце; 3 — яйцеклітина); ж — коробочка спорогона з ковпачком і без нього; з — коробочка в розрізі (4 — кришечка; 5 — урночка; 6 — колонка; 7 — спорангій із спорогенною тканиною; 8 — апофіза; 9 — ніжка; з — проростання спори з утворенням протонеми-

- Н них із сперматогенних клітин формуються рухомі
- з сперматозоїди.
 - чинах жіночих рослин в оточенні зелених листочків ут-
 - архегонії (жіночі гаметангії). Архегоній, на. відміну
 - , має колбоподібну форму з розширеним черевцем, яке
 - зук яйцеклітину, а над нею черевну каналцеву кліти-
 - гпу довгу шийку з одним рядом каналцевих клітин.
 - зим архегонія шийкові і черевні каналцеві клітини
 - : і; з і утворюється вузький канал, виповнений рідиною,
 - під якої сперматозоїд може проникнути до яйцеклі-
- зизисзого розмноження моху (антеридії і архегонії)
- пінні і захищені від несприятливих умов багатоклітин-
- зм:ім покривним шаром. Оскільки у водному середовп-
- V, не погрожувало висихання, з переходом росиш до
 - "АННІ у гаметангіях виробилось відповідне прпетосуваи-
 - зражене в їх багатоклітинності. Гаметангії, формуючись
 - групами, швидше накопичують і краще зберігають
 - '• 'З.ік океан був первородним середовищем для рослин
 - "„гого часу і втратити зв'язок з водним середовищем,
 - " процесі розмноження, вони відразу не змогли. Для за-
 - мохоподібних обов'язковою умовою є вода. Під час
 - роси антеридії розкриваються і випускають численні
 - I ІЗ. Рухаючись у воді, вони притягуються речовинами,
 - пв іиділяє разом із слизом, проникають через кана-
 - і /к; яйцеклітини. Злиття гамет і подальший розвиток
 - ч\::;итись всередині черевця архегонія. Незважаючи на
 - з.ї,шості мохів розвивається кілька архегоній, але за-
 - ді .щше один.
- 'Мізн жіночого гаметофіта в заплідненому архегонії із
- з м'ї;с ІЬСЯ спорогоній (від гр. spora — посів, honos—
- м і -•-спорофіт. Він простої будови. Складається з од-
 - з я •— коробочки, розташованої на ніжці, що в нижній
 - : - зч в присоску, за допомогою якої росте в тка-
 - ' /• '• з Коробочки прикриває дуже змінений архего-
 - 3' , Клітини спорогонія диплоїдні. В його спорангії
 - З'рія (від гр. arche — початок, spora— посів) після
 - зоділу формуються спори, які, вкрившись твердою
 - з,чіпаються. В сприятливих умовах із спори розви-
 - іужена нитчаста протонема (від гр. protos — перший,
 - :.зі, яка в більшості мохів зовні схожа на нитчасту
 - і'ть. Це зумовило не підтверджену думку про похо-
 - зюдібних від зелених водоростей. На протонемі за-
 - зька бруньок, з яких розвиваються нові гаплоїдні
 - нтофіти.

Таким чином, поряд з виникненням статевого розмноження, гаметофіт виконує ще й функції фотосинтезу, водозабезпечення, мінерального живлення, а також вегетативного розмноження. Спорофіт же, розвиваючись на гаметофіті, фактично обмежений тільки спороутворенням.

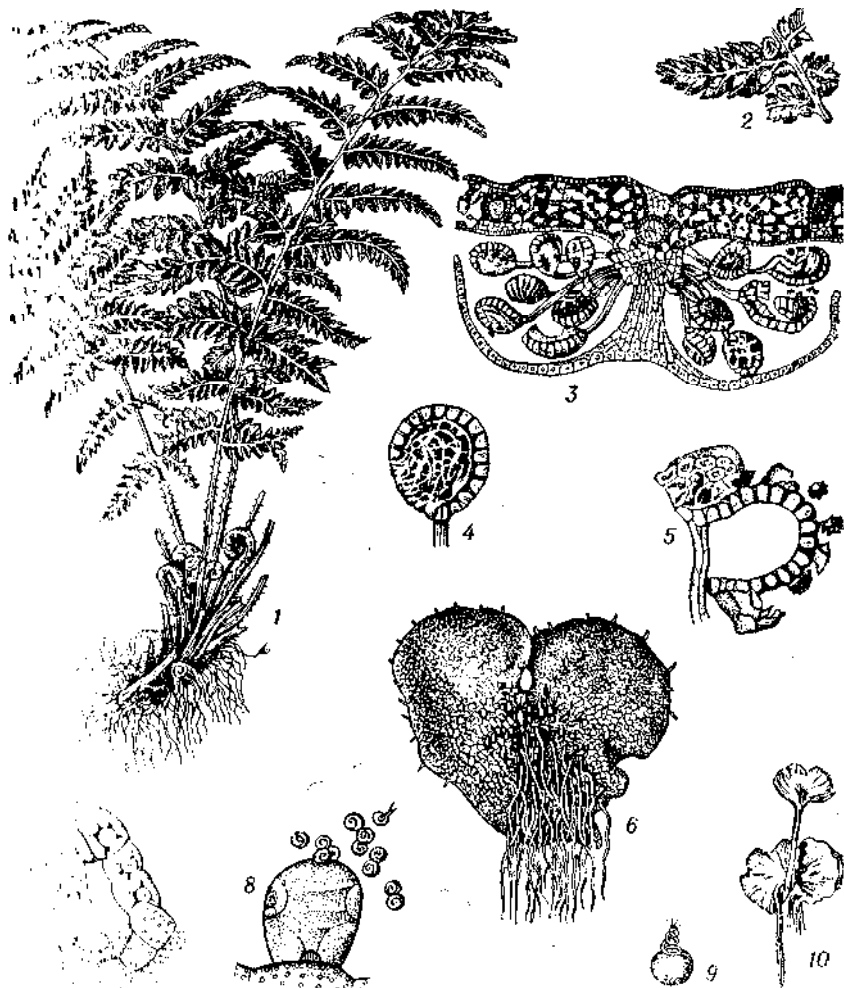
Повний життєвий цикл від зиготи до зиготи складається із гаметофіта, розвитку якого починається від спори і закінчується утворенням гамет, і спорофіта, який бере свій початок із зиготи і закінчується утворенням спор статевого розмноження.

Чергування поколінь у рівноспорових папоротей

В усіх інших вищих рослин домінуючим, відповідно більш розвинутим, є спорофіт (диплобіонт). Щоб вивчити поставлене питання про чергування поколінь у рівноспорових папоротей, доцільно більш детально розглянути на прикладі звичайної папороті чоловічої, або щитника чоловічого (*Dryopteris filix mas*, мал. 151). Нестатевим поколінням (спорофітом) у щитника є сама рослина, з кореневищем (підземним пагоном), коренем і листками — вайями. Ядра клітин мають диплоїдний набір хромосом. З нижнього боку листків на потовщеннях — плацентах (від лат. *placenta* — перепічка, орган зв'язку зародка з материнським організмом) закладаються спорангії. Вони округлої форми, але дещо сплюснені з боків, сидять на коротких ніжках. У більшості папоротей спорангії розвиваються на звичайних листках, а в деяких — на видозмінених, що називають *спорофітами*. У багатьох папоротей спорангії розміщуються на плацентах групами — сорусами (від гр. *soros* — купа, група спор). Кожен сорус зверху покритий *ідузіумом* (від лат. *indusium* — покривальце), (покривадьцем), що виростає з плаценти (мал. 204).

Кожен спорангій розвивається з меристематичного горбочка. Причому зовнішні його клітини утворюють оболонку спорангія, а внутрішні — археспоріальну тканину. Зовнішні клітини археспорангія дають початок вистилаючому шару, або тапетуту (від гр. *taretum* — покривало, килим), а внутрішні після деяких міотичних поділів — спорогенній тканині. Клітини спорогенної тканини багато разів діляться міотично (останній поділ їх буде мейотичний) з утворенням тетради гаплоїдних клітин, які після утворення оболонок роз'єднуються. Це й є спори статевого розмноження. Дозрілі спори мають дві оболонки. Зовнішня (екзина) товста і бугриста, темно-бурого забарвлення, а внутрішня (іитина) тонка, еластична.

Розкриття спорангія і звільнення дозрілих спор відбувається за допомогою фіброзного шару, в якого клітини мають нерівномір-



151. Розвиток чоловічої папороті (пштника):

1 — ПД рослини-спорофіта; 2 — частина листка з сорусами; 3 — сорус (но
 і"0; 7 — спорангій; 5 — розкривання спорангія; 6 — заросток (гаметофіт,
)л"!"діій; 8 — антеридій; 9 — сперматозоїд; 10 — зародок спорофіта.

ПМІ оболонки. При зневодненні фіброзне кільце випро-
 і і розриває протилежну стінку спорангія з тонкостінних
 . •пчрапгій відкривається. Виштовхнуті із спорангія спори
 і ' і. Розповсюджуються вони вітром або водою і, потра-
 < :риятливі умови, проростають, утворюючи заростки
 : "м, вигляд багатоклітинних маленьких (2—5 мм діамет-

DOM кожна) зелених серцеподібної форми пластинок. До ґрунту пластинки прикріплюються ризоїдами. Тіло кожного заростка (гаметофіта) складається з гаплоїдних клітин і є гапlobіонтом. Гапlobіонт морфологічно зовсім не схожий з диплоїдною рослиною — диплобіонтом (спорофітом).

Через деякий час на нижній частині заростка виникають гаметаантії — спочатку антеридії, потім архегонії. В антеридіях і архегоніях з редукцією кількості хромосом формуються гамети-сперматозоїди і яйцеклітини.

У більшості папоротей гаметофіти є наземними, асимілюючими двостатевими формами.

Антеридії, папороті, що розглядається, мікроскопічні, за формою мішкоподібні, з одношаровою стінкою. Всередині кожного антеридія розвиваються сперматогенні клітини, з яких виникають сперматозоїди, які мають джгутики.

Архегонії, як і в інших спорових рослин, колбоподібної будови і теж з одношаровою стінкою. Розширена частина архегонія — черевце, заглиблене в тканину заростка, а звужена його частина — шийка, що більш-менш висовується назовні. У черевці знаходиться яйцеклітина з великим ядром і черевна каналцева клітина, шийка вміщує кілька шийкових каналцевих клітин. З дозріванням архегонія шийка розкривається, каналцеві клітини ослизплюються і утворена слизиста речовина виходить у воду і хімічно діє на сперматозоїди, що вийшли з антеридіїв. Рух сперматозоїдів до архегоніїв і проникнення їх до черевця, де міститься яйцеклітина, підкоряється законам хемотаксису (тут діє одна І форм таксисів). З прониклих сперматозоїдів лише один зливаються з яйцеклітиною, запліднюючи її. Решта сперматозоїдів гинуть. Запліднена яйцеклітина вкривається оболонкою і ділиться мітотично. Процес поділу і розвиток зиготи відбувається досить інтенсивно, і незабаром виникають усі частини зародка, властиві папороті: корінь, первинний листок, стебло і ніжка, якою зародок прикріплюється до заростка. Перші листки найчастіше не схожі з листками дорослої папороті, але згодом ця відмінність зникає. Молодий зародок спочатку розвивається за рахунок запасів поживних речовин, що є в заростку (гаметофіті), але через деякий час він руйнується і відмирає. В цей час молода рослина повністю переходить до самостійного живлення.

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

п.іпії|кіп:й спорофітом є багаторічна рослина з добре розвину-
і і ісі статнішими органами, яка відповідно пристосована де
. . . . і і наземних умовах. Гаметофіт — невелика, майже мікро-
. . . . * : і атомна, короткочасна рослина, пристосована до вико-
• і.некого розмноження. Тобто обидва покоління морфоло-
І і . і і к (логічно і за своїми функціями різні. Таку зміну поко-
і шлють *гетероморфною*. У папороті кожна зигота здатна
і і шея и спорофітну рослину, яка утворює мільйони мейо-
і"М\ біологічне значення нестатевого покоління полягає у
• ні ідатності виду до розмноження і розселення.

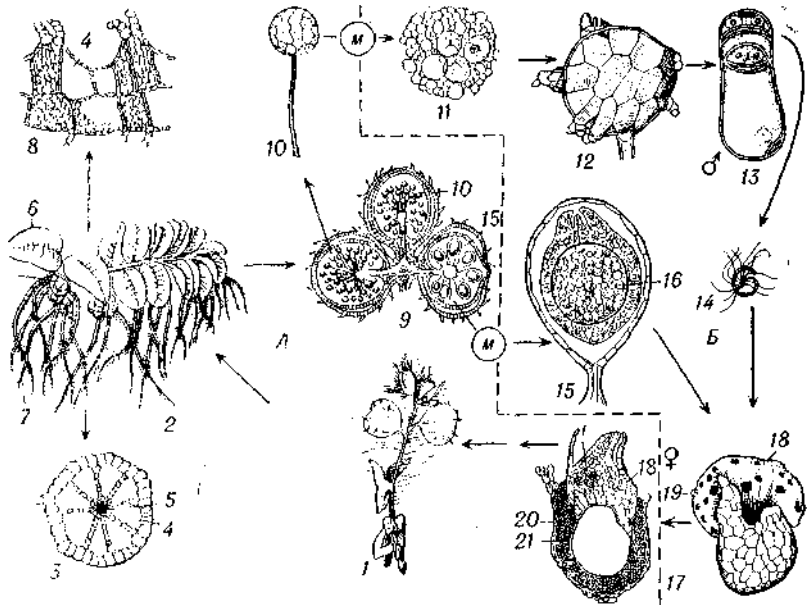
Різностпоровість і редукція заростка

і' • . імі\гпї раніше приклад чоловічої папороті належить ж
і ц 11 й [кчіюї групи рівностпорових папоротей. У чоловічої па-
. І і' і і спорангії, спори і утворені з них заростки однакові за
• : і ••••' роїмірами, а також фізіологічно, тобто заростки двоста-
• мім ;і)мпі. Однак серед вищих спорових рослин відомі гру-
• І : цім дна типи заростків — чоловічі і жіночі. Отже, однією
• • . і.г.мстеї різностпорових рослин є те, що морфологічна ди-
І г і місі різностатевості гаметофітів проявляється ще в орга-
і і иного розмноження — спорангіях і спорах.
' г"* різностпоровості у вищих спорових рослин можна роз-
її н, і прикладі різностпорової папороті — сальвінії плаваю-
і П\ пил uatans) (мал. 152).

п синя плаваюча — однорічна рослина, 5—15 см завдовж-
< на поверхні води. Зустрічається вона у водоймах з стоя-
. . . . с гою водою або у невеликих річках України з повіль
ці ю годп. Стебло в неї тонке, горизонтальне, досить роз-
• ' . в нузлах має по три листки, з яких два плаваючі, над
'Мін підводний. Плаваючі листки зелені, асимілюючі, :
• їм лікі яйцеподібною пластинками і дуже короткими чере-
Мі и'лпчі ж листки бурого кольору, розсічені на довгі пил
пі ч.існїп, густо вкриті короткими волосками, що надає
і і\ пїїї коренів. Коренів в сальвінії немає, роль їх вико
: іс ' III і ЛИСТКИ.

•"•••:(підводних листків групами утворюються кулясті
см ; подвійними оболонками, які є гомологами покрива-
І і іівностпорових папоротей. На одній рослині, але в різ-
і"и.іспїях на особливих підвищеннях (плацентах) утво-
ссем- і макроспорангії.

і і сапгії кулясті, тонкостінні без фіброзного кільця, ма-
. іжкц. В них після редукційного поділу клітин архе-
и ПОЮТЬСЯ тетради, які, розпадаючись, утворюють 64



Мал. 152. Розмноження різноспорової папороті сальвінії плаваючої:

1 - спорофіт; Г, - гаметофіт; М - мейоз; / - зародок спорофіта; 2 - дорослий спійм-
 ґіт; 3 - стебло (поперечний розріз); 4 - порожнина; 5 - центральний циліндр з про-
 відним пучком у центрі; 6" - плаваючий листок; 7 - підводний листок; 8 - листок (ни-
 кречний зріз); 9 - соруси; 10 - мікроспорангій; 11 - мікроспори; 12 - мікроспорангій
 м пророс.-ПІМ; 13 - чоловічий гаметофіт; 14 - сперматозоїд; 15 - мегаспо-
 ра; 16 - мегаспора; 17 - мегаспорангій з пророслою мегаспорою; 18 - жіночий
 гаметофіт; 19 - архегоній; 20 - оболонка мегаспорангія; 21 - стінка мегаспори.

чікроспори. Останні проростають всередині мікроспорангія, утво-
 рюючи дуже редуковані чоловічі заростки, які залишаються п
 оболонках спор. Кожен заросток безбарвний, дуже малий (мен-
 ше 0,5 мм). Вегетативна частина його складається з двох клітин;
 у верхній частині знаходяться два антеридії, що мають стінки з
 двох клітин. У кожному антеридії розвиваються по чотири багат-
 ожутикові сперматозоїди.

Макроспорангії порівняно великі, кулясті або овальної фор-
 ми. У кожному з них після мейотичного поділу спорогенної кліти-
 ни розвивається лише одна макроспора з товстою оболонкою
 (три інші клітини дегенерують).

Проросла макроспора дає початок багатоклітинному жіночо-
 му заростку, який не залишає оболонки макроспори і плаває па
 поверхні води. Він має вигляд трикутної зеленої пластинки, в
 тканину якої заглиблено кілька архегоніїв. Яйцеклітина заплідню-
 ється лише в одному з них. Із зиготи розвивається зародок спо-
 рофіта, що має сидлоподібну форму. Він складається з зародко-

• містка, брунечки, ризоїдів, крилоподібних лопатей (залишки ...їмо заростка) і ніжки. Перший листок має щиткоподібну • •; ' і дуже відрізняється від листків дорослої рослини. Пророс- іі . , ; Ікро- і макроспор, подальший розвиток гаметофітів і спо- ••Р: и; починається навесні і продовжується протягом літа. Зи- • іі стадія — спорокарпії.

¹ ,і,с, у сальвінії порівняно з типовими рівноспоровими напо- ім з'явилися такі відміни: різні за розмірами спорангії і спо- п приростання спор всередині спорангіїв; утворення різноста- і п (іводомних) гаметофітів, ще більша редукція гаметофітів, •м; чоловічих; втрата чоловічими гаметофітами самостіііііо- 'кчіпя (живлення лише поживними речовинами мікро- і, дуже короткий час життя гаметофітів.

¹ • кс, різноспоровість виявилася прогресивною ознакою і и іпн еволюція вищих рослин в напрямку різноспоровості і і : піі гаметофітів зумовила появу насінних рослин.

НАСІННЕ РОЗМНОЖЕННЯ

і і м«насінні і покритонасінні називають так тому, що органа- і і , іворення, розмноження і розселення в них є не спора, а на- і>опо утворюється на материнській рослині і після дозрі- . "ііпдає, проростаючи в нову рослину, подібну до материн- •'h же, насіння виконує функцію прямого відтворення, а і і ' іпня ядерних фаз і поколінь повністю замасковано і зовні ісрігається. Однак воно є обов'язковим і для насінних

іі піі рослини належать до різноспорових. На дорослій рос- і порофіті, як і в спорових, утворюються мега- і мікроспо- і г Г> кожнім мегаспорангії після мейотичного поділу розвива- , ; і одній мегаспорі, а в мікроспорангії—численні мікро- '), ііііак мега- і мікроспори із спорангіїв назовні пс • і" ; ся, а проростають всередині під захистом стінок спорап-пковнх захисних утворень на материнськiм спорофіті. Г'і;і;цТОК як жіночого, так і чоловічого гаметофітів під за- | і.' і'грпнського спорофіта зумовив втрату самостійного іс- і . \, особливо жіночого. Вони живуть повністю за рахунок •м с P> зв'язку з цим виникло дуже важливе пристосування и і І •..слип до наземного життя, що має великі переваги над

і м и і

••> ; важливіших переваг є повна незалежність заплід- і і і-одного середовища. Це пов'язано з тим, що замість во- • м->у пересування гамет виникло запилення — перенесен- •.п.іго гаметофіта (пилку) до жіночого різними агентами

(вітром, комахами, водою тощо), а також поява пилкової трубки як засобу внутрішнього перенесення чоловічих гамет до яйцеклітини.

Насіння формується з насінного зачатка. Насінний зачаток с видозміненим мегаспорангієм, в якому спочатку розвивається мегаспора, а згодом з неї жіночий гаметофіт. Після запліднення а утвореної зиготи розвивається зародок, а насінний зачаток (мегаспорангій) перетворюється на насінину. Зовні покриви мегаспорангія під час формування насіння перетворюються на насінну шкірочку. Отже, насіння містить зародок майбутньої рослини і запаси поживних речовин для його подальшого розвитку, воно вкрите міцною захисною шкірочкою. Сформоване і дозріле насіння, відокремившись від материнської рослини, після довгого періоду спокою проростає в нову рослину.

НАСІННЕ РОЗМНОЖЕННЯ У ГОЛОНАСІННИХ РОСЛИН

Голонасінні—перші насінні рослини Землі. Особливості цм\ рослин, цикл відтворення їх, утворення і поширення насіння буде розглянуто на прикладі сосни звичайної (*Pinus sylvestris*) як представника класу соснових.

Сосна звичайна—• досить велике дерево, що в молодому віці має правильну пірамідальну крону, лише в старіших дерев вона стає широкою і розлогою. Гілки розташовані часто ніби кільцями (стиснуті спіралі), щороку утворюється здебільшого одне кільце; це дає змогу легко визначити вік дерева. Листки (хвоя) звичайно сидячі, голчасті, розташовані спіралью на вкорочених пагонах. Корінь глибокий, стрижневий, що зумовлює невибагливість до ґрунтів і вологи.

Розмножується сосна насінням, яке утворюється і дозріває » шишках.

Дерево сосни — це спорофіт. Навесні (частіше в кінці травня) звичайно на одній рослині з'являються жіночі і чоловічі шишки. Жіноча шишка невелика, спочатку червоно-бурого забарвлення, розвивається на верхівці молодого пагона. Вона складається з укороченої осі і сидячих на ній пливчастих невеликих криючих лусок, у пазухах яких, частково зростаючись з ними, розвиваються потовщені, а пізніше дерев'яніючі насінні лусочки. Вони мають складну будову і відповідають цілому пазушному пагону, до складу якого належать і мегаспорофіли, зрілі з віссю пагона. Тому шишка в цілому — це видозмінена система пагонів.

На верхньому боці насінної луски у сосни утворюються по дві: насінних зачатки, які є видозміненим макроспорошиюі. Виникав він на молодій насінній лусочці спочатку у вигляді невеликого горбочка меристематичних клітин. Незабаром біля його основи —

І р. chalaza— горбок) формується кільцеподібний ванфосіаючи центральну частішу клітин горбка (нуце-;i: liuseia — ядро, горішок), утворює покрив насінного "<• іптегумент (від лат. integumentum— покрив), який надійний його захист, а також є додатковим резервом Па верхівці іптегумент витягнутий у мікропіле (від малий, рує — вхід, отвір), або пилковхід.

а як і вся росліша спорофіта, складається з диплоїдних , „ш.'-іубіонтом. Всередині нуцелуса із загальної кілько-п.ея одна клітина, яка здебільшого знаходиться біля Збільшуючись, вона стає материнською клітиною м-!Г.Я мейотичного поділу з неї утворюється чотири га-• стаснори, які розташовані в один ряд (лінійно). Однак • лірьох утворених мегаспор залишається і дозріває 'інше •, ІНШІ (СеСтрШІСЬКІ) дегенерують І ШІКОРІСТОВУЮТЬСЯ ДЛЯ •• натертої.

пора проростає в середині нуцелуса, утворюючи багато-: жіночий заросток (гаметофіт). Перебуваючи всередині • магія, він живиться за рахунок материнського спорофіта і надійний захист. В його гаплоїдних клітинах накопичувати поживних речовин, більша частина з них олія. Цю і канапу називають *первинним ендоспермом*.

) аіііі частині заростка біля мікропіле утворюються два У черевці кожного архегонія розташована велика клі-ам'кліша. Над яйцеклітиною розташована черевна канні і нпа, а в короткій шийці архегонія — кілька шийкових м•ж клітин. В такому стані жіночий гаметофіт підготов-• запліднення.

а мі стробіли виникають одночасно з жіночими на тій с-анні. Розташовані вони біля основи молодих пагонів у па-!іж, мають коротку вісь, густо вкриту спорофілами (.ту-ман, і форма мікроспорофілів різноманітна. У сосни вн-aa.ive форму тонких пливчастих лусок з двома мікроспо-и пилковими мішками. Всередині кожного мікроспорац-і іН іі, ся. археспорій, який пізніше перетворюється на спо-• іл'иппу. Із спорогенної тканини внаслідок мейотичногоІN лють численні тетради гаплоїдних клітин, об'єднаних • оболонкою материнської клітини. Після утворення обо-плоїдних клітинах тетради розпадаються, розриваючи м \ оболонку. Сформовані у процесі розвитку мікроспори Ч.СЯ двома оболонками (внутрішньою — інтиною і зовні-• а НІНОЮ).

мф у мікроспорофілах закладається дуже багато, вони ""н.уїь довго утримуватися в повітрі. Легкість їх забезпе-

чується тим, що у них з боків є (у кожній мікроспорі) по два повітряні пухирці. Пухирці утворюються внаслідок відставання екзигни від інтigni, які заповнюються повітрям. Завдяки такому пристосуванню пилок легко переноситься вітром під час запилення. Таким чином, як сосна, так і інші хвойні є аиемофільними (вітрозапильними) рослинами.

Мікроспори в мікроспорангіях проростають ще до запилення. Спочатку в мікроспорангії після послідовних мітотичних поділів відчленовуються дві невеликі вегетативні (проталіальні) клітини чоловічого заростка. Вони швидко руйнуються, а їхні оболонки у вигляді плівчастого щитка тісно прилягають до стінки мікроспори. Третя велика клітина, що залишилася, ще раз ділиться, утворюючи дві клітини — антеридіальну, яка функціонально заміняє цілий антеридій, і сифоногенну клітину пилкової трубки (інколи її називають вегетативною). На цій стадії чоловічий гаметофіт після розкриття мікроспорангія висипається в повітря. Таким чином, чоловічий гаметофіт дуже редукований, він представлений лише двома клітинами (мал. 153).

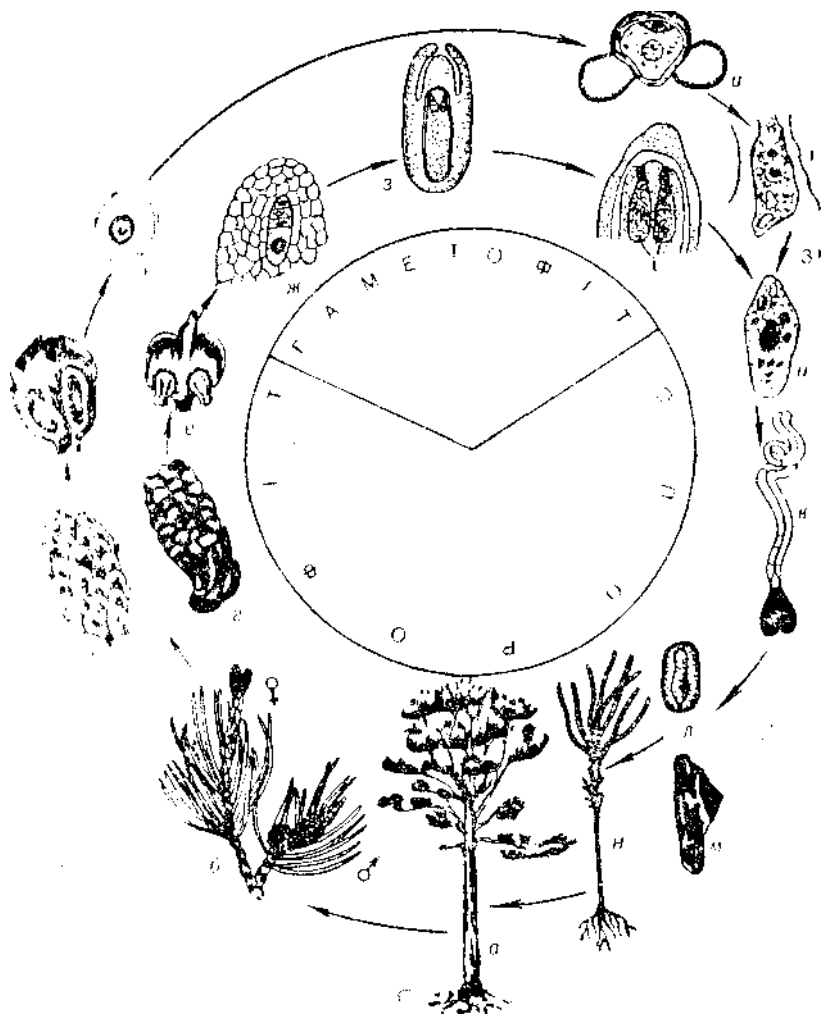
Двоклітинний пилок під дією повітряних течій потрапляє на жіночі шишки, насінні луски яких в цей час розсунуті. Відбувається запилення. Пилінка, потрапивши на мікропіле насінного зачатка, підсихає і проникає до нуцелуса на його поверхню, де і залишається протягом року.

Після запилення жіночі шишки щільно закриваються, зеленіють і протягом першого вегетаційного періоду значно підрастають, а насінні луски дерев'яніють. Наступної весни пилок проростає. Проростання пилку розпочинається з поділу антеридіальної клітини. Внаслідок цього утворюється дві клітини: одна маленька — стерильна (вона швидко руйнується) і друга більша — спермагенна. Одночасно з цим з участю сифональної клітини внутрішня оболонка пилку (інтима) витягується в довгу пилкову трубку. До пилкової трубки потрапляє спермагенна клітина, там вона ділиться з утворенням двох чоловічих гамет. Гамети позбавлені джгутиків, їх називають сперміями.

Кінець пилкової трубки проходить крізь тканину нуцелуса, потрапляє до архегонія і один спермій запліднює яйцеклітину, а другий гине.

Запліднення в сосни відбувається всередині насінного зачатка, тобто статевий процес тут внутрішній (закритий).

Після запліднення з утвореної зиготи досить складним шляхом розвивається зародок. Зигота інтенсивно ділиться. Спочатку виникає прозародок (proembryo). Його окремі клітини видовжуються, утворюючи довгий підвісок, який втягує зародок у тканину первинного ендосперму насінного зачатка. Тут зародок остаточно формується.



і І 153. Схема циклу розвитку сосни звичайної:

>.f; •. (спорофіт); б — пагони з чоловічими і жіночими шишками; а —
 —• молода жіноча шишка; д — лусочка чоловічої шишки (мікроспоро-
 спорангіями; е — насінна лусочка жіночої шишки з двома насінними
 пупрішнього боку); е — мікроспора; ж — формування насінного зачат-
 ків мегаспор; з — насінний зачаток з жіночим гаметофітом; и * — пю-
 люфіт; і — архегонії жіночого гаметофіта; і * — розвиток пилкової труб-
 * * * л яйцеклітини, що міститься в архегонії жіночого гаметофіта; к — ро-
 !!>и; л, м — формування насінного зачатка; к — проросток, що роз-
 вивається з насінини.

Крім підвіска сформований зародок має первинний корінець, стебельце і сім'ядолі в кількості від 2 до 20. З розвитком зародка нуцелус поступово руйнується, в дозрілому насінні від нього залишається безструктурна плівочка. Зверху насінина вкривається оболонкою, яка утворюється з інтегументів насінного зачатка. Вона буває різною: дерев'янистою, шкірястою або перетинчастою з крилоподібним придатком для полегшення поширення вітром.

Отже, насіння голонасінних рослин є складним утворенням, воно включає: диплоїдну насінну шкірочку, яка утворилася з рахунок материнського спорофіта (покриви мегаспорангія); гаплоїдний ендосперм (це жіночий заросток); диплоїдний зародок (дочірній спорофіт, що утворився із зиготи після запліднення).

У дозрілому стані насіння соснових має добре сформовані зародкові органи: гіпокотиль із зародковим корінням, який своїм кінчиком спрямований до мікропіле, кільце сім'ядольних листочків (хвоїнок), які оточують брунечку.

Таким чином, у циклі відтворення сосни спостерігається замаскована гетероморфна зміна поколінь з різкою перевагою дишубіонта. Гаметофіти різностатеві, дуже редуковані, розвиваються і живуть за рахунок спорофіта. Деякий час самостійно існує лише чоловічий гаметофіт — пилинка. Життя пилинок як чоловічих гаметофітів визначається часом від висипання його з мікроспорангія і до з'єднання з нуцелусом, тобто до процесу запилення.

Насінина є органом розмноження, розселення і відтворення. З неї розвивається рослина, подібна до материнської. У голонасінних насінні зачатки і дозріле насіння на насінних лусках розташовані відкрито, па відміну від покритонасінних, у яких воно закрите стінками зав'язі, а пізніше—плодовою оболонкою.

Проте голонасінність не означає повної незахищеності насінних зачатків і насіння. В процесі розвитку і дозрівання насіння насінні лусочки шишки щільно змикаються і тому надійно захищають насінину. Іншою характерною ознакою голонасінних є те, що в них пилок при запиленні потрапляє безпосередньо до насінного зачатка.

Отже, в голонасінних насінний зачаток за своїм походженням і функцією є спорангієм, тобто органом нестатевого розмноження. Однак мегаспори після утворення їх залишаються в середині спорангія. У процесі розвитку з мегаспори формується насінина. Оскільки в мегаспорі розвивається гаметофіт, який забезпечує статевий процес, то насінина є продуктом статевого процесу.

Виникнувши в процесі еволюції, насіння набуло цілого ряду суттєвих переваг порівняно з спорами. По-перше, в насінні поєднані сформований зародок. По-друге, в ньому є надійний захист— насінна шкірочка. І, по-третє, насінина має відповідний запас поживних речовин для живлення зародка. Для насінини ха-

. < масивність, тому вона набагато важча за спору. Масив-
і..";п-;іто ускладнює розселення і тому у насінні є потрібне
"••" ;і;ІСОВІДНЕ пристосування.

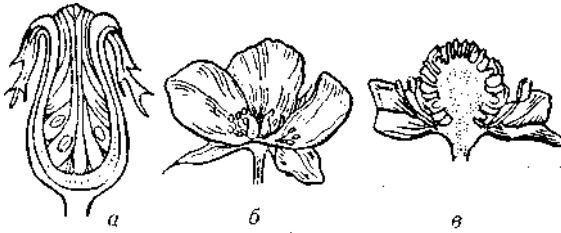
• ••ті ж є одноклітинними структурами, і тому вони не ма-
"•! \ пристосувать, як у насінні. Досконалість їх в тому, що
•ч - "-ілі і дуже легкі, що забезпечує приживання їх у фіто-

ЖИТТЄВИЙ ЦИКЛ ПОКРИТОНАСІННИХ

її ..!і іі/іасішіі, або квіткові рослини (Angiospermyia), до-
:!" ;•" іс рослинному царстві. У світовій флорі їх налічують
!;> (100 видів. Це життєві форми з різноманітною вегета-
• • • . іруктурою — від пустинних до водних рослин, від авто-
!••! *••-, паразитуючих організмів, від деревних гігантів, висо-
• і нтигає інколи 150 м (евкаліпти, секвойї), до дрібних інди-
ін;міром в 1 мм (ряска мала, триборозенчаста та ін.).
'•; • "і.і о)ганізованість покритонасінних характеризується
• "•,<то органа — квітки, в якій головною частиною є ма-
'!;Н\П> маточки у процесі розвитку перетворюється на
• им чином, утворення плоду, подвійне запліднення та ін-
р; створюють умови для значного підвищення життєвос-
. іімміст рослинних організмів.

