



# **БОТАНІКА**

(анатомія і морфологія рослин)

Конспект лекцій  
Навчальний посібник

для студентів  
напряму підготовки  
6.040102 «Біологія»

**Рівне 2018**

УДК 581.4+582  
ББК 28.56+28.59

### **БОТАНІКА (анатомія і морфологія рослин)**

Конспект лекцій. Навчальний посібник для студентів напряму підготовки 6.040102 «Біологія» / В.В. Демчук – Рівне: РДГУ, 2017 – 262с.

#### Укладач:

**В.В. Демчук** - кандидат сільськогосподарських наук, доцент кафедри біології та медичної фізіології РДГУ

#### Рецензенти:

**Й.В. Гриб** - доктор біологічних наук, професор кафедри водних біоресурсів НУВГП;

**Л.В. Ойцюсь** – кандидат біологічних наук, доцент кафедри екології, географії і туризму РДГУ;

**В.О. Володимирець** - кандидат біологічних наук, доцент кафедри агрохімії, ґрунтознавства та землеробства НУВГП.

Навчальний посібник складено у відповідності до галузевого стандарту вищої освіти та навчального плану для студентів напряму підготовки 6.040102 «Біологія». В ньому представлено та систематизовано теретичний матеріал курсу «Ботаніка» (анатомія і морфологія рослин).

Відповідальний за випуск В.П. Марциновський – кандидат біологічних наук, професор, завідувач кафедри біології та медичної фізіології РДГУ.

Затверджено на засіданні кафедри біології та медичної фізіології РДГУ, протокол №6 від 26 червня 2017 р.

Друкується за рішенням Вченої Ради РДГУ

Протокол № \_\_\_\_\_ від \_\_\_\_\_ 20\_\_ р.

## ЗМІСТ

### Тема 1. Вступ.

1.1. Ботаніка, як наука. Зміст ботаніки .....	9
1.2. Розділи ботаніки, як науки .....	9
1.3. Історія розвитку ботаніки .....	11
1.4. Рівні морфологічної організації рослин .....	16
1.5. Типи обміну речовин .....	19
1.6. Роль рослин в житті людини .....	21
1.7. Напрямки і методи морфології рослин .....	24
1.8. Основні поняття морфології рослин .....	25
1.9. Поява і розвиток рослин на Землі .....	28

### Тема 2. Рослинна клітина.

2.1. Поняття про типову рослинну клітину .....	38
2.2. Склад протопласта .....	40
2.3. Цитоплазма .....	40
2.4. Колоїдний стан гіалоплазми .....	41
2.5. Напівпроникність цитоплазми .....	45
2.6. Рух цитоплазми .....	46
2.7. Пластиди .....	47
2.8. Мітохондрії .....	53
2.9. Рибосоми .....	54
2.10. Диктіосоми .....	54
2.11. Піреноїди .....	55
2.12. Ендоплазматичний ретикулум .....	56
2.13. Ядро .....	57
2.14. Роль ядра в житті клітини .....	59
2.15. Біокаталізатори .....	60
2.16. Вітаміни .....	60
2.17. Фітогормони .....	61
2.18. Антибіотики .....	62
2.19. Фітонциди .....	62
2.20. Запасні поживні речовини клітини .....	63
2.21. Вакуолі .....	66
2.22. Лізосоми та речовини клітинного соку .....	66
2.23. Будова клітинної оболонки. ....	68
2.24. Видозміни клітинної оболонки .....	71
2.25. Поділ клітини .....	72

### Тема 3. Рослинні тканини.

3.1. Загальна характеристика та класифікація тканин .....	74
3.2. Твірні тканини (меристеми) .....	76
3.3. Цитологічна характеристика меристем .....	77
3.4. Розподіл меристем в тілі рослини .....	79
3.5. Напрямки поділу клітин меристем .....	80
3.6. Гістогени: протодерма, основна меристема, прокамбій .....	80
3.7. Асиміляційні тканини .....	81
3.8. Запасаючі тканини .....	82
3.9. Аеренхіма .....	84
3.10. Покривні тканини .....	84
3.11. Епідерма. Продихи .....	84
3.12. Трихоми .....	89
3.13. Перидерма .....	90
3.14. Фелоген, фелодерма, сочевики .....	91
3.15. Кірка або ритидом .....	92
3.16. Видільні тканини .....	92
3.17. Механічні тканини .....	94
3.18. Коленхіма .....	94
3.19. Склеренхіма .....	96
3.20. Склереїди .....	97
3.21. Провідні тканини .....	98
3.22. Ксилема .....	99
3.23. Флоема .....	101
3.24. Провідні або судинно-волокнисті пучки .....	104

### Тема 4. Корінь і коренева система.

4.1. Загальна характеристика кореня .....	106
4.2. Функції і потужність коренів .....	107
4.3. Зони кореня .....	108
4.4. Анатомічна будова кореня .....	109
4.5. Формування бічних коренів .....	111
4.6. Вторинна будова кореня .....	112
4.7. Анатомія м'ясистих коренів .....	113
4.8. Поглинання кореннями води і мінеральних речовин .....	116

4.9. Форми і типи коренів та їхні екологічні групи	.....118
4.10. Спеціалізація коренів	.....120
4.11. Метаморфоза коренів	.....122
4.12. Значення коренів у ґрунто - творчих процесах і житті людини	.....124

## **Тема 5. Пагін і система пагонів.**

5.1. Визначення пагона та його метамерність	.....125
5.2. Будова бруньки	.....127
5.3. Гістогенез верхівки пагона	.....128
5.4. Морфологічна будова апекса	.....131
5.5. Листкорозташування	.....133
5.6. Діаграма листкорозташування	.....135
5.7. Формування симетричності в листкорозташуванні	.....135
5.8. Листок, його функції та структура	.....137
5.9. Прості листки	.....137
5.10. Складні листки	.....139
5.11. Жилкування листків	.....139
5.12. Анатомічна будова листка	.....140
5.13. Структура хлоренхіми	.....141
5.14. Покривна тканина листка	.....142
5.15. Провідна система та арматура листка	.....142
5.16. Анатомічна будова хвої голонасінних	.....144
5.17. Екологічні типи листків	.....145
5.18. Будова світлових і тіньових листків	.....145
5.19. Анатомічна будова листків водяних рослин	.....146
5.20. Анатомічна будова листків солончакових рослин	.....147
5.21. Розвиток листка в онтогенезі	.....148
5.22. Типи листоскладання в брунці	.....149
5.23. Різноманітність форм листків в межах одного пагона. Гетерофілія	.....149
5.24. Випаровування води листками	.....151
5.25. Вік листків	.....152
5.26. Метаморфози листків	.....153
5.27. Листопад	.....154

## **Тема 6. Будова стебла.**

6.1. Морфологічні особливості стебла .....	156
6.2. Формування стебел та його анатомія .....	157
6.3. Загальна анатомічна будова стебла дводольних .....	161
6.4. Анатомічна будова стебла дводольних трав'янистих рослин .....	163
6.5. Анатомічна структура стебла дерев'янистих рослин .....	165
6.6. Будова стебла однодольних рослин .....	170
6.7. Особливості анатомічної будови видозмінених стебел – кореневищ, бульби .....	173
6.8. Будова стебел водяних рослин .....	175
6.9. Будова стебел сукулентів і ліан .....	175
6.10. Будова стели та еволюційні шляхи її розвитку.....	176
6.11. Система пагонів .....	178
6.12. Положення пагонів у просторі .....	180
6.13. Формування крони .....	180
6.14. Типи галуження .....	181
6.15. Метаморфози та спеціалізація пагонів .....	183
6.16. Формування бульб, кореневища, цибулини .....	183
6.17. Кладодії, філокладії, колючки, вусики .....	187
6.18. Укорочені пагони .....	188
6.19. Сукулентні форми .....	188
6.20. Спеціалізовані пагони. Вуса .....	189

## **Тема 7 Вегетативне розмноження рослин.**

7.1. Поняття про відтворення і розмноження.....	191
7.2. Вегетативне розмноження. Природне вегетативне розмноження .....	192
7.3. Штучне вегетативне розмноження.....	195
7.4. Щеплення .....	197
7.5. Способи щеплення .....	199

## **Тема 8. Розмноження рослин спорами.**

### **Статевий процес у рослин.**

8.1. Розмноження рослин спорами. Міто і мейоспори .....	202
---	-----

8.2. Статевий процес у рослин. Розвиток статевих органів .....	203
8.3. Поняття про цикл відтворення .....	207
8.4. Чергування поколінь у рівноспорових папоротей.....	208
8.5. Різносторовість і редукція заростка .....	210