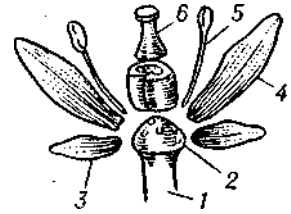
КВІТКА

і іі<J - як репродуктивний (від лат. ge + produco — ви-
: органи, пов'язані з функціями розмноження) (гсне-
• і І мчан є об'єктом найвищої досконалості в рослинному
і. п.: книжки сприяла швидкому поширенню квіткових рос-
і • , ііматнчних зонах планети, вони стали панівною фор-
• • • іі.
им ч' і.іасичної морфології, творцем якої був И. В. Гете,
їй 'ібою вкорочений пагін, всі частини якого зазнали
М'-1 а морфозу і пристосувалися до забезпечення стате-
" і \ гнорення насіння та плодів. Однак не всі частини
". іііь метаморфози пагона.
ім квітка сформувався за рахунок пагона, частково
: І проліфікації (від лат. proles — потомство, facto—
•...", вісь її подовжується і утворюється звичайний
• ' • > пагона інколи частини квітки перетворюються на
і чкопі) листки. З інших ознак подібності ще виді-
" покривної тканини, анатомічну будову тощо. На-



Мал. 154. Форми квітколожа:

а — увнуте (вишніви); б — плоске (півонії); в — опукле (жовтецю).



Мал. 155. Схема квітки покритонасінної рослини:

1 — квітконіжка; 2 — кні' коложе; 3 — чашолистик; 4 — пелюстка; 5 — тичинка; б — маточка.

приклад, як листок, так і елементи квітки вкриті епідермою з породами тощо.

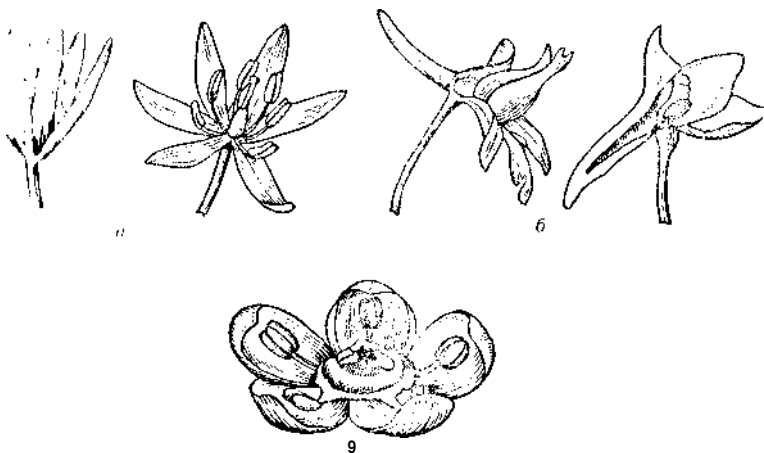
Квітка завжди розташована на кінці головної осі пагона (а б) па бічних осях і має обмежений ріст.

Всі частини квітки закладаються на квітколожі. Більшість квіток знаходиться на квітконіжках, але значна частина їх квітконіжок не мають, тому їх називають сидячими (мал. 154). Квітколоже буває плоске (у півонії), конічне (у малини), витягнуте (у гравілату), увнуте (у вишні, троянди, приворотня).

Двостатева квітка має таку будову: на нижній частині квітколожа формуються чашолистки, за ними вище розташовані пелюстки, потім тичинки, в центрі квітки — маточка, яка завершує весь орган (мал. 155).

Оцвітину, або покривом квітки, є чашечка і віночок. Якщо оцвітіння диференційована на виразну чашечку і віночок, то її називають *подвійною* (у дзвоників, хрестоцвітних та ін.). У багатьох видів рослин оцвітнина забарвлена в один колір, тобто вона однорідна, її називають *простою оцвітиную*. За характером забарвлення проста оцвітнина буває *чашечкоподібною*, коли її складові частини нагадують чашечку (у буряка, шавлю, кропиви), або *віночкоподібною*, коли вона схожа на віночок (у гусячої цибульки, тюльпана, лілії, сокирок, конвалії, проліски) (мал. 156). Слід пам'ятати, що у простій оцвітини немає ні чашечки, ні віночка, тобто оцвітнина не диференційована.

Квітки, що мають чашечки і віночок, називають *двопокривними* — *гетерохламідними* < (у перстачів, хрестоцвітних). Для квіток з простою оцвітиную характерний *однопокривний* — *гомохламідний* тип. Елементи оцвітини при цьому у більшості розташовані спіралью (у магнолії, лілії, купальниці). Для оцвітини з одним колом, як у лободи чи в'яза, властивий *монохламідний* тип квітки.



Мал. 156. Квітки з простою оцвітиною:

а — іїичкоподібна оцвітїна квітки зірочок; б — проста віночкоподібна
 її іїїмі сокирок, в — проста чашечкоподібна оцвітїна кпїтки буряків.

їїїткї голї, безпокрївнї, це — *ахламїдний* тип квітої;
 и и > и.-, образкїв) (мал. 157).

шил неїстотна частїна квітки. Якщо її немає, то квіт-
 ї їїчшїї не втрачає.

її нукають двостатевї, рїзностатевї і стерильнї. У двоста-
 ї.-їкж (дзвонїковї, злаковї, жовтецевї) розвиваються ти-

• іїїючка (маточкї), у рїзностатевих квіток — або тичин
 її тчкл. Тичинковї квітки ще називають чоловїчими, ма-

міючпми. Якщо чоловїчі й жїночі квітки знаходяться
 і їїп-їїїї, такї рослини називають *однoдомними* (кукуру

її. лїщина, вїльха, дуб, бук, гарбуз). У двoдомних рос-

• чїї . екземплярах формуються чоловїчі квітки, па інших-

б

в



Мал. 157. Квітки без оцвітїни:

їїї.-: образкїв; б — двостатєва ясєна; в, г — однoстатєва єрби
 • • іїїїчпа; Г — маточкова); ; — покрївний лїсток; 2 — нектарний.

жіночі. Представниками цієї групи рослин є коноплі, тополя, верби та ін.

Стерильні квітки зустрічаються у багатьох представників родини айстрових і жимолостевих. Наприклад, у соняшника, королиці основну масу в кошику займають трубчасті квітки. Крайони ж стерильні, вони не дають плодів, їх називають *несправжніми* язичковими квітками, вони забарвлені і виконують функцію приваблювання комах для запилення.

Частини квітки розташовані по-різному. В одних випадках зони розташовані по спіралі, наприклад в адонісу, чемерник». Такі квітки називають *ациклічними*, або *спіральними*. В інших-оцвітина закладається колами, а тичинки і маточка (маточки) по спіралі (у калужниці, купальниці, магнолії та ін.). Такі квітки називають *геміциклічними*, "або *напівколовими*.

У більшості рослин елементи квіток закладаються по колах, і їх називають *циклічними*. Кількість циклів може бути від одного до кількох. У голих одностатевих квіток лише одне коло розташування. Однак у більшості випадків квітки бувають чотири- або п'ятиколові. У чотириколових квіток кільця на квітколожі розташовані так: два кільця оцвітини, одне кільце тичинок і одне кільце маточок. У п'ятиколових додається ще одне кільце тичинок. Однак кільце може бути багато, до 15 і більше.

Інкули кола надто розсуюються внаслідок розростання квітколожа. Наприклад, у шолудивника квітколоже розростається між оцвітиною і тичинками, у каперців—між тичинками і маточкою, його називають *гінофором* (від гр. *gune* — жінка, *phoios* — несучий), а в шолудивника — *андрогінофором* (від гр. *aghos* — чоловік, *gune* — жінка, *phogos* — несучий).

Члени квітки бувають вільними, не зрослими з іншими елементами (членами). У багатьох випадках вони зростаються як між собою в одному колі, так і між колами. Найчастіше по колу (по тангенсу) зростаються чашолистки, пелюстки, плодолистки і рідше — тичинки (у айстрових). Зростання різних кіл спостерігається у синяка, де тичинки приростають до пелюсток. В орхідних тичинки зростаються з маточками, а у квіток з нижньою зав'яззю з'єднуються всі її члени в квіткову трубку (у яблуні, груші, айви).

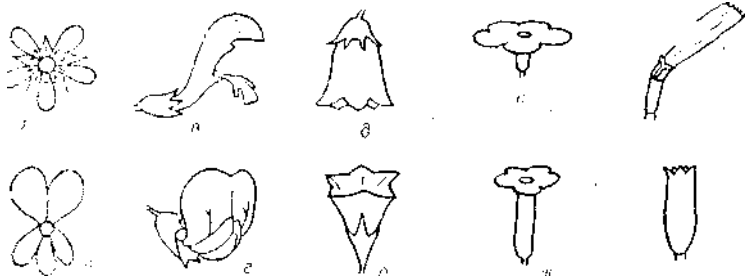
Чашечка

Чашечка (*calyx*;—нижня частина квітки, яка складається з *листочків* (чашолистіків). У більшості випадків листочки зеленого забарвлення, але бувають яскраво забарвлені і нагадують віночок. Наприклад, орлики, фізаліс мають добре розвинену віночкоподібну чашечку, яка відрізняється від віночка лише своєю формою і розташуванням. Такий самий тип чашечки мають че-

і.і;іс сіло болотяне. Однак у них чашечка виконує фун-
 >л'4іііо чашолистки бувають шилоподібні, ланцетні, три-
 і; • Кількість чашолисток у квітці різна і залежить від
 і м.і. Вони зростаються між собою або бувають вільні.
 . гчшадку чашечку називають /врослолистою, у друго-
 нціолистою. Чашолистки зростаються по-різному. Як-
 , міс гаються лише своїми основами, то чашечку назива-
 • • • пію. У роздільній чашечки зростання відбувається
 > пі половини, а в лопатевої — чашолистки зростаються
 ії"пії їхньої довжини. Четверту різновидність чашечки
 • і ;\бчастою, і вона складається майже з повністю зрос-
 - іи'іКІВ.
 • і<чки в деяких рослин, наприклад мальвових, розвн-
 і. і'іаіпа. Вона утворюється з приквітників, а в перстача
 : іпнілистків.
 і ірісто чашечка буває правильною, або актиноморфною
 можна провести кілька площин симетрії), і неправиль-
 "" • іпрфпою) — з одною лінією симетрії.
 ії чашечки значна. Вона захищає внутрішні частини квіт-
 іVіона від дії несприятливих умов. Поряд з цією основ-
 • ч пню у деяких рослин чашечка, змінюючись, може вико-
 ;' акцію поширення плодів {наприклад, у череди утворю-
 ч.броні щетинки; чубок — у кульбаби; у фізалісу
 • " • ;\нається). Інколи чашечка яскраво забарвлюється і
 і.чїїодібною. У такому стані вона замінює віночок, де
 ' - іпшпепий.
 ч оді зустрічається багато видів рослин з родини селеро-
 ччші.х), валеріанових, складноцвітих, які мають редуко-
 • іісіМ абортвану чашечку.
 чч' філогенезу чашолистки листового походження, ос-
 чи чдебільшого виконують не лише покривну, а і їфоіо
 "\ (трофічну) функцію. Це й зумовлює їх анатомічну
 /Ік і в листків, у них розвинена хлоренхіма, будова
 и и ч аналогічна листкам, кількість провідних пучків
 ч.іічочистка збігаються. Прикладом переходу від вегета-
 іі іі чі до чашолисток є півонія, в якій нижче чашечки
 ч 4їНі зближених листки із спрощеними листовими
 ії що нагадують чашолистки. Такі ж перехідні фор-
 іи ч чашолисток можна спостерігати і в зимолоубки.

Віночок

•••; і, пашований за чашечкою і утворює наступне коло
 • і' ітипи. Характерним для віночка є яскраве забарвлен-
 чії, тому він помітний здалеку. Такої особливості ві-



Мал. 158. Форми оцвітини і віночка:

а — правильна (актиноморфна); б — неправильна (зигоморфна); а — двогубий; д — мегалікоподібний; д — дзвоникуватий; е — лійкоподібний; е — КОЛГ-СОПОДШНИЙ; ж — цвяхоподібний; з — язичковий; и — трубчастий.

ючок набув у процесі історичного розвитку, що й сприяло википанню ним відповідних функцій, пов'язаних з запиленням комахами.

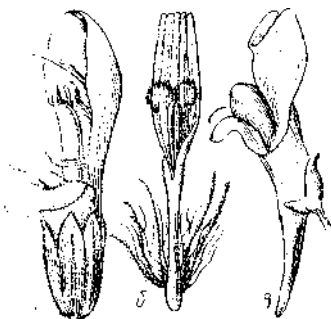
Складові частини віночка (пелюстки) бувають вільними або зрослими між собою. У першому випадку віночок називають роїдільнопелюстковим, у другому — зрослопелюстковим, або спайно пелюстковим (мал. 158).

Пелюстки роздільнопелюсткового віночка бувають сидячими, як у жовтецевих, або з нігтикком, як у гвоздичних, хрестоцвітних.

За характером розчленування розпізнають дві форми пелюсток — цілісні й розчленовані. З розчленованих виділяють зубчасті; розчленуванням у напрямку поперечної осі пелюстки. Якщо воно проходить перпендикулярно до її поверхні, тоді на межі нігтика і пластинки часто утворюються вирости і можуть розвивати додатковий віночок — прівіночок, або коронку,

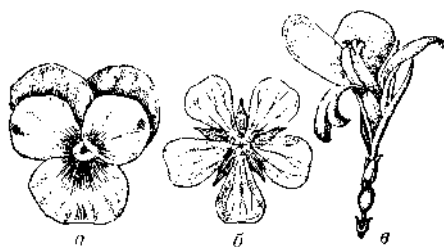
Зрослопелюстковість в еволюційному відношенні більш молодша ознака і є вторинною, бо стародавні квіткові рослини мали роздільнопелюсткові віночки (жовтецеві, магнолієві). Зрослопелюстковий віночок складається з двох частин. Нижню, звужену частину його називають трубкою, а верхню — відгином. У місцях переходу трубки у відгін утворюється зів, інколи з лусочко- або зубчикоподібними придатками. Тут формується коронка. Однак по завжди в зрослопелюсткових віночків видно такі деталі. Ісколн зрослопелюсткові віночки набувають особливої форми, наприклад колесо-, лійко-, дзвонико-, блюдцеподібної та інших форм (мал. 159),

Віночок має відповідну симетричність. Він буває *полісиметричним*, або *актиноморфним*, тобто з кількома площинами симетрії. Актиноморфний віночок у жовтецю, вербозілля, тююну, березки, соняшника, бузку.



Зрослопелюсткові зігоморфні
ВІНОЧКИ.

і убий (шавлії): б — язичковий (тау-
мму); s — шпористий (льонку).



Мал. 160. Симетричність квіток:

а — зігоморфна; б — ак-пшоморфші; п —
асиметрична,

іі'упій тип віночка представлений *моносиметричністю*, тобто з
" III ію площиною симетрії (зігоморфний). Зігоморфні віночки ма-
"•п. І;КІ рослини, як шавлія, тау-сагиз, кульбаба, льонку (мал.
іі"'і Нарешті, виділяють ще асиметричний віночок, крізь вісь яко-
"• можна провести жодної площини симетрії (у канни і валері-

'- і;>кість пелюсток у квітці неоднакова і залежить від виду
іі. (іі. (~ квіткі із занадто збільшеною кількістю їх. Зустрічають-
• і нони у троянди, півонії та ін. Такі квіткі називають махровими
(...чийми). Прояв махровості залежить від кількох причин. В од-
ин \ випадках тичинки перетворюються на пелюстки, інколи на
п • юліїстки. У фуксії махровість зумовлена розщепленням пе-
....юк, а в гвоздики через розчленування тичинок з перетворенням
і і іпюстки.

Чтице махровості використовують у квітництві, воно є резуль-
І і им штучного відбору. З біологічної точки зору розглядається як
•"-іма з відхиленням від нормальної будови рослини (вироджува-
.. іі.).

>\ будовою і походженням пелюстки істотно відрізняються від
п.шетків, вони озброєні лише одним провідним пучком, розмі-
рі і і,ся на одній спіралі з тичинками. Вважають, що у більшості
і . ліків пелюстки — це стерильні тичинки, які втратили функцію
• >ноіюання пилку і, набувши різнобарвності, змінили свої функ-
и Чанше переходу тичинок у пелюстки можна спостерігати у мах-
\ квіток (у троянди, маку, латаття білого та інших рослин).

Андроцей

Андроцей (androceum) — сукупність тичинок (мікроспоролистків) квітки, що служать для утворення пилинок, а з них спермії, які при заплідненні несуть ознаки чоловічої статі.

Тичинки бувають вільними або зрослими між собою, утворюючи трубочку. Зрослотичинковий андроцей називають *однобрітнім* (в аморфи, кислиці). Якщо у квітці зростається лише частина тичинок, а інші залишаються вільними, то такий андроцей називають *дв'обратнім* (у більшості бобових). Тичинки розміщуються одна за одною в кількох рядах. У деяких рослин, наприклад у мальвових, вони розщеплюються, і їх стає більше, ніж зароджувалося в апексі.

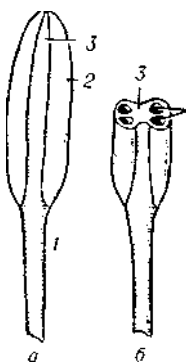
Кожна типова тичинка складається з тичинкової нитки, в'язальця і пиляка (мал. 161). Інколи тичинкової нитки немає, тоді пиляк називають сидячим.

Тичинкові нитки мають різну довжину. На поперечному зрізі вони бувають округлими, овальними або сплюснутими у вигляді стрічки. В основі нитки часто розвиваються придатки у вигляді виростів, волосків, які є видовою ознакою. Тичинкова нитка зовні вкрита епідермою.

У більшості рослин тичинкові нитки нерозгалужені (шипшина, злаки та ін.). Однак зустрічаються і розгалужені, внаслідок чого утворюються складні тичинки. Зустрічаються вони у берези, ліщини, рицини.

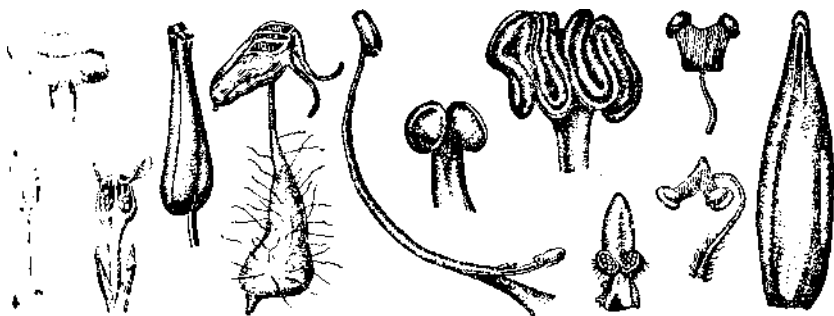
Роль тичинкової нитки у квітці зводиться до винесення пиляка за межі квітки, чим і забезпечується краще розсівання пилку. Крім того, по тичинковій нитці проходить судинно-волокнистий пучок, який підводить поживні речовини і воду до пиляка.

Формування і розвиток пилинок відбувається у пиляку. Найчастіше пиляк складається з двох половинок, в свою чергу, кожна половинка має два пилкових гнізда (пилкових мішечки), їх можна гомолізувати з мікроспорангіями. Кількість гнізд у пиляку чотири й менше чотирьох. Таке зменшення залежить від різних причин. Наприклад, в орхідних гнізда кожної половинки зливаються і вони стають одногніздніми. Одногніздість пиляків у мальвових зумовлена розгалуженням тичинок. Однак пиляки бувають багатогніздними, як в омели, цирцеї і багатьох мімизих. Причини багатогніздісті спрочиняються тим, що в нормально розвинутих чотирьох гніздах не всі клітини археспоріальної тканини пилку користуються на утворення пилку, і тому в кож



Мал. 161. Будова тичинки (схема дана з двох боків):

а — тичинка; б — поперечний зріз пиляка; 1 — нитка тичинки; 2 — пиляк; 3 — в'язальця; 4 — гнізда пиляка.



Л 1,чл. 1G2. Різні форми тичинок.

...и залишаються частини безплідної тканини, з якої утво-
 . ч нпугрішпьюгнізді перегородки.

і- н 'М-П\ рослин частина тичинок недорозвинена і представлена
 . . . тиковими нитками. їх називають *стамінодіями*. Інколи в
 . . . і\ розвиваються нектарні залозки і тоді стамінодії вико-
 і Г', пкції нектарників.

> •• пики у квітці розвиваються вільно, не зростаючись одна з
 і лакові, жовтецеві) або зростаючись між собою. Зростан-
 ні, П,ся по-різному. В одних рослин зростаються лише нит-
 ки, (звіробійні, бобові), в інших зростаються (склеюються) в
 і. г'кп, наприклад в айстрових (складноцвітих), а в пред-
 . . . и; родини гарбузових зростання поширюється па тичинко-
 " • • - її і пиляки. Найчастіше тичинки зростаються у рослин
 к'пелюстковим віночком або простою зрослолистою оц-
 її і і и іп ічинкової нитки прикріплюється нерухомо. Однак
 Г'"спін, як лілії, злаки, біла глуха кропива та іи., пиляк
 , • 'і.ся За формою тичинки досить різноманітні (мал. 102).
 і п'пнж, характер прикріплення пиляків, їх розкривання
 . . . і, а також інші утворення — досить важлива видова

1 . П.П у квітці розташовані кільчасто, інколи по спіралі. Як-
 ііііі.н н квітці неоднакові, то вони розташовані кільцями
 П і, в свиріпи дві тичинки коротші, а чотири довші). Вони
 і пі двома кільцями, і за формулою андроцей позначають
 !• . іпроцею гороху з 10 тичинок дев'ять зростаються, одна
 • . і" о будова андроцею матиме вигляд $A_4+5)+i-$ У магнолії,
 і " її ііініх тичинки розташовані по спіралі.

' п. і вчинок у квітці дорівнює кількості оцвітини або в
 ' • ' і • перевищує кількість її членів. Є квітки з однією тич-
 н .ній), з двома (бузок) і багатьма (жовтець). Інколи
 " пшінок у квітці досягає кількохсот.

Функції тичинок не лише утворення пилку. Інколи вони яскраво забарвлюються і виконують функцію приваблювання комах, особливо у тих рослин, віночок яких слабо розвинений (справжні акації, мімози, евкаліпти та ін.).

Розвиток тичинок в історичному плані відбувався шляхом редукції та спеціалізації мікроспорофілів голонасінних, які були предками покритонасінних. На перших етапах розвитку, як вважають, тичинки були листкової форми без диференціації на тичинкову нитку, зв'язник і пиляки. У деяких сучасних багатоплідникових така форма зберігається. Особливо яскраво це виражено у дерев'янистої рослини дегенерії (*Degeneria vitiensis*), яка зростає на одному з островів Фіджі. Квітки у неї багатотичинкові, листкоподібної форми, з парними мікроспорангіями.

Диференціація пиляка па тичинкову нитку, зв'язник і пиляк відбувалася пізніше, на більш високому етапі еволюційного розвитку.

Гінецей

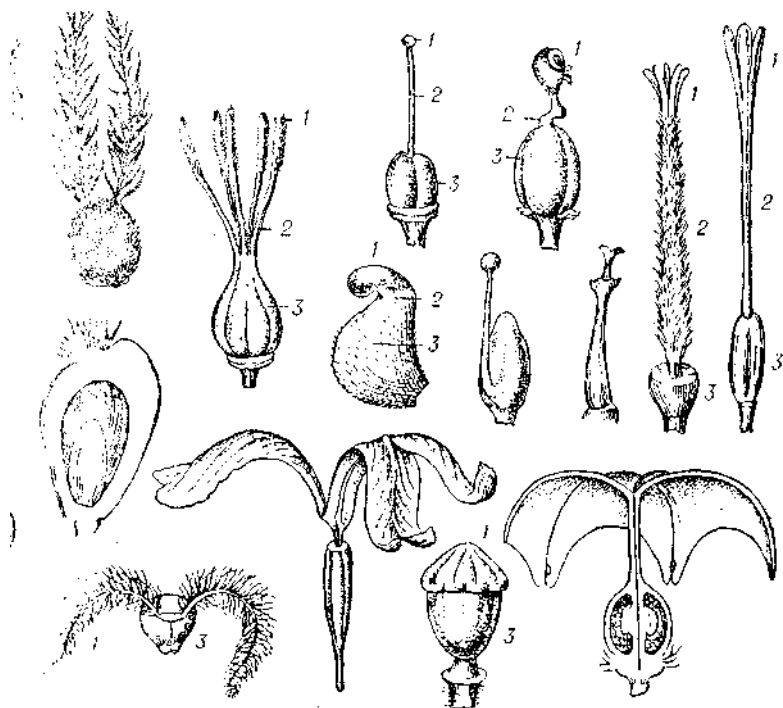
Сукупність плодолистків, або мегаспорофілів, що розвиваються в квітці, називають *гінецеєм*. Гінецей розташований у центральній частині квітки. Плодолистки у багатьох випадках подібні до веіс тативних листків. Така подібність доводиться тим, що за формою і характером росту вони нагадують згорнутий листок, маючи придиhi і мезофіл. Крім того, в деяких випадках на початку розвитку плодолистки не зростаються своїми краями (у деяких бобових), і в такому стані вони подібні до зачаткових листків, зрощення їх відбувається пізніше.

Таким чином, подібність листків і плодолистків має місце, насправді вони походять від листових органів, одночасно не є їх метаморфозами. Походження плодолистків пов'язане з мегаспорофілами давніх голонасінних. Початок цим голонасінним дали папоротеподібні, у яких з недиференційованих листових органів розвинулися і листки, і мегаспорофіли. Отже, подібність їх пов'язана з давнім коренем походження.

Інколи з плодолистків розвиваються листкоподібні форми. Плодолистки відіграють одну з істотних ролей в житті покритонасінних рослин, вони утворюють маточку. У маточці формуються насінні зачатки, які пізніше перетворюються на насіння. Таким чином, маточка є сховищем для насінних зачатків, вона прикриває їх від дії несприятливих умов.

У маточці виділяються такі частини: 1) нижня розширена частина — зав'язь з насінними зачатками; 2) стовпчик, який бере участь у винесенні приймочок; 3) приймочки, які пристосовані для вловлювання пилку.

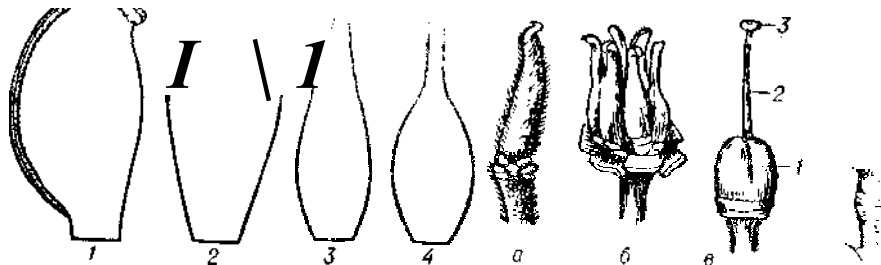
Форми маточок досить різноманітні (мал. 163). Це характерні



Мал. 163. Різні форми маточок:
 / — приймочка; 2 — стовпчик; 3 — зав'язь.

її іл л ми під розвивається лише одна маточка, але бува- і П.Ч.І • ічкові квітки. Залежно від того, з скількох плодо- і они). зся маточка і як вона зростається, будова гіне- '•іі.ікті в квітці одна маточка, утворена одним плодо- І" І;ІЧШІІ гінецей називають простим, апокарпним (бобові). и.і-. розвивається дві і більше маточок, називають і . . . ; і і «маточковими, або складним апокарпним гінецеєм. ;"•>'; вони у магнолії, жовтецю, малини та ін.

•••тн апокарпного гінецею розпочинається від неповного ір.Гш плодолистків, наприклад, у дегенерії. У квітках •• і" |н) ;і'П!ається лише по одному плодолистку без стовп- • ііч) • приймочок. Подібну форму гінецею мають деякі ШПЧ • <•! краї плодолистків повністю не зрослися, але мі.к.чи Ш.П.Ш щільно. Гх роз'єднують епідермальні шари. 'чтимся пізніше, епідерма, що роз'єднувала краї пло- і пин. .і. і залишився лише черевний шов.



»Дал. 164. Стадії еволюції плодо-
цстка від примітивного типу (1) до
дЦіалізованого типу з різко вира-
женим стилодієм і головчастою прий-
мочкою (4); 2 і 3 — проміжні стадії.

Мал. 165. Гінецей:

a — апокарпійний одночленний (сокирок); *б*
апокарпійний багаточленний (сусак-л). *в, г*
ценокарпійний (синкарпійний) (в — тютюну, *г*
маку); 1 — зав'язь; 2 — стовпчик; 3 — при-
мочка.

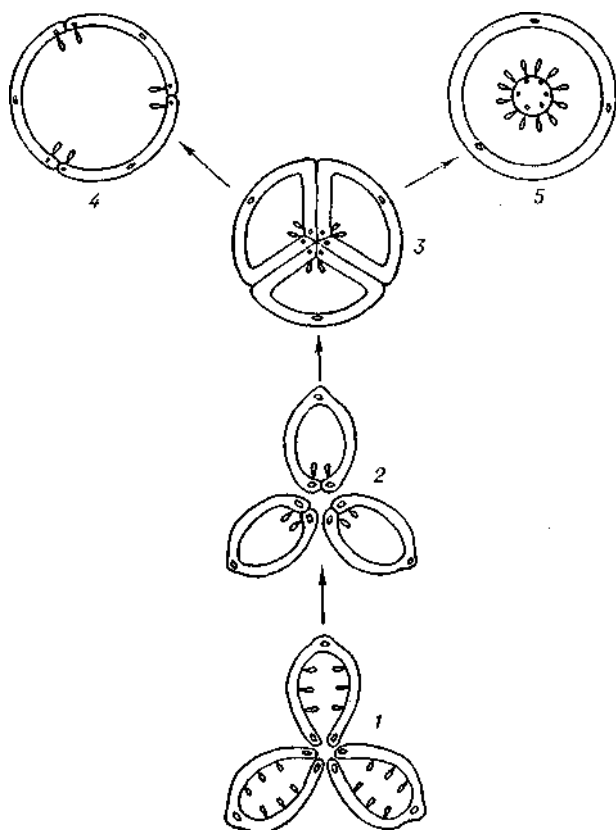
За характером розташування приймочок теж можна бачити пе-
рехід від примітивних форм гінецею до високоорганізованпх. У при-
мітивного типу приймочки на плодолистках розташовані у низхід-
ному напрямку, вони не мають стовпчиків (у дегенерії, жовтецю)
(мал. 164). Високого рівня досяг апокарпійний гінецей з закритими
плодолистками та диференціацією на зав'язь, стовпчик і головчас-
ту приймочку.

У процесі дальшої еволюції плодолистки складного апокарпно-
го гінецею почали зростатися і утворили одну маточку. Зрощення
плодолистків відбувалося знизу вгору. В одних рослин воно охоп-
ює лише зав'язі, як у льону, ревеня, гвоздичних, в інших поши-
рюється на зав'язі і стовпчики (айстрові, губоцвіті, півникові то-
ідо). Зстрічаються рослини з повністю зрослими плодолистками
(Мал.165).

Зростання плодолистків зумовило утворення *ценокарпного* гі-
нецею. За характером зростання можна простежити шляхи еволю-
ційного процесу *ценокарпії*. Виділяють такі етапи розвитку цено-
карпного гінецею:

1—синкарпний (від гр. *syn* — разом, *karpos*—плід), у якого
плодолистки, зростаючись до середини зав'язі, зростаються свої-
ми поверхнями, утворюючи справжні перегородки, за такої архі-
тектоніки зав'язь поділена на камери (гнізда); кількість камер
відповідає кількості плодолистків гінецею. Бувають випадки, коли
такий збіг порушується. Наприклад, коробочка в льону утворюєть-
ся п'ятьма плодолистками, але в коробочці 10 гнізд. У цьому разі
кожна з п'яти камер ділиться ще напівперегородкою за рахунок
стінки плодолистка, таку перегородку називають несправжньою.

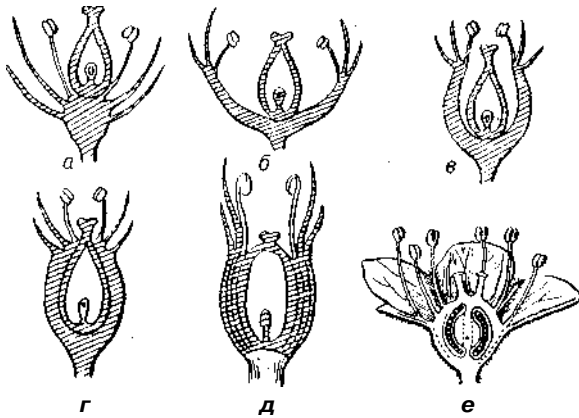
2 — паракарпний (від гр. *para* — біля, поряд, *carpos* — плід)
гінецей представлений одностовпчовою зав'яззю, утвореною кількома



Мал. 166. Схема еволюції основних типів гiнцею:
 1. Г — апокарпний; 3 — синкарпний; 4 — паракарпний;
 5 — лізікарпний.

плодолистками. Плодолистки зростаються не всередині зав'язі, а на її периферії. Цей тип гiнцею з'явився пізніше синкарпного. Такі гiнцеї мають злакові, вербові, фіалки, агрус, смородина, складноцвіті (мал. 166).

3 — лізікарпний (від гр. *lysis* — розчинення, *karpus* — плід) гiнцеї у процесі свого розвитку спочатку має справжні перегородки в зав'язі, але пізніше вони зникають і зав'язь стає одногніздою. При цьому в центрі зав'язі зберігається колонка, яка утворюється за рахунок зростання країв плодолистків. Інколи в її формуванні бере участь квітколоже. Така будова гiнцею зустрічається в первоцвітах, гречкових, деяких гвоздичних та ін.



Мал. 167. Положення зав'язі в квітці:

а — верхня зав'язь, квітка лідматочкова; б і в — верхня (або середня) зав'язь, квітки «оломаточкові»; г — нижня зав'язь, утворена квітколожем і плодолистками; д — нижня зав'язь, утворена плодолистками, оцвітиную і тичинками; е — напівнижня зав'язь, квітка надматочкова.

Зав'язь у квітці порівняно з іншими її частинами може займати різне положення. Виділяють верхню, середню, нижню і напівнижню зав'язь (мал. 167).

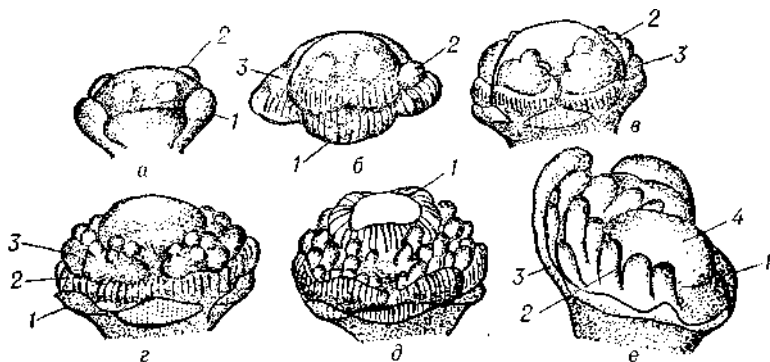
Якщо зав'язь вільно сидить на квітколожі, а всі інші частини квітки розташовані нижче, то вона буде верхньою. Квітки, що мають верхню зав'язь, називають підматочковими. Зустрічаються вони в жовтецю, таволги, гороху, злаків. Прикладом квітки з середньою зав'яззю є шипшина, вишня, слива, персик та інші рослини. У них зав'язь сидить на дні угнутого глечикоподібного утворення, яке розвивається за рахунок квітколожя, інколи у формуванні його бере участь ще й зросла нижня частина оцвітини і тичинок (у вишні). У зв'язку з тим що стінки середньої зав'язі не зростаються з іншими частинами квітки і вона сидить вільно, така зав'язь є різновидністю верхньої зав'язі.