## **Тема 9. Насінне розмноження рослин.**

9.1. Поняття про насінне розмноження.....	213
9.2. Насінне розмноження у голонасінних. Цикл розвитку голонасінних .....	214
9.3. Життєвий цикл квіткових рослин .....	216
9.4. Квітка .....	217
9.5. Чашечка .....	219
9.6. Віночок .....	220
9.7. Андроцей .....	221
9.8. Гінецей .....	223
9.9. Плацентація .....	224
9.10. Формула і діаграма квіток .....	225
9.11. Утворення нектарників .....	226
9.12. Мікроспорогенез і мікрогаметогенез .....	226
9.13. Розвиток насінного зачатка і зародкового мішка (мегаспорогенез і мегагаметогенез) .....	228
9.14. Походження і еволюція квітки .....	229
9.15. Суцвіття .....	232
9.16. Прості ботричні суцвіття .....	233
9.17. Складні ботричні суцвіття.....	234
9.18. Цимозні суцвіття .....	235
9.19. Цвітіння .....	236
9.20. Запилення .....	237
9.21. Самозапилення .....	238
9.22. Перехресне запилення .....	239
9.23. Запліднення.....	240
9.24. Апоміксис. Його роль у житті квіткових рослин.....	241
9.25. Плоди .....	242
9.26. Соковиті плоди .....	243
9.27. Сухі плоди .....	244
9.28. Генетична класифікація плодів .....	245
9.29. Поширення плодів і насіння .....	246

9.30. Характеристика насіння квіткових.....	247
9.31. Хімічний склад насіння .....	250
9.32. Проростання насіння .....	250
9.33. Значення плодів і насіння в житті людини .....	251

## **Тема 10. Екологічні групи рослин та їхні життєві форми.**

10.1. Єдність організму і середовища .....	252
10.2. Екологічні групи рослин щодо вологи, світла, субстрату .....	253
10.3. Рослини симбіотрофи, паразити і напівпаразити.....	257
10.4. Класифікація життєвих форм рослин .....	258
10.5. Онтогенез квіткових рослин .....	260
10.6. Сезоні явища в житті рослин .....	261

## Тема 1. Вступ

### Література:

- А.Е.Васильев, Н.С.Воронин, А.Г.Еленевский и др., БОТАНИКА. Морфология и анатомия растений. М.: Просвещение. - 1988. - С - 4-35;
- П.М.Потульницький, Ю.О.Первова, Г.О.Сакало, БОТАНИКА. Морфологія і анатомія рослин. К.: Вища школа. - 1971.-С.5-22;
- М.І.Стеблянко, Д.К.Гончарова, Н.Г.Закорко, БОТАНИКА. Анатомія і морфологія рослин. К.: Вища школа. - С. 3-24;
- Л.И. Курсанов и др., БОТАНИКА. Анатомия и морфология растений, М.:Просвещение. 1966, С.6-24;
- П.М.Жуковский, БОТАНИКА.-5е изд.-М.:Колос.-1982. С. 3-22;
- ЖИЗНЬ РАСТЕНИЙ. - М.: Просвещение. -1974-1982.-т.1. С. 124-137.

### 1.1. Ботаніка як наука. Зміст ботаніки.

Ботаніка – складна система наукових дисциплін, що вивчають рослинний світ у всьому багатстві його життєвих форм і проявів. Слово „ботаніка” походить від грецького *botanae*, що означає зелень, овоч, трава. В свою чергу ботаніка є складовою частиною біології, науки про живі істоти, про життя у всіх його проявах.

В нашому курсі ботаніки ми будемо вивчати бактерії, гриби, водорості і вищі рослини, тобто такі, які мають диференційовані вегетативні і генеративні форми. Із пропонованої системи таксонів бактерії, гриби і синьо-зелені водорості до рослин не належать. Вони вивчаються за традицією.

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, зв'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.

### 1.2. Розділи ботаніки, як науки.

Морфологія рослин (від грец. *morphe* – форми і *logos* - вчення) зародилась першою з ботанічних наук. Вона вивчає як

зовнішні, так і внутрішні форми структурних елементів рослинного організму, закономірності їхньої будови, походження, розглядає взаємозв'язок між органами.

Анатомія рослин (від грец. anatome - розрізаю) – це наука про внутрішню структуру рослини. Вона користується своїми методиками і технікою дослідження. Анатомічні структури вивчають на мікроскопічному рівні. Підрозділами анатомії можна вважати цитологію, як науку про клітину, гістологію – науку про систему тканин їх будову, розвиток і функції.

Систематика рослин – вивчає видовий склад флори. Її завдання – вивчити історію виникнення та розвитку рослинних форм в різні геологічні періоди, а також систематизувати їх. Таким чином систематика, як наука досліджує шляхи еволюційного розвитку рослинного світу.

Фізіологія рослин, користуючись методами фізики та хімії, вивчає обмін речовинами і енергією у рослин, що дає змогу регулювати метаболізм клітини, впливаючи на продуктивність рослинного організму. Це має надзвичайно важливе значення для рослинницької галузі с.-г. 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 – наука про єдність і нерозривний організму і середовища, як зв'язок єдиного цілого.

Палеоботаніка вивчає рослинність минулих геологічних епох. Об'єктами вивчення цієї науки 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 індивідумів, розвиваються за властивими їм законами, утворюють ліси, луки, заселяють болота, гори, пустилі.

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

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

### **1.3. Історія розвитку ботаніки.**

Ботаніка як наука почала розвиватись з появою перших наукових повідомлень про рослини. Такі відомості вперше появились в Стародавньому Китаї, Месопотамії, Єгипті.

Спроби систематизувати рослинний світ мали місце в стародавній Греції у III-IV ст. до н.е. Спільні книги про рослини написали Аристотель (384-322 рр. до н.е.) і Теофраст (372-287 рр. до н.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'ясовував значення насіння для розмноження, роль вегетативного зближення рослин, а також вивчав властивості ґрунтів і їх обробіток.

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

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

першим зробив кругосвітню подорож. Таким 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 великим відкриттям в галузі ботаніки.

Експериментальні роботи з рослинами розпочинаються у XVII ст., початок яким поклав голландський природознавець Ван-Гельмонт (1579-1644) і англієць С.Гельс (1677-1761). Вони перші провели експерименти щодо живлення рослинних організмів, заклавши таким чином основи майбутньої фізіології рослин.

Марчело Мальпігі (1628-1634) 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 Неемія Грю (1641-1712) англійський лікар і природознавець. Він 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 Карл Ліней (1707-1778). Він уточнив і спростив техніку морфологічного опису рослин, ввів у систематику бінарну номенклатуру, за якою назва виду починається з назви роду, наприклад Волошка синя – *Centaurea cyanis*. Великий внесок зробив Ліней у систематику рослин. Він описав понад 1500 видів нових рослин.

Виявлення статі у рослин належить до другої половини XVIII століття, коли вперше статевий процес у нижчих і архегональних (вищих) 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.

Йоган-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 досліди, екскурсії, спостерігав за змінами в природі. Гете дав визначення метаморфозів, створив теорію походження квітки, висловив думку про еволюцію природи.

XIX ст.. знаменне великими відкриттями в природознавстві. Було з'ясовано клітинну теорію, з'явилося учення Ч.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 висновок, 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 клітини 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 як найстародавніша вихідна форма виникнення і розвитку їх.

До класиків клітинної теорії належить і паталог Рудольф Віхров (1821-1902). У 1858р. він зробив висновки, що клітина виникає з клітини.

Олександр Гумбольдт (1769-1859) – німецький природознавець і засновник географії рослин.

Революція в біології стверджувалась і еволюційною теорією Дарвіна. До Дарвіна в науці панувало вчення про сталість видів. У 1809р. Ж.Ламарк у своїй книзі „Філософія зоології” висунув ідею мінливості видів. Однак Ламарк ще не позбавлявся теологічних поглядів на природу. Теологія 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 більше 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 неологізму 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 незначні 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). Багато уваги він приділяв мікологічним дослідженням, дослідженням у галузі ембріології. Вінцем його наукових досліджень було відкриття у 1898р. подвійного запліднення у покритонасінних рослин.

Корифеєм ботанічної науки вважають і К.А.Тімірязєва (1843-1920). Своїми дослідженнями Тімірязєв показав тісний

зв'язок рослин і сонячної енергії, рослини і землеробства, фізіології рослин і еволюційного вчення. Результатом його наукової роботи стало те, що він довів оптичну і біохімічну природу фотосинтезу. Основні праці Тімірязєва: Життя рослин; Рослина і сонячна енергія; Землеробство і фізіологія рослин і ряд ін.

Видатним біологом, селекціонером ботаніком свого часу був М.І.Вавілов (1887-1943). Він зібрав і вивчив тисячі сортів, видів і форми культурних рослин, розробив ботаніко-географічний метод встановлення центрів походження культурних рослин. Вавілов встановив закон гомологічних рядів у спадковій мінливості, де він довів паралелізм внутрішньовидової мінливості близьких між собою видів.

С.П.Крашеников (1711-1755) здійснив ряд ботаніко-географічних експедицій, описав географію і природу Камчатки.

А.М.Бекетов (1825-1902). У 1859р. 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.

В.Л.Комаров (1869-1945) – послідовник вчення Дарвіна, розвивав ідеї Дарвінізму.

Українські вчені-ботаніки.

А.Л.Андржейовський (1785-1868) займався дослідженням флори південно-західної частини Росії.

М.О.Максимович (1804-1873). У 1827 захистив магістерську дисертацію на тему: Про системи рослинного світу. Він був активним популяризатором знань з природознавства, свої погляди виклав у монографії „Книга Наума”.

О.С.Рогович (1812-1878) – весь науковий дар віддав вивченню рідної природи Полтавської, Чернігівської, Київської та Волинської губерній.

В.І.Липський (1863-1937), працюючи в Київському університеті, вивчав флору Бессарабії, Кавказу, Середньої Азії. Наукові надбання друкувалися у „Записках Київського товариства природодослідників”.