Нижня зав'язь формується тоді, коли чашолистки, пелюстки, тичинки і, рідше, квітколоже зростаються з її стінками, а незросла частина їх розташована зверху зав'язі і займає верхнє положення в квітці, квітку називають *надматочковою*. Надматочкову зав'язь мають квітки яблуні, груші, айви соняшника кульбаби тощо.

Напівнижньою називають таку зав'язь, у якої стінки зав'язі з іншими членами квітки зрослися лише до половини її висоти, як у бузку, жимолості, ломикаменевих.

Положення зав'язі у квітці є спадково сталою ознакою виду.

Етапи розвитку елементів квітки з'ясував Галенкін. Він звертав увагу на формування актиноморфної і зигоморфної квітки (мал.



Мал. 168. Розвиток квітки (за Галенкіним):

а-д — послідовні етапи формування актиноморфної квітки в брунці; е — розвиток энгіморфної квітки; 1 — чашечка; 2 — тичинки; 3 — пелюстки віночка; 4 — маточка.

168). Він виявляв відповідну закономірність в розміщенні кіл квітки: члени кожного кола закладаються в проміжках між членами сусідніх кіл подібно до розташування мутовчастих листків на пагоні.

Плацентація

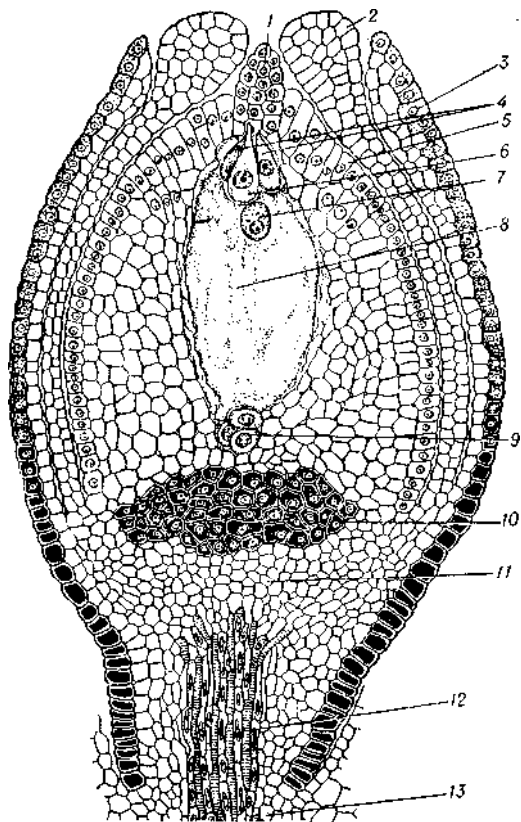
Зав'язь не тільки прикриває своїми стінками насінні зачатки, а й забезпечує їх поживними речовинами. Поживні елементи надходять до насінних зачатків крізь плаценти, що розвиваються на внутрішньому боці зав'язі.

Насінні зачатки формуються за рахунок клітин дерматогену, перифлем стінок зав'язі.

Будова насінного зачатка покритонасінних дещо подібна до голонасінних. Головну масу його становить нуцелус, або мегаспорангій, і покрив (мал. 169). У нуцелусі формується зародковий мішок, або мегаспора. Мегаспорангій прикриває і живить мегаспору з її внутрішніми структурами.

Покриви, або інтегументи, захишають нуцелус від пошкоджень. Інтегументів буває один (пасльонові) або два для більшості однодольних і роздільнопелюсткових дводольних. У деяких рослин (санталових, омелових та ін.) насінні зачатки не вкриті, голі.

В основі нуцелуса багатьох покритонасінних формується багатоклітинна тканина — гіпостаза (від гр. *hipo* — під, *stasis* — стан). Роль цієї тканини остаточно не з'ясована. Одні дослідники стверджують, що гіпостаза виконує бар'єрну функцію, перешкоджаючи розростанню зародкового мішка вниз до базальної частини нуцелуса. Інші ж цій тканині приписують роль поживного субстра-



Мал. 169. Ортотропний насінний зачаток у гірчака:

1 — обтуратор; 2 — внутрішній інтегумент; 3 — зовнішній інтегумент; 4 — синергіди; 5 — нуцелус; 6 — яйцеклітина; 7 — вторинне ядро; 8 — зародковий мішок; 9 — антиподи; 10 — гіосгаза; // халаза- 12 — провідний пучок; 13 — Фунікулус.

ту для живлення зародкового мішка (вона утримує запасні поживні речовини і ферменти).

До інших утворень нуцелуса належать *обтуратори* (від лат. obturare — закупорювати). Це своєрідні утворення, які складаються з сосків або ділянок тканини. Вони розвиваються над нуцелусом, заходячи у мікроніліс. Їх роль пов'язана з забезпеченням більш успішного проходження пилкової трубочки. Обтуратори можуть виникати з ніжки насінного зачатка, з внутрішнього інтегумента або внутрішньої стінки зав'язі. Функціонують вони недовго, після запліднення зникають.

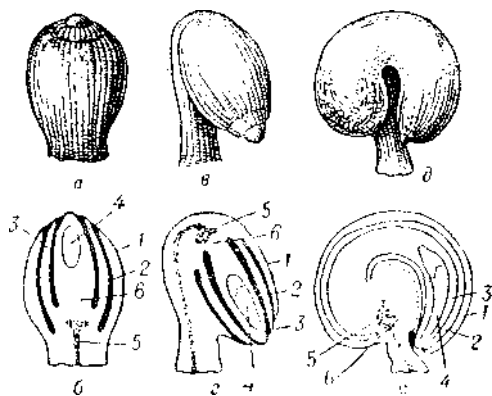
На насініні бруслини медунки, копитняку, чистотілу та інших рослин утворюються м'ясисті вирости — *арилуси* (від лат. arillus — мантія). Завдяки арилусам насіння і плоди поширюються з участю комах. Арилуси можуть виникати також і па насінних зачатках. В арилусах містяться поживні

речовини, якими живляться комахи. Рослини, що розмножуються мурашками, називаються *міркекохорними* (від гр. *myrmex* — мурашка, *charia* — поширення).

Насінний зачаток сидить на ніжці, якою мегаспорангій прикріплюється до плаценти. У нижній частині насінного зачатка знаходиться також рубчик, його добре видно на насініні. Рубчиком мегаспорангій з'єднується з його ніжкою.

За напрямком росту насінні зачатки бувають *прямі*, або *атропні* (від гр. *atropos* — заперечення, *tropos* — поворот), зігнуті, або *кампи-*

/іотропні (від гр. kamulos • — зігнутий, gaгros — поворот); *обернені, зворотні, або анатропні* (від гр. ana — вгору, tropos — поворот) (мал. 170). Прямі мегаспорангії під час росту розвиваються рівномірно, у них мікропіле розташоване на супротивному боці насінної ніжки. Є вони в гречки, кропиви, перцю та ін. Зігнутість насінних зачатків зумовлюється тим, що один з боків їх росте сильніше, внаслідок чого вони згинаються. Причому такий ріст поширюється на нуцелус і інтегументи. Мікропіле у таких мегаспорангіях знаходиться біля халази (гвоздичні, лободові, деякі хрестоцвіті). У більшості випадків формуються обернені насінні зачатки. Тут нерівномірність росту поширюється лише на нижню частину їх, і вона завертається в ділянці рубчика. У такому разі кожен насінний зачаток стає перевернутим, прилягаючи одним боком до насінної ніжки, інколи зростається з нею інтегументами.



Мал. 170. Різні типи насінних зачатків (схема):

a, б — прямий (атропний); *в, г* — обернений (анатропний); *д, е* — зігнутий (камплотропний); *а, в, д* — зовнішній вигляд; *б, г, е* — насінні зачатки в розрізі; 1 — зовнішній інтегумент; 2 — внутрішній інтегумент; 3 — нуцелус; 4 — зародковий мішок; 5 — провідний пучок; 6 — халаза.

Кількість насінних зачатків у зав'язі різних рослин досить коливається — від одного до багатьох тисяч.

Розрізняють кілька типів плацентації:

а) *присінна, або парієтальна* (від лат. parietalis — пристінний), *плацентація* розвивається на внутрішніх стінках зав'язі паракарпного гінцею у місяць, де плодолистки зростаються своїми краями. Такий тип плацентації мають фіалкові, злакові, айстрові (складноцвіті), ломикаменеві, вербові, абсолютна більшість орхідних тощо. Своєрідну будову гінцею мають хрестоцвіті. У них зав'язь двогнізда. Двогніздість утворилася за рахунок несправжньої перегородки, справжніх перегородок немає. Тому форма гінцею паракарпна, а плацентація парієтальна. Вважають, що гінцею бобових має пристінні плаценти;

б) *центральна, або центрально-кутова, плацентація* зустрічається в рослин з синкарпним гінцеєм (у лілійних, дзвоникових, пасльонових, льонових та ін.). Плаценти розташовані на загорнутих внутрішніх кутах плодолистків;

в) *несправжньо-осьова, або колончаста, плацентація* спостері-

гається у квітках з одногіздою зав'яззю, з dna якої піднімається колончаста плацента. Представниками цієї групи рослин з осьовими плацентами є гречкові, первоцвіті, кермекові, гвоздичні та деякі інші.

Формули і діаграми квіток

Будову квітки позначають відповідними формулами і діаграмами. Для формул застосовують різні умовні позначення, а також літерну і числову символіку. У формулі прийнято спочатку позначати симетричність квітки. Здебільшого її визначають за формою віночка (у квіток з подвійною оцвітиною) або за простою оцвітиною. Спіральну квітку позначають формою спіралі @ .актиноморфну, або правильну,— зірочкою * або кружечком з хрестиком © , двосиметричну — стрілочками навхрест X • асиметричну — ламаною стрілочкою Д , зигоморфну'—стрілочкою, спрямованою вниз| або вгору f, інколи лінією з двома крапками .|' . Елементи квітки позначають літерною символікою. Чашечку позначають літерою К—Kalyx (від нім. Keleh — чашечка, від лат. calyx — чашечка) або Са — Calyx, віночок прийняв символ Со—Corolla, просту оцвітину позначають літерою Р — Perigonium (від гр. peri — кругом, gonium — коліно); сукупність тичинок — А (Androeceum), сукупність плодолистків квітки — L (Lynoecium).

Числова символіка показує кількість однорідних елементів квітки, а якщо вони розташовані кількома колами, то ставлять значок -J-, вільні або зрослі позначають дужками.

Положення зав'язі позначають рискою знизу або зверху числа, яке ставлять праворуч біля гінецею. Якщо рисочка буде знизу, під числом, значить зав'язь верхня, і, навпаки, верхня рисочка над числом показує нижнє положення зав'язі.

Залежно від наявності статі у квітці — тичинок чи маточки (маточок) позначки будуть такі: одностатеву жіночу квітку позначають астрономічним значком планети Вепери 2 . чоловіку одностатеву значком Марса 6' .

Формули деяких квіток

Жовтець: * CasCsAooGoo

Свиріпа: X Ca2+2C4A2!4G^2)

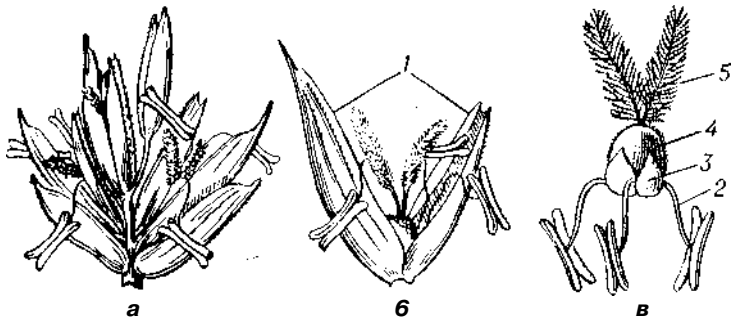
Півники: * Pз+зAz+oG^j

Цикорій: f Ca,C(5)A(5)C-^,

<? PoAzCo

Осока волосиста

5 PoAoG(3,



Мал. 171. Будова л'ростого колоска і квітки пшениці:

а — простий чотириквітковий колосок пшениці; б — окрема його квітка; в — квітка без квіткових лусок; 1 — квіткові луски; 2 — тичинки; 3 — лодикули; 4 — зав'язь маточки; 5 — перисті прийомочки маточки.

Діаграма квітки — схематична проекція її членів на площину, яка проходить перпендикулярно до осі квітки. За діаграмою можна одержати більш детальну інформацію про будову квітки порівняно з формулою. Однак діаграма не показує положення зав'язі у квітці, а це важливий показник при визначенні виду рослини, за діаграмою не можна визначити спіральне розташування елементів квітки тощо. У зв'язку з цим доцільно користуватися і формулою, і діаграмою, які доповнюють одна одну.

Своєрідну будову квіток мають злакові. Вони бувають одно- і двостатеві, розвиваються у колосках. Кожна квітка має дві квіткові луски: нижню і верхню (верхня — з двома кілями). В основі квітки на місці редукованої оцвітини знаходяться дві плівочки — лодикули (lodiculae), тичинок 2—3 і більше, маточка утворюється двома-трьома плодолистками (мал. 171).

Утворення нектарників

Нектарники формуються у квітках комахозапильних рослин.

Форма нектарників різноманітна, інколи вони нагадують якісь химери. Наприклад, в аконіту (*Aconitum napellus*) нектарники дивовижної форми, у сокирок (*Delphinium consolida*) вони представлені шпорками. Для чорнушки характерною формою нектарника (*Nigella damascena*) є пластинка (подібна до пелюстки), з нектарною ямкою в її основі. У капустяних, або хрестоцвітних, форма нектарників нагадує кільцевий валик, інколи вони мають вигляд горбочків. Нектарники добре розвинуті у реzedи, гречки та інших рослин.

Нектарники продукують солодку рідину—нектар, до складу якого входять сахароза, глюкоза, фруктоза, вітаміни та інші речо-

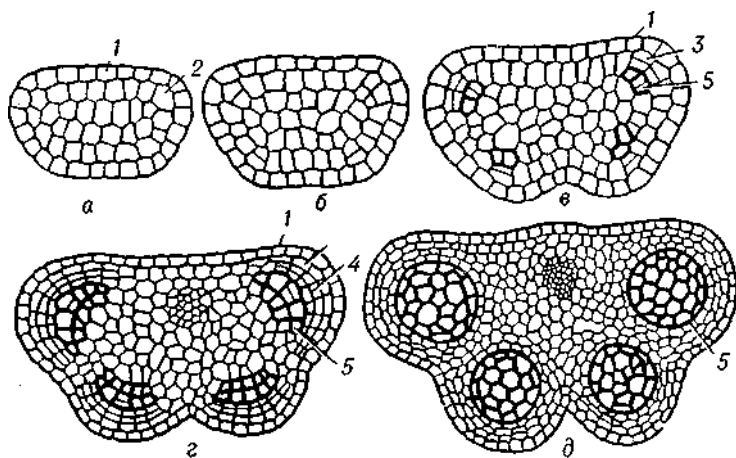
вини. Він має приємний запах і цим приваблює комах-запилювачів. Спостерігається відповідна спеціалізація комах до рослин. Наприклад, джмелі запилюють шавлію, бджоли — гречку і т. ін. Жуки і мухи, яких вважають неспеціалізованими запилювачами, запилюють ті квітки, які неприємно пахнуть.

Форми нектарників та їх розташування у квітці є видовою ознакою.

Мікроспорогенез і мікрогаметогенез

Мікроспорогенез — утворення мікроспор у пилкових гніздах. Мікрогаметогенез — проростання мікроспор і утворення чоловічого гаметофіту — пилинки.

Процес формування пилку пов'язаний з досить складним підготовчим періодом. Спочатку у пиляка можна виділити лише два шари клітин: зовнішній шар — епідерму і внутрішній — субепідермальний з однорідними клітинами. На ранніх стадіях розвитку пиляка в субепідермальній його тканині закладаються пилкові гнізда (мікроспорангії). Спочатку в місцях майбутніх чотирьох гнізд (якщо пиляк чотиригніздий) закладається по одній збільшеній клітині (мал. 172). Потім кожна з цих клітин ділиться тангентальною перегородкою на дві. З клітини, що відчленувалася дозовні, шляхом дальшого тангентального поділу утворюється три **шари** клітин. Зовнішній шар, який розташований під епідермою пиляка, називають *фіброзним* (від лат. fibra — волокно) шаром, або енд-



Мал. 172. Стадії розвитку пилкових гнізд (а — д):

1 — епідерма; 2 — субепідермальний шар; 3 — ендотешій, або фіброзний шар; 4 — вистилаючий шар (тапетум); 5 — археспорій.

генієм (від. гр *endon* — всередині, *ihc-ke* — скринька). Він має великі клітини з нерівномірним сітчастим або спіральним потовщенням клітинних стінок, з яких відбулася фаза здерев'яніння. Тому при дозріванні пиляка клітинні стінки його нерівномірно підсихають, ідо й призводить до розривання їх і відкривання пилкових гнізд.

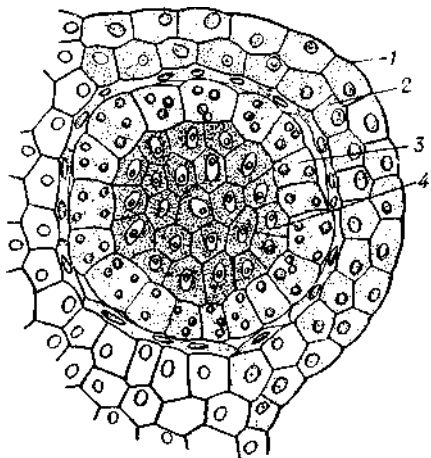
Другий шар клітин розташований безпосередньо під ендотецієм (з нього може розвиватися кілька шарів), він при формуванні пилюнок руйнується і вмістом його живиться пилкок.

Третій шар віддиференціюється у напрямку до середини пиляка, його називають *вистилаючим шаром*, або *тапетумом* (від гр. *taretum* — килим, покривало). Тапетум прикриває внутрішню тканину пиляка — археспорій, з якого утворюються мікроспори (мал. 173). Клітини тапетуму виповнені густим протоплазматичним вмістом і теж є поживним субстратом для мікроспор, а потім для пилюнок.

Паралельно з розвитком зовнішніх трьох шарів формується археспоріальна тканина, якій дала початок та клітина, що відчленивалася ще при першому поділі до середини майбутнього мікроспорангія. Коли вже розвинеться археспоріальна тканина, тоді відбувається поділ її клітин з утворенням материнських клітин археспоріальної тканини. У їхніх клітинах відбувається редукційний поділ, який призводить до утворення тетради гаплоїдних клітин. Потім вони стануть мікроспорами.

У сформованих мікроспор клітинні оболонки ослизнюються, що сприяє їх роз'єднанню. Однак у деяких рослин мікроспори не роз'єднуються, так і залишаються по чотири (верескові, рогіз), інколи вони склеюються у велику групу (деякі орхідні, мімози), або всі мікроспори, а пізніше весь пилкок гнізда чи двох сусідніх гнізд зливається в одну пилкову масу, утворюючи так званий поліній (від лат. *polleon* — пилкок).

Пилкок живиться в основному за рахунок тапетумних клітин, оболонки яких розчиняються, протопласти зливаються, утворюючи багатоядерний симпласт, г.б.о периплазмодій. Такий вистилаючий шар пазиває амебоїдним. Якщо клітинні оболонки зберігаються,



Мал. 173. Одне пилкове гніздо з археспорієм:

1 — епідерма; 2 — ендотецій; 3 — вистилаючий шар (тапетум); 4 — археспоріальна тканина.

симпласт не утворюється. Таку форму тапетума називають секреторною. Вона дуже поширена у покритонасінних.

Бувають випадки, коли після двократного поділу ядра з утворенням ядер в материнській клітині археспорію зберігається лише одне ядро, а три відмирають. У цьому разі тетради не утворюються і материнська клітина стає мікроспорою. Подібне явище проявляється в осокових.

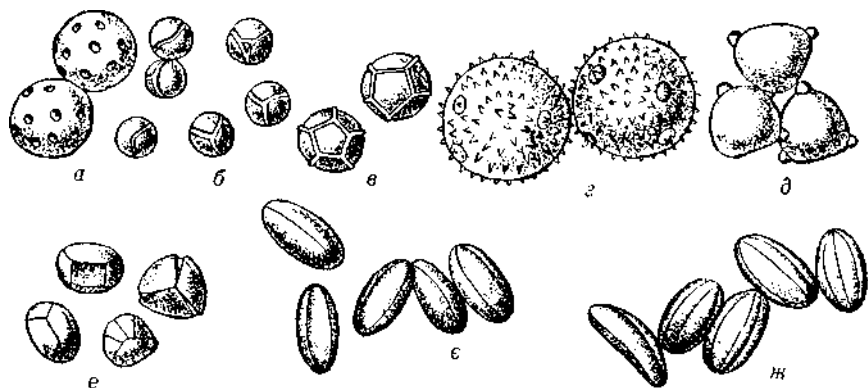
Дозріла мікроспора являє собою одноядерну клітину з гаплоїдним набором хромосом. Формування пилинки розпочинається з утворення двох оболонок — екзини та інтини.

Екзина — зовнішня оболонка. Вона частково кутинізована, має пори, може бути проникною для води (злаки), що призводить до загибелі пилку під час дощу. У ній накопичуються каротиноїди, від чого пилинки мають відповідне забарвлення. Значення каротиноїдів у пилинках велике, вони сприяють кращому проростанню пилку.

Внутрішня оболонка (інтина) складається з пектинових речовин, вона тоненька і м'яка, характеризується високою еластичністю при утворенні пилкової трубки.

Перенесення пилку при запиленні залежить від екзини. Форма її буває різною. Наприклад, вітрозапильні рослини мають суху і гладеньку екзину, а в комахозапильних вона з різноманітними виростами у вигляді горбочків, шишечок або сіточок, може виділяти також клейкі речовини. Колір пилюнок у більшості жовтуватий (через наявність каротиноїдів), але зустрічаються й іншого кольору — від білого до червоного.

За формою і розмірами пилинки дуже різноманітні. Вони є характерною ознакою виду. Вони бувають еліпсоїдними, кулястими,



Мал. 174. Пилкові верна:

а — берізки польової; б — коноплі; в — гвоздики; г — гарбуза; д — ширцеї; е — рясту; ж — тирлича; жє — шавлії.

кубічними, тетраедричними, паличкоподібними та ін. (мал. 174). Розміри пилинок вимірюють мікрометрами. У гарбузів 150—'00 мкм, у мальвових — до 165, в інших рослин 15—50 мкм.

Кількість пилкових зерен у пиляку надзвичайно велика. Наприклад, у кукурудзи їх утворюється до 2000—3000 шт., а в одній члоті з 5000—7000 пиляками може досягати 14—16 млн.

Мікрогаметогенез відбувається ще в пилкових гніздах і розпочинається з мітотичного поділу мікроспори і утворення двох кліпн — вегетативної і генеративної. Інколи на цій стадії вже формуються спермії.

Після дозрівання пилинок мікроспорангії, або пилкові мішки, розкриваються і пилинки різними способами переносяться на ма- . очки для запилення їх.

Розвиток насінного зачатка і зародкового мішка (мегаспорогенез)

Формування насінних зачатків розпочинається за рахунок локального поділу субепідермальної тканини нуцелуса. Інколи в розпитку їх беруть участь і епідермальні клітини. У процесі росту насінного зачатка на мікропілярному полюсі нуцелуса закладається археспорій, який буває одно- або багатоклітинним. У більшості покритонасінних він представлений двома або однією клітиною. ~Л них пізніше безпосередньо й формується материнська клітина археспорію. Інколи спочатку відбувається попередній поділ археспоріальної клітини на паріетальну (покривну, пристінну) і спорогенну. Спорогенна стає материнською клітиною мегаспор, яка ;азнає редукційного поділу, при цьому утворюються чотири гаплоїдні клітини, що розташовані одна над одною у напрямку до мікропіле. Жіночий гаметофіт (зародковий мішок) формується в основному з однієї нижньої клітини, а три верхні відмирають. Зародковий мішок розвивається також за рахунок інших гаплоїдних клітин (верхньої або середніх). Гаплоїдна клітина, що залишилася, розростається до великих розмірів з утворенням мегаспори. Для іапилення або після нього розпочинається проростання її. При проростанні зародкового мішка гаплоїдне ядро ділиться на дві половини. Утворені ядра розходяться до супротивних полюсів: одне — п бік мікропіле, друге — у напрямку халази. На полюсах кожне ядро ділиться ще двічі. Таким чином, на кожному полюсі утворюється по чотири ядерні структури. Потім з кожного полюса по одному ядру мігрує до середини мегаспори, там вони зливаються, утворюючи вторинне ядро зародкового мішка з диплоїдним набором хромосом. Біля кожного ядра, що залишилися на полюсах, згущується цитоплазма, утворюючи по 3 клітини на одному і другому полюсі. Утворені клітини голі або вкриті тонкою неце-

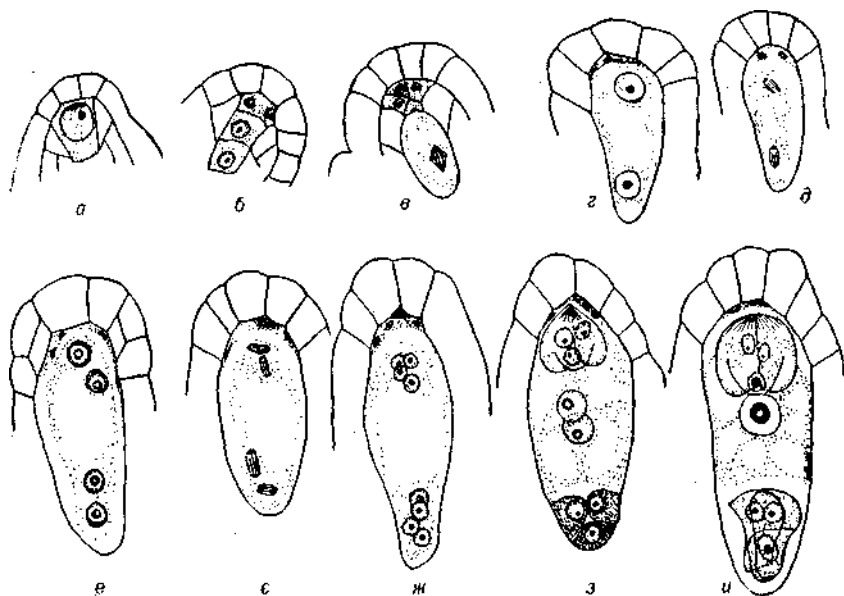
люлозною оболонкою білкового походження. Новоутворені клітини на полюсах розвиваються по-різному. З трьох клітин, що розвинулися на мікропілярному полюсі, одна віддиференціюється з утворенням яйцеклітини, а дві інші стають синергідами. Яйцеклітина матиме більший розмір і розвинені вакуолі, вона розташована далі від пилковходу. Яйцеклітина і синергіди становлять яйцевий апарат.

Одночасно на халазному полюсі формуються три гаплоїдні клітини, які називають *антиподами*. Роль антиподів остаточно не з'ясовано, але дехто гомолізує їх із заростком або з другим архегонієм, інколи говорять про гомолізацію синергід і архегонію голонасінних.

Стан зародкового мішка, при якому відбулося віддиференціювання яйцеклітини, синергід, антиподів і вторинного ядра зародкового мішка, вважають повністю сформованим і підготовленим до запліднення.

Весь процес розвитку зародкового мішка відбувається за мо: іспоріальним типом (мал. 175).

Формування зародкового мішка і розвиток *мегагаметогенезу*



Мал. 175. Розвиток зародкового мішка:

Я — материнська клітина макроспор; б — утворення тетради макроспор; в — попіл ядра в зародковому мішку; г — двоядерний зародковий мішок; д — друге ділення ядра в зародковому мішку; е — чотириядерний зародковий мішок; з — третє ділення ядра в зародковому мішку; ж — восьмиядерний зародковий мішок; з, и — сформований зародковий мішок з яйцеклітиною, двома синергідами і трьома антиподами

| Тип зародкового мішка | а »
33и
CLCO
lit | д і л є н н я | | | | | Стиглий зародковий мішок |
|----------------------------|---------------------------|---------------|----|-----|--------------|---|--------------------------|
| | | 1 | // | /// | IV | V | |
| Нормальний тип (Polygonum) | 0 | 0 | i | © | 0 | | 0 |
| 2
Allium - тип | 0 | © | © | 0 | /%%\
V%%/ | | © |
| 3
Frit Шар'га - тип | 0 | 0 | © | © | /oo\
Voo/ | | © |
| 4
Adoxa - тип | 0 | 0 | 0 | | | | 0 |

Мал. 176. Мегаспорогенез і мегагаметогенез у покритонасінних:
/—V — основні стадії розвитку зародкового мішка.

і-ключають й інші варіанти. Вони пов'язані із скороченням перебігу цих процесів. Виділяється ще два типи розвитку зародкового чітка, а звідси і мегагаметогенезу — двоспоровий (біспоріальний) і чотириспоровий (тетраспоріальний).

Біспоріальний тип формування зародкового мішка відбувається -I з двоядерної гаплоїдної клітини. Весь процес включає наступні етапи. При першому поділі материнської клітини спор утворюється дві клітини (гаплоїдні), з яких одна зазнає редукції, а другої клітини, що залишилася, ядро ділиться з утворенням ядер. На цьому й закінчується утворення зародкового мішка; мегаспорогенез). Потім настає мегагаметогенез. У мегагаметогенезі біспоріального зародкового мішка випадає перша фаза, якій у моноспоріального типу ядро ділиться. У біспоріального типу вони утворилися раніше і вже знаходяться на полюсах. Чтання етапи розвитку мегагаметогенезу аналогічні етапам моноспоріального типу. Біспоріальний тип зародкового мішка виявляється у цибулі, проліски (мал. 176).

У тетраспоріального типу ядро материнської клітини ще на ч'рших етапах двічі ділиться з утворенням 4 ядер (у процесі мегаспорогенезу). У зв'язку з ним перші два етапи під час розвитку мегагаметогенезу випали з процесу, бо їх замінив мегаспорогенез. Тетраспоріальний тип зародкового мішка характерний для і до кс і.

Німецький ботанік В. Гофмейстер перший описав зародкові мішки. Він доводив, що яйцеклітина і синергіди — гомологи апо-

хегонію, а редукований заросток представлений антиподами. Він до новоутворень відносив вторинне ядро зародкового мішка.

Аналізуючи хід розвитку зародкового мішка і жіночого гаметофіту, слід констатувати, що чим менше часу затрачається на мегаспорогенез і мегагаметогенез внаслідок скорочення кількості поділу клітин, тим прогресивніша ця форма. У голонасінних жіночий гаметофіт формується майже рік, при цьому клітини багато разів діляться. У покритонасінних на цей процес витрачається кілька днів і навіть годин з 5—6 поділами клітин. Тут яскраво виражений прогрес, бо енергії на той самий процес витрачається значно менше.

Походження квітки

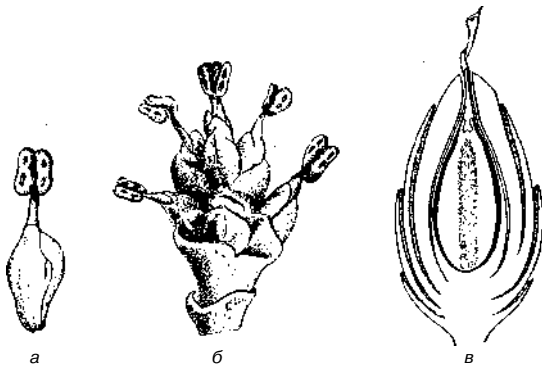
В історичному плані квітка з'явилася пізніше інших органів рослин. Вона увібрала в себе весь етап еволюційного розвитку рослинного світу.

Остаточно ще не з'ясовані час і місце виникнення покритонасінних, які були їхніми предками, що собою нагадувала первісна квітка. Тому немає єдиної теорії походження її. Очевидно найбільш себе стверджують стробілярія (від гр. *strobilos* — укорочений пагін), або евантова, псндантова і теломна гіпотези.

Щоб з'ясувати історію розвитку квітки, звертають увагу на морфологію плаунових, хвощових, папоротеподібних. У них спорофіли вже збираються на вкорочених пагонах, які об'єднуються в спороносні колоски. Вони мають обмежений ріст, листки видозмінені і пристосовані до функції споропошення. Вчені насамперед посилаються на еволюцію спороносних пагонів у стародавніх насінних рослин минулих епох, на основі яких і створювалися гіпотези про походження квітки.

Псндантова гіпотеза походження квітки стверджує, що квітка розвинулася з об'єднання голих одностатевих квіток, які є високорозвиненими голонасінними. Представником її є ефедра (мал. 177). Це невеликі галузисті кущі, які дещо нагадують хвощі. Стробіли у них різностатеві, рослини дводомні. Мікростробіли мають вигляд дрібних шишечок або «суцвіть», закладаються вони у пазухах лускоподібних листків. Кожен мікростробіл — це чоловіча «квітка», то має покриви (оцвітину) і до 8 мікроспорангіїв (пилкових мішків). У сукупності мікроспорофіли утворюють чоловічу шишку, або «суцвіття».

Мегаспорофіли — жіночі «квітки», об'єднуючись, утворюють жіноче «суцвіття» з 1—3 квітками. Кожна «квітка» має приквітники і 1—3 насінних зачатки. У нуцелусі насінного зачатка формується кілька архегоніїв (до 5). Нуцелус має два покриви і первинний ендосперм. Насінина подібна до соковитої ягоди.



Мал. 177. Ефедра:

a — макростробіла; *б* — зібрання мікростробілів; *в* — насінний зачаток в розрізі.

Така будова «сущіві» і «квіток», за Веттштейном, показує, по у деяких покритонасінних примітивні були дрібні квітки, одичстатеві, з простою оцвітиною, вітрозапильні. Квітки такої форми збереглися і в деяких родин сучасної флори, наприклад, у резових, букових та інших представників.

Стробілярна гіпотеза будувалась на вимерлій мезозойській сулі голонасінних — бенетитах. Зовні вони нагадують саговиків. Бенетитів формуються двостатеві шишки, які несуть мікро- і мегаспорофіли. На осі стробіла, який мав конічну форму, крім профілів знаходились ще й покривні листки (мал. 178). Вісь стробілу у верхній його частині була розширена і нагадувала суцільне квітколоже. Мікроспорофіли розташовувались на осі вгору і листками, вище їх на ніжках знаходилися макроспорофіли з мікроспорангіями — насінними зачатками. Макроспорангії відділялись один від одного безплідними лусками. Описаний стробілю нагадує квітки із спіральним розташуванням їх членів, наприклад магнолієвих (мал. 179).

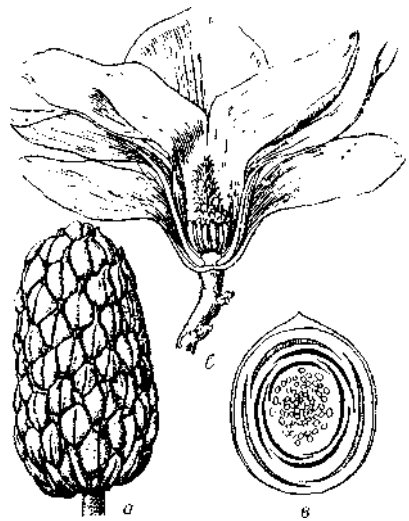
Така подібність шишок з квітками покритонасінних стала основою стробілярної гіпотези про походження квітки, оскільки розщипування частин квітки по спіралі є примітивною ознакою з точки зору стробілярної теорії. Авторами стробілярної гіпотези були Шребер і Паркін. Вони вважали, що вихідною формою для строма бенетитових і квітки покритонасінних були двостатеві стробіли вимерлих голонасінних, які дослідники назвали *проантостробілами* (мал. 180). Кожен стробілю па своїй осі ніс покривні листки, мікро- і мегаспорофіли. Так у процесі філогенезу проантостробілю початок стробілу, останній — квітці покритонасінних.

Теломна гіпотеза походження квітки виникла на базі вияв-

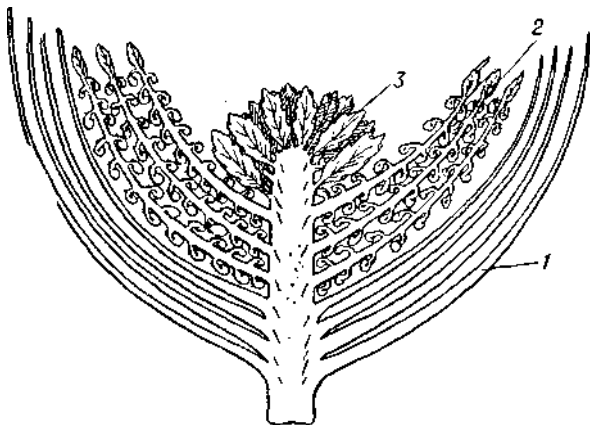


Мал. 178. Схема походження квітки.
Реконструкція поздовжнього розрізу
стробіли бенетита.

Зовні видно по два волосистих листки (оцвітину), за ними розташовані пірчасті мікростробіли (лівий іде не розкритися), які несуть на бічних сегментах пиляки (мікроспорангії), всередині на опуклій осі розташовані насінні зачатки.



Мал. 179. Магнолія:
а — збірний плід; б — квітка; в — діа-
грама квітки.



Мал. 180. Проантостробіл:
покровні листки; 2 — мікроспорофіли; 3 — мегаспоро-
філи.

їєння ринієфітів. Типовим представником була ринія велика. Ця ієслина невисока — до 50 см заввишки і до 5 мм діаметром. Осьові органи (теломи) дихотомічно розгалужені, на кінцях розгалужень несуть спорангії. Тіло їх складалося з підземних і надземних теломів. Один з основоположників цієї гіпотези — німецький ботанік А. Цімерман вважав, що і плодолистки, і тичинки утворилися в результаті зростання теломів. Наприклад, тичинка могла виникнути з чотирьох зрослих теломів з одним спорангієм у центрі. Так виникла 4-гізда тичинка — синапгій. Мегаспорофіти, загортаючись краями і зростаючись, утворили маточку з асінними зачатками всередині. Таломи дали також початок песткам.

Згідно з теломною гіпотезою листки, спорофіли та осьові органи формувались одночасно. Оскільки частини квітки виникли з листків, а з теломів, то класична фоліарпа гіпотеза І. В. Генрі з позиції теломної гіпотези заперечується.

З інших гіпотез і поглядів на походження квітки мають значіння погляди Томпсона. За його тлумаченням, плодолистоків у квітках не існує, а всі частини маточки (зав'язь, плаценти у зав'язі, насінні зачатки, а також тичинки) утворилися внаслідок наростання квітколожа. Стовпчики і приймочки маточки формуються за рахунок стерильних тичинок. Є й інші трактування з інтань походження квітки, але вони, як вважають, недостатньо ґрунтовані.

СУЦВІТТЯ

Квітки, на рослинах розташовані поодинокі або групами. Поодинокі квітки у тюльпана, маку, фіалки та в багатьох інших рослинах. Вони завершують вісь і розташовані на видовжених квітконіжках. Однак, як правило, квітки зібрані (об'єднуються) у суцвіття, тобто у групи, причому вони набувають форми суцвіття і тих умов, коли квітки у ньому не роз'єднані розвинутими листками, а можуть мати лише приквітники. Суцвіття закладаються і рахунок верхівкових меристем. Їхні апекси у процесі розвитку перетворюються на суцвіття. За своєю природою суцвіття є пашами особливого типу, у ньому спостерігається такий самий тип луження, як і у пагона.

За характером розвитку приквітників виділяють два типи суцвіть: з розвиненими зеленими приквітниками — *фрондозні* і незеленими лускоподібними приквітниками — *брактеозні*. До першого типу належать суцвіття вербозілля кільчастого, фіалки школярної та інших, до другого — бузку, конвалії. Крім того, є суцвіття, в яких приквітників немає, їх називають голими, які характерні для видів з родини ароїдних.

Об'єднання квіток у суцвітті має пристосувальний характер, оскільки групуються в основному дрібні квітки. Таке угруповання забезпечує ефективніше запилення. Особливо це стосується тих квіток, які запилюються комахами, вони стають помітнішими на далеких відстанях.

З позиції описової класифікації до уваги беруть спосіб галузнення і наростання осей суцвіття. За таким принципом їх поділяють на два типи: *моноподіальні*, або *рацимозні* (ботричні), і *симподіальні* або *цимозні* (верхоцвіті, обмежені).

Ботричні суцвіття

Ботричний тип суцвіття характеризується тим, що квітки у ньому розкриваються в акропетальному порядку, тобто знизу вгору, і верхівкова квітка (кінцева) розкривається останньою. Якщо вісь суцвіття вкорочена, тоді розкривання квіток має доцентровий характер (кошик, щиток).

Ботричні (моноподіальні) суцвіття, в свою чергу, поділяють на дві групи: *прості* та *складні*.

Прості ботричні суцвіття

Прості ботричні суцвіття мають нерозгалужену квіткову вісь, на ній безпосередньо розташовані квітки. До цієї Групи суцвітть належать: китиця, простий колос, початок, щиток, зонтик, кошик, головка (мал. 181).

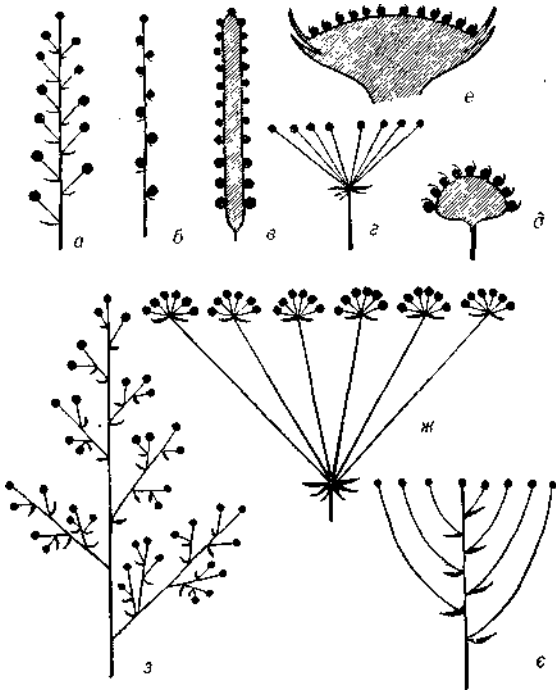
Китиця характеризується видовженим суцвіттям, на головній осі якого розташовані квітки приблизно з однаковими квітконіжками. Розташування квіток буває однобічним (чина лісова, конвалія, горошок мишачий), кільчастим, або спіральним (черемха, люпин, буркун, люцерна).

Колос — суцвіття подібне до китиці, але у нього квітки без квітконіжок, тобто сидячі. Такі суцвіття формуються у подорожника, багатьох видів орхідей, у вербени. До простого колоса належать також колоски складного колоса злакових.

Початок має видовжену і розширену головну квіткову вісь, квітки сидячі, як і в колоса. Такі суцвіття мають рослини аруму, айру (лепехи), образків, рогозу та інших рослин.

Щиток — суцвіття, яке в своїй будові трохи нагадує форму простого зонтика, оскільки квітки розташовані на одному рівні, тобто в одній площині, але мають неоднакову довжину квітконіжок. У нижніх квіток вони довші, у верхніх — коротші. Зустрічаються в спіреї японської, груші, глоду тощо.

Зонтик має вкорочену вісь, квітки ніби виходять з одного місця і верхівкової частини квіткової осі і сидять на квітконіжках майже



Мал. 181. Ботричні суцвіття:

a — китиця; *б* — простий колос; *в* — початок; *г* — простий зонтик; *д* — головка; *е* — кошик; *ж* — складний зонтик; *з* — волоть.

• знакової довжини, тому квітки розташовані в одній площині або чуполоподібно. Такі суцвіття формуються у цибулі, первоцвіту, ишні.

Кошик—суцвіття з дуже розширеною блюдцеподібною віссю, на якій скучено розташовані квітки без квітконіжок. Зовні кошик ібгортають невеликі верхні листочки, які розташовані в один або кілька шарів. Вони бувають вільними або зрослими; часто розташовані черспитчасто. Кошки мають соняшник, ромашка, кульбаба, цикорій, волошка, айстра.

Головка — головна вісь укорочена і розширена. Квітки на верхівці осі скучені, ніби сидячі, але насправді вони мають короткі квітконіжки. Головка властива конюшині, черсаку, скабіозі.

Складні ботричні суцвіття

У складних ботричних суцвіть головна вісь розгалужується. На цих розгалуженнях формуються прості суцвіття. Безпосередньо на ГОЛОВІЙ осі квітки не утворюються. До цієї групи належать такі суцвіття: складний колос, волоть, складний початок, складний зонтик і складний щиток.

Складний колос. На спільній осі розташовані колоски. Таким чином, у складного колосу суцвіття складається з простих колосків (жито, пшениця, ячмінь, житняк та інші злаки).

Волоть (складна китиця). Головна вісь суцвіття розгалужується. На розгалуженнях квітки розташовані або безпосередньо (бузок), або в колосках (просо, сорго, рис, овес).

Складний початок. Суцвіття має потовщену і видовжену вісь, на якій сидять колоски. В кожному колоску закладається по дві квітки, але повного розвитку досягає лише одна квітка. Така форма суцвіття характерна для жіночого суцвіття кукурудзи.

Складний зонтик. Бічні осі розгалужуються за типом простого зонтика, але закінчуються не окремими квітками, а простими зонтиками (у даному випадку їх називають зонтичками). Складні зонтики утворюються у рослин з родини селерових, або зонтичних (морква, кріп, аніс, фенхель, коріандр, кмин), а також в інших рослин, наприклад у селери.

Складний щиток. Головна вісь розгалужується за типом простого щитка і може закінчуватися або кошиками (у деревію), або щитками (горобина, калина, чорна бузина). У зв'язку з такою будовою складний щиток нагадує змішане суцвіття.

Подвійні китиці складаються з простих китиць, які розташовані на загальній головній осі. Виходять вони з пазух листків. Такі суцвіття характерні для деяких бобових, наприклад буркуну. За характером галузження вони нагадують волоть. Таку форму суцвіття мають також деякі види вероники.

Серезка має повислу вісь, чим і відрізняється від китиці чи колоса. Після цвітіння або досягання плодів вона цілком опадає. У більшості випадків на осі розташовані дрібні суцвіття, тому серезку вважають складним суцвіттям. Тичинкове суцвіття у ліщини, горіха волоського, берези, дуба та ін.

Цимозні суцвіття

Цимозні суцвіття характеризуються обмеженим ростом головної осі і симподіальним, або ієсправжньодихотомічним, галузженням. Воно складається з осей першого, другого і наступних порядків. Кожна вісь закінчується квіткою. Квітки розкриваються базипетально (від верхівки до основи).

'4 ТЛА.'*

Мал. 182. Цимозні суцвіття:

a — монохазій (звивина); *b* — дихазій; *в* — монохазій (закрутка); *г* — плекохазій.

За характером галуження цимозні суцвіття бувають у формі илюхазія (від гр. *monos* — один, *chasis* — розподіл), дихазія під гр. *dichazo* — ділю навпіл) і плеюхазія (від гр. *pleion* — більше (*chasis* — розподіляю) (мал. 182).

Монохазій. Вісь кожного порядку суцвіття утворює лише одну вісь. Залежно від напрямку відходження гілок виділяють дві різні будовні монохазія: закрут і завійка. Якщо осі суцвіття по черзі відходять то в один, то в другий бік, це буде закрут, або звишиа (гравілат). У завійки всі бічні осі і квітки розташовані на один бік. Монохазій — завійку має медунка, незабудка, синяк.

Дихазій. Суцвіття з двома супротивними осями кожного порядку, за типом галуження нагадує несправжню дихотомію. Лише "оловпа вісь закінчується єдиною квіткою, нижче якої закладаються дві бруньки, що утворюють осі другого порядку. Кожна вісь, »¹ свою чергу, закінчується квіткою і знову дає дві осі третього порядку і т. д. Дихазій розвивається у родини гвоздичних.

Плеюхазій, або несправжній зонтик. У цьому суцвітті вісь першого порядку закінчується квіткою, як і в дихазія, але з-під осі виходять не дві, а кілька осей, що завершуються квітками (у моточаю,бузини, калини).

цвітіння

Цвітіння — важливий біологічний процес у квіткових рослин, від якого залежить своєчасність запилення з утворенням насіння і плодів.

Під цвітінням розуміють дозрівання пилку у пиляках і готовність приймочок до сприйняття пилинок. Цвітіння відбувається при відкритих або закритих квітках. Квітки з відкритою оцвітиною зустрічаються частіше, ніж із закритою. Відкриті квітки в основному перехреснозапильні, закриті (*клеистогамні* (від гр. kleistos — запертий, gamos — брак) — самозапильні. До клейстогамиих належать здебільшого дрібні квітки, наприклад, пшениці, ячменю, арахісу та інших рослин.

Багато рослин квітують один раз у житті. Такі рослини називають *монокарпічними* (від гр. monos — один, karpos — плід). До них належать однорічні, дворічні (більшість коренеплідних рослин — буряк, морква, редька та ін.) і деякі багаторічні форми — агави, бамбука. Якщо рослини протягом життя цвітуть і плодоносять багато разів, їх називають *полікарпічними* (від гр. polux — численний, karpos — плід). Це основна маса багаторічних видів рослин.

Тривалість цвітіння окремої квітки чи цілого суцвіття залежить не лише від природи рослин, а й від екологічних факторів та інших пичин. Наприклад, цибуля городня, або ріпчаста (*Allium* сера Z.), яку вирощують у південних районах, зацвітає у перший рік садіння, тобто там вона однорічна. Під час вирощування її в середніх географічних широтах квітки утворюються на 2—3-й рік садіння, а в північних районах може взагалі не цвісти. Другим прикладом є дуб. У лісі він зацвітає у 80—100-річному віці, а на відкритих місцях в умовах теплого клімату цвіте у 7—12 років. На тривалість цвітіння впливають температура, етап вологості ґрунту, повітря тощо. За посушливої погоди цвітіння рослин настає раніше.

За відношенням до світла рослини бувають короткого і довгого дня. Південні рослини цвітуть в умовах короткого дня, а для цвітіння рослин середніх і північних широт потрібний довготривалий день.

На тривалість цвітіння сільськогосподарських культур значною мірою впливає система агротехнічних засобів. При внесенні надмірних доз азотних добрив цвітіння рослин настає пізніше і триває довше. При нестачі поживних елементів у ґрунті спостерігається періодичність цвітіння і плодоношення у плодівих дерев, які рясно цвітуть за таких самих умов через рік або й більше. Одночасно при належній агротехніці вони можуть цвісти щорічно. На своєчасність цвітіння впливають площа живлення рослин, строки сівби та інші агротехнічні заходи.

Розквівання квіток має сезонний характер. Одні рослини зацвітають рано навесні, ще до розгортання листків—ліщина, тополі, вільхи та ін. Рано цвітуть проліска, медунка, ряст; влітку зацвітає липа, під осінь — хризантема.

Ритмічність розкривання квіток залежить і від часу доби. Г.І.ІМЦІ розкриваються квітки кульбаби, ввечері — тююну паху-•і.і.о і матіюли, які під ранок закриваються. Квітки суниці не за-і рипаються ні вдень, ні вночі.

Тривалість цвітіння з урахуванням окремих квіток коливається > і під кількох хвилин (20—30 хв цвітуть квітки амазонського ла-і.итя) до 80 днів — у тропічної орхідеї. Поодинокі квітки мають цмину тривалість цвітіння, ніж квітки суцвіття.

Порядок розкривання квіток у суцвіттях залежить від їхнього і мну. У ботричному суцвітті нижні квітки розкриваються раніше ні(верхніх, тобто акропетально, а у цимозному — базипетально — прху вниз.

Після цвітіння (у багатьох видів рослин) оцвітина і тичинки '•мнуть і опадають, залишається лише маточка для формування П.ЮДІВ і насіння.

Запилення

Запилення — процес, за участю якого забезпечується перене-сення пилку з тичинок на приймочку маточки.

Розрізняють два способи запилення: самозапилення і перехрес-не запилення.

Самозапилення

При самозапиленні пилок потрапляє на приймочки своєї ж квітки. Самозапилення відбувається лише у двостатевих квітках і зумовлює самозапліднення (автогамію). Добре запилюються клейстогамні квітки, які зовсім не розкриваються. Клейстогамія зустрічається у деяких фіалок, льонку, костриць, розрив-трави. Ч. Дарвін виявив клейстогамію у рослин 50 родів. Процес запи-лення в цих представників відбувається завдяки проростанню пил-ку в пиляках, які знаходяться близько від приймочки. Інколи пи-ляки зовсім не розкриваються і вегетативні тубочки пилинок про-кладають собі шлях крізь стінки пиляка, а потім зав'язі. В ячменю, наприклад, запилення відбувається ченез закриті пиляки, а в па-хучої фіалки, квасениці — при закритих пиляках.

У багатьох рослин поряд із звичайними розкривними (хозгам-ними) квітками з перехресним запиленням розвиваються ще й клей-стогамні (нерозкривні), причому перехреснозапильні квітки бу-вають як плідними, так і не плідними. Прикладом є фіалка лісова, в якій рано навесні, коли ліс ще не вкрився листям, що не пере-шкоджає проникненню світла, позиваються комахозапильні квіт-ки. Однак насіння утворюється з другого типу квіток — клейсто-гамних, що формуються влітку. Розташовані вони у нижній час-тині рослини. Досить оригінальні квітки має арахіс. У нього утво-



Мал. 183. Арахіс. Загальний вигляд рослини з підземними плодами, які сформувалися за рахунок надземних і підземних (клеїсюгамних) квіток:

1 — гінофор, на верхівці якого розвивається зав'язь; 2 — надземні квітки; 3 — підземні плоди.

рюються квітки двох типів: надземні і підземні, причому підземні лише самозапильні, а надземні бувають і перехреснозапильними. Плоди формуються як з надземних, так і з підземних квіток (мал. 183).

Типовими самозапильовачами вважають й інші види культурних рослин, до яких належать: ячмінь, більшість видів пшениці, овес, рис, просо, горох, квасоля та ін. Самозапилення в цих рослин забезпечується тим, що воно відбувається до розкриття бутонів.

Самозапильних рослин менше порівняно з перехреснозапильни-

ми і в визначенні Ч. Дарвіна, самоzapилення обмежує пристосованість рослинних організмів до умов навколишнього середовища і не сприяє процвітанню виду. Доведено, що в самоzapильних місцях і перехресне запилення.

Перехресне запилення

! мівченню способів запилення покритонасінних рослин і форм і Ч. Дарвін присвятив 27 років і прийшов до висновку, що в і еволюції більш життєве потомство народжується в результаті перехресного запилення. При такому статевому процесі зароджується різною спадковою основою, проявляється різно і іїсть спадкових ознак, внаслідок чого й підвищується активізація внутрішніх фізіологічних процесів.

Перехресне запилення представлено двома формами: геїтопосидією і ксеногамією. Геїтоногамія (від гр. *gciton* — сусід, *ga in is* — брак) — коли пилок з однієї квітки потрапляє на прийомні маточки другої квітки в межах однієї рослини. Таке явище в тих випадках має негативне значення, в інших позитивне. Так.

глодових дерев (яблунь, груш, вишень) природою закладено перехресне запилення, але коли квіткі відповідного сорту запилютимся своїм пилом, то це призводить до безплідності. Щоб запобігти таким явищам, слід на одній площі вирощувати кілька сортів : ювідного виду фруктових депев. Одночасно в абрикоса, персид. ; акзи геїтоногамія забезпечує формування повноцінних плодів насіння. Ці рослини зацвітають рано при низькій температурі і пильові комахи можуть не завжди. Геїтоногамія у таких ситуаціях сприяє нормальному функціонуванню виду. *Ксеногамія* (від гр. *xenos* — чужий, *gamos* — брак) — більш прогресивна форма перехресного запилення, яка розкриває широкі можливості у боротьбі за існування. Ксеногамне запилення називають власне перехресним, або запиленням чужим пилом.

Перенесення пилку при перехресному запиленні здійснюється різними шляхами. Залежно від того, за допомогою якого агента відбувається цей акт, розпізнають такі способи запилення: вітром (анемофілія), комахами (ентомофілія), водою (гідрофілія), птаами (орнітофілія), мурашками (мірмекобілія) тощо.

Анемофілія. Вітрозапильні рослини становлять значну групу покритонасінних. За допомогою *nh* запилюється значна частина злакових, осокових, лободових, ПОДРОЖНИКОВИХ, а також безрезових, букових, горіхових, вербових, шовковицевих, коноплевих, платанових та багато інших рослин.

Для запилення за допомогою ВІТРУ ПОСИНИ мають чимало пристосовань. Квіткі вітрозапильних рослин невеликі і численні, часто без оцвітини (образки, ясен) У пиляках утворюється значна

кількість пилюнок. Наприклад, в одній сережці їх може бути 4 млн., а у волоті кукурудзи — і навіть більше. Пилок сухий і легкий, успішно переноситься вітром на великі відстані. На Новій Землі знайдений пилок ліщини, вільхи, берези, який сюди був занесений з материка на відстань 400 км і не втратив своєї життєздатності.

До інших пристосувань, що сприяють анемофільному запиленню, слід віднести утворення гойдаючих суцвіть (сережки, волоті) або таких самих квіток у деяких лілійних. У багатьох вітрозапильних рослин цвітіння відбувається ще до розпускання листя, коли дерева голі і не створюють перешкоди для перенесення пилюк. Так квітує ліщина. Існує група дводольних вітрозапильних рослин, до яких належать дводомні коноплі, деякі вербові тощо (мал. 184).

Перехресному запиленню вітром сприяють також відповідна конструкція тичинок і характер розкривання квіток. Наприклад, у кропиви, шовковиці тичинкові пилки скручені, тому при розкриванні бутонів вони розкручуються, викидаючи пилок назовні. Другим прикладом можуть бути жито, райграс високий та ін. (мал. 185). Пиляки у цих видів розкриваються лише тоді, коли вони вийдуть з квітки. Одночасно з розкриванням пиляків відбувається швидкий ріст тичинкових ниток, який спостерігається протягом 5—10 хв. Потім нитки втрачають тургор, пиляки звисають, висипаючи пилок за межі всієї квітки. Потім його підхоплюють повітряні течії і переносять на інші квітки. Здебільшого маточки анемофільних рослин мають довгі і опушені приймочки, які висовуються з квітки (злаки, багато деревних порід), що й сприяє кращому вловлюванню пилюк. Жіночі квітки у кукурудзи запилюються завдяки розростанню стовпчиків маточки (довжина їх може досягати 20—30 см і більше залежно від величини качана). Таке розростання потрібне тому, що жіночі квітки у кукурудзи закриті обгортками, тому для забезпечення запилення треба вивести приймочки за межі обгортки. Після викидання приймочок відбувається вітрозапилення. У деяких суцвіть верхнє положення займають жіночі квітки, нижнє — чоловічі (у рицини).

Іншими важливими пристосуваннями до вітрозапилення слід вважати збереження життєдіяльності пилюк при перенесенні його навіть на дуже великі відстані.

Ентомофілія (від гр. *entoma* — комаха, *philia* — • дружба). Рослини, в запиленні яких беруть участь комахи, називають *ентомофільними* (або *комахозапильними*). Комахами запилюються майже 9/10 квіткових рослин. Найбільш активними запилювачами вважаються джмелі, бджоли, оси, мухи, жуки, трипси та ін.

У процесі природного добору комахозапильні рослини набули ряду, інколи дуже складних, пристосувань. Однією з характерних ознак комахозапильних рослин є яскраво забарвлена квітка, що



Мал. 184. Дводомна рослина — верба
ламка:

1 — верхівка пагона; 2 — гілка чоловічої рослини, яка несе на собі чоловічі суцвіття; 3 — гілка жіночого екземпляра з жіночим суцвіттям; 4 — тичинкова квітка; 5 — маточка квітки; 6 — плід.



Мал. 185. Запилення злаку
(райграса високого). Квітуча
гілочка з волоті:

a — нижній колосок; б — верхній колосок; 1 — розкриті шляки; 2 — шляки без шляку; 3 — пелюзрілі шляки.

робить її здалеку помітною для комах. Розмір квіток у більшості випадків великий, а якщо вони малі, то скупчуються в суцвіття.

Здебільшого забарвлюється оцвітина, інколи пиляки, приквітники. В таких рослин, як шавлія, миколайчики, молочаї, забарвлюються також верхівкові листки суцвіття.

Для кращої помітності дрібних квіток, що об'єднуються в суцвіття, у деяких рослин відбувається ще й розподіл функцій між квітками. Наприклад, у кошику соняшника утворюється два типи квіток. Периферичні квітки — несправжньоязичкові, вони не дають плодів через редукцію генеративних органів, але яскраво забарвлені і служать для приваблювання комах, щоб запилити трубчасті квітки, які становлять основну масу суцвіття. Квітки ромашок, як і соняшника, представлені двома типами квіток, але по-різному забарвлених: кранові — білі, а центральні — іншого кольору, що

створює відповідну контрастність. Такі суцвіття стають ще більше помітними.

У процесі розвитку в окремих рослин відбулася відповідна «спеціалізація» щодо комах-запилювачів. Так, конюшина лучна (*Tiifolium pratensis* L.) та інші її види запилюються лише джмелями і деякими довгохоботковими бджолами, тому що вони мають зрослопелюстковий віночок у формі довгої трубочки. Як свідчать історичні довідки, коли конюшину вперше було інтродуковано до Австралії і Нової Зеландії, вона не давала насіння. Причиною цього була відсутність запилювачів. І лише після завезення туди джмелів насінництво конюшини стало можливим. При відповідній спеціалізації щодо видового складу рослин створюються кращі умови для перехресного запилення.

Забарвлення квіток і їхні запахи є лише орієнтиром для комах. Основним подразником для приваблення є поживні речовини у вигляді пилку і нектару.

Квітки пахнуть завдяки наявності в них ефірних олій. Кількість запахів надзвичайно велика. Вони досить різноманітні — від дуже приємних (троянда, конвалія) — до дуже гидких, що нагадують запах трупів, тухлої риби, гною тощо (у рафлезієвих, деяких тропічних орхідей, стапелії та ін.), які запилюються мухами і жуками, що живуть па іадлі і екскрементах.

Комахи летять до квіток заради поживи. Крім пилку і нектару вони можуть вживати ще й соковиті волоски тичинкових ниток, наприклад у коров'яку, традесканції та ін.

Пилок складається з органічних сполук і є цінною поживною речовиною для комах. Бджоли і джмелі за рахунок пилку створюють відповідні запаси їжі в стільниках для відгодівлі личинок. Однак основним кормом для комах є нектар, що складається із сахарози, глюкози, фруктози, азотистих і мінеральних речовин та води. Процентне співвідношення цих речовин у нектарі таке: води — 25—95, інших речовин — 6—75 %. Нектар утворюється у нектарниках.

Нектарники, як правило, закладаються в глибині квітки, і створюючи кращі умови для запилення, бо комаха, проникаючи всередину квітки, забирає липкий пилок своїм тілом, перелітаючи з квітки на квітку, переносить ного, проводячи перехресне запилення.

Нектарники розташовані досить різноманітно. Вони можуть знаходитись на квітколожі, чашечці, віночку, тичинках, в основі зав'язі ;;бо на редукованих тичинках (стамінодіях). Нектарники являють собою залозки, які виділяють солодку рідину — нектар. Кількість нектару у квітці досить незначна, і він виділяється досить маленькими дозами, що змушує комах відвідувати велику кількість квіток, здійснюючи, цим самим, перехресне запилення.

і чують й інші пристосування в рослин, які забезпечують перенесення пилку комахами. Наприклад, липкість пилку, утворення пилку, пилку шишечок, горбочків, виступів, завдяки яким пилки прилипають до комах і успішно переносяться ними. На приймочці маточки теж розвиваються різні придатки і виділяється солодка річечка, що сприяє затриманню пилку.

Гідрофілія. Запилення квіткових рослин за допомогою води називають гідрофілією. До гідрофільних рослин належать кукурудза (Ceratophyllum), морська трава зостера (Zostera), наяда (Najas), валіснерія (Vallisneria) та ін.

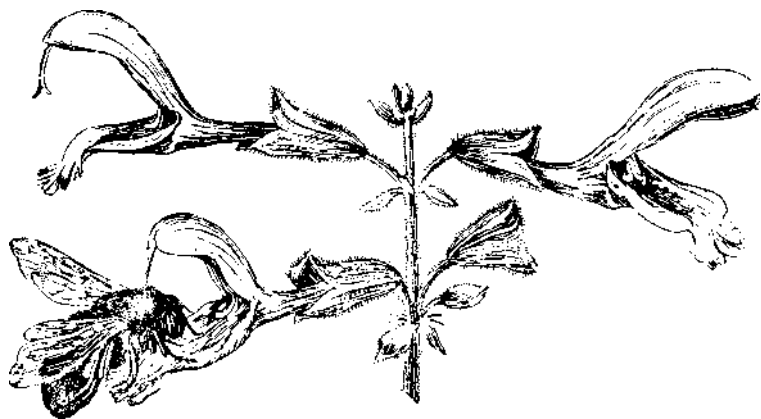
Особливістю гідрофільних рослин є те, що в їхніх квітках утворюється негігроскопічний пилко, тому він не висушується. У пилюнок немає екзани, що й застерігає їх від набухання. Пилки, формою пилюнки здебільшого ниткоподібні. Така форма пилюнок сприяє перенесенню їх водою і забезпечує краще стикання пилка з приймочкою. Поряд з цим у багатьох рослин приймочки маточки теж мають ниткоподібної форми, що сприяє успішному вловлюванню пилка. Пилки у воді в горизонтальному напрямку рухаються на поверхню за рахунок течій за умови, що щільність його і події однакові. Інколи пилки важчий за воду, тоді він тоне під дією власної ваги. Такі рухи пилку відбуваються у рослин, де жіночі квітки розташовані нижче чоловічих; пилки, опускаючись, потрапляє на приймочки і запилює їх.

Орнітофілія — це спосіб запилення, в якому беруть участь різні пташки. Він поширений у тропічній зоні. У цих районах живуть колибри, медососи, для яких нектар квіток є потрібним кормом. Квітки, що запилюються птахами, мають багато нектару і яскраво забарвлені. Типовими представниками цієї групи рослин вважають орхідеї та інші рослини. Птахи забирають нектар за допомогою довгих дзьобів, не сідаючи на квітку.

Тримаючись у повітрі над квіткою, вони всмоктують нектар; при цьому клейкий пилки пристає до їхньої голови, який вони переносять на іншу рослину, здійснюючи таким чином перехресне запилення.

Прикладом більш складного пристосування рослин до перехресного запилення є шавлія, хвилівник, американські юки, дводомна валіснерія та інші.

У квітках шавлії розвивається дві тичинки своєрідної будови. Кожна тичинка має дуже розрослий дуговий зв'язок, який розділяється на дві половинки. Верхня частіша пиляка продукує пилки, а нижня перетворюється на лопатоподібний придаток, що закриває вхід комахам до основи трубочки, де міститься нектар. Зв'язок нижче своєї середини прикріплюється до короткої тичинкової нитки. Таким чином, розрослий зв'язок і тичинкова нитка утворюють ніби двоплечий важіль (коромисло). Комаха (бджола



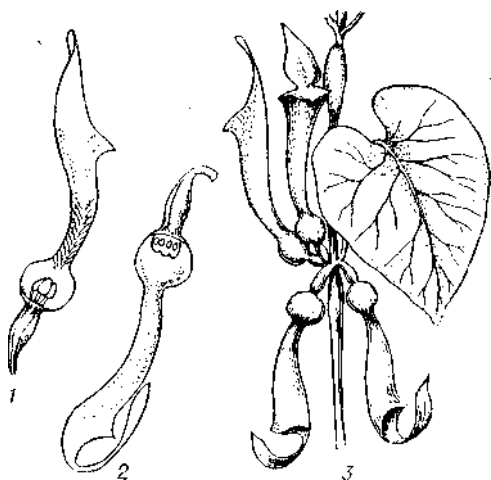
Мал. 186. Частина суцвіття з трьома квітками па різних ступенях ч>_ьпкy і джміль з пилком па спинці, проникаючи до нектару і торкаючись епіїкію приймочок, запилює квітку.

чи джміль), відчувши запах нектару, намагається проникнути всередину квітки, але цьому перешкоджає редукована частина пиляка (лопатоподібне розширення), прикриваючи вхід до трубочки віночка. Для кохаи немає іншого виходу, як натискати на коротке коромисло, зумовлюючи таким чином рух верхньої частини пиляка. У зв'язку з цим довше плече опускається і верхній пиляк торкається кохаи, висипаючи свій пилок їй на спинку (мал. 186). Паралельно з дозріванням пилку в квітці шавлії стовпчик маточки опускається, оскільки до цього він був піднятий і перебував під верхньою губою. Нахилившись вниз, приймочки займають таке положення, що кохаи торкаються її спинки і забирають чужий пилок. Так відбувається перехресне запилення.

Своєрідно запилюється хвилівник з його протерогінічними (від гр. *protos* — перший, *gune* — жінка) квітками. За своєю будовою кожна квітка складається з простої віночкоподібної оцвітини, яка нагадує форму глечика (мал. 187). Зверху вхід в оцвітину розширений і має вигляд косої лійки, середня частіша звужена, з великою кількістю волосків на її внутрішньому боці. Генеративні органи розвиваються у нижній кулястоздутій частині оцвітини. Маточка має короткий товстий стовпчик з колесоподібною шестипатевою приймочкою. Тичинки розташовані нижче приймочки, зростаючись своїми спинками із стовпчиком.

Хвилівник запилюється дрібними комариками і мушками. Сам процес запилення відбувається у такому порядку. Кохаи до квітколожа забирається вільно. Звужена частина трубки, що має волоски, не становить перешкод, бо волоскоподібні утворення її спря-

ч>і;аш вниз. Перебуваючи ГП родині квітки, комахи • і.міляться нектаром і соллитими клітинами, які виГ"ч-гають на внутрішніх стінГ.ІЧ оцвітини. Однак вибрало"! з квітки вони деякий •. г не можуть, бо шлях їм . дривають щетинки, що лходяться на звуженій •.плині трубочки. ЗнаходяЛІСЬ у квітці, маленькі меші і .ліці залишають принесений пилок на дозрілих прийлчках. Після запилення розкриваються тичинки і ічвий пилок приліпає до ті. .са комах. Паралельно з цим плоски у трубочці втрачають тургор, підсихають і 'падають, відкриваючи вилд для комах. Обсипані пилом комахи перелітають па інші квілі. які пізніше розкрилися, і там здійснюють запилення перенесеним пилом.