Ю.К.Пачоський (1864-1953) займався фітоценологією.

М.Г.Холодний (1882-1953) – фізіолог, мікробіолог, еколог (200 праць).

Д.К.Зеров (1895-1971) систематик, болотознавець і палеоботанік.

К.М.Ситник (1826) – академік, ботанік-фізіолог, директор інституту ботаніки. Антропогенний вплив на природні ландшафти та стан біоценозів вивчають І.А.Добровольський, Є.М.Кондратюк, Г.І.Хархота та ін.

#### **1.4. Рівні морфологічної організації рослин. Прокаріоти та еукаріоти.**

В загальноосвітній школі не ставиться питання про те, де проходить різниця між світом рослин і світом тварин, однак межа між світом рослин і світом тварин, а також число царств живого світу залишаються предметом дискусії вчених.

Бактерії і синьо-зелені водорості (ціанеї) на стільки сильно відрізняються від решти живих істот по своїй організації, що їх виділяють в особливе надцарство прокаріот (до ядерних організмів). До надцарства доядерних належить царство Дроб'янок (*Muchota*), яке включає два підцарства – Бактерії (*Bacterio bionta*) і Прокаріотичні водорості (*Cyanobionta*) з двома відділами – Ціанобактерії та Прокаріотичні зелені водорості. Прокаріотичні водорості представлені одноклітинними, колоніальними і нитчастими формами. Вони не мають не тільки ядра, а й хроматофор. З фотосинтетичних пігментів містять хлорофіл – а. В результаті фотосинтезу виділяють молекулярний кисень. В прокаріот немає мітозу, мейозу, статевого процесу.

Прокаріоти можуть бути авто або гетеротрофними, деякі з них можуть бути азотофіксаторами (бульбочкові бактерії).

Ці, а також ряд інших особливостей в будові і життєдіяльності прокаріот (гр.. протос – перший, каріон - ядро) свідчать про їх більшу примітивність, порівняно з іншими організмами, об'єднаними в царство еукаріот (грецьке еу – хороший, добрий). Ядерні організми мають оформлене ядро з мембранними системами. В ядрі формуються хромосоми, що забезпечують наявність в цих організмів типового статевого процесу. У клітинах еукаріот добре

розвинені органами. Спосіб живлення їх – автотрофний і гетеротрофний, представники цього над царства не можуть фіксувати молекулярний азот. До складу еукаріот відносять царства тварин (Animalia), царство гриби (Fungi або Mykota) і царство рослини (Plantae або Vegetabilia).

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 – Одно – і 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 фото синтезуючих пігментів, тому гриби не здатні до автотрофного живлення, вони є гетеротрофними.

Царство Рослини об'єднає 3 підцарства: Багрянки (Rhodobionta), Справжні водорості (Phycobionta), Вищі водорості (Embryobionta). Для царства Рослин характерний автотрофний спосіб живлення за рахунок фотосинтезу. Інколи проявляється гетеротрофність, але це явище вторинне. Рослинні клітини мають целюлозну оболонку і 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 в хроматофорах. До складу їх входять хлорофіл – а, хлорофіл - б, каротин, ксантофіл і два специфічних пігменти – червоний – фікоеритрин і синій – фікоціанін. Клітини багрянок мають органели, одне або кілька ядер, вакуолі. Розмноження у них і статеве і нестатеве.

Нестатеве розмноження відбувається за рахунок спор, а статеве представлено оогамією.

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 погана (крім мохів, в яких коренів не має). Статеві органи (антеридії і архегонії) багатоклітинні. У високорозвинених вищих рослин (голо- і покритонасінних) з'являється насіння, як орган розмноження.

Пізніше формується квітка, що належить до репродуктивних органів покритонасінних рослин.

#### Нижчі і вищі рослини.

Всі види нині існуючих рослин ділять на дві великі групи. Якщо прийняти, що бактерії і гриби не входять до царства рослин, то до нижчих рослин слід віднести різні водорості (окрім синьо-зелених, що відносяться до прокариот), у яких тіло не розчленоване на листостеблові пагони і коріння, тобто воно представлено сланню або таломом (гр.. таллос – відросток, пагін) і не має складної тканинної будови. В найпримітивніших форм все тіло складається з однієї клітини.

У вищих рослин (мохів, папоротеподібних і насінневих рослин) тіло розчленоване на вегетативні органи – листостеблові пагони і коріння побудовані із різних тканин.

Вегетативними називають органи, що виконують функції живлення і обміну речовин з зовнішнім середовищем, тобто забезпечують індивідуальне життя рослини; органи, які служать для статевого розмноження називають генеративними.

В нашому курсі ботаніки основна увага приділена вищим рослинам, однак складну будову органів і тканин можна зрозуміти тільки прослідкувавши шляхи їх еволюції. З цією метою використовуються матеріали про будову деяких нижчих рослин.

## 1.5. Типи обміну речовин

### Автотрофні і гетеротрофні організми

Всі живі істоти схожі між собою тим, що в них знайдені лише ті хімічні елементи і тільки ті форми енергії, які є в навколишній неживій природі і це може служити доказом того, що всі живі істоти виникли природним шляхом з неживої природи. Фундаментальна подібність всіх живих організмів проявляється в тому, що основу живого тіла складають білки і нуклеїнові кислоти, що визначають найважливіші властивості життя – обмін речовин і відтворення собі подібних, тобто розмноження.

*Загальна характерна особливість всіх живих істот – постійний обмін речовин з зовнішнім середовищем. Він складається з двох протилежних процесів :*

1. Організм поглинає речовини із зовні і будує (синтезує) із них речовини, подібні до тих, що входять до складу його тіла (процес *асиміляції*);

2. В організмі постійно іде розпад і вилучення речовин (процес *дисиміляції*).

Завдяки узгодженню цих процесів організм підтримує свою форму і індивідуальність подібно до того, як зберігає свою форму струмінь води або полум'я свічки.

Для синтезу органічних сполук організм витрачає енергію. Джерел цієї енергії може бути одним із двох : або енергія вивільнюється в процесі дисиміляції (при диханні), або енергія надходить із зовні (енергія Сонця при фотосинтезі).

В процесі фотосинтезу, по-перше, промениста енергія Сонця поглинається і перетворюється в приховану енергію хімічних зв'язків. По-друге, за рахунок цієї енергії зелені рослини, одержуючи з навколишнього середовища воду з розчиненими в ній неорганічними сполуками і вуглекислий газ, проводять первинний синтез органічних речовин. Ця особливість дозволяє назвати зелені рослини *автотрофними* (з гр. *avtos* – сам, *trofe* – їжа) організмами. Їх можна також назвати фототрофними організмами, оскільки вони використовують енергію сонячних променів.

Органічні речовини, що утворилися в процесі фотосинтезу, використовуються рослинами в двох напрямках :

як вихідний матеріал для побудови більш складних речовин, що входять до складу живого організму і як джерело енергії, яка вивільняється в процесі дихання.

На відміну від автотрофних рослин, тварини не здатні до синтезу органічних речовин безпосередньо із неорганічних. Вони живляться вже готовими органічними речовинами, переробляючи їх в речовину свого тіла (тобто асимілюючи їх) і використовуючи зв'язану в них енергію. Тому їх називають *гетеротрофними* (з гр. *geteros* – *інший*) *організмами*. Крім тварин, до гетеротрофних організмів відносяться також гриби, бактерії і деякі інші безхлорофільні організми. Деякі бактерії здатні до автотрофного живлення за рахунок енергії хімічних процесів (так званий хемосинтез) і дуже мало здатні до фотосинтезу.

Таким чином, тільки зелені (фототрофні) рослини накопичують на нашій планеті запаси зв'язаної (консервованої) енергії і органічних речовин і забезпечують існування решти живих істот і в тому числі людини. Річна продуктивність фотосинтезу на Землі досягає  $10^{12}$  т. Симбіотрофні організми – це організми, які живучи в симбіозі, допомагають один одному в живленні (бобові рослини і бульбочкові азотфіксуючі бактерії).

Взаємодія живих організмів на Землі виявляється не тільки в тому, що рослини зв'язують сонячну енергію і утворюють органічну речовину, а тварини їх споживають. Між рослинами, тваринами і мікроорганізмами існують глибокі, взаємні зв'язки, що проявляються в кругообігу речовин на Землі. В процесі фотосинтезу рослини виділяють молекулярний кисень, що використовується при диханні тваринами і самими рослинами. З іншого боку вуглекислий газ, що виділяється в процесі дихання робить можливими фотосинтез. Постійність вмісту в атмосфері кисню і вуглекислого газу пояснюється безперервністю і взаємозв'язком процесів утворення органічних речовин і їх розпаду (під час дихання, бродіння, гниття). Збалансованість цих процесів встановилася в результаті довготривалої одночасної еволюції всіх живих істот. Вільний кисень в повітряній оболонці Землі став накопичуватися лише з появою в ній хлорофілоносних рослин.

Накопичення вільного кисню привело до появи кисневого дихання, властивого переважній більшості нині існуючих рослин і тварин. Завдяки кисневому диханню зросла енергія життєвих процесів і темпи накопичення маси органічної речовини на нашій планеті. Наявність вільного кисню посилило хімічне вивітрювання гірських порід і накопичення у верхніх шарах земної кори мінеральних сполук, необхідних для живлення рослин.