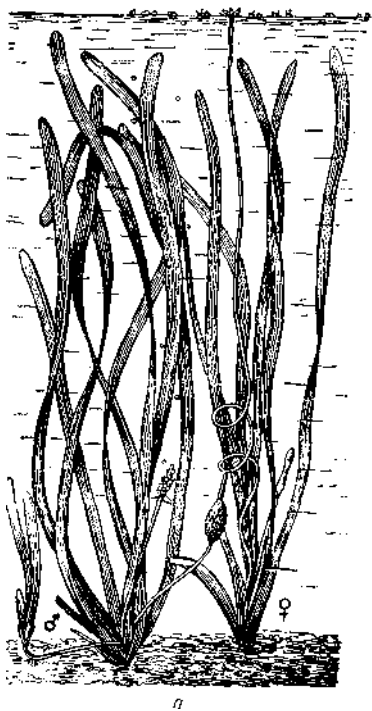


Мал. 187. Форма квітки в хвилівник
1 — квітка в фазі цвітіння; 2 — квітка, що відцвіла; 3 — рослина хвилівника і кнігк.-"мч.

Рослина валіснерія (дводомна), яка росте на дні водойм у південних районах або культивується в акваріумах, теж має досить оригінальні пристосування до запилення в умовах водного середовища, причому в запиленні бере участь не лише вода, а й деякою мірою і вітер.

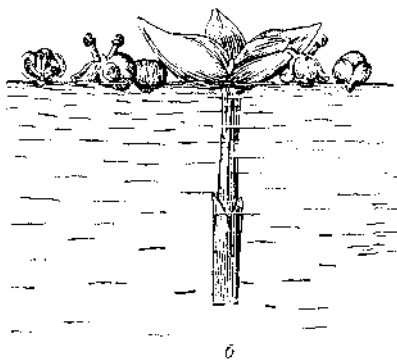
Квітки у валіснерії розвиваються під водою. Дозрілі чоловічі квітки відриваються від материнської рослини і за допомогою повітряних міхурців, що утворюються всередині її, випливають на поверхню води. Одночасно дозрівають і жіночі квітки. Спочатку вони сидять на спіральному закручених квітконіжках, але у міру дозрівання спіраль розкручується, виносячи квітки з води. Цвітіння як чоловічих, так і жіночих квіток відбувається на поверхні води (мал. 188). Розкриті чоловічі квітки рухаються по водній поверхні пасивно. В одних випадках вони переміщуються за допомогою течії води, в інших • — за участю вітру. Для пересування квіток вітром велике значення має оцвітина, яка виступає в ролі паруса. Підпливши до жіночих квіток (які стоять на місці), тичинки віддають свій пилок приймочкам (таким чином відбувається запилення). Після цього жіночі квітконіжки спіралізуються і квітки втягуються у воду. Плоди і насіння формуються під водою.

Досить інтенсивно перехресне запилення відбувається у рос-



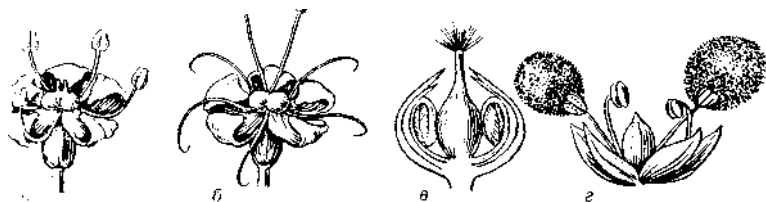
Мал. 188. Гідрофільна рослина валіснерія спіральна:

а — загальний вигляд рослини; б — жіноча квітка (посередні) на довгій квітконіжці; чоловічі квітки (з двох боків) відірвані від стебла, вільно плавають на поверхні води.



лип американських юкк. Ці рослини мають двостатеві квітки. Запилюються вони комахами з роду пронуба. Спочатку комаха проникає у квітку, збирає пилок у грудочку і кладе її собі на голівку. Потім перелітає на іншу квітку для відкладання яєць, які за допомогою яйцекладу відкладає у насінні зачатки через стінку зав'язі. Після цього комаха піднімається по стовпчику маточки до заглиблення між приймочками і закриває його принесеною грудочкою пилку. Таке закупорювання приймочки пилком забезпечує успішне запилення. Оскільки личинки розвиваються в насінних зачатках, то частина їх не утворює насіння, бо використовується для відгодівлі майбутніх комах. Непошкоджені насінні зачатки дають добротне насіння.

Дихогамія (від гр. *dicha* — окремо, *gamos* — брак). У багатьох видів рослин з двостатевими квітками самозапиленню перешкоджає дихогамія, яка проявляється в неодноточасному досяганні тичинок і приймочки (приймочок). Якщо у квітці раніше досягають пиляки, а приймочки ще не дозрілі, то таку форму дихогамії називають *протерандрією* (від гр. *protos* — перший, *andrei-os* — чоловічий) (мал. 189). Зустрічається вона у представників



Мал. 189. Дихогамія квіток (неодноразове дозрівання тичинок і маточок):

а, б — протерандрична квітка бедренцю; в, г — протерогінічна квітка настінниці.

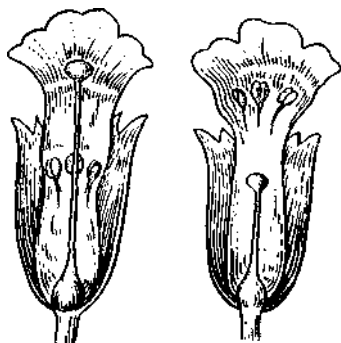
(мнювих, мальвових, складноцвітих, губоцвітих, геранієвих, гвоздичних та ін.

Якщо приймочки дозрівають раніше пиляків, проявляється друга форма дихогамії — *протерогінія* (від гр. *protos* — перший, *gyns* — кіпка). Вона більш поширена в рослинному світі, але менше ніж іротерандрія.

Протерогінія властива хвилівниковим, хрестоцвітим, пасльоновим та багатьом іншим одно- і дводольним рослинам.

Існують рослини, які в одних умовах поведуть себе як протерандричні форми, в інших — як протерогінічні, а інколи вони мати, квітки з одночасно достигаючими тичинками і приймочками.

Гетеростилія (від гр. *heteros* — інший, *stylos* — стовп, опора). У двостатевих квітках багатьох видів рослин розвивається різностовпчастість. Одні квітки мають довгостовпчасті маточки і короткі тичинки, а інші, навпаки, короткі стовпчики і довгі тичинки. Таку конструкцію квіток називають гетеростилією. Спостерігається вона в льону, гречки, первоцвіту, медунки, незабудки, вероніки і мал. 190). Характерною особливістю для цих квіток є те, що вони хоч і двостатеві, але поведуть себе як одностатеві або дводомні рослини. Гетеростилія застерігає квітки від самозапилення, бо пилок з коротких тичинок не може заплити маточку з довгим стовпчиком, а пилок з довгих тичинок не утримується приймочкою короткостовпчастих маточок. Причини цього явища такі. На довгих стовпчиках розвиваються великі приймочки з високими, але рідкими сосочками. Вони пристосовані затримувати лише крупні пилинки з довгих тичинок.



Мал. 190. Гетеростилія в квітках первоцвіту:

зліва — квітка з довгими стовпчиками і короткими тичинками, справа — квітка з довгими тичинками і короткими стовпчиками.

Дрібний пилок утворюється в низько прикріплених пиляках, для уловлювання якого пристосовані лише приймочки, які сидять па низьких стовпчиках. Таким чином, у гетеростилічних форм можливе лише перехресне запилення, бо в них немає квіток з однаковою висотою пиляків і стовпчиків. Відбувається запилення довгостовпчастих маточок з довгих тичинок, а короткостовпчастих • — з коротких тичинок. Ч. Дарвін назвав його законним (легітимним) запиленням. Після легітимного запилення формується високоякісне насіння, воно має високу життєздатність і досить продуктивне. Гірший результат буває, якщо пилок з довгих тичинок переноситься на приймочки коротких стовпчиків і, навпаки, з коротких на довгі. Таке запилення називають ілегітимним (незаконним). Насіння при цьому гіршої якості і дрібніше, або зовсім не утворюється (у медунок).

Штучне запилення — запилення, в якому безпосередньо бере участь людина. Його застосовують під час виведення нових сортів, тобто в селекційній роботі або з метою підвищення врожайності існуючих сортів тощо.

Штучне запилення, яке застосовують в селекції сільськогосподарських культур, проводиться з метою одержання гібридів або поліпшення виведених сортів. Для цього підбирають відповідні материнські і батьківські форми. З батьківських форм беруть пилок, а потім наносять його на приймочки материнських особин.

Робота по штучному схрещуванню включає три потрібні операції: підготовка суцвіття до схрещування, кастрація і запилення.

Суцвіття підготовляють так: спочатку його оглядають, потім видаляють усі недорозвинені квітки. У квіток, які залишилися для схрещування, теж потрібно видалити всі зайві частини, які заважають кастрації, наприклад остюки (у остистих форм) або віночок, як у льону; потім видаляють всі пиляки у квітках, залишаючи маточки. Пиляки видаляють тоді, коли тичинки ще недозрілі, тобто у фазі бутона.

При дозріванні приймочок маточки пилок, взятий з батьківської рослини піпеткою, пінцетом, щіточкою, наносять на материнські квітки. Цю операцію проводять в час масового цвітіння рослин цього сорту.

Способів запилення буває кілька — примусовий, вільний і обмежено вільний.

Для примусового способу характерне те, що після нанесення пилку на жіночі квітки, які до цього були під ізолятором, відразу знову одягають ізолятор, цим застерігається попадання іншого пилку, що інколи масово носить в повітрі.

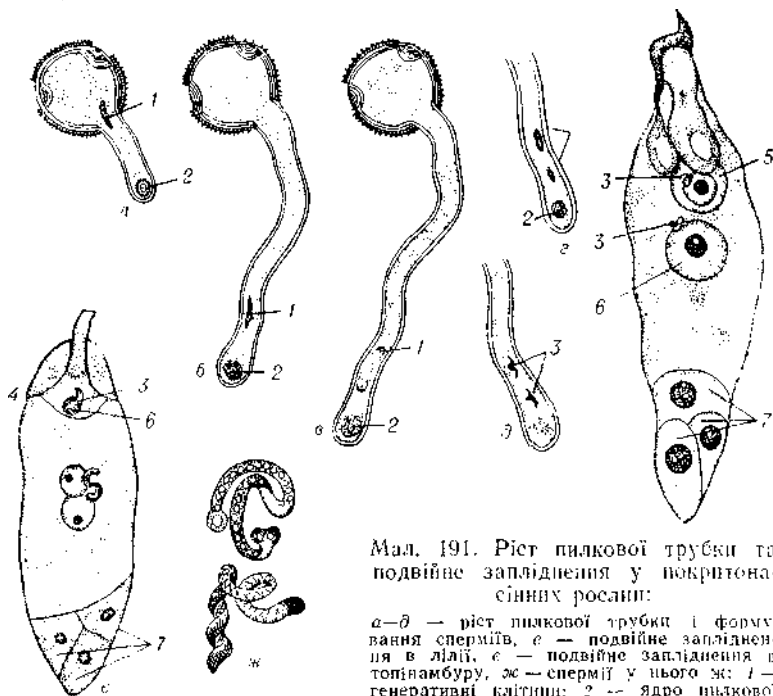
При вільному запиленні квітки, які були кастровані, на материнській рослині не ізолюють. У цьому випадку материнські і батьківські форми сіють на спеціальній ізольованій ділянці гібридн-

Запліднення

Запліднення — процес злиття двостатевих клітин, різних за своїми фізіологічними функціями, але подібних за природою. Тобто у цьому процесі беруть участь дві статі: чоловіча і жіноча. Чоловічі статеві клітини у покритонасінних рослин без джгутиків, їх називають сперміями, а жіночі — яйцеклітинами.

Перед заплідненням відбувається відповідний підготовчий період. Розпочинається він після того, як сформуються пилинки і зародковий мішок. Мітотичний поділ ядра пилинки з наступною диференціацією вмісту на дві клітини і є початком проростання мікроспори. З утворених клітин маленька є репродуктивною, велика — вегетативною (сифоногепною) (мал. 191).

Пилінка, потрапивши на прийомочку маточки, набрякає, вегетативна клітина починає рухатися до зав'язі, утворюючи вегетативну трубку (пилкову трубку). Трубка проходить крізь пори екзини і потрапляє всередину зав'язі до насінного зачатка. Напряму росту трубки зумовлюється позитивним хемотропізмом, тому вона рухається до подразника, яким є у даному випадку насінний зачаток з яйцеклітиною.



Мал. 191. Ріст пилкової трубки та подвійне запліднення у покритонасінних рослин:

а-д — ріст пилкової трубки і формування спермій, е — подвійне запліднення в лілії, ж — спермії у нього ж; 1 — генеративні клітини; 2 — ядро пилкової трубки; 3 — спермії; 4 — синергіди; 5 — яйцеклітина; 6 — ядро; 7 — антропи.

формою пилкова трубка нагадує тонку нитку, яка інколи і. мі -30 см, наприклад у кукурудзи. Пилкова трубка у на-
• ти • ;і ;і;іток може заходити крізь мікропіле, інколи крізь ха-
і . осрси, ліщини, граба, горіха волоського та ін.). Розвиток
"" " "гої трубки називають чоловічою гаметофазою, бо вона несе

процесі росту в пилкову трубочку опускаються протопласт
I '• : чанної клітини з ядром і генеративна клітина. Ядро знахо-
'... і і недалеко від кінчика трубочки, вважають, що воно стиму-
н... ріст. Інколи вегетативне ядро не заходить у трубочку і за-
... : м , бся в пилинці.

• і сперативної клітини спермії утворюються по-різному. ▷ <я-
... . гадках вона розпадається на два спермії ще в пилинці, п ш
' і и трубочці вегетативної клітини (що буває частіше) Ці два
. її і є чоловічими статевими клітинами. Вони самі й- р\|a
т• il.. ч через відсутність джгутиків, тому вегетативна трубка и да
ч- • • і\ випадку відіграє досить важливу роль — за її участю спер-
• ті підводяться до зародкового мішка. Однак перш ніж зустрітися
ародковим мішком, на шляху пилкової трубки стають клітини
• > 'и-іуса. Щоб пройти крізь цю перешкоду, пилкова трубка, оче-
• пню, виділяє відповідні ферменти, які руйнують клітини насінного
. пачка, проходячи до зародкового мішка. У зародковому мішку
• і р\ бочка росте у напрямку до яйцеклітини. Зустрівшись з яйцеклі-
іиною, кінець її розкривається і її вміст (цитоплазма і два спер-
ми) виливається у зародковий мішок. Сама вегетативна клітина
/істнерує. У зародковому мішку у зв'язку з надходженням нових
і.імпонентів відбуваються досить складні перегрупування. Синер-
і іди починають руйнуватись, один із сперміїв зливається з яйце-
клітиною, запліднюючи її. Таким чином утворюється зигота з дип-
лоїдним набором хромосом. Другий спермії направляється до
центра зародкового мішка і зливається із вторинним ядром. У про-
цесі розвитку із зиготи утворюється зародок, а із вторинного яд-
ра — ендосперм з триплоїдним набором хромосом. Так здійсню-
' . ться подвійне запліднення у покритонасінних рослин, яке у 1898 р.
зідкрив російський ботанік С. Г. Навашин.

Після запліднення зародковий мішок зазнає таких перетворень:
і; ньому руйнуються антиподи і паралельно формуються зародок і
ендосперм, причому найпершим починає розвиватися ендосперм,
а потім зародок.

Ендосперм розвивається двома шляхами. У роздільнопелюстко-
вих і однодольних рослин після багаторазового поділу ядра утво-
рюється багатоядерний протопласт. Ядра розташовані лише у при-
стінній зоні зародкового мішка. Потім біля кожного ядра концен-
трується цитоплазма і з'являються клітинні стінки. Сформовані
клітини негайно починають ділитися і заповнюють весь зародковий

мішок. Описаний тип розвитку ендосперму називають ядерним, або нуклеарним. Якщо після кожного поділу ядра одночасно утворюються клітинні перегородки, що буває переважно у зрослопелюсткових, то такий тип називають клітинним, або целюлярним. Однак є рослини, в яких ендосперм зовсім не утворюється (орхідні).

Ендосперм за своїми функціями виступає як запасна тканина. У ньому накопичуються вуглеводи, менше жири і білки. Вони відіграють істотну роль для живлення зародка при проростанні насіння. Справа в тім, що до виходу сім'ядоль або листків на поверхню ґрунту зародок поводить себе як гетеротрофний організм, тому для проростання його має бути потрібна кількість запасних поживних речовин, інакше він не проросте.

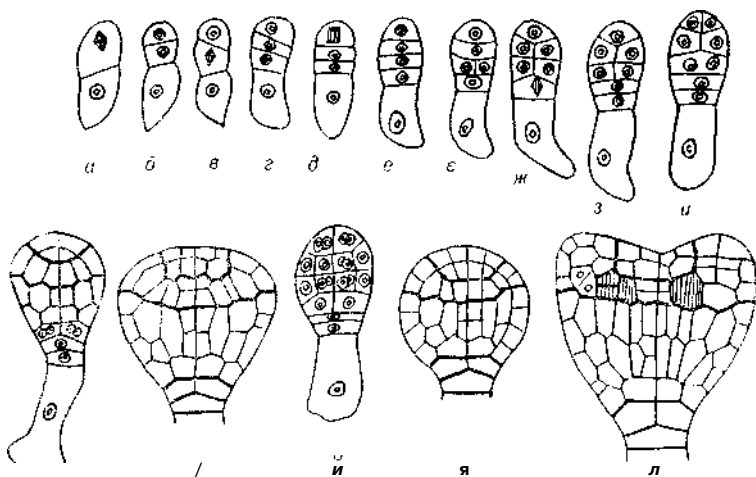
Поряд з розвитком ендосперму формується і зигота. Однак спочатку вона обгортається оболонкою і деякий час перебуває в стані спокою, а потім починає ділитися з утворенням двох клітин. Верхня клітина, що відчленувалася у напрямку до мікропіле, після багаторазового поділу утворює підвісок. Завдяки підвіску молодий зародок занурюється в поживний субстрат ендосперму. Друга, нижня, клітина тричі ділиться, утворюючи кулясте тіло, яке потім розростається за рахунок подальшого поділу його клітин і перетворюється на зародок. У процесі розвитку верхня частина кулястого тіла стає плоскою. У дводольних рослин сім'ядолі утворюються ?а рахунок горбочків, що закладаються на двох протилежних боках плоскої частини кулястого тіла. Сім'ядольні горбочки розростаються всередині зародкового мішка і перетворюються на сім'ядолі (мал. 192). У сім'ядолях відкладаються крохмаль, білки та інші речовини, і тому вони виступають у ролі запасної тканини. Розвиток і ріст зародка відбуваються за рахунок вторинного ендосперму.

Однодольні рослини мають лише одну сім'ядолю, яка розвивається на верхівці зародка. У багатьох злаків на протилежному боці від щитка є невеликий виріст — епібласт (від гр. ері — над, blastos — росток, зародок). Вважають, що це рудимент другої сім'ядолі.

У дводольних рослин вегетативні органи формуються за рахунок бруньки і зародкового корінця, що закладаються між сім'ядолями.

В однодольних рослин зачаткові вегетативні органи займають бічне положення до термінально розташованої сім'ядолі.

Стан нуцелуса у зв'язку з розростанням у ньому ендосперму і зародка дуже змінюється. В одних рослин, наприклад у складноцвітих, він майже зовсім зруйнований і від нього залишається лише тоненька плівка, яка огортає насінину. В інших представників рослинного світу нуцелус збагачується поживними речовинами і утворює запасну тканину — перисперм. Таким чином, після запліднення насінний зачаток поступово перетворюється на насінину.



Мал. 192. Схiма розвитку зародка i насiння в дводольнiй рослини:

а, б, в, г, д, е, є, ж, з, и — формування чотирьохкiтiнного передзародка; д-з — формування ВОСЬМИКЛIТТIШОГО передзародка; а, і — формування багатокiтiнного передзародка; і-к — формування ооцита (якiшнього яйця); є-д зародка; л — поява сiм'ядолi.

Насiння розвивається по-рiзному. В одних випадках весь ендосперм витрачається на формування зародка i перисперм не утворюється. Поживнi речовини для проростання насiння цiєї групи рослин знаходяться в двох сiм'ядолях (бобовi, складноцвiтi, гарбузовi, розоцвiтi) або в однiй сiм'ядолi (частуховi, рдесниковi). У другiй групi рослин, до яких належать злаки, пасльоновi, зонтичнi та iн., розвивається лише ендосперм, який є єдиною запасною тканиною, яка витрачається зародком при проростаннi. Третьою групою рослин є гвоздичнi, лататтевi, лободовi, у насiннi яких немає ендосперму, а запасною тканиною є перисперм. I, нарештi, у четвертiй групi поживнi речовини накопичуються в периспермi та ендоспермi (чорний горошковий перець).

Апоміксис, його роль у житті квіткових рослин

Крiм звичайного подвійного заплiднення у квіткових рослин часто спостерігається відхилення від нормального статевого процесу, коли зародок i насiння розвиваються без заплiднення. Такий процес називають апоміксисом (від гр. аро — без, міксис — змішування).

iснують такі категорiї апоміксису: партеногенез (від гр. parthenos — незаймана, genesis — походження), апогамія (від гр. аро — без, gamos — брак), апоспорія (від гр. аро — без, spora —

сіяння). Наведена класифікація базується па основі того, з яких компонентів насінного зачатка розвивається зародок. Якщо він утворюється з незаплідненої яйцеклітини, таке явище називають *партеногенезом*. Розвиток партеногенезу відбувається двома шляхами. В одних випадках зародок формується з гаплоїдної яйцеклітини (у дурману, тютюну та ін.), в інших — з диплоїдної. Причому диплоїдний набір хромосом зберігається, бо в процесі розвитку зародкового мішка не відбувся мейоз і яйцеклітина залишилася диплоїдною. Так розвивається насіння у манжеток, нечуйвітру, кульбаби.

Явище *апогамії* характеризується тим, що зародок насінини формується не за рахунок яйцеклітини. У цьому процесі участь беруть синергіди, антиподи (в редукованому або передувкованому стані), а також клітини ендосперму. Апогамія спостерігається у подорожника ланцетолистого, цибулі пахучої та інших рослин.

Третій вид апоміксису *апоспорія* проявляється як особлива його форма, коли зародок розвивається поза гаметофітною фазою за рахунок диплоїдних клітин нуцелуса, халази або покривів насінного зачатка. Апоспорія спостерігається у цитрусових, розоцвітих та ін. Виділяють два варіанти апоспорії.

1. Нормальний зародковий мішок дегенерує. Зародок формується з диплоїдних клітин нуцелуса або халази. Утворені клітини зародка або безпосередньо врастають всередину відмираючого зародкового мішка, або з нуцелярних чи халазних клітин розвивається новий зародковий мішок з зародком, і весь цей утвір продовжує розвиватися у дегенерованому мішку. Таким чином, у даному випадку зародок формується з деякою участю нормального зародкового мішка.

2. Зародок розвивається за рахунок клітин нуцелуса, а інколи й покривів без будь-якого зв'язку із зародковим мішком і носить характер додаткової, або адвентивної, ембріонії. Такий вид апоміксису часто проявляється у мандарина, лимона, апельсина і зумовлює багатозачатковість (поліембріонію), внаслідок чого утворюється до 20 зародків, але нормально розвивається 1—4, решта відмирають.

Характерною особливістю такої ембріонії є те, що тут спостерігається своєрідний перехід між статевим і вегетативним розмноженням, зародок формується за рахунок диплоїдних клітин спорофіта, а гаметофітний стан взагалі випадає з циклу розвитку.

Розглядаючи весь процес розвитку апоміксису, можна характеризувати його як процес вегетативного розмноження, бо він відбувається без запліднення. У багатьох рослин апоміктичний шлях розвитку насіння став звичайним, і рослини добре пристосовувалися до розмноження, заселяючи інколи великі території. Налічу-

ю-;ь майже 50 родин квіткових рослин, у яких спостерігається апо-". і кейс, але найбільше поширення він має серед жовтецевих, орхид-'.!);>;, лілійних, злаків та інших родин рослин.

Плоди

Після запліднення яйцеклітини у маточці відбуваються значні • міни, що зумовлюють утворення насіння і плодів. Кожна насінина Формується з насінного зачатка, плід—із стінок зав'язі. У при-їзді часто бувають випадки, коли у формуванні плоду бере участь !С лише зав'язь, а її інші частини квітки, наприклад квітколоже, чашолистки, пелюстки і навіть тичинки. Є ще плоди партелокар-• п'-ші, яким не передують запліднення, вони безнасінні.

Плоди бувають прості й складні, або збірні. Якщо у квітці <дці маточка."значить утвориться один плід. Такі плоди називають простими.'Одночасно, наприклад у малини, квітки батаіома тч-кові, що спричинює утворення багатьох плодів, це й будуть збірні пл^дп. Інколи тісно розташовані квітки в суцвітті зростаються, уг-і'орю'.о';;; зрілі плоди — супліддя. Зустрічаються вони у буряків.

Стінка плоду (перикарпій) (від гр. peri — біля, karpos — плід) складається з трьох шарів: позаоплодня (екзокарпій) (від гр. eho — зовні, karpos — плід), середоплодня (ендокарпій) (від гр. endon — всередині, karpos — плід), міжоплодня (мезокарпій) (від гр. mesos — середній, karpos — плід).

Позаоплодеиь буває шкірястий, плівчастий або дерев'янистий і становить зовнішню частину плоду, тому називається ще шкірою. Внутрішній шар оплодня, середоплодень, огортає насіння і теж буває шкірястим, плівчастим і дерев'янистим (кісточка). Між-СПЛОЧЕН!, розташований між екзо- і ендокарпієм. В одних рослин він дуже розростається і буває м'ясистим, соковитим, в інших - малопомітний.

Залежно від будови і консистенції оплодня плоди поділяють на дві великі групи: соковиті і сухі. У соковитих плодів оплодень м'ясистий весь або частково. Сухі плоди характеризуються тим, що в них формується сухий дерев'яний або шкірястий оплодень.

Генетична класифікація плодів залежить від типу гінцея, тому їх класифікують як апокарпні, синкарпні, паракарпні і лізикаг'пні

Соковиті плоди

До соковитих плодів належать ягоди, кістянки і ягодоподібні (мал. 193).

Ягода характеризується соковитим енто- і мезокарпієм та шкірястим екзокарпієм. У більшості це багатонасінний плід, але бувають і однонасінні (фініки).



Мал. 193. Соковиті плоди: ягоди, ягодоподібні плоди, кістянки:

а — смородина; *б* — агрус; *в* — помідор; *г* — брусниця; *д* — кавун; *е* — гарбуз; *ж* — вишня; *з* — слива; *и* — горіх грецький; *і* — черемха; *ї* — глід (багатонасна кістянка).

Особливий інтерес являють плоди помідора. Вони формуються з зав'язі, яка складається з 2 зрослих плодолистків. Селекційні сорти мають від двох до дев'яти і більше камер. Багатокамерність утворилась за рахунок зростання кількох плодолистків.

За генетичною класифікацією плоди ягоди бувають синкарпні і паракарпні. До синкарпних належать плоди винограду, картоплі, помідорів, баклажанів. В агрусу і образків вони паракарпні.

Ягодоподібні плоди характеризуються тим, що у формуванні соковитої частини плоду бере участь не лише зав'язь, а й інші частини квітки, включаючи інколи і квітколоже. До них належать яблуня, гарбузина, померанець.

Яблуко — багатонасінний апокарпний плід, у формуванні якого беруть участь не лише стінки зав'язі, а й інші частини квітки (квітколоже, основи чашолистків, пелюсток і тичинок). Вся м'якоти частина яблука формується поза зав'яззю. Із стінок зав'язі ворується лише хрящувата частина, що прикриває насіння всередині плоду (мал. 194).

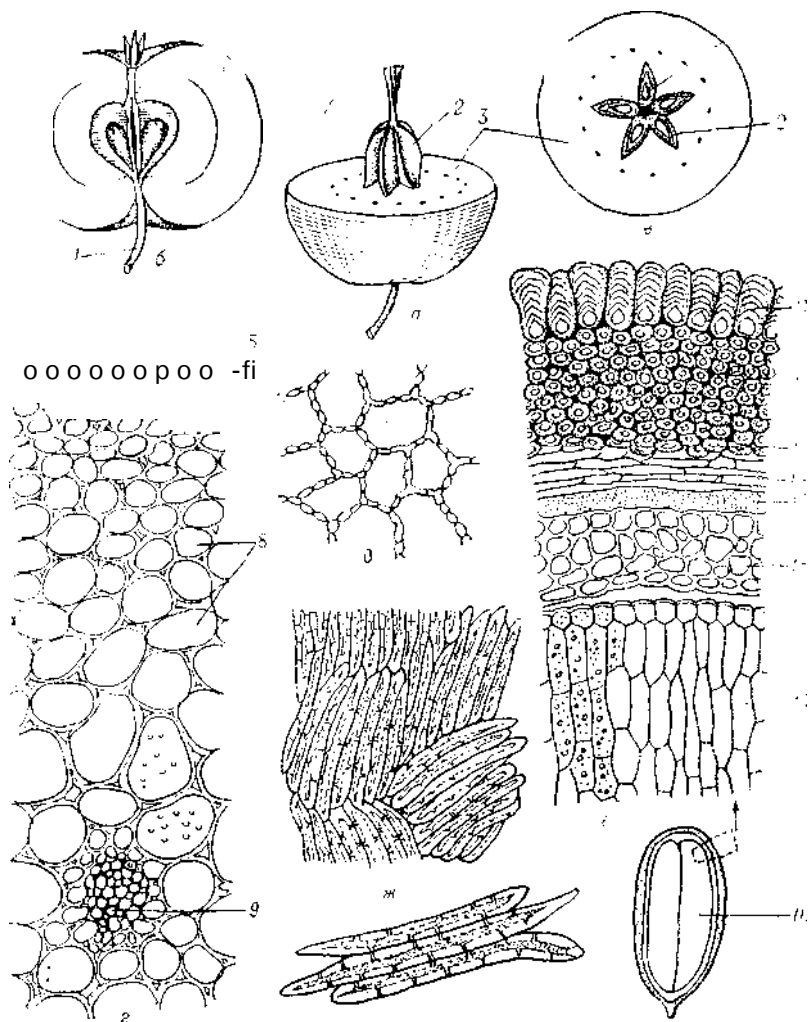
Плід яблука розвивається в яблуню, грушу, айву, горобину. Дослідники вважають, що хрящуваті перегородки утворені ендокарпієм. Соковита ж частина яблука сформувалася за рахунок міткової трубки і зовнішніх частин зав'язі.

Гарбузина (паракарпний плід) має дерев'янистий екзокарпій, творюється вона за рахунок квітколожа і плодолистків. Ендокарпій у гарбузиці соковитий, мезокарпій — м'ясистий. Крім оплоднення велику роль в утворенні м'якоти плоду відіграють, розрослі насінні осі. Плід гарбузину мають гарбузи, кавуни, дині, огірки.

Померанець (гесперидій) — плід цитрусових (апельсина, лимона, мандарина). Він багатонасінний, синкарпний з товстошкірим екзокарпієм і великою кількістю залозок, що виділяють ефірні олії. Мезокарпій у нього губчастий (білий), волокнистий і сухий і називається альbedo. Ендокарпій м'ясистий, соковитий. Соковита тканина у померанця розвинулася за рахунок виростів, що виникли на внутрішньому епідермісі плодолистків. Клітини цієї тканини великі і переповнені клітинним соком, вони займають всю зав'язь.

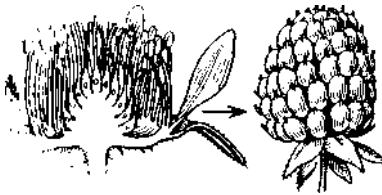
Кістянка — це апокарпний плід з яскраво вираженими трьома шарами. Екзокарпій шкірястий, ендокарпій дерев'янистий і утворює кісточку, мезокарпій м'ясистий, соковитий, добре розвішений (рідше сухий, губчастий). Типова кістянка у вишні, сливи, персика. За своїм походженням кістянка однонасінна і виникла з листянки внаслідок редукції насінних зачатків до одного. Є кістянки з двома або чотирма кісточками (глід, мушмула).

Кістянки можуть виникати також і з інших типів сухих плодів, наприклад коробочки. Такий плід у горіха грецького, в якого зовні розвивається соковитий зелений м'якуш за рахунок екзо- і мезокарпія, при дозріванні плоду вона опадає і залишається дерев'янистий ендокарпій, що прикриває всередині насінину з великими сім'ядолями. Таким чином, дозрілий і висушений грецький горіх є не що інше, як частина плоду. За своєю будовою плід горіха грецького — кістянка, а не горіх, він виникає з нижнього синкарпного гінецею, що складається з двох плодолистків. Крім того,



Мал. 194. Анатомічна будова плода яблуни:

a, б, с — поперечні та поздовжні розрізи через плід; *г* — частина оплодня на поперечному розрізі; *д* — епідерма плода з поверхні; *е* — насінина яблука на поздовжньому розрізі; *ж* — групи склеренхімних волокон шкірки на поздовжньому розрізі; *і* — плодоніжка; *к* — ендокарпій; *л* — мезокарпій; *м* — гніздо насінини; *н* — кутикула; *о* — епідерма; *п* — коленхіма; *р* — запасна паренхіма мезокарпій; *с* — гніздо насінини; *т* — зародок; *у* — епідерма; *ф* — склеренхімні волокна; *ц* — округлі склерейди; *ч* — видовжені клітини підстилаючої тканини; *ш* — деформовані клітини перисперму; *щ* — ендосперм; *з* — клітини сім'ядолей зародка з поживними речовинами.



Мал. 195. Поздовжній розріз квітки
лини та її плід — збірна кістянка.

таке походження мають плоди кофе (2-кісточкові), бузини (4—8-кісточкові), калини (однокісточкові).

Крім простих плодів кістянок >; рослин, наприклад у малини, ожини та інших, розшіваскладні апокарпні плоди кістянки. У них на загальному южі розташовані по кілька плодиків (мал. 195).

Сухі плоди

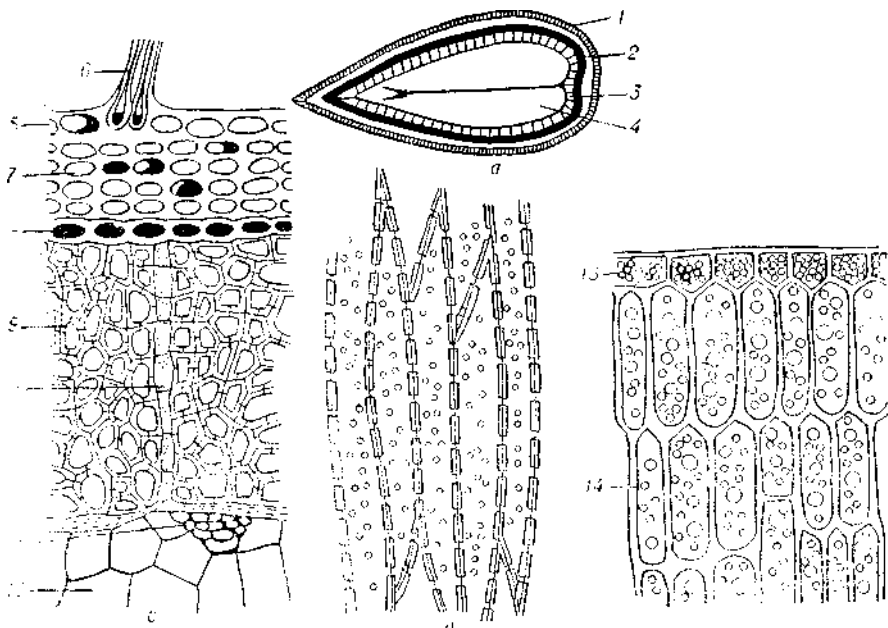
Сухі плоди мають сухий оплодень. їх поділяють па поро ікриппі > ікривні.

До нерозкритих плодів належать сім'янка, зернівка, горіх, <◇ •ж і крилатка. Нерозкриті плоди характеризуються тим, що і розвивається лише один насінний зачаток. При дозріванні плід розкривається.

Сім'янка — плід із шкіригим оплоднем, розвинулася з па- їь.арпного гiнецею, що має нижню зав'язь. Насіння не зростаєть- \ I стінками плоду. Маточка, що утворює плід сім'янку, скла- ться з двох плодолистків. У деяких рослин сім'янки мають ., юскоподібні вирости чашечки у вигляді парашутика або летюч- , (кульбаба, скереда), за допомогою яких вони переносяться віт- > і тому швидко поширюються. Плід сім'янка зустрічається у :*ладноцвітих (мал. 196), селерових (зонтичних) і деяких розо- ;вітих. Зонтичні мають плід двосім'янку, яка утворюється внаслідок роз'єднання плодолистків при дозріванні. Сім'янки бувають і склад- німи (збірними), як у перстачу або гостриці.

Зернівка теж паракарпний плід, як і сім'янка. Одночасно зер- нівка відрізняється від сім'янки тим, що оплодень у неї зростаєть- ся з насінними оболонками і становить з ними єдине ціле, тому зернівку називають не лише плодом, а й насінною. Формується зона з гiнецею, який має два плодолистки. Плід — зернівка, харак- терний для злакових рослин. Серед тропічних злакових зустріча- ються рослини, в яких розвиваються плоди горіхи (дендрокала- мус) або ягодоподібні плоди.

Горіх — однонасінний плід з дерев'янигим оплоднем, насіни- на не зростається із стінками плоду і лежить вільно. За своєю ге- нетичною класифікацією такий плід утворився з спикарпіюго гiнецею внаслідок редукції гнізд і насінних зачатків до одного. Плід розвивається з двогніздої зав'язі, яка формується за раху- нок двох плодолистків. У кожному гнізді закладається по одному

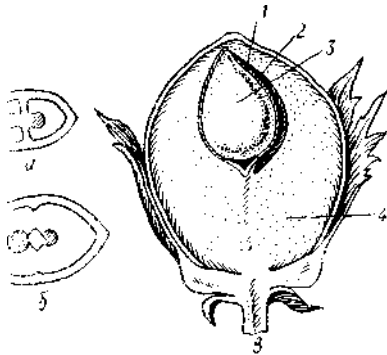


Мал. 196. Анатомічна будова плода соняшника однорічного:

a — поздовжній розріз сім'янки; *б* — частина оплодня на поперечному зрізі; *в* — склеренхімні волокна оплодня на поздовжньому розрізі; *г* — частина паренхіми сім'ядолей зародка на поперечному зрізі; 1 — оплодень; 2 — шкірка насінини; 3 — ендосперм; 4 — зародок; 5 — епідерма; 6 — епідермальні одноклітинні волоски; 7 — гіподерма; 8 — фітомелановий шар (в чорних плодах), фітомелан — аморфна речовина; 9 — склеренхіма мезофілу; 10 — тонкостінна паренхіма, що розділяє склеренхімні волокна на окремі ділянки; 11 — провідний пучок; 12 — клітини палисадної паренхіми сім'ядолей зародка; 13 — клітини палисадної лагепхіми сім'ядолей зародка; 13 — клітини з алеїровими зернами з глобїдами та кристалами; *и* — паренхімні клітини, що містять жири та інші поживні речовини.

насінному зачатку, але повного розвитку досягає лише один з них. Під час розвитку спочатку в плоді розвивається губчаста тканина, яка заповнює всю його порожнину. Пізніше вона дегенерує, а її місце займає насінина. При розрізі молодого горіха всередині видно колонку, зверху якої розташована насінина у початковій фазі розвитку. Колонка утворюється за рахунок країв плодолистків (мал. 197). До плодів горіхів належать жолуді, горіхи ліщини, бука, берези, вільхи, конопель, а також гречкових.

Жолудь хоч і належить до плодів горіхів, але має своєрідну будову. Формується він з 3-гніздової зав'язі з 6 насінними зачатками (у кожному гнізді їх по 2). У процесі розвитку зав'язь стає однокамерною з одним розвиненим насінним зачатком. Таким чином, жолудь — це однонасінний плід, плодова оболонка якого шкіряста, а не дерев'яниста. В основі жолудь має плюску.



197. Плід горіха у ліщини:

діаграма зав'язу — те саме на пізній стадії; Л — поздовжній розріз пелюстки; П — плід; 1 — насінина; колонка; * — оортований насінний ендокарпій.



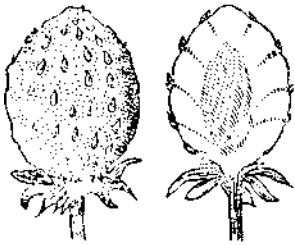
Мал. 198. Формування п. І * у - / ; о. у - д. у дуба:

1 — чоловіче суцвіття; 2 — жіноче суцвіття; 3 — плюска; 4 — загальний вигляд рослини; 5 — чоловіча квітка; 6 — жіноча квітка після запліднення; 7 — початок розвитку плоду; 8 — сформований плід-жолудь.

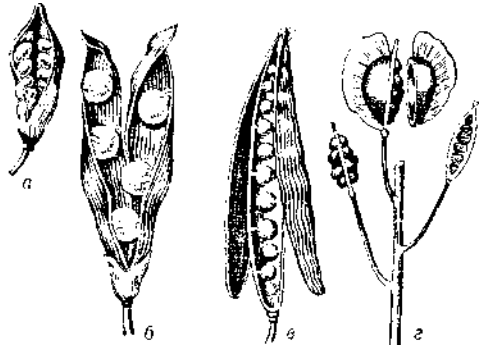
початку во: а вкриває майже весь плід, а потім відстає в юсті і при дозріванні відпадає з неї випадає (мал. 198).

Горішок утворився з апокарпного гіікцію, який має лише один насінний зачаток. Їшпа — редукувалася в процесі філогенезу, У зв'язку з Імн що горішок розвинувся з одного плодолистка, він має іншу природу, ніж горіх. Крім того, плодова оболонка у горішка шкіряста, а не дерев'яниста, як у горіха. Горішки розвиваються у жовтецевих, багатогорішкп — в суніці, шипшини, лотоса, гравілату. Плід суніці часто називають несправжнім Для того щоб довести наскільки це правильно, спробуємо проаналізувати його будову і походження. Соковита частина суніці розвивається за рахунок квітколожа, а плодики — з численних зав'язей, які знаходяться на поверхні м'ясистого квітколожа. Кожна зав'язь несе в собі один насінний зачаток. У процесі розвитку таким чином утворюється багато однонасінних плодиків — горішків (мал. 199). Вони мають шкірясту поверхню і не розкриваються. За генезисом — це збірний апокарпний плід. Отже, тут справжні плоди, бо у формуванні їх бере участь лише зав'язь.

Плід шипшини за генетичним походженням подібний до пло-



Мал. 199. Багатогорішок суниці.



Мал. 200. Багатонасінні розкривні плоди з сухим оплоднем:
a — листянка чемерника, або зимівника; *b* — біб гороха посівного; *c* — стручок капусти; *d* — стручечок талабана польового.

дів суниці. Він належить до апокарпних збірних горішків з верхньою зав'яззю, але морфологічно дещо відрізняється від першого типу. Якщо у суниць опукле квітколоже, то тут воно угнуте, келихоподібне. Таку форму плоду називають *цинородієм*, а угнуте квітколоже — *гінантиєм*, до краю якого прикріплюються частини квітки, крім маточок. Маточки закладаються у нижній частині квітколожа.

У лотоса плід теж збірний апокарпний — багатогорішок. Горішки містяться у заглибленнях розширеного квітколожа.

Аналогічна будова і походження плодів у гравілату. Цей тип плодів, як і попередні, належить до примітивних форм. Тут розвиваються відповідні пристосування для розмноження плодів — *етиловії*, які мають причіпки, сприяючи цим зоохорії.

Крилатка — синкарпний плід із шкірястим або перетинчастим виростом — крилаткою, як у в'яза, ясеня. У клена однокрилатки зрослися з утворенням двокрилатки.

Сухі розкривні плоди бувають одно- і багатонасінні, з шкірястим, дерев'янистим або перетинчастим оплоднем. Характерною особливістю цих плодів є те, що при дозріванні вони розкриваються і насіння випадає. За характером розкривання та наявністю гнізд розкривні плоди об'єднуються в такі типи (мал. 200): листянку, біб, корбочку, стручок і стручечок.

Листянка — плід одногніздий, розвивається з простого апокарпного гінцею, розкривається по лінії зростання країв плодолистка, тобто по черевцевому шву. Листянку мають рослини родини магнолієвих, жовтецевих, деякі розоцвіті. Є також складна листянка, наприклад у калужниці, канатника.

/>in — одногнізна, одно- або багатонасінний плід. Сформува- ший з одного плодолистка, тому є апокарпним. На відміну від їй Іянки розкривається двома стулками по черевному і спин- > у швах. Насіння прикріплюється на черевному шві. Плід роз- кривається з верхівки до основи. Однонасінні, боби часто не роз- миваються (еспарцет). У деяких рослин біб інколи розкриваєть- раптово і насіння з силою розкидається в усіх напрямках, • же явище можна спостерігати у багаторічного люпину. Це є не - інше, як пристосування до поширення насіння. Плід біб власти- • 9 рослина:; з родини бобових, цезальпінієвих, мімозових.

Коробочка — багатонасінний плід, утворений двома або багать- , плодолистками. Буває одногніздий або з кількома камерами, ммідень шкірястий. За походженням коробочки бувають сппкарп іу польпаха, бпвовпика та ін.), паракарпні (у родини мамчш .)

Форми коробочок і характер розкривання їх досить ріпнім, і • і к і і і є спадково сталими для відповідних нидів росши. У піски МІ, портулаку, подорожника воип розкриваються за дЧЮМОІ до кришечок, а з ротиків, маку, дзвоників — дірочок. Г'D ;крпп, :іші і •• оробочок поздовжніми щілинами відбувається у дурману, моло- чаю, орхідних, фіалки, багатьох лілійних. Плоди коробочки ма- ють рослини багатьох родин: гвоздичних, фіалкових, пасльонових, ілійних, макових, вересковних, ранникових та ін.

Стручок — видовжений двогніздий плід, утворений двома ило- іолнсткамн. Всередині плоду розвивається несправжня перегород- ка, до якої прикріплюється насіння. Форма перегородки подібна до рами з натягнутою па неї плівкою. У стручку закладається кілька насінних зачатків, він розкривний, багатонасінний, пара- карпний. Розкривається плід від основи до вершини двома стул- ками. Плід стручок характерний для більшості хрестоцвітих.

Однією з різновидностей стручка є *стручечок*. За будовою і по- ходженням він подібний до стручка і відрізняється лише формою. Довжина стручечка не перевищує 3-кратну ширину його. Стручеч- ки бувають у грициків, талабану, хрінниці.

Членисті плоди — сухі нерозкрпвні однонасінні плодики. Роз- виваються з однієї зав'язі шляхом поділу її справжніми і несправж- німи перегородками на членики за кількістю насінних зачатків, утворюється така сама кількість однонасінних плодиків. За похо- дженням членисті плоди бувають апокаршії, сипкарпні- і пара- карпні.

До апокарпних членистих плодів належать плоди солодушки, серадели та ін. У них плоди діляться на членики не поздовжніми, а поперечними перегородками і нагадують ланцюжок однонасін- них плодів.

Членисті сїїнкарпні плоди розвиваються у мальвових, гераніє- вих, губоцвітих та шорстколистих. Вони утворюються з дво- та

багатогніздої зав'язі і після дозрівання плодів розпадаються па однонасінні плодики — горішки чи сім'янки. Наприклад, у мальвових (калачиків лісових) плід розпадається на багато однонасінних горішкоподібних члеників, тобто на таку кількість, скільки мав цей синкарпний гінецей плодолистків. У герані плодолистки ділять зав'язь на 5 камер, в кожній камері по одному насінному зачатку, при дозріванні плоду він розпадається на 5 плодиків.

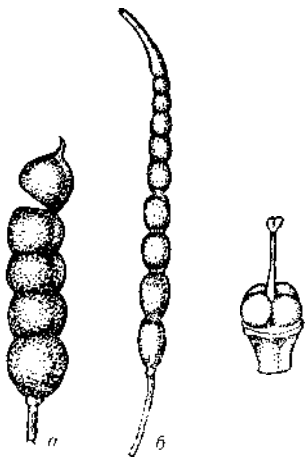
Губоцвіті і шорстколисті спочатку мають двокамерну зав'язь, утворену двома плодолистками. У кожній камері закладається по 2 насінних зачатки. У процесі розвитку зав'язь додатково ділиться медіальною перегородкою, внаслідок чого утворюються 4 камери з однією насінною в кожній. Дозрілий плід дає чотири окремі плодики.

До синкарпних розпадних плодів належать також двосім'янки зонтичних, двокрилатки кленів та ін.

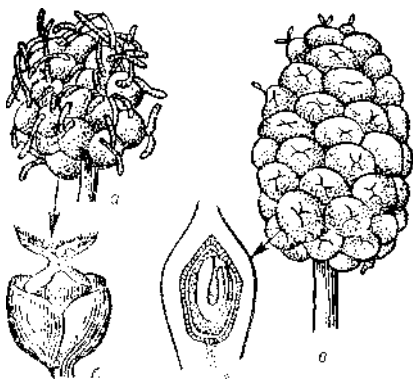
Паракарпні членисті плоди має дика редька з родини хрестоцвітних (капустяних). Плоди її розпадаються па однонасінні членики.

У членистих плодів бобових і капустяних в ході еволюційного процесу кількість насінних зачатків зменшувалась до одного. Такі плоди має конюшина і деякі представники капустяних (мал. 201).

Крім раніше зазначених типів плодів у деяких рослин утворюються своєрідні супліддя. Вони формуються із суцвіть, в яких окремі квітки розташовані дуже скучено і під час розвитку таких



Мал. 201 Членисті плоди:
a — членистий плід солодушки;
b — членистий стручок дикої редьки;
в — членистий плід з горішків (у г бобових ПІ шорстколистих).



Мал. 202. (мі і супліддя шов-
 1
a — суцвіття мал к RH квіток; *б* — ?-
 точкова квіткі *г* — *г ілля; *г* — г.ий
 ПІ() іі , 1>3).

і ігдиків вони зростаються між собою. Супліддя мають такі рослини, як буряки, шовковиця, інжир, ананас та ін. (мал. 202).

З усіх розглянутих плодів у рослинному світі найпоширеніші у відкритих місцях — розкривні плоди. У покритонасінних вони зустрічаються майже у половині видів рослин. Друге місце за поширенням займають плоди з сухим і нерозкривним оплодом, рідше зустрічаються ягодоподібні та плоди кістянки.

Форма плодів — характерна видова ознака. У дводольних рослинах плоди різноманітніші порівняно з однодольними.

Поширення плодів і насіння

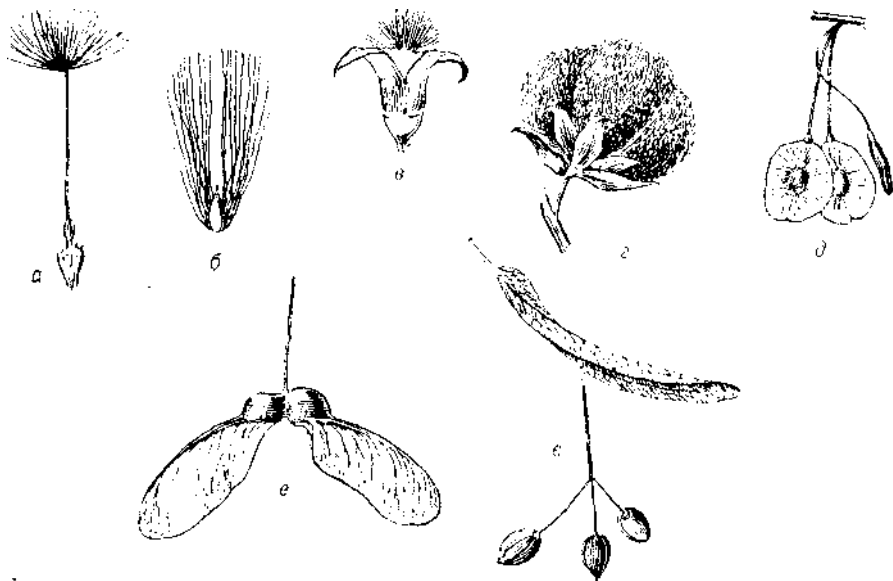
Поширення плодів і насіння — одна з важливих особливостей життя рослин. Це процес, який відбувається в процесі їхнього еволюційного розвитку. За допомогою відповідних пристосувань плоди і насіння успішно переносяться на нові місця, заселяючи все більші і більші території. Розселення рослин сприяє збереженню виду і є важливою біологічною функцією.

Залежно від того, за допомогою яких агентів відбувається поширення, плоди і насіння поділяють на анемохорії, зоохорпі, гідро- і автохорні, геокарпні. Таке поширення називають апохорією (від гр. *apo* — без, *choros* — розповсюджуюсь) чи відміну від автохорії (від гр. *autos* — сам, *choros* — поширююсь), тобто поширення власними силами.

Анемохорія — поширення плодів і насіння повітряними течіями. Це один з найпоширеніших способів розселення. Плоди і насіння при анемохорії мають відповідні пристосування. В одних випадках зменшується їх маса, в інших — збільшується парусність за рахунок утворення виростів, крил, летучок тощо. Парусні придатки виникають з насінних або плодових оболонки, частин квітки, інколи з листків (мал. 203).

Поширення плодів і насіння шляхом зменшення їхньої маси біологічно не виправдане. Справа в тім, що із зменшенням маси насіння у ньому зменшується і запас поживних речовин, зародок теж повністю не відиференційований, що нагадує собою лише невеликий комплекс зародкової тканини. У зв'язку з цим пристосування до поширення через зменшення плодів і насіння спостерігається лише у невеликій кількості рослин. Воно спостерігається у вовчка, що паразитує на соняшнику, і деяких орхідей. Маса насіння цих рослин надзвичайно мала, наприклад одна насінина вовчка має 0,000001 г, а орхідних — 0,000002 г.

Більшість анемохорних рослин поширюється за допомогою парусних пристосувань, що сприяє перенесенню їх вітром. Наприклад, насіння верби, тополі, бавовник, іван-чаю переноситься за



Мал. 203. Поширення плодів та насіння вітром:

a — сім'янка кульбаби; *б* — насіння верби; *в* — сім'янка волошки; *з* — коробочки бавовника з волосистим насінням; *д* — крилатка в'яза; *е* — двокрилатка клену; *б'* — горішки липи з крилаткою.

допомогою чубка, який розвивається за рахунок епідерми насінни.

Виникнення парусних пристосувань у плодів більш різноманітне, ніж у насіння. Летючки у складноцвітих розвинулися на місці чашечки, іншого походження вопи у сон-трави, гравілату, анемони, бо сформувалися за рахунок розрослого пірчастого стовпчика маточки і мають вигляд крила. Плід-зернівка ковили легко переміщується повітряними течіями завдяки запушеному остюку, який утворюється з верхівки нижньої квіткової луски.

В'яз, ясен, клен, береза та інші поширюються плодами-крилатками. Крилатки в них розвиваються за рахунок оплодня. Крилаті вирости на плодах шавлю формуються із внутрішнього кола оцвітини. Плоди липи, граба, хмелю теж мають крилатки, але вони формуються не за рахунок квітки, а внаслідок видозміни приквітників.

Зменшення маси насіння і плодів теж сприяє поширенню їх вітром, інколи вони бувають пилоподібними (у грушанки, орхідеї тощо). Така мініатюрна маса органів розмноження в цих рослин, з одного боку, сприяє розселенню цих видів, з другого — зменшує ймовірність виживання, оскільки вони ще не мають віддиференці-

• даного зародка, який тут представлений лише незначною групою клітин.

Своєрідне пристосування до розповсюдження плодів і насіння • ії>п> рослини типу перекоти-поле, до яких належать курай, керч, верблюжа трава та ін. При дозріванні цих рослин вони цілком відриваються від ґрунту і підхоплюються вітром, котяться по епах, розсіваючи свої плоди і насіння.

Зоохорія (від гр. *zoon* — тварина, *choreo* — поширююсь) — • ілірешія плодів і насіння з участю тварин. До цієї групи належать рослини з яскраво забарвленими ягодоподібними плодами, плодами-кістянками, а також сухі плоди, які є для них кормом. Іноколи цілі суцвіття мають відповідні причіпки (лопух, дика морква, парило, нетреба, череда), якими вони чіпляються за тіло гилші і переносяться на нові місця.

Ягодоподібні плоди і кістянки розвиваються у більшості росши, що ростуть у лісі і займають нижній ярус. Тому вітер н таких • мовах втрачає своє значення для поширення плодів цих рослин. Плоди у цьому разі, потрапивши до травного тракту тварин, переразлюються, а насіння, не ушкоджене кислотами, виходить з послідом. Тваринний послід є добрим стимулятором для проростаючого насіння, а також захищає його від дії несприятливих умов.

Деякі рослини (шавлія лучна, глечики, льон) мають липкі плоди і насіння, які прилипають до тварин і можуть переноситися на великі відстані, а пізніше підсихають і відпадають.

У рослинному світі відповідне місце займає *мірмекохорія* (від гр. *myrmex* — мурашки, *choreo* — поширююсь), тобто поширення насіння мурашками. До мірмекохорних рослин належать фіалка, ряст, петрів хрест, зірочки жовті, чистотіл та ін. Мурашки можуть переносити насіння на відстань до 10 м (насіння ожини волосистої).

Мурашок приваблюють м'ясисті і багаті на олію утворення, які розвиваються на насінні. Комахи захоплюють насіння і, використавши придатки, покидають його, але вже на іншому місці, де воно й проростає.

У мірмекохорних форм до цього процесу пристосоване не лише насіння, а й вся рослина. Наприклад, у них рано досягають плоди, коли мурашки найбільш активні. У багатьох рослин усі суцвіття після цвітіння нахиляються до землі і таким чином створюють умови для участі комах у поширенні насіння.

Антропохорія (від гр. *anthropos* — чоловік, людина, *choreo* — поширююсь). Характерною особливістю цього типу розмноження плодів і насіння є те, що воно здійснюється за участю людини. Однак його не слід розглядати як варіант зоохорії, тобто перенесення чіпких, сухих, соковитих плодів. Людина несвідомо розселила багато видів бур'янів. Насіння і плоди перепосилися з

комерційними товарами, з одягом людини, з різними предметами. Таке поширення спостерігалось не тільки всередині якоїсь країни, а й між країнами і материками. Наприклад, у Францію черг і торгові порти було завезено понад 500 видів чужоземних рослин. Одночасно приходять переселення деяких рослин з Європи ті американський материк (вівсюг, журавель та йй.). Однак найефективнішим засобом для розселення рослин є свідомо еільськогосио дарська діяльність людини. Людина свідомо переносить плоди, насіння, живці, кореневища, бульби, навіть цілі рослини, змінюючі корінний склад флори і створюючи цим самим нові ареали поширення їх.

У світовому рослинництві використовують близько 1500 культурних видів рослин. Першопочаткова культура їх визначалась окремими районами. Культурні рослини Старого Світу походять з Китаю, Індії, Передньої та Середньої Азії, Закавказзя, Середземномор'я, а джерелами формотворення, або географічними центрами походження культурної флори Нового світу, були Півдеппо-Мексиканський і Цектрально-Американський, Південноамериканський, Чиліанський і Бразильсько-Парагвайський центри. Протягом тисячолітньої інтродукції культурні і дикорослі рослини поширились далеко за межі цих районів. Так, пшениця (широколиста), просо, чумиза, соя, перила, редька овочева і олійна, окремі види цитрусових і плодових культур та багато інших рослий походять з Китаю, а тепер за участю людини розселилися по всій планеті.

У районах Старого Світу дуже поширені такі рослини, як кукурудза, помідор, соняшник, картопля, квасоля, американський бавовник, перець, тютюн, деякі види гарбузів, хінне дерево та інші, завезені з Америки.

Людина зрошує безводні пустині і степи, здійснює значні меліоративні роботи, все це сприяє не лише розширенню областей багатьох видів рослин, а й зміні рослинного покриву на величезних покритвах за короткий строк.

Таким чином, антропохорія займає одне з головних місць у розселенні рослин на планеті.

Г і д р о х о р і я (від гр. *lydor* — вода, *choreo* — поширююсь) спостерігається у болотяних і водяних рослин. У них плоди і насіння поширюються водою за допомогою роздутих виростів, які заповнюються повітрям, що дає змогу довгий час триматися на воді і переміщуватись водяними течіями па великі віддалі (кокосові пальми). Роздутість плодів осоки через наявність в них повітря зменшує щільність їх, тому вони не тонуть у воді. Плоди півників болотяних мають спеціальні повітряні камери і теж пристосовані розселятися у водному середовищі.

Другою особливістю гідрохорпих плодів і насіння є стійкість

і до набухання, тобто вони не гігроскопічні, і тому можуть довго в нас час триматися у воді, не втрачаючи схожості.

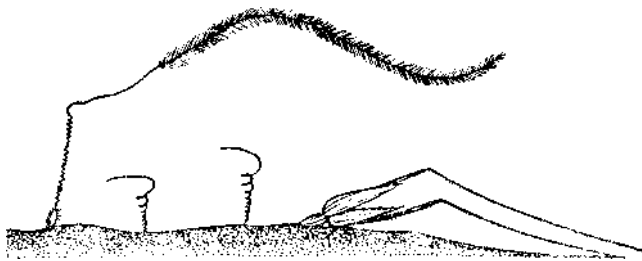
Автохорія (від гр. *autos* — сам, *choreo* — поширення) — це викидання насіння і плодів. Прикладом автохорії є боби, лисички, стручки, коробочки первоцвіту, маку, блекоти, дурману, і кил фіалки, тріскучки американської. У цих рослин при дозріванні плоди розтріскуються і насіння з силою викидається. Відстань розсівання насіння неоднакова. У фіалки, наприклад, насіння відлітає від материнської рослини на 4,2 м, у люпину — від 4 до 14 м, а у тріскучки американської — навіть до 14 м, причому викидання плодів у цієї рослини супроводжується сильним шумом, подібним до револьверного пострілу.

Своєрідно поширюється насіння скаженого огірка, що росте на Кавказі і в Середній Азії. При дозріванні насіння всередині ні

створюється високий тиск. Якщо до гачків плодів підуться, то плодова ніжка швидко відривається від плоду і виходить таким чином вихід для насіння, яке з силою викидається разом із слизистою рідиною. Слизиста рідина сприяє прилипанню насінної маси до одягу людини або тіла тварин, а після підсихання вона відпадає.

До автохорних плодів належать також плоди арахісу (земляного горіха), що формуються за рахунок надземних квіток. Тут відбувається самозаривання плодів. Після відцвітання надземних (хвостатих — відкритих) квіток у кожній квітці за рахунок чашечки формується видовжена трубочка, яку називають *гінофора*, вона спочатку підносить зав'язь трохи вгору, а потім згинається до землі і зариває плід у ґрунт на глибині до 10 см, який там формується, а після дозрівання проростає в нову рослину. Такий спосіб поширення плодів називають геокарпією (від гр. *Γη* — Земля, *karpos* — плід).

До геокарпічних плодів належать і зернівки злакової рослини ковили (мал. 204). У тому місці, де знаходиться зародок, зернівка має гострий кінець, вкритий направленими вгору щетинками. Від



Мал. 204. Пристосування до поширення плодів у ковили.

верхньої частини зернівки (протилежний бік від зародка) відходить запушений стриженьок, який називають остюком; наявність його сприяє анемохорії. Нижній бік колінчастого стриженька по опущений, а гвинтоподібно закручений. Зернівка потрапляє на ґрунт гострим кінцем і частково закорюється. Потім гвинтоподібна частина остюка у вологому середовищі розкручується, а при сухій погоді закручується; таким чином, із зміною погоди поступово угвинчує плід у ґрунт. Плід вийти з ґрунту не може, тому що перешкодою є грубі волоски, спрямовані вгору. Так поступово плід заглиблюється до відповідної глибини, де буде достатньо волого для проростання.

Пристосування плодів і насіння до поширення відіграє величезну роль у боротьбі за існування рослин, набутого у процесі природного добору.

Значення плодів і насіння в житті людини

Завдяки наявності у плодах і насінні великої кількості найрізноманітніших поживних речовин вони є основним продуктом харчування. Плоди і насіння багаті на вуглеводи, білки, жири, мінеральні солі, цінні органічні кислоти, вітаміни, ефірні олії, тощо.

Залежно від того, яких поживних речовин найбільше накопчується у плодах чи насінні, культурні рослини поділяють на відповідні групи: 1) зернові, вони містять багато крохмалю, у зернівці пшениці його понад 60%, рису - 75%; 2) бобові - з підвищеним вмістом білка - 30-37% і більше (в арахісу його може бути до 38%, у сої - 33-45, у люпину - близько 61%); 3) олійні культури, з яких добувають дуже цінні продовольчі і технічні олії. До цієї групи культурних рослин належать соняшник, софлор, рицина, кунжут, мак олійний, перила, лялеманція, ріпак, ріжій, гірчиця, крамбе, чуфа, льон, коноплі та ін.; 4) технічні - прядивні, цукроносні тощо.

Понад 20 видів рослин людина використовує з метою одержання дуже цінних ефірних олій. Це такі рослини, як коріандр, аніс, *КУЛШ*, фенхель тощо. Ефірні олії цих рослин широко використовують у парфумері, кондитерському виробництві, медицині.

Багато рослин культивується заради м'ясистого оплодня і м'ясистих утворень, що вкривають насіння (яблуна, груша, айва, абрикос, виноград, гранат, хурма, мандарин, кавуни, дині, огірки, суниці, помідори, баклажани і ряд інших культур). Широко використовують лікарські рослини.

Плоди і насіння - важлива кормова база для тварин. При цьому використовують не лише основну продукцію рослинництва, а й відходи - солому, висівки, макуху, залишки плодово-ягідних культур тощо.

Із цим чином, розглядаючи питання про значення плодів і насіння, можна констатувати, що вся діяльність сільськогосподарських працівників спрямована в основному на вирощування плодів і насіння.

Запитання для самоконтролю

Чому покритонасінні вважають апогеєм в рослинному царстві?

Чим пояснити, що кошик — це ботричне суцвіття?

Звідомо, за дощової погоди незахищені пилинки наземних рослин гинуть, а в водяних рослин вода є потрібним середовищем для їхньої життєдіяльності.

Чим це пояснити?

У квіткових рослин запліднення подвійне. Довести, наскільки це виправдане з біологічних позицій.

У чому виявляється подібність і різниця первинного і вторинного ендосперму, враховуючи походження і функції?

Чи може формуватися насіння поза плодом і чим є насіння без плісципидів і епідіорхидів?

Обґрунтувати біологічну роль подвійного запліднення.

У буряків плід часто називають горішком. Наскільки це правильно аби в контексті генезису?

Пояснити, в яких рослин проявляється клейстогамія, та обґрунтувати її значення в житті рослин.

Розділ V

ЕКОЛОГІЧНІ ГРУПИ РОСЛИН ТА ЇХНІ ЖИТТЄВІ ФОРМИ

ЄДНІСТЬ ОРГАНІЗМУ І СЕРЕДОВИЩА

У процесі росту і розвитку рослини, як і всі живі організми, тісно пов'язані з навколишнім середовищем. Рослина з навколишнього середовища забирає різні речовини, з них завдяки складним біохімічним перетворенням утворюються нові, з яких вона будує своє тіло. У процесі життєдіяльності організму багато речовин розкладаються і через певні проміжні стадії перетворюються на кінцеві продукти, що виділяються організмом, а деякі частково накопичуються в ньому як продукти розкладу. У ході цих процесів звільняється енергія, за рахунок якої відбуваються всі процеси в організмі. Обмін речовин (а також енергії) і є найбільш суттєвою відміною життя як особливої форми руху матерії.

Вся будова рослинних організмів (зовнішня і внутрішня) відбиває залежність їх від середовища. Коренева система є пристосуванням для добування води і мінеральних солей з ґрунту. Цим зумовлена нерухомість наземних рослин — ріст і розвиток відбуваються на одному місці. У зв'язку з тим що елементи живлення розсіяні у повітрі і ґрунті, у рослин виробилися розгалужені численні органи — гілки, стебла, листки і корені, які створюють велику поверхню стикання з навколишнім середовищем. Нерухомість рослин зумовила потребу захисних пристосувань від несприятливих умов середовища. Звідси періодичність росту, відмирання вегетативних органів на зиму, впадання в стан спокою і осінній листопад, утворення вегетативних бруньок, формування захисних тканин вторинного і третинного типів та ін.

У зв'язку з нерухомістю рослин у них виробився ряд пристосувань для розселення — поширення плодів та насіння за допомогою різних агентів (вітру, птахів, комах, тварин), що зумовило розширення ареалів, створення нових популяцій.

Під дією зовнішніх умов у рослин виникають різні закономірні зовнішні (модифікаційні) або внутрішні генетичні зміни, що передаються у спадок нащадкам. Генетична природа рослин теж є ніщо інше, як акумульований вплив зовнішнього середовища протягом багатьох поколінь на вид.

Селекція і зміна спадкової природи рослин скеровуються людою теж узгоджено з навколишнім середовищем. Наприклад, сорти культурних рослин є ефективні лише за умови, коли селекціонер виводить їх для певного географічного району і екологічних умов. Різні культури на Земній кулі поширюються також з урахуванням генетичної природи рослин: цукрова тростина — у оюгнх тропіках, а цукровий буряк — в областях з помірно теплим кліматом і т. д.

Не лише навколишнє середовище впливає і видозмінює рослини, а й рослинні організми, в свою чергу, впливають на навколишнє середовище і змінюють його. Наприклад, рослини змінюють хімічний склад і фізичну структуру ґрунту, вологість повітря і ґрунту, впливають на освітлення та інші взаємозв'язки між рослинами ;; умовах їхнього спільного росту.

За допомогою рослин можна закріплювати піски, припинити ерозію ґрунту, осушувати болота, очищати повітря, річ у. понити його температуру тощо. Відомо також, як впливають па клімат ліси, як змінюється клімат при знищенні лісів на великих площах. Прикладом цього є рукотворні пустелі на території Херсонської області — наслідок знищення лісів.

Середовище, що оточує рослини,— це складний комплекс багатьох факторів, які діють у різних сполученнях. До них належать: волога, світло, повітря, температура, ґрунт, рельєф місцевості, тваринні і рослинні організми. Сукупна дія їх визначає як будову органів рослини, так і ритм її розвитку. Якщо якийсь із факторів навколишнього середовища є пануючим, то під його впливом рослинні організми утворюють відповідну екологічну групу. Розрізняють екологічні групи щодо водного режиму, світла, температури, кислотності або лужності ґрунту, ступеня засолення його тощо.

До однакових умов різні рослини пристосовуються по-різному, набувають тих або інших ознак. Тому навіть в межах однієї екологічної групи можна зустріти рослини, які відрізняються за зовнішнім виглядом (габітусом) (від лат. *habitus* — зовнішність) і за анатомічною структурою органів. Вони складають різні життєві форми.

Екологічні групи і життєві форми тісно пов'язані між собою, що дає змогу розглядати їх в одному розділі.