Елементи мінерального живлення знаходяться в природі також в стані безперервного кругообігу. Вони всмоктуються коренями рослин із ґрунту і включаються до складу живих рослин. Рослинами живляться тварини. Трупні рослин і тварин розкладаються гетеротрофними гнилісними організмами (бактеріями, грибами) і мінералізуються. Таким чином бактерії і гриби відіграють важливу роль в загальному кругообігу речовин. Живі організми, зв'язані між собою із навколишнім середовищем в процесі кругообігу речовин, зосереджені в поверхневому шарі землі (суші і водних просторів) і в нижніх шарах атмосфери. Вони утворюють майже суцільну «плівку життя». В ґрунті корені рослин сплетені в густу сітку, а наземні пагони, змикаючись, одягають нашу «зелену планету» майже суцільним покривом луків, лісів, полів, степів і тундр. Крім того, в кожному грамі ґрунту міститься кілька мільйонів мікроорганізмів і найменших тваринок. Ця «плівка життя» дуже тонка порівняно з розмірами Землі (на суші всього декілька десятків метрів і дещо більша на морі). Але вона справляє величезний вплив на неживу природу, на напрям і темпи багатьох геологічних процесів, що визначають обличчя Землі (накопичення і розмив гірських порід, утворення і руйнування ґрунтів). «Плівка життя» разом з переробленими нею гірськими породами, утворюють біосферу.

### **1.6. Роль рослин в житті людини**

Життя людини тісно пов'язане з рослинами. Людина, як біологічний вид, ймовірно, виник в савані, тобто місцевості з трав'янистим покривом і рідколіссям. Там людина харчувалася соковитими плодами, насінням, горіхами, крохмалистими бульбами і корінням, там вона знаходила паливо і матеріал для

виготовлення житла і знарядь праці. Дещо пізніше людина від простого збирання їжі і мисливства перейшла до скотарства і землеробства.

Рослини і тепер є основним джерелом існування людини. Вона 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 парфумерію, прикрашає ними своє житло. Рослини відіграють важливу роль у вихованні людини. Вони задовільняють її наукові та естетичні потреби. Рослина і людина єдині у своєму бутті.

Розквіт цивілізації 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 с.-г. рослин створилися відповідні галузі – рослинництво, овочівництво відкритого і закритого ґрунту, плідівництво, виноградарство, виробництво кормових і баштанних культур, лісіництво та інше.

Шляхом селекції людиною з дикої форми відібрано і створюються тисячі сортів с.-г. рослин, що набагато перевищують продуктивність вихідних форм. Так, культурні сорти пшениці здатні дати понад 100 ц/га зерна, проса 200 ц/га і більше, а кукурудзи 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. Одержано високо олійні (до 52 % олії) форми соняшнику, гірчиці, ріпаку, маку та інших культур. Вирощують цінні прядивні, овочеві та плодово-ягідні культури з високою якістю продукції. Багато уваги приділяється квітникарству, 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 використовують у виробництві

пластмас, стійких матеріалів, які захищають метал від корозії, цінних технічних масел та інше.

Природній рослинний покрив суші і моря відіграє першочергову і регулятивну роль в загальному газообміні і водному балансі Землі, захищає від руйнації ґрунт, збагачує його елементами живлення і робить можливим існування тваринного світу.

### 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 природного середовища. Людство вже освоїло 56 % суші. Знищення дикої флори приводить до знищення генофонду рослин. У світовому масштабі площа еродованих земель становить 600-700 млн. га, з них майже половина орних. Щорічно планета втрачає мільйони га лісу. Тільки за останніх 60 років на Землі 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 екваторіальні і тропічні ліси можуть зникнути на Землі повністю.

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

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, професійно-технічних училищах 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 та раціональне використання природних ресурсів.

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

## **1.7. Напрямки і методи морфології рослин.**

### **Структурна ботаніка**

*Морфологія рослин вивчає форми (структури) рослин на різних рівнях.*

*Перше завдання морфології полягає в описанні і назві структур. Описова морфологія дає основу для подальшого вивчення рослин. Однак, перед морфологією постають завдання, які потребують інших підходів. Порівняльна морфологія порівнює будову рослин, що належать до різних систематичних груп.*

*Фізіологічна морфологія (зокрема анатомія) пояснює, як працюють ті чи інші структури, тобто як вони виконують свої фізіологічні функції.*

*Екологічна морфологія – вивчає вплив навколишнього природного середовища на будову рослин.*

*Онтогенетична морфологія – вивчає індивідуальний розвиток організму (онтогенез), його тканин (гістогенез) і органів (органогенез). Еволюційна морфологія вивчає закономірності еволюційного перетворення морфологічних структур.*

Фізіологічна, екологічна і онтогенетична морфологія окрім спостережень спираються також на експеримент.

Про еволюційну морфологію скласти уяву можливо лише на основі розумового осмислення. Фактичний матеріал для розумового осмислення еволюційна морфологія бере із

основних джерел : а) вивчаючи викопні останки або рештки вимерлих рослин; б) порівнюючи рослини, що живуть; в) відслідковуючи індивідуальний розвиток структур.

*Основні методи морфології рослин :*

- спостереження (макроскопічні і мікроскопічні);
- порівняння форми рослин і її органів в процесі онтогенетичного розвитку їх;
- експеримент, для виявлення змін форм рослини під дією штучно створених умов середовища.

### **1.8. Основні поняття морфології рослин**

У кожного виду разом з ознаками примітивними, архаїчними, можна знайти ознаки прогресивні, що далеко відхиляються від ознак предків, або як говорять еволюційно просунуті. *Явище, коли в одного і того ж виду поєднуються ознаки різних еволюційних рівнів (примітивні і просунуті) називають гетеробатмією ( з гр. getero – різний, batmos – ступінь).* Її існування пояснюється тим, що органи і частини будь-якого організму функціонально пов'язані між собою в різній мірі. Тісний зв'язок (кореляція) спостерігається наприклад між ознаками листя і стебел, від яких вони відходять, так як пристосувальна еволюція листя не може не викликати відповідних змін в стеблі і пагін еволюціонує, як єдине ціле. І, навпаки, пристосувальна еволюція квітки або плоду може йти незалежно від еволюції вегетативного пагону, причому темпи еволюції цих органів можуть бути неоднаковими. В результаті один орган зберігає архаїчні частини в той час, як інший сильно спеціалізується. Наявність гетеробатмії ускладнює відновлення шляхів еволюції рослин.

Наступне ускладнення порівняльної морфології полягає в тому, що водночас з ускладненням і диференціацією одних структур іде упрощення інших.

Причина спрощення тої чи іншої конкретної структури не завжди може бути виявлена без полеміки. Однак, безсумнівно, що в основі редуції ( лат. *reductio* – повертатися назад) багатьох структур (їх недорозвинутості) лежить втрата ними тих функцій, які вони раніше виконували. У багатьох рослин редукуються листки. На кореневищах пирію, осок вони

мають вигляд лусочок, а на бульбах картоплі – брівок. В результаті спрощення і зменшення орган рослини може перетворюватися в рудимент (лат. *rudimentum* – зачаток, початкова ступінь) і втратити своє значення. Наприклад, в квітках деяких рослин, рудиментарні тичинки мають вигляд невеликих безплідних стамінодійв (з гр. *stamen* – нитка, *eudon* – подібний) в тих випадках, коли органи втрачені назавжди говорять що вони абортувалися (лат. *abortivus* – недоношений, викинутий).

В багатьох випадках спрощення можна пояснити своєрідною економією будівельного матеріалу, тобто переходом до таких структур, які при менших витратах «будівельних матеріалів» виконують свої функції в повній мірі. Так, в багатьох еволюційних лініях квіткових рослин доведено про скорочення числа пелюсток, тичинок, плодолистків і насінневих зачатків в квітці при одночасному підвищенні гарантії запилення і утворення насіння. Прикладом редуційного спрощення, пов'язаного з переходом від запилення комахами до запилення вітром, можуть бути зовсім неяскраві квітки злаків і осок. Таким чином, видима простота будови не завжди означає первинну, тобто архаїчну примітивність. Навпаки, вона часто виникає, як наслідок вторинного спрощення, яке піднімає організм на більш високий щабель пристосування.

Однак, сильне спрощення цілих систем, тканин і організмів іноді пов'язано з морфологічним регресом (загальною дегенерацією). Наприклад, у паразитів можуть редукуватися зелені листки, коріння. Рослини, поміщені у воду мають спрощену внутрішню будову.

Істинну природу простоти не завжди легко визначити і розмежувати первинно простих і вторинно спрощених структур в ряді випадків виявляються надзвичайно складним завданням.

*Еволюційна морфологія широко використовує метод побудови морфогенетичних рядів, щоб показати характер і напрям перетворень будь-яких структур (тканин, органів). В такому ряді порівнюються структури, запозичені в організмів, що належать до різних систематичних груп.*

Природно, що морфогенетичні ряди завжди в більшій чи меншій мірі носять характер передбачень, гіпотез.

В морфогенетичному ряду порівнюються гомологічні (з гр. гомологія – згода, одноголосність) органи. *Під гомологічними органами розуміють органи, що виникли від однотипних зачатків і мають однакове походження.* Дуже часто гомологічність тих або інших органів не викликає сумнівів. Наприклад, зелені листки берези, дуба, кропиви, багатьох інших рослин гомологічні. Однак, часто гомологія не виявляється так чітко і потребує аналізу того, як розвиваються структура в онтогенезі. Наприклад, бурі брунькові лусочки сильно відрізняються від типових зелених листків, однак, вони виникають в кінці пагона із таких же листкових зачатків, що і зелене листя.

*Аналогічними (з гр. аналогія – відповідність) називають органи, що мають різну морфологічну природу (еволюційне походження від різних основних органів, від різних структур), але виконують схожі функції і мають подібну зовнішню будову.* Наприклад, шипи і колючки, що виконують функцію захисту. Можуть мати різну морфологічну природу: у барбарису колючки являють собою видозмінені листя, у сливи в колючку перетворюються повністю бокова гілочка, а в шипшини і агрусу – шипи це виростки зовнішніх частин стебла. Ще одним прикладом аналогічних утворень служать великі кошики соняшника і окремі квітки яблуні або дзвіночка.

У прикладі часто спостерігаються *явища конвергенції (лат. converge – 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 іноді спостерігається у плодів «ягід різного походження». Наприклад, соковиту частину суниці, утворено квітколожем, порівнюють з ягодами брусниці чи винограду, утвореними із стінок зав'язі.

*Явище атавізму (з лат. atavus – віддалений предок) 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 стані геному, і за відповідних умов через роки, а може і віки, вона може й проявитися. Поява у квітці 10 тичинок замість нормально розвинутих 5-ти, або поява в одностатевої квітці членів другої статі, або замість одного кола тичинок з'являється два. Все це прояви атавізму.

*Кореляції* (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 галуження кореневої системи (у помідорів - пінцировка, пасинкування).

### **1.9. Поява і розвиток рослин на Землі**

Поява рослинних організмів на нашій планеті прокладає свій шлях у сиву давнину, яка налічує сотні мільйонів років тому.

Хронологія рослинного світу за епохами визначалась і визначається (оскільки дослідження продовжуються) за скам'янілостями та відбитками, які збереглися в осадових пластах земної кори.

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 може й залишків синьо – зелених водоростей). Архейська ера характеризується початком гетеротрофного і автотрофного життя на Землі.

Протерозойська ера – ера примітивних тварин і рослин. Вона охоплює два періоди. Така класифікація дає змогу провести аналіз розвитку флори і фауни, які почали бурхливо розвиватися у цей період. У цій ері відбувається диференціація рослин на групи. У Силурійський період палеозойської ери рослини вийшли на сушу. Ці стародавні рослини ще не мали справжніх листків і коренів, а були представлені кореневищами з ризоїдами і вертикальними теломатами. У Пермському періоді з'явилися великі голонасінні рослини, які

утворювали ліси. Ці дерева досягали висоти 30-ти метрів. Стебла були вкриті листками, насіння зберігалося в шишках. Від них походять гінкгові, саговникові і, ймовірно, хвойні, які були панівними формами, починаючи з другої половини пермського періоду і протягом, майже всієї мезозойської ери.

У верхньокрейдовий період виникли дуби, верби, тюльпанні дерева, магнолії, клени, пальма та інші види, які потіснили саговникових, гінкгових і хвойних, деяка частина котрих 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 гінкгові). У частини цих рослин виникли нові пристосування для незвичайних для них екологічних умов.

Кайнозойська ера охоплює три періоди – нижньотретинний (палеоген), верхньотретинний (неоген) і четвертинний (антропоген). На верхівках теломів формувалися спорангії зі спорами. Такі рослини належать до ринієфітів. Вважають, що ринієфіти силурійського періоду походять від морських водоростей, які хвилі викинули на сушу. Там вони пристосувалися до нових умов життя. Насправді, під час обстеження берегових зон було виявлено їхні сліди. Найбільшого розвитку ринієфіти досягли у нижньому і середньому Девоні. Вони були головною рослиною на суші, займаючи обширні території (висота їх досягала 3 метрів).

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

Палеоген і неоген характеризуються розквітом рослинного світу на планеті. Панівними в цей час були широколисті

породи дерев з могутніми стовбурами і широкими коронами. Тому, через надмірне затінення, трав'яниста рослинність була слабозвинута.

У третинний період кліматичні умови на нашій планеті були настільки сприятливі, що пальмові, лаврові, магнолієві та інші тропічні і субтропічні рослини заселяли всю Європу, Америку та Гренландію.

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

Похолодання причинило формування нової низькорослої трав'янистої рослинності, зокрема злакової. Вона краще витримувала зимові умови і сухе літо. Одночасно екстремальні умови льодовикового періоду призвели до загибелі величезної кількості теплолюбних видів рослин. Частково 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 рослинних формацій. Одні з них гинули, інші пристосувались і розвивалися, виробляючи все нові й нові форми.

Так відбувався еволюційний процес у рослинному світі у всій живій природі.

#### Еволюційні форми тіла рослин.

Велика різноманітність форм тіла рослини тісно пов'язана 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 тіло 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 вісім разів. При збільшенні розмірів у тричі поверхня збільшиться у 9 разів, а об'єм у 27 разів та інше. 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 рослини крім галуження належать симетрія та 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 відображенням другої.* Виділяють 4 форми симетричності: моно симетричні, бісиметричні, полісиметричні, 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 моно симетричні форми листків, клітина хламідомонади, квітки фіалок, глухої кропиви, гороху.

*Бісиметричну або білатеральну* будову мають плоскі стебла кактуса, опунції, одноклітинна водорість торф'яних боліт *Mycrasterias* 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 жодної площини симетрії (листки в'яза, квітки валеріани, канни).

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

*Явище полярності характеризується відмінністю верхньої і нижньої частини тіла (верхнього і нижнього полюсів)*. Воно виявляється навіть у одноклітинних форм життя, наприклад, у хламідомонади, на передній частині якої є два джгутики, а на супротивній немає.

Полярність – одна з ознак диференціації внутрішньої будови тіла. З удосконаленням організації живих структур або цілого організму все більше виявилось явище полярності. Відмінність у полюсах виявляється в організмі, які мають прикріплений спосіб життя. У таких організмів верхній полюс виконує трофічну функцію і 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 проявляється полярність у вищих рослин. У них не лише весь організм, але й кожна частина його полярні. Якщо взяти живець плодового дерева і проростити у зволоженому середовищі, то з верхньої частини його 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 формувалися в першому положенні.

Вважають, що явище полярності закладається ще в клітинах. полярність можна змінити штучно, створюючи відповідні умови центрифугування, однобічним освітленням або впливом фітогормонів. Однак, остаточно природу полярності ще не з'ясовано.

Галуження – це закономірний процес, зумовлений реакцією 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 прикріплений 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 епіблеми на коренях і кореневі волоски. Завдяки галуженню набагато збільшується всисна поверхня кореня.

#### Ускладнення будови тіла рослини.

Аналізуючи онтогенетичний розвиток вважають, що першу організми мали просту будову і були малого розміру. Очевидно це були одноклітинні форми. Виживання одноклітинного організму ускладнення тому, що в разі пошкодження єдиної клітини гине весь організм. Однак, незважаючи на це багато видів одноклітинних організмів за рахунок великого потомства вижило і дійшло до нашого часу. У процесі еволюції відбувається ускладнення організації тіла рослини, *з'являються форми, в яких в одній клітині не одне, а кілька ядер.* За такої будови виживання організмів підвищується. До таких рослин належать каулерпа, ботрицій 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. Гази, які потрібні для життєвих процесів рослини, виділяють самі рослини під час фотосинтезу і дихання. Таким чином, *колоніальна форма забезпечує раціональне використання екологічних факторів.* 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*

*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 організму. Такі формуючі процеси мають місце, як у багатоклітинних видів нижчих (таломних, сланевих), у яких ще не сформувалася система і вегетативні органи рослин, так і у вищих кормофітів), з наступним формуванням високо спеціалізованих тканин і вегетативних органів, однак, ступінь спеціалізації клітин залежить від екологічних факторів. Наприклад, у нижчих рослин вона виявляється менша, 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.*

#### Диференціація тіла рослин у зв'язку з виходом на сушу.

Найважливішою поворотною подією в морфологічній еволюції рослинного світу був вихід їх на сушу, тобто пристосування великих багатоклітинних форм до життя в ґрунтово-повітряному середовищі, що означало виникнення вищих рослин.

До цього сушу вже заселяли різні види водоростей, бактерій і грибів. Однак, різниця між цими нижчими організмами і переважною більшістю вищих рослин полягає в тому, що нижчі організми живуть в середовищі, насиченому парами води, а при настанні засухи втрачають вологу і настільки пересихають, що потрапляють до стану прихованого життя, або анабіозу (з гр. anabіo – відроджуюсь, оживаю). Таким чином, у нижчих наземних організмів водний обмін не стабілізований, і інтенсивність їх життєвих процесів цілком залежить від наявності вологи в навколишньому середовищі. Ці рослин називають пойкилогідричними (з гр. пойкилос – різний, гідор – вода).

Вищі рослини, навпаки стабілізували вміст води в середині свого тіла і стали відносно незалежними від коливання вологи в ґрунті і атмосфері – гомойогідричні рослини (з гр.. гомойос – рівний, гідор – вода).