ЕКОЛОГІЧНІ ГРУПИ РОСЛИН ЩОДО ВОЛОГИ

Вода — основна складова частина тіла всього живого, оскільки вона потрібна для всіх життєвих процесів, що здійснюються в організмі, тобто життя без води неможливе. Для росту і розвитку рослин обов'язковою умовою є наявність води (ґрунтової, повітряної або водоїм), але потреба в ній не в усіх рослин однакова. Над-

мірну кількість води потребують одні рослини (водяні), але для інших тривале перебування в умовах інтенсивного зволоження небезпечно для життя (рослини полів, степів, пустель). Наземні рослини отримують воду переважно з ґрунту, в який вона надходить у вигляді опадів (дощу, снігу, роси, туману тощо), або з глибоких шарів ґрунту (ґрунтові води). Водні ж рослини обмежено використовують ґрунтові води або зовсім позбавлені, не використовують їх.

Отже, водяні і наземні рослини потребують неоднакову кількість вологи, що дає змогу виділити такі екологічні групи:

1. *Мезофіти* (від гр. *mesos* — середній, *phyton* — рослина.) — це рослини, які ростуть в умовах помірного зволоження.

2. *Ксерофіти* (від гр. *xeros* — сухий, *phyton* — рослина) — це рослини, які пристосовані до перенесення протягом тривалого часу недостатньої кількості ґрунтової або повітряної вологи.

3. *Гідатофіти* (від гр. *hudatos* — вода, *phyton* — рослина) — це рослини, які повністю занурені у воду.

4. *Гідрофіти* (від гр. *hudog* — вода, *phyton* — рослина) — це рослини, пристосовані до водного життя. До гідрофітів належать напівзанурені у воду рослини, тобто ті, що мають підводну і надводну частини, або ті, що плавають на поверхні води.

5. *Гігрофіти* (від гр. *hygros* — волога, *phyton* — рослина) — це рослини, що пристосовані до росту в умовах надмірного зволоження, переважно атмосферного.

Мезофіти. До них належать рослини, які під час вегетації ;;абс.-печені вологою в достатній кількості для їх росту і розвитку: лучні трави (конюшина, тимофіївка, лисохвіст тощо), хлібні злаки (жито, пшениця, ячмінь, овес та ін.), більшість овочевих рослин (капуста, морква, буряк та ін.), листяні дерева (дуб, береза, вільха) та багато чагарників, тобто до групи мезофітів належать типові (звичайні) рослини з нормально розвиненими органами — коренем, стеблом та листками. Вивчаючи ті або інші частини рослин, як «еталон» використовують органи мезофітів. Інші екологічні групи мають пристосування до більш крайніх умов існування.

Ксерофіти. Рослини, що пристосовані до життя в умовах зменшеної вологості, належать до групи ксерофітів. Це досить різноманітна група, яка об'єднує як деякі дерева та чагарники, так і численну групу трав'янистих рослин.

Типовими ксерофітами є рослини степів, напівпустель та пустель. Оскільки вони протягом тривалого часу перебували в умовах нестачі вологи, в них виробилось ряд відповідних морфологічних, анатомічних та фізіологічних пристосувань.

Численні ксерофіти мають добре розвинену глибоко розташовану кореневу систему, з допомогою якої здатні забирати воду з

г ;;боких шарів ґрунту. Так, у верблюжої" колючки корені пропн-
,;П >ть на глибину понад 20 м, а в люцери — до 15—20 м.

В інших ксерофітів коренева система розташована лише в по-
> ччневих шарах ґрунту. Маючи значне розгалуження, вона здат-
: поглинати вологу весняних або короткочасних літньо-осінніх
мів.

До настання посушливого часу такі рослини встигають закін-
' • • /лететаш'-ю, тобто утворити плоди та насіння.

Для ксерофітів характерний високий осмотичний тиск клітнн-
с) соку. Клітини рослин з підвищеним осмотичним тиском менше
ітрачають води у зв'язку з високою концентрацією клітинного
;ку. Ці рослини здатні засвоювати воду з ґрунту, яка знаходпть-
л в малодоступному стані.

Своєрідною для ксерофітів є анатомічна будова їх. Вони мі-
;ІЬ більш дрібні і щільно розташовані клітини з невеликими між-
чтинними проміжками і добре розвинену механічну ткаїпип. Все
ю надає органам трав'янистих рослин жорсткості та здериГчп:-

• ПІСТІ.

Продихів у ксерофітів утворюється більше, але вони значно
чеппшх розмірів, а також здатні швидко закриватись при зпжжпч-
чі вологості, що забезпечує зменшення процесу випаровування.
•" >же, ксерофіти мають різні пристосування щодо перенесення пе-
чїрнятливих посушливих умов. За особливостями цих пристосу-
вань ксерофіти поділяють на сукуленти та склерофіти, які відрізня-
ються за зовнішнім виглядом, анатомічною будовою та здатніс-
тю по-різному витримувати сухі несприятливі умови.

Сукулента. Це багаторічні рослини, які мають соковиті стебла
'Со листки. У спеціальних запасуючих водоносних тканинах на-
копичується значна кількість води. Своєрідний зовнішній вигляд
сукулентів виробився протягом тривалого історичного розвитку,
по пов'язано з властивістю їх накопичувати воду та економно її
чїтрачати протягом посушливого періоду.

Розрізняють стеблові та листові сукуленти. У стеблових суку-
лентів листки перетворені па колючки або лусочки. Функції лист-
ків виконують добре розвинені зелені соковиті м'ясисті стебла
(кактуси, молочаї, солероси). У листових форм сукулентів, нав-
паки, стебла розвинені слабо, листки м'ясисті, соковиті (агава,
алоє, очиток).

Сповільнене випаровування вологи сукулентами зумовлене роз-
витком потужної кутикули, воскового нальоту або волосків. Кіль-
кість продихів невелика, розташовані вони в заглибинах і під час
зменшення вологи закриваються.

Сукуленти — світлолюбні рослини; вони ростуть па відкритих
місцях, відрізняються стійкістю до високих температур.

Сукуленти! поширені переважно в пустелях і напівпустелях,

особливо різноманітними вони є в пустелях Мексики та Південної Америки. В природних умовах Південної Америки кактуси досягають 20 м заввишки, можуть накопичувати води в стеблах до 1000 кг. Під час посушливого періоду вони є джерелом води для тварин і людини. Деякі сукуленти в наших умовах вирощують як декоративні кімнатні та оранжерейні рослини. З дикорослих рослин нашої флори (помірної кліматичної зони України) до сукулентів належать молодило і очиток, поширені на піщаних галявинах у соснових лісах.

Склерофіти (від гр. skleros — жорсткий, phyton — рослина). Типові склерофіти виробили пристосування, спрямовані на зменшення транспірації.

В одних випадках вони досягають цього зменшенням листової пластинки або навіть повної її редукції до лусочки (спаржа, саксаул, ефедра); в інших — дрібнолистістю, перетворенням листків на колючки або пагонів на кладодії, філлодії і філокладії (рукус).

Багато склерофітів мають жорсткі стебла та листки з дуже товстою, щільною кутикулою (у алое). У деяких має місце різноманітне опушення листків та стебел.

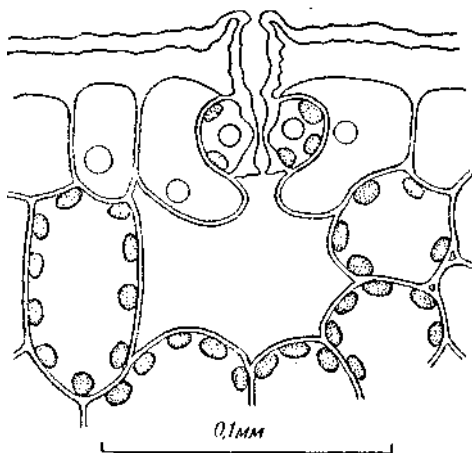
Ксероморфні ознаки досить чітко проявляються в будові епідерми. Основні клітини її мають потовщені зовнішні оболонки, досить товсту кутикулу, що розташована на поверхні епідерми і яка навіть проникає глибоко в продихові щілини. На поверхні епідерми відкладаються воскові виділення, що мають вигляд різних зерен, паличок, лусочок тощо.

Крім зазначених ознак у склерофітів досить часто на поверхні органів виникають різні види трихом. Густий покрив криючих трихом знижує транспірацію, сповільнює рух повітря на поверхні органа або відбиває сонячні промені, чим знижує нагрівання пагона та листків.

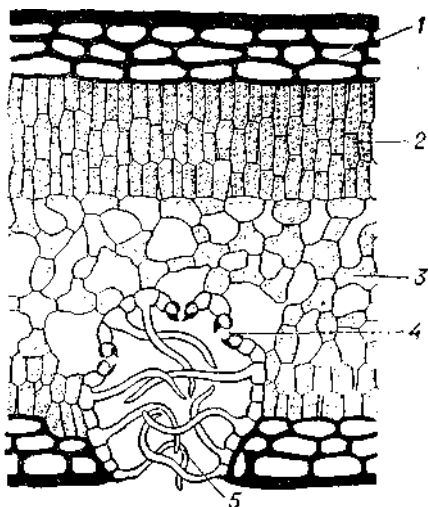
Досить своєрідну будову має епідерма деяких південно-африканських товстяюк. Так, у товстянки (*Crassula faicata*) покривні клітини епідерми, непомірно збільшуючись, перетворюються на роздуті клітини, які, змикаючись, утворюють додатковий покрив на поверхні листка (мал. 205). Ці клітини, заповнені водою, відіграють роль теплового світлофільтра, що запобігає нагріванню листків і знижує транспірацію.

Характерним для багатьох склерофітів є розташування продихів у спеціальних заглибинах — криптах (від гр. kruptos — схований). В них створюється затишне місце, що забезпечує додаткову перешкоду для виходу водяної пари з листка в атмосферу. Таке розташування продихів мають деревовидне алое, сосна, ялина та ін.

У олеандра в кожній великій крипті знаходиться ціла група



Мал. 205. Поперечний зріз листка алоє з заглибленим продихом.



Мал. 206. Поперечний зріз листка орхіди; очендра:

1 — епідерма; 2 — палисадна хлоренхіма;*
3 — губчаста хлоренхіма; 4 — заП'→.П'←<
продих; 5 — трихоми.

продихів, а порожнина крипти виповнена волосками як ватним тампоном, що знижує вихід водяної пари назовні (мал. 206).

Склерифікуватися можуть різні тканини і органи. Тому склеренхіма (механічна тканина) може виникати не тільки навколо або біля провідних пучків, а й може утворювати самостійні механічні тяжі або цілі шари, що безпосередньо прилягають до епідерми.

Листки багатьох злаків мають різні пристосування щодо їх скручування при значному зниженні вологи в ґрунті, особливо в повітрі. Так, у щучки дернистої (*Deschampsia caespitosa*) низу листка під епідермою розташовані ділянки склеренхіми. Всі продиhi листка знаходяться між основними клітинами верхньої епідерми, в основному на боках гребнів, що проходять уздовж листкової пластинки. В заглибинах, що проходять між гребнями, розташовані так звані моторні клітини — великі тонкостінні живі клітини, що можуть змінювати об'єм. Якщо листок насичений вологою, то моторні клітини, збільшуючись, розкривають (розгортають) листок. Якщо вологи недостатньо, то моторні клітини зменшуються в об'ємі; листок, як пружина, закручується в трубку і продиhi опиняються всередині замкнутої трубки.

У багатьох трав'янистих рослин, кущів і дерев, які мешкають в сухих степах, пустелях та інших місцях з сухим і жарким літом (ефедрі, джужгуна, іспанського дрока, саксаула та ін.), листки тією або іншою мірою редуковані, інколи їх немає зовсім або вони рано опадають. В такому випадку основну функцію фотосинтезу виконують пагони, які під епідермою мають досить чітку стовпчасту паренхіму.

Оскільки ксерофіти в переважній більшості є рослинами сухих відкритих сонячних місць, вони однаковою мірою пристосовані і до надмірного освітлення. Отже, не завжди можна чітко розмежувати ксероморфні ознаки і ознаки, зумовлені пристосуванням до тривалого яскравого сонячного освітлення.

Серед рослин, що пристосовані до росту в умовах зменшеного зволоження, виділяють групу ксерофітів, які витримують несприятливі умови у вигляді насіння або багаторічних підземних органів. Такими є ефемери та ефемероїди.

Ефемери (від гр. *ephemerae* — короткочасний)—однорічні, низькорослі з слабкою кореневою системою рослини, в яких за дуже короткий час відбувається повний цикл розвитку, включаючи утворення плодів та насіння.

Ефемери вегетують переважно під час ранньої весни або весни, коли в ґрунті є достатньо вологи. До настання посушливого періоду вони закінчують цикл розвитку і витримують несприятливі умови у вигляді плодів та насіння. З випаданням опадів і підвищенням вологості ґрунту ефемери відновлюють вегетацію. Дивна здібність цих рослин переходити в стан спокою, щоб уникнути дії несприятливих умов, є пристосовною особливістю їх.

Розрізняють весняні ефемери, які для розвитку використовують весняну та осінню вологу. Весняні, або типові, ефемери вегетують рано навесні і повний цикл розвитку у них відбувається за 1,5—2,5 місяці. Осінні ефемери, проростаючи восени і утворюючи листову розетку, завершують розвиток наступної весни (зимуючі). Прикладом ефемерів є крупка весняна, вероніка весняна, жовтозілля весняне, фіалка польова тощо.

Ефемероїди — багаторічні рослини, що утворюють цибулини, кореневища, бульби. Це переважно ранньовесняні рослини, рідше — пізньоосінні. Після утворення плодів та насіння ефемероїди зберігаються в ґрунті у вигляді цибулин, кореневищ або бульб, за допомогою яких вегетативно розмножуються. До ефемероїдів належать тюльпани, проліска, підсніжники, мати-мачуха, ряст та ін.

Ефемероїди — рослини степів, пустель та напівпустель, але зустрічаються вони і в лісовій зоні — анемона, гусяча цибуля, сон та ін.

Зовсім протилежними ксерофітам є групи рослин, які відрі-

п'яються високою вибагливістю до вологи. Це так звані гігрофілі, гідрофіти і гідатофіти.

Гідатофіти мають найбільш чітко виражені структурні ознаки. Прикладом їх є рослини, які повністю занурені у воду — в/одея, валіснерія, роголистник, водяний жовтець, водокраси то... \ Більшість гідатофітів укорінюється в ґрунті водоєм, інші вільно аїшають в товщі води і лише під час цвітіння з'являються на по... 'рхпі. Будова їх зумовлена особливостями існування у водному •••-'редовищі.

Оскільки ці рослини занурені у воду, то вони одержують не чо кількість сонячного проміння, бо частина його відбивається або •юглшається водою. Відповідно гідатофіти тією або іншою мірою іміьпвпривалііш (залежно від глибини занурення рослішіі). Цим зумовлена збільшена поверхня органів, особливо листків, порівняно з їх загальною масою. Крім того, в епідермі гідатофітів с ..значайні фотосинтезуючі хлоропласти.

У зв'язку з тим що у воді мало розчиненого кисню, особливо у ;;,спяно-літній період, у гідатофітів утруднений газообмін. Олпак завдяки тому що в гідатофітів добре розвинені міжклітинники, які сприяють регулюванню газообміну, вони успішно пристосовую і;ся до таких умов. Так протягом дня у процесі фотосинтезу міжклітинники заповнюються киснем, який в темні години доби використовується Для дихання тканин; виділений у процесі дихання иут-лекнелий газ накопичується протягом ночі в міжклітинниках, а вдень використовується у процесі фотосинтезу.

Гідатофіти мають дуже спрощену анатомічну будову, у них судини слабко розвинуті або зовсім немає, воду сприймають всією поверхнею тіла.

Листки цих рослин, наприклад елодеї, представлені всього двома шарами клітин або розсічені на ниткоподібні частки (водяний жовтець, роголистник та ін.). На поверхні епідерми кутикули немає або вона занадто тонка і не може створювати перешкоду в надходженні води до клітин. Однак ці рослини зовсім не захищені поза водою, видалені з води, вони зневоднюються протягом кількох хвилин і гинуть.

Водні рослини вільно зависають у товщі води, тому що вода значно щільніше середовище, ніж повітря, і може легко підтримувати тіло. Крім того, наявність великих міжклітинників, заповнених газами, зменшує масу рослин, тому не утворюються механічні тканини.

У більшості гідатофітів досить добре розвинене вегетативне розмноження, яке замінює послаблене насінне розмноження.

Аерогідатофіти — це перехідна група рослин. її становлять гідатофіти, у яких частина листків плаває па поверхні води, а частина занурена у воду. До них належать такі рослини, як ряска, ла-

таття біле, глечики жовті, водяний горіх, жабурник, рдесники та ін. Будова плаваючих на поверхні води листків відрізняється від підводних: 1) всі продихи розташовані лише на верхньому боці листка, тобто всі вони спрямовані до атмосферного повітря; 2) продихів дуже багато (близько 650 шт. на 1 мм²); 3) дуже розвинута стовпчаста паренхіма мезофілу листка.

Продихами і широкими міжклітинними порожнинами, що розвинуті в листовій пластинці і черешку, кисень надходить до кореневищ і коренів, які прикріплені до ґрунту водою. Корені здебільшого без кореневих волосків, бо виконують функцію прикріплення рослини. Осмотичний тиск у клітинах низький.

Гідрофіти звичайно ростуть на берегах водойм. До них належать такі рослини, як стрілолист, частуха подорожникалиста, вахта трилиста, очерет озерний, куга озерна, хвощ багновий, осоки тощо.

Підземна частина рослин (кореневища і корені), а також більша частина стебла занурені у воду. Над поверхнею води піднімаються або одні листки, або пагони з листками та суцвіттями.

Гідрофіти, як і гідатофіти, мають систему добре розвинених міжклітинних проміжків, крізь які здійснюється постачання кисню до органів, які знаходяться у воді і ґрунті водойми.

У багатьох гідрофітів є характерне утворення листків різної морфологічної структури залежно від того, в яких умовах вони розвиваються. Прикладом є стрілолист (*Sagittaria sagittifolia*). Підводні листки її мають вигляд довгих нижніх стрічок, позбавлених диференціації на листову пластину і черешок. Внутрішня будова їх схожа з будовою листків типових гідатофітів.

Надводні листки мають стійкий черешок і досить стійку пружну листову пластину з добре розвиненим стовпчастим мезофілом. В листовій пластинці і в черешку міститься система повітропосних порожнин. Крім того, в тієї самої рослини можна помітити проміжні листки, які на слабкому черешку мають овальну листову пластинку, що плаває на поверхні води.

Гідрофіти включають рослини, що ростуть на ґрунті з надмірним зволоженням — болотах, луках, вологих лісах тощо. Оскільки на ці рослини протягом усього життя діє надмірне зволоження, то вони мають ознаки, майже протилежні ксерофітам, тобто листки їх вкриті тонким шаром, кутикули, продихи розташовані на рівні основних клітин епідерми або дещо підняті над ними. Наявність тонкостінних живих розсіяних волосків, а також широких міжклітинних проміжків забезпечує досить, активну поверхню випаровування. В умовах високої атмосферної вологості внаслідок транспірації поліпшується рух розчинів по висхідній течії. До цієї групи з дикорослих рослин належать айр, лепешняк, калюжниця, деякі жовтеці, а з культурних • — рис.

ЕКОЛОГІЧНІ ГРУПИ РОСЛИН ЩОДО СВІТЛА

Освітлення, як і вологість, значно впливає на зовнішню та внутрішню структуру листків і стебла, а також на всю рослину.

Зміна світлових і тіньових листків навіть в межах крони дерева, а також у рослин, що живуть в різних умовах освітлення, досить різна.

Оскільки пряме яскраве освітлення завжди зумовлює підвищення температури, то відповідно й збільшується інтенсивність пірації, світлові листки за своєю зовнішньою і внутрішньою структурою є ксероморфними. І навпаки, у тіньових листках виражені гігоморфні ознаки. За вибагливістю до світла рослини пірації можна розділити в такому низхідному порядку: сосна, береза, липа, ялина, граб, бук, ялиця.

Трав'янисті рослини щодо світла поділяють на такі групи. 1. Рослини, які ростуть на відкритих освітлених місцях. Це в основному багаторічні рослини степів, полів, пустирів, лук і маїс, одnorічніки. 2. Рослини, які ростуть на відкритих сонячних місцях, але витримують і деяке затінення. Це рослини узлісь, розріджених лісів, нижніх ярусів рослинного покриву лук. 3. Рослини, що не витримують яскравого сонячного освітлення.

Рослини, пристосовані до росту в умовах значного затінення, мають особливі форми. До них належать переважно трав'янисті рослини нижнього ярусу лісу, особливо вологих тропіків, а також широколистяних та хвойних лісів помірної зони.

За морфологічними ознаками тіньовитривалі рослини різноманітні. Багато з них представлені повзучими або лежачими формами. Такі життєві форми утворилися під дією тривалого фізичного освітлення і надмірного зволоження. В умовах затінення прискорюється ріст органів в довжину; рослини витягуються, їх стебло залишається крихким, тому що дерев'яніння і потовіє механічних тканин затримуються. Ці явища є прямим наслідком невеликої кількості хлорофілу в стеблах і листках. Звичайно рослини є видовженими, блідими — етіолованими. Стебла догості повітря і при зіткненні з ґрунтом легко вкорінюються, утворюючи додаткові корені і бруньки.

В умовах постійного затінення рослини вологих тропіків утворюють особливі життєві форми, які виносять основну частину пагонових суцвіттів до верхніх освітлених ярусів. Такими є ліани і епіфіти. Ліани — це рослини, які свої пагони виносять до світла, як правило використовують стійкі рослини, скелі та міцні предмети. Особливістю росту ліан є те, що спочатку завдяки швидкій

сту стебло витягується, а листки деякий час залишаються недорозвиненими. Коли ж стебло виносить верхні пагони до світла, тоді розвиваються звичайні листки і суцвіття.

За морфологічною будовою ліани характеризуються досить тонкими (порівняно малого діаметра), але досить міцними і довгими стеблами. Своєрідність анатомічної будови полягає в тому, що вони зберегли пучкову структуру з чітко вираженими широкими паренхімними променями між ними, а також добре розвинутими механічними тканинами. Така будова зумовлює значну гнучкість стебел навіть при їх значному здерев'янінні.

Ліани досить часто називають *лазячими* рослинами. За способом перенесення (переповзання) тіла ліани поділяються на: спираючі (без спеціальних пристосувань до чіпляння, стебла і листя їх спираються на міцні предмети), чіпкі (мають шипи різного походження, наприклад ожина, малина, підмаренник чіпкий), лазячі (мають своєрідні корені — причіпки, наприклад плющ), вусиконосії (мають спеціальні вусики стеблового або листового походження, що охоплюють опору, наприклад гарбузові, бобові, виноград) і виткі — це досить велика група ліан. Їх пагони мають кругові рухи під час росту, що забезпечує закручування стебла навколо опори.

Є дерев'янисті і трав'янисті ліани. Серед останніх більша частина — багаторічні рослини. Переважна більшість ліан є тропічними рослинами. На Україні ліани ростуть у вологих вільшняках, палуках, берегах водойм. Це майже виключно трав'янисті рослини (хміль, калістегія) або здерев'янілі (ожина). Майже по всій Україні спрощують далекосхідні ліани — лимонник китайський, актинідію, інтродукція яких пов'язана з цінними лікарськими і харчовими властивостями.

Епіфіти — це своєрідна життєва форма рослин, які оселяються на стовбурах і гілках дерев або кущів, але не є паразитами. Вони використовують своїх хазяїв лише як опору для досягнення більшменш підвищених місць над ґрунтом з відносно нормальним освітленням. Отже, фізіологічні зв'язки з рослиною-хазяїпом не відбуваються.

Епіфіти — рослини затінених густих вологих тропічних лісів. Повітряні корені їх досить розвинені, здатні забирати з вологого повітря водяні пари за допомогою спеціальної поверхневої всисної тканини — *веламену*. До цих рослин належить цілий ряд орхідних, папоротей тощо.

З насіння, що потрапляє на кору гілки або дерева, виростає невелика рослина, яка деякий час живе за рахунок повітряного живлення. Згодом навколо неї накопичується «власний» перегній, який є додатковим джерелом живлення епіфітів. Отже, за типом живлення епіфіти є оліготрофами (від гр. *oligos* — малий, *trophe* — живлення), тому що утворений ними «ґрунт» містить дуже незначну

і < м'єть мінеральних солей. Вони також мають ряд типових ксе-
фних ознак, що зумовлено їхнім життям високо в повітрі, па
і Ч, без зв'язку з ґрунтовою вологою.

«оред рослин флори помірної зони епіфітами є лишайники і де-
: / мохи.

У рослинних угрупованнях рослини впливають одна на одну,
. примочи певні умови зростання. Наприклад, в лісі під кроною
•:•в підвищується вологість повітря, зменшується випаровування
- . ;пі, проникає розсіяне світло і для кущів та трав'янистих рос-
чі створюється відповідне середовище.

Рослини-подушки — це своєрідна життєва форма, спричинена
• :.(повідними несприятливими умовами навколишнього середини
:..j. Вони завжди ростуть на відкритих місцях з прямилі яскравим
' .L;Я чшм освітленням, нерідко з підвищеною сонячною ра іапіпо
:!!СОКОГр'я. ОТЖЕ, ЦЕ СВІТЛОЛЮБІІ РОСЛИНИ. КРІМ ТОГО, ЦС ПШКМІ ч.П'
і.профи. Такі рослини ростуть на збіднених піщаних, кам'яній шх,
юрф'яішх і навіть холодних ґрунтах.

У зв'язку з несприятливими (екстремальними) умовами життя
морфологічно рослини-подушки низькорослі (загальмований ріст
пагонів в умовах дії яскравого світла), дуже розгалужені, з бічни-
ми зближеними, а іноді стиснутими між собою бічними нагонами
різних порядків. Такі рослини набувають вигляду округлих, ніби
рівно підстрижених подушок.

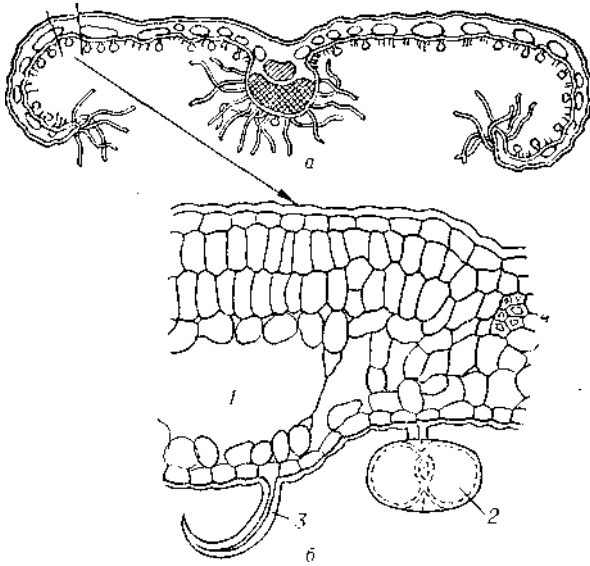
У відповідних умовах таку життєву форму набувають рослини
багатьох родин: бобових, розових, гвоздичних, селерових та ін. Це,
як правило, багаторічні рослини, вік яких досягає кількох сот ро-
ків.

Рослини-подушки дуже поширені, іноді вони утворюють своєрід-
ний ландшафт на високогір'ях усіх материків, а також на кам'яни-
стих океанічних островах південної півкулі, на морських берегах,
в арктичних тундрах та ін. На Україні рослини-подушки ростуть
в горах Криму, а також в зоні сухих степів (астрагали, дроки).

На холодних і сухих субстратах рослини-подушки набувають
значних пристосувань для життя тим, що всередині накопичують
вологу і опади («власний» ґрунт), створюючи особливий мікроклі-
мат. Більшість таких життєвих форм має ознаки ксероморфно-
сті — редукція листків, утворення колючок, поява потужної кути-
кули, жорсткості тощо.

ДЕЯКІ ЕКОЛОГІЧНІ ГРУПИ РОСЛИН ЩОДО СУБСТРАТУ

Рослини, які живуть на ґрунтах, збіднених мінеральними соля-
ми, наприклад на сфагнових (верхових) болотах, піщаних терасах,
називають *оліготрофами*. Незважаючи на те що воші ростуть па



Мал. 207. Поперечний зріз листка багна (а) і частинка препарату при великому збільшенні (б):
 повітряна порожнина; 2 — залозистий волосок; 3 — покривний волосок; 4 — склеренхіма.

субстратах (торфу, піску) із значною кількістю вологи, а мають ряд ксероморфних ознак — у них дрібні жорсткі листки, малі клітини, добре розвинені механічні тканини, обов'язкова наявність кутикули тощо. Такі ознаки свідчать про те, що в них дуже економиться волога. Однак за анатомічною будовою листків вони відрізняються від звичайних ксерофітів тим, що мають широкі міжклітинники (повітряні порожнини), які забезпечують аерацію тканин і цим самим компенсують нестачу кисню в умовах сирих ґрунтів та боліт. Прикладом є така рослина сфагнових боліт, як багно звичайне (*Ledum palustre*) (мал. 207).

Отже, анатомічна і морфологічна реакція рослинного організму на нестачу ґрунтового живлення є ідентичною з реакцією на дефіцит вологи, тобто пригнічення росту в цих умовах залежить не тільки від вологості ґрунту, а й від недостатньої кількості доступних для рослин поживних елементів.

Крім багна звичайного до типових болотних рослин (оліготрофів) належать і інші представники родини верескових, такі як верес, з родини брусничних — журавлина, лохина, з родини айстрових — підбіл звичайний, з родини миртових — мирт звичайний то-

пі". Названі рослини досить поширені на території Українського Полісся.

Рослини, що ростуть на ґрунтах з високою засоленістю, називаємо і, *галофітами* (від гр. halos — сіль, рhyton — рослина).

Галофіти мають чітко виражені ознаки ксероморфності. Надмірне розчинення солей у ґрунті порушує осмотичні явища між концентрацією клітинного соку рослин і ґрунтовим розчином і цим знижує надходження води до рослинного організму. Головним же завданням галофітів від високої концентрації ґрунтового розчину є те, і по вони мають високий осмотичний потенціал клітинного соку, який є потрібною умовою для поглинання кореневою системою води із субстрату, а звідси і підтримання відповідної рівноваги фізіологічних процесів у рослин із зовнішнім середовищем. Більшість галофітів є трав'янистими рослинами з родини лободових (*Сhlaeim rodіaseae*), але деякі з них — кущі. За життєвими формами багатьох з них сукуленти, наприклад солянки, які панують на берегах Синайських озер, а також в прикаспійських, казахстанських та середньоазійських сухих степах, напівпустелях та пустелях. Інші галофіти мають дрібні і жорсткі листки, часто па їх поверхні кінділяються кришталіки солей (кущ тамарикса, злак-волоспець, прибережниця та ін.).

Типовими галофітами, які є індикаторами солончаків, є солонець (*Salicornia herbaceae*), содники (*Suaeda sp.*), курай м'ясистий (*Salsoia crassa*), більшість видів лутиги (*Atriplex sp.*) тощо.

РОСЛИНИ СИМБІОТРОФИ, ПАРАЗИТИ ТА НАПІВПАРАЗИТИ

Для вищих рослин основним в їхньому житті є автотрофне живлення, яке включає фотосинтез та ґрунтове живлення, що забезпечує їх водою з усіма потрібними мінеральними речовинами. Отже, поєднуючи фотосинтез і ґрунтове живлення, рослина утворює потрібні речовини для побудови свого тіла.

Автотрофне живлення вплинуло на формування зовнішньої будови і внутрішньої структури тіла рослини, з'явилась потужна підземна коренева система, а також сукупність пагонів з великою фотосинтезуючою поверхнею листків. Крім того, відбулася глибока спеціалізація груп клітин з утворенням тканин, які виконують відповідні функції.

Типового гетеротрофного живлення у вищих рослин майже немає. Проте у певних груп квіткових та інших рослин існує ряд пристосувань, що дають змогу засвоювати органічні сполуки з навколишнього середовища. Переважна більшість таких рослин зберегла звичайне зелене забарвлення і здатність до фотосинте-

зу. Однак поряд з цим воші додатково живляться азотистими речовинами завдяки симбіозу з грибами або бактеріями, які оселяються в тканинах коренів, про що з'ясовувалося в III розділі.

Живлення за допомогою симбіозу з іншими організмами називають *симбіотрофним*. Симбіоз коренів вищих рослин з міцелієм відповідного гриба називають *мікоризою*, а з бактеріями — *бактеріоризою*.

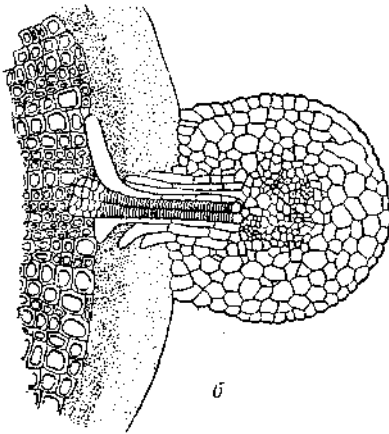
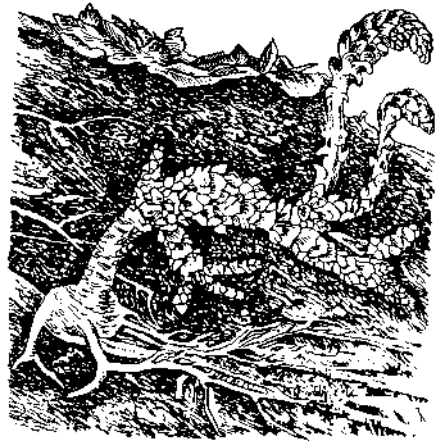
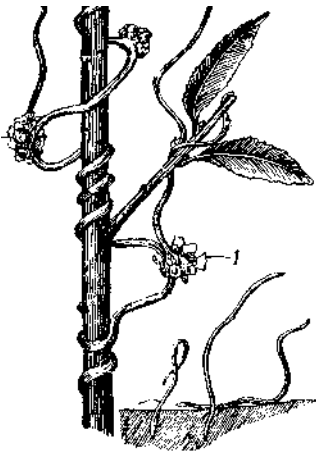
До облігатних (обов'язкових) мікоризоутворювачів належить більшість лісових дерев та кущів, а також трав'янистих рослин лісів, лук та боліт. Цілі родини квіткових рослин, наприклад вересові і грушанкові, характеризуються тим, що утворення мікоризи в них починається майже з проростанням насіння. Без відповідної мікоризи проросток розвиватися далі не може. Таке явище особливо характерне для орхідних. Симбіотрофіє живлення, що ґрунтується на добре відрегульованому взаємному паразитизмі квіткової рослини і гриба, що добувають живлення з різних речовин навколишнього середовища.

Для деяких рослин споживання органічних речовин за допомогою грибів-симбіонтів стає єдиною формою живлення, тому вони повністю втратили здатність фотосинтезувати, а відповідно і зелене забарвлення пагонів, які стають буреватими, рожевуватими або білуватими, листки при цьому редуруються або видозмінюються іноді на соковиті луски. Коренева система набуває своєрідної форми: під дією гриба ріст коренів обмежується, але вони потовщуються і розгалужуються.

Така крайня форма симбіотрофії переходить у справжній паразитизм квіткової рослини на грибах. Характерне воно для орхідних (гніздівка — *Neottia nidusavis*, надборідник — *Epipodon*), грушанкових (під'ялиник — *Monotropa gurgipitys*).

Крім розглянутого вище паразитизму деякі види квіткових рослин паразитують на інших автотрофних рослинах, що також значно вплинуло на їх зовнішній вигляд. Вони втратили зелене забарвлення, стебла і листки редукувалися, корені не розвинуті, а замість них сформувалися своєрідні присоски — *гаусторії*, якими паразит проникає в тканини рослини-хазяїна (мал. 208). Прикладом є види роду вовчок (*Orobanche*), що паразитують на коренях соняшника, конопель; петрів хрест — паразит коренів ліщини. Види роду повитиці — паразити стебел та пагонів багатьох диких та культурних рослин: конюшини, люцерни, льону, кропиви та ін. Пагони повитиці виткі, вони обплітають стебла рослини-хазяїна, проникаючи своїми присосками в його тканини. У цієї рослини листки редуковані до дрібних безбарвних лусок, корені це утворюються, зв'язок з ґрунтом зовсім втрачений.