*Вихід на сушу вимагав пристосування до зовсім нових умов існування й дав потужний поштовх до перебудови всієї організації рослини. Тіло рослини виявилося розділеним на дві частини – підземну і надземну, з різними функціями. Підземна частина забезпечувала ґрунтове живлення (всмоктування води і розчинених в ній речовин), а надземна частина – фотосинтез. Одночасно органи, розміщені в ґрунті втратили можливість фотосинтезу, а надземні – втратили безпосередній зв'язок з вологою ґрунту. Розподіл функцій дав поштовх до виникнення спеціалізованих груп клітин – тканин (провідних, покривних, скелетних та ін.).*

#### Виникнення органів.

Морфологічну еволюцію вищих рослин з великою достовірністю відтворили на основі аналізу сучасних і вимерлих організмів. Особливо допомогло вивчення викопних рештків риніофітів – пер вісників наземної флори, які жили більше 400 млн. р. тому, в силурійському і девонському періодах.

Риніофіти (або псилофіти) були детально вивчені після знаходження в 1913 році в Шотландії (а пізніше і в інших місцях) залишків ринії і деяких інших представників цієї групи рослин, що прекрасно збереглися. Знайдений матеріал дозволив реставрувати (або віднайти) не тільки загальний облік рослин, але і внутрішню будову аж до особливостей побудови тканин і клітин.

Ринія являла собою невелику трав'янисту рослину. Її циліндричні органи гілкувалися дихотомічно і мали верхівковий (апикальний) приріст. Одні із цих органів розміщувалися на поверхні вологого ґрунту і поглинали воду волосковидними виростами – ризоїдами, інші рослини вертикально, деякі з них закінчувалися спорангіями (з гр. спора – насіння, посів; агейон – судина). Ринія ще зберегла схожість з водорослеподібними предками. В неї не було ні листя, ні стебел, ні коренів, - всі ці органи виникли пізніше. Не

було в ринії і бруньок – меристематичних закінчень пагонів, захищених зачатками листя. Циліндричний осьовий орган риніофітів отримав особливу назву – телом (гр. telos – відокремленість, підрозділ). Телом мав внутрішню будову цілком характерну для рослин суші. Він був покритий епідермою (кожурою) з типовими продихами. В центрі знаходилися провідні тканини, а між ними і епідермою залягала хлорофілоносна тканина, здатна до фотосинтезу.

В ході подальшого пристосування до наземного життя від риніофітів походять рослини з пагонами і корінням.

Виникнення пагона, тобто стебла з розміщеним на ньому листками і бруньками із сукупності теломів переконливо відслідковано на багатьох викопних останках вимерлих рослин.

*Таким чином весь листостебельний пагін утворився в результаті інтеграції (об'єднання) груп теломів і розподілу функцій поміж циліндричними осьовими органами(стеблами) і плоскими боковими органами (листками). Стебло зберегло здатність до тривалого верхів кого наростання, а листя цю здатність втратило.*

Хоча у багатьох сучасних папоротей листя може тривалий час наростати своєю верхівкою, а в деяких – навіть гілкуватися на протязі багатьох років. Листя папоротей внаслідок багатьох особливостей, що відрізняють їх від листя інших рослин називають вайями.

*Виникнення бруньок – замкнутих вмістилищ верхівкових меристем, захищених листовими зачатками і бруньковими лусочками, мало величезне значення для успішного завоювання суші вищими рослинами. Завдяки захищеності меристем в бруньках пагони змогли краще зберегти здатність до наростання і гілкування в умовах різких коливань температури і вологості зовнішнього середовища. Одночасно з диференціацією надземних пагонів йшла еволюція кореня. Вважають, що корені походять з тел омів, що простяглися на поверхні ґрунту, а потім заглибилися в нього. Зберігши характер осьових циліндричних органів, корені розвинули величезну поверхню дотику до частинок ґрунту шляхом багаторазового галуження і утворення кореневих систем.*

### Основні органи вищих рослин.

*Під органом (з гр. органон – знаряддя, інструмент) розуміють частину організму, що має певну будову і виконує характерні йому функції. Самі різноманітні органи – стебла, листя дерев і трав, бульби, колючки, лусочки і цибулини можна розглядати, як видозміни основних органів.*

*Основними вегетативними органами доцільно рахувати тільки два - пагін і корінь. Вони відповідають первинній диференціації тіла наземних рослин, що освоїли два суміжних середовища – ґрунт і повітря. Пагін (а не стебло і листок окремо), вважають основним органом тому, що по-перше, всі елементи пагона виникають в процесі онтогенезу із єдиного масиву меристеми і один без другого існувати не можуть, і по-друге стебло, листя і бруньки мають спільне еволюційне походження від системи теломів. Однак, це не суперечить уяві про розчленування дорослого пагона на вісь (стебло) і листя, що відрізняються по структурі і функціях і розуміються, як органи пагона, тобто, як органи другого порядку.*

## Тема 2. Рослинна клітина.

Література:

П.М.Потульницький, Ю.О.Первова, Г.О.Сакало, БОТАНІКА.  
 Морфологія і анатомія рослин. К.: Вища школа. - 1971.-С. 23-54;  
 М.І.Стеблянко, Д.К.Гончарова, Н.Г.Закорко, БОТАНІКА. Анатомія і  
 морфологія рослин. К.: Вища школа. - С. 23-70;  
 А.Е.Васильєв, Н.С.Воронин, А.Г.Еленевский и др., БОТАНИКА.  
 Морфология и анатомия растений. М.: Просвещение.-1988. -С.36-96.  
 Л.И. Курсанов и др., БОТАНИКА. Анатомия и морфология  
 растений, М.:Просвещение. 1966, С. 26-102.

### 2.1. Поняття про типову рослинну клітину

Клітина – елементарна частка всього живого. У нижчих рослин в одних випадках вона становить цілий організм (наприклад у хломідомонади), в інших – є складовою частиною колонії (у вольвокса) або елементом багатоклітинного організму. Для вищих рослин характерні висока спеціалізація клітин, об'єднання їх у 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, розглядається питання історії виявлення перших клітин тощо.

А.Левенчук побачив кристалічні включення в клітині. Термін протоплазма у біологію ввів чеський дослідник Я.Пуркінєс у 1840р. Г.Моль перший розмежував клітинний вміст на живу речовину – 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 зелені, з'явилися кілька мільярдів років тому.

На цьому етапі розвитку жива природа включає дві групи організмів – прокаріоти і еукаріоти (до ядерні і ядерні).

Характерною особливістю в будові рослинної клітини, порівняно з тваринною є те, що вона має міцну целюлозну оболонку з плазмодесмовими каналами, наявність пластид та великої вакуолі (від лат *vacuus* - порожній). У клітин не має

скелету. Більшість рослинних організмів живляться автотрофно, тому в них немає органів виділення, клітини здебільшого нерухомі. Однак, є й винятки. Наприклад, статеві клітини і нижчих і вищих спорових рослин рухомі, не мають целюлозної оболонки, а деякі види живляться гетеротрофно.

Всі компоненти живої клітини (органели) об'єднані у відповідну систему, яку називають протопластом (від гр *protos* – перший і *plastos* - утворений). Клітинна оболонка і вакуолі є твірними протопласта.

Розмір клітини у рослин неоднаковий. Є клітини “гіганти”, які можна бачити неозброєним оком. Наприклад, у м'якоті яблук 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 стеблях льону, кенафу, конопель, джуту та інших рослин розвиваються механічні тканини (луб'яні волокна), до складу яких входять клітини довжиною 40-50мм. 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 (0,5-10мкм).

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

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

У багатоклітинних і одноклітинних організмів форма клітин може бути призматичною, таблитчастою, кубічною, інколи дуже складною, як у ботридія (*Botrydium*), каулерпи (*Caulerpa*). Якщо ж клітини витягнуті, ветероноподібні або циліндричної форми з загостреними кінцями, то їх називають прозенхім ними (від гр. *pros* – в напрямку до). До цієї групи належать клітини, в яких довжина перевищує ширину в 5 – 10 разів. Якщо ж клітина росте в усіх напрямках приблизно однаково, то таку форму клітини називають паренхімою (від гр. *parenchyma* – однакове, щось наповнене).

## 2.2. Склад протопласта

Протопласт – живий вміст клітини. Він представлений досить складною системою органел, взаємодію 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 знаходять в комплексних зв'язках з іншими складними органічними речовинами (наприклад, з нуклеїновими кислотами, жироподібними речовинами, вуглеводами і т.п.).

Всі процеси обміну речовин (метаболічні процеси) у клітині відбуваються з участю ферментів. Ферменти за своєю природою є особливими білками, тобто біологічними каталізаторами.

З вуглеводів до складу протоплазми найчастіше входять моносахариди (монози), глюкоза, фруктоза, які мають формулу  $C_6H_{12}O_6$ , дисахариди –  $C_{12}H_{22}O_{11}$  (сахароза); полісахариди –  $(C_6H_{12}O_5)_n$  – 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 кислота ДНК; рибонуклеїнова кислота (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, ліпіди (жироподібні речовини) і цілий рід інших компонентів доповнюють хімічний склад протопласта.

## 2.3. Цитоплазма

Структурну основу цитоплазми становить гіалоплазма (від гр. hualos – скло і плазма, вона є матриксом (від лат. matrix –

субстрат, основа), в якому розташовані всі органелли клітини. У зв'язку з цим створюються умови для взаємодії органелл 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 клітинне 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 клітина об'єм гіалоплазми зменшується, обгортаючи тоненькою плівкою клітинні органели. Основну частину в такій клітині займає вакуоля (вакуоли).

#### **2.4. Колоїдний стан гіалоплазми**

Щоб уявити колоїдний стан гіалоплазми, слід розглянути питання про дисперсні системи 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 частина складається з кількох або 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 дисперсне середовище становлять дисперсну систему.

За своєю природою дисперсні системи бувають колоїдні і молекулярні. Окрему групу становлять грубо дисперсні системи, в яких частини 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 розмежовується, утворюючи ніби єдине ціле. У колоїдних і грубо дисперсних системах яскраво виділяються фаза і середовище.

Молекулярні розчини досить стійкі. Оскільки в 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 підпливати 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 теж 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. Колоїдні частинки, міцно з'єднані з молекулами води називають гідрофільними, а колоїди, частки яких слабо або зовсім не з'єднуються з молекулами води називають гідрофобними.

Міцели, тобто заряджені колоїдні частинки, можуть мати позитивні або негативні заряди. Поява таких зарядів зумовлена адсорбцією іонів на поверхні часточок. Якщо ж міцели заряджені однойменними зарядами, то вони відштовхуються, тобто знаходяться в стані броунівського руху. Отже, в дисперсній системі спостерігається безперервний рух міцел.

При зворотньому процесі, коли втрачаються сольватні оболонки, то зникають і електричні заряди, настає процес злипання колоїдних частинок, дисперсна фаза випадає в осад. Це й буде коагуляцією. Такий стан майже незворотній. Колоїдні системи при цьому порушуються.

У гіалоплазмі часто спостерігається явище коацервації. У такому стані колоїди не злипаються, втрачається лише дифузна 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 змінами міцел і об'єднанням їх сольватних оболонок. У процесі желатинизації колоїдний розчин набуває властивостей твердого тіла, розподіл фаз 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 більшість рослин порушується безповоротно, якщо її підігріти до 50-60<sup>0</sup>С. Сухе насіння може витримувати і вищі температури, не втрачаючи життєвих функцій навіть при 100<sup>0</sup>С. Колоїдний стан цитоплазми зумовлює її в'язкість, еластичність, здатність протистояти змішуванню колоїдів з водою.

Високоорганізовані колоїдні системи гіалоплазми утворилися в процесі довгого історичного розвитку організмів. У цитоплазмі білки, жири, вуглеводи та інші речовини знаходяться у вигляді складних органічних сполук. Вони не можуть розпадатися 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 мікро трубочки і мікрофіламенти. Це надмолекулярні білкові агрегати (структурні білкові компоненти). У мікро трубочках стіни

побудовані з білкових субодиниць. Центральна частина їх прозора.

Мікро трубочки зорієнтовані одна з одною і розташовані недалеко від плазмалеми. Довжина мікро трубочок становить кілька мікрометрів.

Мікро трубочки не стійки. Передбачають, що їхні функції пов'язані з транспортуванням речовин по цитоплазмі, орієнтацією мікро фібрил целюлози, утворених плазмолемою, в бік клітинної оболонки. З участю їх хромосоми переміщуються під час поділу клітини, підтримується стабільна форма протопласта.

Мікрофіламенти мають розмір 4 – 10нм (нанометр –  $10^{-9}$  м.), за будовою вони подібні до мікро трубочок, але внутрішня частина їх не пустотіла. Вони можуть розміщуватись 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 консистенцією цитоплазма неоднорідна і представлена трьома шарами: зовнішнім – плазмалемою (від гр *lema* – шарчупа), внутрішнім – тонопластом, середнім – мезоплазмою (від гр *mesos* – середній). Плазмалема і тонопласт називаються граничними мембранами.

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 плазма лема, він складається з правильно орієнтованих міцел, але більш потужний.

Основна маса цитоплазми припадає на середній шар – мезоплазму, в якій розташовані всі органели, включаючи і ядро. Тут у мезоплазмі, відбувають іонні реакції.

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

Фізико-хімічна структура цитоплазми змінюється і залежить від віку і умов життя. Вона безбарвна з густиною 1,025-1,055 г/см<sup>3</sup>.

## 2.5. 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, спиртовий ефір та інші речовини як і 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 стан 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 клітини. Для прикладу можна взяти схему Брукса-Сабініна, в якій показано як відбувається цей процес. Згідно цієї схеми іон калію зовнішнього розчину обмінюється на іон водню, утворюючи протеїнат (білкове зєднання). Потім цей іон калію може обмінятися з іоном водню клітинною соку шляхом переходу через білковий комплекс цитоплазми. Вважають, що обмін іона хлору на гідроксильний іон або іон  $\text{HCO}_3^-$  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. 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 пари.

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

Мембрани, як живі компоненти клітини, беруть участь у побудові внутрішньої структури органів, створюють зовнішню межу їх, відокремлюють протопласт від позаклітинного середовища, а також регулюють внутрішньоклітинні процеси.

Розділяючи клітину на численні відсіки – компартаменти (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 основлюються – старі розчиняються, нові виникають.

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

## **2.6. 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 її 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.

Рух цитоплазми у вищих рослин добре видно в елодеї (elodea), валіснерії (valisneria), волосках гарбузів (cucurbita) та в інших об'єктів.

У напрямку переміщення цитоплазми рухи бувають колові (ротаційні) і струменясті (церкуляційні). 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.

Лінійна швидкість руху цитоплазми у рослин різна. Наприклад, у валіснерії вона дорівнює 10-20мм/с, у елодії – 10-15 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 оксидативними процесами всередині клітини. Коловий рух найкраще спостерігати у водяних рослин – елодії та валіснерії. Циркуляційний рух добре видно на волосках кропиви та плазматичних тяжках плазмодіїв слизовиків.

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

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

## 2.7. Пластиди

Формування пластид властиве лише для автотрофних рослин. Їх немає в ціанобактерій, бактерій, грибів, слизовиків, та деякий паразитних квіткових рослин.

Основу пластид становить білкова строма з її складними білково- ліпоїдними 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 поділяються на 3 типи: хлоропласти (від гр chloros - зелений) – зеленого забарвлення, хромопласти (га chromos - забарвлений) – з кольорорами 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, стрічкоподібної та іншої форми.

Всі види хлоропластів в своєму складі мають хлорофіл. В природі існують різні види хлорофілів, але найбільша маса їх припадає на хлорофіл а і хлорофіл б. Ці пігменти виділив М.С.Цвет (1872-1919). Хлорофіл а – а синьо-зеленого забарвлення, його формула  $C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$ , а хлорофіл б – жовто-зелений, його формула  $C_{55}H_{70}O_6N_4Mg$ .

Обидва пігменти належать до складних ефірів хлорофілі - нової 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.

Зелений колір листків зумовлений сумою пігментів хлоропласта (хлорофілу а та хлорофілу б).

Розмір хлоропластів залежить від роду рослин, діаметр їх може бути від 4-6 до 24 мкм. На кожному клітині припадає 15-50 і 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 на сонці.

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

Структура хлоропласта досить складна і представлена мембранною системою. Велика заслуга у вивченні природи

хлоропластів і фотосинтезу належить К.А.Тімірязеву. Він гепотетично передбачив, що локалізація хлорофілу відбувається у периферійній частині пластиди, заперечуючи дифузне розташування зеленого пігменту. Тімірязев виявив грани (зернятка) в пластидах у вигляді дрібних чорних краплинок. Із впровадженням електронної мікроскопії було доведено достовірність гіпотези Тімірязева. Так остаточно доведено, що хлорофіл розташований в гранах пластид. Грани 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. 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 їх маси. 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, пов'язана з фотосинтезом. Зелені пластиди є зв'язуючою ланкою між неживою і живою природою. Життя на нашій планеті зобов'язане цим невеличким і складним комбінатам, створеним самою природою. 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 поживних речовин у клітині

Процес фотосинтезу розпочинається з проникнення вуглекислого газу (разом з повітрям) до хлоропластів. На своєму шляху  $\text{CO}_2$  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 макроенергичних зв'язків за рахунок сонячної енергії. Протягом цих складних процесів з АДФ утворюється АТФ, відновлюється НАДФ (нікотинамід аденін динуклеотид фосфат, кофермент, який виступає акцептором електронів у відновних реакціях біосинтезу), і здійснюється фотоліз води з виділення в атмосферу кисню.

Під час темнових реакцій вуглекислий газ відновлюється до вуглеводнів.

Первинними продуктами фотосинтезу є фосфогліцерінова кислота, в деяких організмів – глюкозид і фруктоза, а кінцевим – фруктозо – 6 – фосфат. Пізніше моноцукри з допомогою ензимів полімеризуються в крохмаль, за такою схемою:



В асимілюючих клітинах крохмаль довго не затримується, він транспортується по всій рослині. Звільнення хлоропластів від крохмалю відбувається під дією ферментів, що перетворюють цей складний вуглевод на глюкозу. Якщо первинні вуглеводи рослина використовує не повністю, вони відкладаються в запас у формі вторинних продуктів.

При фотосинтезі, як довів К.А. Тімірязєв, більш інтенсивно засвоюється червоні промені, меншою мірою – синьо-фіолетові.

С.Рубен (США) і незалежно від нього О.П.Виноградов довели, що кисень атмосфери утворюється з води в процесі асиміляції, а кисень з вуглекислого газу використовується на внутрішньоклітинні реакції.