Крім справжніх паразитів, що повністю втратили автотрофічність, є рослини напівпаразити, які мають зелені, нормально роз-



Мал. 208. Рослини-паразити:

а — опитиця на ілці верби, ростки повитиці; б — присоски на поперечному зрізі і петріз хрест на корені ліщини; в — вовчок.

винені стебла та листки, здатні фотосинтезувати, але мінеральні речовини вони утримують завдяки паразитизму. У цих рослин замість коренів утворюються присоски, які проникають в тканини кореня або пагонів рослини-хазяїна. До напівпаразитів належить напівкущик омела (*Viseum allum*), що паразитує в кронах дере-

Це дуже поширена рослина на Україні і в інших країнах Європи. Серед лучних трав'янистих рослин дуже поширений дзвінець (*Rhynanthus*), а також види роду перестріч (*Melampyrum*).

Деякі автотрофні рослини, що ростуть на болотах (тропічні і навіть полярні), нестачу азотних речовин у субстраті поповнюють за рахунок дрібних комах, які перетравлюються за допомогою ферментів, що виділяються спеціальними залозистими волосками листків. Такі рослини мають різні пристосування для затримування комах.

ЖИТТЄВІ ФОРМИ РОСЛИН. КЛАСИФІКАЦІЯ ЖИТТЄВИХ ФОРМ

Життєва форма (біологічний тип), або біоморфа (від гр. *bios* — життя, *morphe* — форма), — це зовнішній вигляд (габітус) і біологічна пристосованість рослинних організмів, які виникають в онтогенезі під дією комплексу пануючих умов зростання.

Вперше термін «життєва форма» запропонував датський ботанік й. Є. Вармін у 1884 р. Проте вивчення життєвих форм почалося ще із стародавніх часів, про що свідчать праці давньогрецького природодослідника і філософа Теофраста.

У природі життєві форми виникають історично у ході пристосування до умов навколишнього середовища, що зумовлює утворення біологічно корисних ознак і структур. Отже, вони є наслідком тривалої еволюції і закріплені спадково. Однак в певних межах жипч'иа форма виду має деяку лабільність і залежно від конкретних умов має можливість варіювати, тобто особина в онтогенезі набуває ту життєву форму, яка найкраще пристосована до всього комплексу конкретних умов навколишнього середовища. Деякі життєві форми можуть бути створені людиною як наслідок тривалої спрямованої дії на розвиток органів, в яких вона зацікавлена: плодів, насіння, запасуючих вегетативних органів тощо. Формотворча роль людини проявляється в декоративному садівництві, овочівництві, квітництві.

Життєві форми і екологічні групи рослин — поняття не тотожні. Вони відрізняються тим, що перші відбивають пристосованість організмів до всього комплексу факторів навколишнього середовища а другі — пристосованість лише до певних його факторів, Екологічні групи є складовою частиною поняття життєві форми. Так, ксерофіти, мезофіти, гідатофіти, гігрофіти, гідрофіти та інші є екологічними групами, бо вони відбивають пристосування рослин до різних ступенів зволоження; світлолюбні і тіньовитривалі — до освітлення; галофіти, кальцефіли і оліготрофи — до типів ґрунту та ін.

Життєві форми — це свого роду систематичні одиниці в екології і ботанічній географії. При визначенні їх насамперед беруть до уваги будову вегетативних органів рослин. Вони створюють ландшафтні картини рослинного покриву земної поверхні у всіх поясах — від екваторіальних тропіків до протилежних земних полюсів. Це дерева, кущі, кущики, півкущі, ліани, трави, епіфіти, сукупності тощо, що визначають зовнішню фізіономію і структуру рослинних формацій різних широт — тундр, лісів, лук, боліт, степів, степів, субтропіків, тропіків і гірських місцевостей.

Створюючи класифікацію життєвих форм, дослідники беруть пізні ознаки. Тому виділяють два основних напрями: еколого-морфологічний і біолого-морфологічний.

ЕКОЛОГО-МОРФОЛОГІЧНА КЛАСИФІКАЦІЯ ЖИТТЄВИХ ФОРМ

Одну з перших еколого-морфологічних класифікацій розробив німецький ботанік, засновник ботанічної географії О. Гумбольдт у 1806 р. Для виділення життєвих форм він брав до уваги зовнішні ознаки рослин. Далі подібну класифікацію життєвих форм розробив і опублікував німецький професор А. Грізебах. Однак ці системи мають лише історичний інтерес. Вони дали поштовх для розробки докладніших класифікацій іншими зарубіжними і вітчизняними вченими.

Особливу класифікацію життєвих форм запропонував В. Р. Вільямс, розділивши всі рослини на: зелені (автотрофні) і безхлорофільні (гетеротрофні — бактерії, гриби). Зелені рослини він поділяє на дерев'янисті, трав'янисті багаторічні рослини лучного типу, трав'янисті багаторічні і однорічні рослини степового типу. Серед багаторічних лучних злаків за характерним кушінням він виділив три життєві форми: довгокореневищні, нещільнокушові і щільнокушові.

Звертаючи увагу на будову підземних органів багаторічних трав'янистих рослин, а також на здатність їх до вегетативного розмноження і спосіб розселення, Л. І. Козакевич (1922) запропонував таку класифікацію цих рослин.

3. Повзучі рослини — з добре розвинутою здібністю до вегетативного розмноження і розселення.

2. Осьові рослини — з первинною стрижневою кореневою системою, здатні до утворення бруньок і пагонів в зоні кореневої шийки, але не здатні до розселення кореневою поростою.

3. Дернисті рослини — з короткими кореневищами, обмежені у вегетативному розселенні.

4. Цибулинні, коренебульбисті рослини.

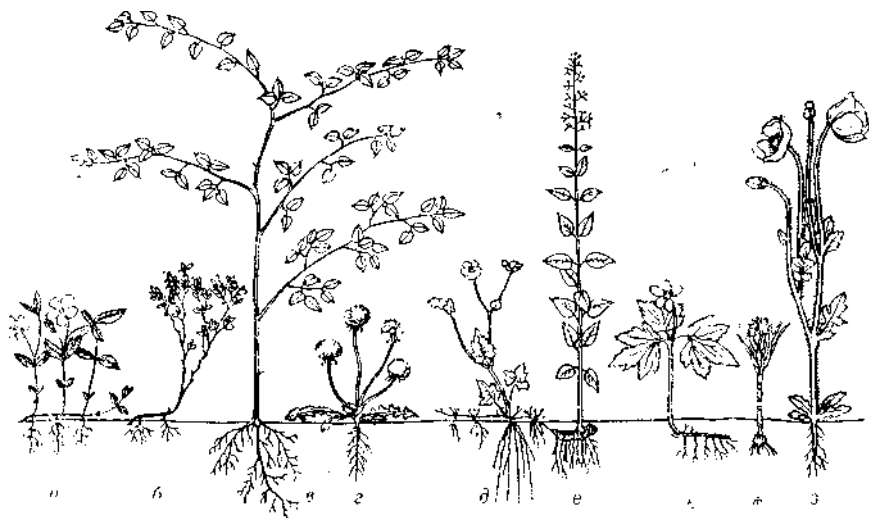
Існують й інші класифікації життєвих форм рослин, але де цього часу не існує загально визнаної єдиної класифікації.

КЛАСИФІКАЦІЯ ЖИТТЄВИХ ФОРМ ЗА РАУНКІЄРОМ

Найбільшим визнанням серед ботаніків світу користується досип, оригінальна система життєвих форм, яку розробив датський вчений К. Раункієр у 1905 р. В основу її покладено адаптивні ознаки, пов'язані з виживанням рослин у несприятливі пори року. Головним показником такого пристосування Раункієр вважає бруньки відновлення рослин, зокрема їх положення і захищення. За цією ознакою він виділяє 5 груп надземних життєвих форм і 2 в; дні форми:

3. *Фанерофіти* (від гр. phaneros — відкритий, phyton — рослинно). До них належать дерева, кущі і деревоподібні ліани, в яких стебла не відмирають на зиму (час посухи), а бруньки відновлення розташовані високо над землею (мал. 209).

Серед фанерофітів виділяють дрібніші групи: листопадні, з бруньками, вкритими захисними лусками (переважно рослини помірною клімату і сухих субтропіків), вічнозелені із захищеними бруньками і вічнозелені з бруньками, не захищеними лусками (переважно рослини вологих тропіків). Кожна з цих груп підрозділя-



Мал. 209. Життєві форми рослин за Раункієром:

а — Чікерофіти; б, в — хамефіти; г—е — різні типи гемікриптофіти; з, ж — геофіти; а — терофіти.

ється ще на високі (мегафанерофіти)—вище 30 м, середні (мс і фанерофіти) —30—8 м і низькі (папофанерофіти)—до 8 м.

2. *Хамефіти* (від гр. *climatai* — приземистий, *phyton* — рослин) \k Ло них належать рослини, в яких бруньки відновлення розташовані невисоко над поверхнею землі (20—30 см) і взимку їх вкриває сніг. Це напівкущі і кущики (брусниця, верес тощо).

У цій групі виділяють форми з прямими стеблами, сланкими пагонами і подушкоподібні.

3. *Гемікриптофіти* (від гр. *hemi* — напів, *kryptos* — схований, *phyton* — рослина). Бруньки відновлення у них розташовані на півні ґрунту або заглиблені в ґрунт на досить малу глибину. Взимку їх захищають рештки відмерлих вегетативних органів та сніг. До таких рослин належить більшість багаторічних трав'янистих рослин. Серед гемікриптофітів Раункієр виділив проюкмі криптофіти з видовженими надземними пагонами, що ш'дмпрач і. щорічю до своєї основи, де розміщені бруньки відновлення, і щоріч зеткові гемікриптофіти, які мають укорочені стебла, що зимують на поверхні ґрунту, але перед зимою вісь розеткового пагона втягується в ґрунт до бруньки відновлення.

4. *Криптофіти* (від гр. *kryptos*—схований, *phyton*—рослина) — бруньки відновлення розташовані на підземних або підводних пагонах і коренях. Надземні пагони повністю відмирають. Серед криптофітів розрізняють суходольні форми — геофіти, у яких бруньки відновлення розташовані на глибині від одного до кількох сантиметрів; болотяні — геофіти і водяні — гідрофіти. До геофітів належать кореневищні, бульбоносні, цибулинні рослини, коренепаросткові і коренеплоди. У гідрофітів бруньки відновлення і пагони занурені у воду. Це елодея, бугиля та ін.

5. *Терофіти* (від гр. *theros* — літо, *phyton* — рослина). Після плодоношення ці рослини відмирають. Зимуючих бруньок в них немає. Рослини відновлюються з насіння на наступний рік після зими або засухи. До терофітів належать однорічники і озимі, які перезимовують у вигляді проростків.

Раункієр свою класифікацію застосував для вивчення взаємозв'язків життєвих форм рослин з кліматичними умовами. Цей аналіз свідчить про те, що у вологих тропіках переважають фанерофіти, в пустелях — терофіти, в помірно холодних широтах — гемікриптофіти, в полярних — хамефіти.

Система Раункієра має велике значення для дальшого розвитку вчення про життєві форми рослин, широко використовується в екологічних і ботаніко-географічних дослідженнях.

Система Раункієра взаємодіє з однією із звичайних класифікацій життєвих форм, яка ґрунтується на таких ознаках, як форма росту та тривалість життя вегетативних органів, що тісно пов'язані з розташуванням бруньок відновлення (А. Є. Васильєв). Кате

горіями цієї класифікації користуються не лише в науці, а й в побуті. Це такі категорії.

1. Дерев'янисті рослини, які поділяють на дерева, кущі і кущики.

2. Проміжна група напівдерев'янистих рослин, які поділяють на напівкущі і напівкущики.

3. Трав'янисті рослини, серед яких виділяють багаторічні й однорічні.

ДЕРЕВ'ЯНИСТІ РОСЛИНИ

Типове дерево протягом усього життя має один стовбур, це лідерна вісь. Вона росте інтенсивніше бічних осей — гілок, що становлять крону дерева.

Стовбур може бути моноподієм, але частіше він є симподієм. Для головного стовбура властиве галуження. У дерев воно акротонне, бічні гілки найчастіше формуються біля верхівки головного стовбура.

На кожному річному пагоні дерева найбільш розвиненими є пазушні бруньки верхніх вузлів, з яких протягом наступного року виростають найдовші пагони. З нижніх і середніх бруньок цього пагона розвиваються тільки вкорочені пагони, серед яких бувають вегетативні і квіткові. Частина найнижчих бруньок залишається у вигляді сплячих. Отже, найактивніше пагони на дереві утворюються по краях його крони. Це забезпечує розташування листків па найбільш освітлених місцях.

Стовбур дерева живе стільки часу, скільки і все дерево — від кількох десятків до кількох сотень, а інколи і тисяч років (найдовше росте секвойя велетенська в Каліфорнії — понад 3000 років). З пошкодженням головного стебла (стовбура) у деяких дерев відновлюються нові стовбури із сплячих бруньок, але розмір у них завжди менший.

Розміри головного стовбура залежать від виду дерева. У тропічних» дерев середня висота їх 50—80 м. інколи—100 м. Максимальної висоти досягають евкالیпти і секвої — до 150 м. У дерев помірного клімату вона знаходиться в межах 15—40 м. Є низькорослі дерева 0,5—1 м заввишки. Таку висоту мають деякі саговники та вельвічія.

За положенням у просторі стовбури дерев найчастіше прямостоячі, але бувають і сланкі, коли головний стовбур, притиснутий до ґрунту, а підведеними є молоді пагони крони. Сланкі форми дерев ростуть в основному лише в північних і південних зонах або у високогір'ях. Прикладом сланких дерев можуть бути кедр сибірський (*Pinus pumila*) і сосна гірська (*Pinus montana*). Цікавим є те, що сланкі форми дерев більш довговічні, ніж звичайні (сос-

на гірська живе до 1000 років). Інколи головний стовбур таких дерев додатково вкорінюється.

Крім прямостоячих і сланких відомі ліапоподібні дерева, із яких один виткий, або лазячий, стовбур, з віком вони стають деревами. Прикладом дерев ліан можуть бути види роду виноград (*Vitis*). Зустрічаються вони, як відомо, в тропічних, рідше в субтропічних лісах.

Дерева з прямостоячим стовбуром розрізняють за формою крони, стовбура, формою і положенням надземних додаткових коренів. Крону можуть складати тільки великі за розміром листки, а стовбур може бути негалузистим або слабкогалузистим (деревоподібні папороті, пальми, деякі тропічні айстрові, саговники та ін.).

Галузисті стовбури залежно від умов навколишнього середовища (сили і напрямку вітру, інтенсивності освітлення, вологості ґрунту тощо) можуть утворювати різні за формою кропи, округлі, пірамідальні, факелоподібні, зонтикоподібні, розлогі сплюснені тощо.

У саванах і саванних лісах Африки та Австралії характерною є зонтикоподібна крона для невеликих дерев роду акація (*Acacia*; родини мімозових). Така життєва форма утворюється в умовах яскравого освітлення і періодичної нестачі вологи, що спричинює обмежений ріст пагонів, але досить інтенсивне галузнення їх (таке явище спостерігається при утворенні рослини-подушки). В подібних умовах саванних лісів тропічної зони утворюється життєва форма під назвою пляшкове дерево, яке має здутий стовбур з досить розвиненою водозапасаючою паренхімою.

Як особливу форму сукулентності дерев виділяють деревоподібні одностовбурні кактуси, наприклад представники роду *Cercus* у Мексиці.

У тропічних лісах досить часто зустрічаються дерева з коренями-підпорками, ходульними або дошкоподібними коренями, які закладаються в їх кроні. В перші роки життя такі корені в дерев ще не утворюються, а розвиваються в більш пізніше, досягають ґрунту, вкорінюються і утримують широку лісоподібну крону. Одне таке дерево має вигляд цілого гаю, що складається із стовбурів кореневого походження. Такі життєві форми властиві великому роду фікус (*Ficus*), особливо баньяну (*Ficus religiosa*), який зростає в лісах Індії.

Таким чином дерева є великою групою рослин, яка включає різноманітні життєві форми за структурою і походженням. Особливо багаті на різні дерева вологі тропіки.

Дерев немає в сухих степах, напівпустелях, пустелях, а також на високогір'ях і в тундрі. У цих районах поширені такі рослини, як сосна гірська, стелюх та інші, які лише умовно можна назвати деревами. Це пояснюється тим, що за несприятливих умов немає

інтенсивного росту пагонів у висоту, тобто в теплих і сухих областях, як і в холодних з високою вологістю, замість типових дерев розвиваються низькорослі форми дерев'янистої рослинності з переходом до кущів або вони набувають вигляду сланких.

КУЩІ

Кущ — це життєва форма, яка протягом вегетації утворює кілька або багато майже однакових стовбурів, які поступово замінюються новими, а відмирають від центра до периферії куша.

Початковий стовбур, що розвивається із проростаючого насіння або вегетативного пагона (при вегетативному розмноженні), розвиває невелику крону, яка схожа на невелике деревце. Через певний час біля його основи із сплячих бруньок утворюється кілька дочірніх стовбурів, які за розміром часто перевершують початковий. Згодом старіючі стовбури відмирають, замінюючись новими.

Отже, загальний час життя куша значно довший тривалості життя кожної його скелетної осі. Кожна скелетна вісь з кроною живе близько 20—40 років, інколи значно менше, наприклад у спіреї 5—6 років.

За положеннями у просторі куші поділяють на прямостоячі, сланкі, ліаноподібні та сукулентні. Зустрічаються вони повсюдно по всій Земній кулі. В лісах вони утворюють підлісок другого або третього ярусу. Чисто кушові зарості зустрічаються за межами лісів в умовах, несприятливих для росту дерев, таких як нестача тепла (в умовах вічної мерзлоти кушової тундри) або вологи (в умовах лісостепу та степу). Вкрай несприятливі умови зумовлюють утворення сланких форм (притиснутих до ґрунту), що забезпечує їм більш надійний захист та виживання.

КУЩИКИ

Кущики — це невеликі куші, середній розмір яких близько 10—30 см (не перевищує 50 см). Досить часто вони мають підземні видовжені кореневища, якими рослини розмножуються та розселяються (наприклад, чорниці, бруслиці).

Тривалість життя окремої скелетної осі, а також окремих кущиків, сполучених кореневищами, становить 5—10 років. Однак загальна тривалість життя кущика на певній території досягає десятків, а іноді й сотень років.

Кущики — найбільш пригнічена життєва форма серед деревних рослин. Живуть вони в умовах лісу, на зневоднених піщаних пустирях, на високогір'ях і болотах. Багато з них є типовими оліготрофами, що пояснює їх повільний ріст.

До типових кущиків належать рослини, що поширені на сфагнових болотах, такі як журавлина, багно звичайне, чорниці, лохи на, мирт звичайний та інші.

З екологічної точки зору кушки — типові ксерофітні оліготрофи, облігатні мікоризоутворювачі. Більшість лісових кущиків становить низький, іноді суцільний кущовий ярус, подекуди з домішками трав'янистих рослин (ялиничник — чорничник, бір — чорничник, бір — брусничник, бір — чорничник з вересом тощо). Іноді поза лісовою зоною кушки утворюють сланкі або нодушкоподібні форми.

НАПІВКУЩІ І НАШВКУЩИКИ

Напівкущі та цапівкушки характеризуються тим, що мають надземні пагоши, частково здерев'янілі, а частково трав'янокі, тбо верхня, іноді досить значна за розміром, частина пагона щороку відмирає, а нижня, з бруньками відновлення, яка залишається багаторічною.

До напівкущів і напівкущиків, що розрізняються за розмірами багаторічної частішої від загального розміру пагона, належать чи шлесті види полину (*Artemisia*). Вони є типовими рослинами сухих степів України, напівпустель і пустель Середньої Азії та Казахстану. Багато губоцвітих (чебрець, лаванда, деякі види шавлії) є значною частиною травостою степових схилів та лучних степів України, схилів гір Криму, Балкан та інших регіонів.

Напівкущі і напівкущники в умовах Далекої Півночі мають подушкоподібну форму.

Дерева, кущі, кушки, напівкушки та багаторічні трав'янокі: рослини відрізняються тривалістю життя пагонів і характером відмирання.

ТРАВ'ЯНИСТІ РОСЛИНИ

Трав'янисті рослини поділяють на багаторічні та однорічні. В свою чергу, серед багаторічних трав за характером підземних багаторічних органів виділяють: стрижнекореневі, мичкокореневі, короткокореневі, довгокореневі, дернові, бульбоутворюючі, цибулькові, наземноповзучі і наземностолонні.

Стрижнекореневі (каудексові). У дорослої сформованої рослини добре виражений головний корінь, що виконує запасуючу функцію, який глибоко проникає в ґрунт.

За галузненням головного кореня виділяють одноголові і багатоголові стрижнекореневі рослини. Прикладом є щавель кінський, щавель кислий, яглиця, конюшина гірська та ін.

Мичкокореневі. В дорослому стані ці рослини не мають головного кореня. Додаткові корені розташовані на дуже вкороченій підземній стебловій осі, яка, по суті, є коротким кореневищем з дуже стиснутими вузлами та майже відсутніми міжвузлями. Оскільки тривалість життя річного приросту осі становить 2—4 роки, то довжина її невелика (щороку старіша частина відмирає) і майже стабільна — 1—3 см. Прикладом є види подорожника (*Plantago*), жовтеці[^] (*Ranunculus*), купальниці (*Tzollius*) та ін.

Короткокореневищні в дорослому стані мають лише додаткові корені, які утворюються підземним, багаторічним, соковитим, рідше більш-менш здерев'янілим кореневищем, вік живої частини якого до 20 років. В ньому синтезуються і накопичуються різні речовини. Прикладом є калган (*Potentilla erecta*), купина (*Polygonatum*), приворотень (*Alchemilla*), гравілат (*Geum*), півники (*Iris*) та ін.

Довгокореневищні мають лише додаткові корені, що утворюються у вузлах багаторічного кореневища з видовженими міжвузлями. Тривалість життя окремих приростів різна, що залежить від виду рослин (у пирію повзучого — до 15—20, у лучних трав — до 10 років).

Дерновинні мають розвинену мичкувату кореневу систему, що складається з додаткових коренів. Кореневища короткі, з ущільненими вузлами і численними пагонами, які більш-менш тісно стиснуті між собою і утворюють кущ. Кущ складається з надземних вегетативних, добре розвинених квітучих пагонів, слабо розвинених неквітучих та залишків відмерлих пагонів. До дерновинних належить переважна більшість злаків і осок, серед яких виділяють нещільно- і щільнокущові. До нещільнокущових злаків належать тимофіївка, лисохвіст, костриця лучна тощо; до щільнокущових — щучник дернистий (*Desehampsia*), ковила (*Stipa*), більшість осок.

Бульбоутворюючі — це збірна група трав'янистих рослин, до якої належать рослини з однією багаторічною бульбою гіпокотильностеблого походження. На ній утворюються нові надземні пагони (цикламен). Крім того, до них належать і рослини, у яких щороку утворюються нові бульби змішаного або кореневого походження (пальчастокорінники, рясти, любка та ін.), і столопнубульбисті, у яких бульби утворюються на кінцях тонких підземних стolonів (картопля). Серед бульбоносних більша частина видів — вегетативні малорічники або навіть вегетативні однорічники, якщо орган відновлення існує лише один рік, замінюючись новим.

Цибулинні — рослини з чітко вираженим (переважаючим) вегетативним розмноженням за допомогою цибулини. Цибулина є багаторічним органом, що має вкорочений пагін (стебло) з додатковими коренями, які періодично поновлюються. Проте більша

частина цибулинних рослин має цибулини, які існують один, два, рідше три роки, а потім руйнуються, замінюючись новими. Рослини цієї групи належать до вегетативних мало- або однорічників (проліска, косаріки, цибуля та ін.).

НАЗЕМНО-ПОВЗУЧІ І НАЗЕМНО-СТОЛОННІ

До них належать трав'янисті рослини, що утворюють повзучі пагони, які поступово вкорінюються. Останні за тривалістю життя можуть бути швидко відмираючими (суниці, жовтець повзучий) або відносно довго живучими (розхідник, вербозілля лучне та ін.).

Звичайно не всі рослини точно належать до названих рослинних груп. Досить часто вони утворюють змішані і перехідні форми: куццово-кореневісні, корнесвищно-стрижнекореневі та ін.

Крім того, враховуючи здатність рослин активно поіпіріюп.тні ся, займаючи нові площі за допомогою вегетативного розмноження, іноді серед них виділяють вегетативно нерухомі або немч аши но малорухомі і вегетативно рухомі.

Поступове наростання кореневищ або вусів з одного кінця і відмирання з другого забезпечує поступове переповзання роіпн, і на нові місця. Відстань переповзання буває різною і зумовлєк-п. ся в основному довжиною відповідного вегетативного органа розмноження, а також ступенем галуження.

Час життя щорічного приросту кореневищ, вусів, бульб, цибулин коливається в досить широких межах—від одного сезону до кількох десятків років і більше. Однак загальний час життя особини багаторічної трав'янистої рослини перевищує час життя щорічного приросту, особливо у вегетативно рухомих форм. Для деяких стрижнекореневих і щільнодерпвинних рослин загальна тривалість життя на певному місці досягає іноді до 200 і навіть більше років.

Різні типи підземних і надземних органів трав'янистих рослин історично пристосовані до певних місць існування. Для лісових угруповань характерними є довго- і короткокореневищні, повзучі, лежачі і столоноутворюючі трави, рідше бульбоносні або цибулинні; для степових — щільно-дерпвісті, стрижнекореневі, цибулинні або бульбоносні.

Однорічні трав'янисті рослини відрізняються від багаторічних насамперед тим, що не мають вегетативних органів розмноження. Відмирають вони після цвітіння і плодоношення повністю, залишаючи лише насіння як засіб розселення і перенесення несприятливих умов навколишнього середовища. Отже, до однорічних належать ті, які живуть один рік.

Серед однорічних зустрічаються ефемери, які закінчують свій розвиток за 6—8 тижнів і протягом року можуть дати кілька поко-

лінь. Прикладом ефемерів можуть бути види веснянки (*Erophila*), зірочки середній (*Stellaria media*), тонконіг однорічний (*Poa annua*), ярутка польова тощо. Особливою групою трав'янистих рослин є дворічники. Живуть вони протягом двох вегетаційних періодів: у перший рік вони розвивають прикореневу розетку листків на вкороченому стеблі, а на другий рік — квітоносні пагони. До дворічників належать буркун, блекота, синяк, лопух, щавель кінський, а також культурні рослини, більшість з яких є овочевими — буряк, морква, капуста, селера, редька та ін.

Між однорічними і дворічними рослинами виникла проміжна група зимуючих рослин. Це рослини середземноморського клімату, де панують волога осінь, тепла м'яка зима і різко сухе літо. Простаючи восени в таких умовах, рослини вегетують всю зиму, зацвітають і плодоносять навесні, а з настанням жаркого сухого літа відмирають, залишаючи дозріле насіння. В умовах помірного клімату з холодною зимою і порівняно вологим літом такі рослини стали озимими, тобто живуть не повні два вегетаційних періоди. Вони потребують зниженої температури для проходження стадії яровизації та осінніх умов освітлення. Наприклад, озимі хліба — жито і пшениця — на початкових фазах розвитку протягом 35—45 днів потребують температури 0—10 °С. Такі умови в дальшому забезпечать повний цикл їх розвитку.

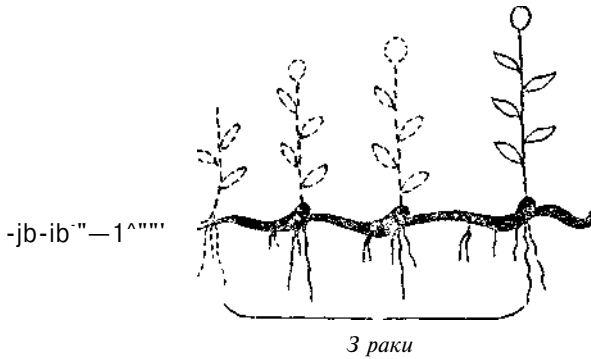
Отже, трав'янисті рослини досить різноманітні як за формою, так і за відношенням до екологічних факторів.

ОНТОГЕНЕЗ КВІТКОВИХ РОСЛИН ТА СЕЗОННІ ЗМІНИ В ЇХНЬОМУ ЖИТТІ

Протягом онтогенезу (від ембріонального стану до статевозрілого організму і до старіння і відмирання) в кожному рослинному організмі відбуваються складні вікові етапи розвитку. Проявляються вони насамперед у морфологічних змінах — в збільшенні розміру рослин, зміні систем пагона і кореня, в установленні співвідношень між вегетативними та генеративними органами, а також в появі вегетативного розмноження тощо.

Молода особина, яка розпочала свій розвиток з насіння, утворює надземні пагони — вуси, столони або підземні — кореневища, що ростуть в різних напрямках, а згодом, втрачаючи зв'язки з материнською рослиною, утворюють молоді дочірні особини (мал. 210). Відокремлені молоді вегетативні особини називають клонами, а частину клона — партикулами.

Утворена молода вегетативна особина (частина клона) успадковує не лише генетичні ознаки материнської рослини, а й її вікові особливості. Проте іноді ці особини можуть бути більш-менш омоложеними, якщо розвиток їх відбувається із сплячих бруньок



Мал. 210. Схема наростання і відносний вік кореневища. Штриховими лініями позначені відмерлі частини органу.

кореневищ чи надземних стебел або коренів. Отже, у багаторічніх, трав'янистих рослин визначити вік рослини дуже важко, школ, **ЗОВСІМ НЕМОЖЛИВО**. Це ТОМУ, ЩО В НИХ ОРГАНИ ПОСТІЙНО ЗМІНЮЮТЬСЯ— відмирають і руйнуються старі, з'являються і наростають нові, відокремлюються клони і партикули. Тому вік таких рослин, визначений за річними приростами кореневищ вдовжину або за річними кільцями деревини па поперечному розрізі пагонів, як правило, є умовним, оскільки не відповідає вікові всієї рослини, а лише найбільш молодій живій її частині. Молода вегетативна особини; (частина клона) проходить свій життєвий шлях не з проростаючого насіння, а з часу відокремлення від материнської рослини; і за фізіологічними властивостями відповідає її вікові.

У трав'янистих рослин, що мають швидку зміну пагонів, кожен пагін розвивається від розпускання бруньки до цвітіння, плодю, шешія і відмирання надземної частини. Такий розвиток кожного надземного пагона називають малим життєвим циклом. Він є складовою частиною великого життєвого циклу, під яким розуміють повний онтогенез рослини — від утворення зародка в насіліні до природної смерті особини, включаючи всі утворені нею клони. Отже, великий життєвий цикл є сукупністю малих циклів — окремих пагонів, кущів і т. д. У вегетативно нерухомих або малорухомих рослин між особиною і клонами роздільні межі більш чіткі, у вегетативно рухомих — мало виражені, а згодом вони зовсім втрачаються і їх не можна визначити в межах великого життєвого циклу.

У кожному життєвому циклі прийнято виділяти такі вікові періоди:

1. Латентний (від лат. latente — скритий, невидимий) стан не- пророслого насіння.

2. Віргінійський (догенеративний)—від проростання насіння до початку цвітіння.

3. Генеративний (від лат. *generatio* — розмноження)—від початку до завершення цвітіння.

4. Сенильний (постгенеративний)—від завершення цвітіння до відмирання.

У межах названих вікових періодів розрізняють більш дрібніші вікові етапи розвитку рослин. В групі віргінійських рослин на ранньому етапі виділяють проростки, які щойно з'явилися із проростаючого насіння. Для них властиві зародкові органи — сім'ядолі, залишки ендосперму. Ювенільні (від лат. *juvenilis*—юний) рослини, яким характерні сім'ядольні і ювенільні листки, які з'являються за сім'ядольними, але менші за розміром і відрізняються за формою листків дорослих особин. Іматурні — особини, що вже втратили ювенільні ознаки, але ще не зовсім сформовані, напівдорослі.

У групі генеративних рослин за інтенсивністю цвітіння пагонів, за їх розміром, за співвідношенням живих і відмерлих частин виділяють молоді, дозрілі (середньовікові) і старі генеративні особини.

У кореневищних і повзучих кушів, кущиків, напівкущиків і трав'янистих багаторічних рослин протягом вікових періодів періодично змінюються скелетні осі, а утворені їх основами кореневища або ксилорнзи, наростаючи верхівковою частиною, відмирають і руйнуються біля основи. У дерев і стрижнекорневих кушів, кущиків, напівкущиків і трав'янистих рослин протягом всіх вікових періодів зберігається основна вісь — стовбур, каудекс, або ксилоподій, який, наростаючи втовщину, може руйнуватись від центра до периферії.

Морфологічні ознаки різних вікових груп у різних життєвих форм неоднакові, але фізіологічні ознаки основних вікових періодів відрізняються своєю універсальністю: проростання — перше цвітіння — останнє цвітіння — відмирання.

У кожному віковому стані рослини відрізняються певними специфічними пристосовними ознаками, які характеризуються нестабільністю і в процесі розвитку змінюються. Наприклад, ювенільні рослини часто бувають значно тіньовитривалішими і гігоморфними, ніж дорослі. Це пов'язано з проростанням і розвитком молодих рослин під покривом (затінненням) дорослих рослин.

ЗМІСТ

| | |
|--|-----------|
| ВСТУП | 3 |
| Рослини в житті людини | 6 |
| Охорона рослинного світу | 7 |
| Ботаніка як наука | 8 |
| Розділи ботаніки | 8 |
| Історія розвитку ботаніки як науки | 9 |
| Поява і розвиток рослин на Землі | 15 |
| Еволюція форми тіла рослин | 19 |
| Ускладнення будови тіла рослин | 21 |
| Основні поняття морфології рослин | 23 |
| Розділ I. ЗАГАЛЬНЕ ПОНЯТТЯ ПРО ТИПОВУ РОСЛИННУ КЛІТИНУ | |
| Склад протопласта | 27 |
| Цитоплазма | 28 |
| Колоїдний стан гіалоплазми | 28 |
| Напівпроникність цитоплазми | 32 |
| Рух цитоплазми | > |
| — Пластиди | "1 |
| Мітохондрії | 4" |
| Рибосоми | 11 |
| Диктіосоми | 11 |
| Піреноїди | 13 |
| Сферосоми | 13 |
| Мікротільця в клітинах | 13 |
| Ендоплазматичний ретикулум | 11 |
| Клітинне ядро | 13 |
| Роль ядра в житті клітини | 9 |
| Біокатализатори клітини | 50 |
| Вітаміни | 50 |
| Фітогормони | 51 |
| Антибіотики | 52 |
| Фітонциди | 52 |
| Запасні поживні речовини клітини | 53 |
| Вакуолі, лізосоми та речовини клітинного соку | 57 |
| Будова клітинної оболонки | 56 |
| Видозміни клітинної оболонки | 64 |
| Поділ клітини | 111 |
| Мітоз, або каріокінез | W |
| Мейоз, або редукційний поділ | M) |
| Надходження води в клітину | 71 |
| Розділ II. ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА ТА КЛАСИФІКАЦІЯ ТКАНИН | |
| | 76 |
| Твірні тканини | 77 |
| Цитологічна характеристика меристем | 78 |
| Розподіл меристеми в тілі рослин | 79 |
| Напрямки поділу клітин меристеми | 81 |
| Асиміляційні тканини | 82 |
| Запасаючі тканини | 83 |
| Аеренхіма | 84 |
| Покривні тканини | 85 |
| Епідерма | 85 |
| Продихи | 88 |
| Трихоми | 90 |