Хромопласти – забарвлені пластиди, вони нагромаджують у своїх стромах каротиноїди, від яких і залежить колір квіток, плодів, старих листків (забарвлення від жовтого, жовтогарячого до червоного кольорів.)

З відомих 60 каротиноїдів, найчастіше зустрічаються каротин, ксантофіл, лікопін та ін.

Каротин рожево-червоного кольору. Він не тільки входить до складу хлорофілу, а у великій кількості нагромаджується і в коренеплодах моркви, у м'якоті кавунів, у плодах червоного перцю, мандарин та в інших рослин.

Ксантофіл належить до фікоксантиноїдної групи. Найчастіше він зустрічається в пелюстках квіток різних рослин. Якщо пелюстки забарвлені в жовтий колір, це свідчить про наявність там ксантофілу (крім квіток жоржин, льону, маку, плодів лимона, в яких забарвлення зумовлюється антохлором).

У дозрілих плодів помідорів, міститься каротиноїд лікопін, у жовтих зернах кукурудзи – зеаксантин (з групи фікоксантиноїдів). Однак, не завжди колір органів рослини залежить від пластид. Пластида забарвлюють органи в зелений, цеглясто-червоний та жовтий кольори. Наявність антоціану клітинного соку дає синьо-фіолетове забарвлення (наприклад, червоний сік коренеплодів столових буряків, темно-фіолетові сходи жита, плоди малини 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. У хромопластів немає внутрішньої мембранної системи.

Лейкопласти – пластиди, в яких немає пігментів. Її важко розглядати під мікроскопом. Тому, що заломлення світла у них відбувається так, як і в цитоплазмі.

Форма лейкопластів майже округлена, інколи веретено-, гантеле-, еліпсоподібна, тощо. Зустрічаються вони в листках, бульбах, кореневищах, меристемитичних клітинах, у корі молодих стебел, в епідермі листків. Вважають, що лейкопласти походять від хондріосом, але в останній час висувається гіпотеза про походження лейкопластів від особливих утворень – пропластид.

Лейкопласти виконують функцію перетворення глюкози на крохмаль, беруть участь в утворенні білків і жирів.

Залежно від того, які органічні сполуки відкладаються в пластидах, лейкопласти можуть мати іншу назву. Наприклад, якщо вони синтезують олії, їх називають елайопластами, а якщо запасний крохмаль – амілопластами, протеїнопласти нагромаджують білок.

Рух пластид може бути активним і пасивним. При пасивному русі переміщення відбувається з участю цитоплазми. Активний рух пластид спостерігається під час розмноження їх, при вікових змінах, тощо. Рух зелених пластид зумовлюється ще силою і напрямком падаючого світла.

Розташування хлорофілових зерен біля стінок клітин у напрямку падаючих променів спостерігається у рослин при яскравому сонячному освітленні. Ввечері, коли сила освітлення зменшується, хлоропласти розміщуються під зовнішніми клітинними оболонками перпендикулярно до світлових променів, що надходять до клітини. Вночі хлорофілові зерна рівномірно розподіляються під клітинними оболонками.

Рух пластид залежить і від сили тяжіння. Наприклад, лейкопласти концентруються в кінчиках кореня. У клітинах рослин пізньоцвіту хлоропласти часто утворюють псевдо події. Це ще раз підтверджує, що пластидам, очевидно, властивий активний рух, який сприяє обміну речовин.

Розмножуються пластиди простим поділом. Процес розмноження хлоропластів вивчений добре. Перед поділом хлорофілове зерно витягується, набираючи видовжено-еліптичної форми, а тоді приблизно посередині шляхом вставного росту утворюється безбарвна проміжна зона (у півників) і пластида ділиться. У більшості випадків такі шари не утворюються, а хлоропласт ділиться завдяки потовщенню середньої частини, аж до поділу його на 2 хлорофілових зерна.

Формуються пластиди з пропластид на ранніх етапах розвитку клітин (у клітинах зародка та твірних тканинах.)

Пластиди легко можуть переходити від одного типу до іншого. Кінцева стадія розвитку пластид – хромопласти.

## 2.8. Мітохондрії

Мітохондрії (від гр *mitos* – нитка, *chondrion* - крупинка) – це невеликі 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 енергій дихання, утворюється АТФ.

АТФ – універсальна енергетична речовина клітини, яка використовується на численні ендотермічні реакції біологічного обміну. Таким чином, мітохондрії – енергетичні станції, для живих клітин.

Досить широко мітохондрії описав російський вчений І.Д.Чистяков у 1874р.

За формою мітохондрії мають вигляд кульок, паличок або зерняток.

Зустрічаються також мітохондрії зігнутої, нитчастої та іншої форм.

За будовою мітохондрії – двомембранні системи. Зовнішня мембрана яка вкриває органелу, забезпечує зв'язок (обмін речовин) між мітохондрією і гіалоплазмою. Внутрішня мембрана утворює вирости – гребні, які називають кристами. Кристи збільшують внутрішню поверхню мембран, на яких знаходяться лізуючі ферменти. Завдяки останнім відбувається процеси окислювального фосфорилування.

Кристи занурені в матринс мітохондрії. У матриксі крім білка знаходяться також рибосоми (дрібніші ніж у цитоплазмі), фібрили мітохондріальної ДНК і дуже мало РНК (0,5% загального складу мітохондрії), ліпіди, фосфати. Такий склад внутрішнього вмісту надає мітохондрії напівавтономність.

Для мітохондрії властиві рухи. Вони переміщуються в ті місця клітини, де відбуваються активні фізико-хімічні процеси, інколи зливаючись одна з одною. Розмножуються мітохондрії поділом. Кількість їх в клітинах визначається потребою для забезпечення енергією життєвих процесів клітини. В клітині їх буває сотні або й тисячі.

## 2.9. Рибосоми

Рибосоми – субмікроскопічні структури, з участю яких синтезуються білки. В рибосомах перехрещуються два потоки – потік інформації, яка йде від ядра у вигляді інформаційної (матричної) РНК (мРНК), і потік “будівельних блоків” – амінокислот для синтезу білків, властивих для клітини.

Рибосоми утримують близько 50% всієї клітинної РНК і мають досить високий вміст білків. Функціональність рибосом контролюється ядром, при відсутності ядра вони втрачають здатність синтезувати цитоплазматичні білки і зникають, а це призводить до відмирання живого вмісту клітини.

Рибосоми складаються з двох суботниць – великої і маленької.

При переході з великої на малу субодиницю є ділянка, де кріпиться інформація РНК і транспортна РНК (т. РНК).

Форма рибосом майже куляста. Знаходиться вона в клітині на поверхні мембран ендоплазматичного ретикулума, частина яких розміщується вільно в цитоплазмі (подинці або групами). Поодинокі рибосоми називають моносоми, групові – полісоми.

## 2.10. Диктіосоми

Диктіосоми – дрібні органели клітини. До складу диктіосом входять мембрана, які мають форму цистерн та пухирців. Кожна диктіосомв включає 4-8 цистерн і більше. Наявність диктіосом в клітині першим у 1898р. описав італійський гістолог К.Гольджі.

Тому всю сукупність диктіосом в клітині називають 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.

Кількість диктіосом у клітині залежить від багатьох факторів. Наприклад, у зонах, де відбувається поділ і ріст клітини їх буде більше ніж у постійно сформованих клітинах.

У деяких водоростей в кліинах 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 диктіосом синтезуються ліпіди, ферменти, фосфоліпіди. У цистернах і пухирцях комплексу Гольджі утворюються (а потім транспортуються) речовини і геміцелюлоза, які використовуються для побудови матрикса клітинної оболонки.

У деяких випадках в утворенні тих самих сполук беруть участь не лише диктіосоми, а й інші органели. Наприклад, глікопротеїни формуються так: білкова частина їх синтезується рибосомами ендоплазматичного ретикулума, а вуглеводнева – диктіосомами, тут синтезовані речовини об'єднуються, утворюючи глікопротеїни.

Диктіосоми тісно пов'язані з ендоплазматичною сіткою. Вона є центром формування останніх. Диктіосоми та ендоплазматична сітка становлять єдине ціле. Кількість диктіосом у клітині не змінюється, а лише відбувається їх оновлення.

### 2.11. Піреноїди

Піреноїди – тільця білкової природи, виявлені лише у водоростей. Розвиваються вони в основному на хлоропластах. Функцію періноїдів остаточно не з'ясовано, але передбачають, що вони беруть участь у синтезі асиміляційного крохмалю, оскільки біля них концентруються дрібні крохмальні зерна. Розмножуються піреноїди або шляхом поділу, або як новоутворення після поділу клітини.

Сферосоми (від гр *spherosoma* – шар, тіло) – одно мембранні системи з високою ферментативною активністю, синтезують жири. Формуються за рахунок кінцевих розгалужень ендоплазматичного ретикулума.

Мікро тільця, виявлені в еукаріотичних клітинах. Для мікро тілець властива одно мембранна структура. Вміст їх гранулярний, з білковим кристалом. Форма сферична, величиною від 0,5 до 1,5 мкм.

За спеціалізацією одні тільця називають пероксисомами, інші – гліюксисомами. Перші органели беруть участь у диханні, бо вони виконують важливу роль у метаболізмі гліколевої кислоти. Другі – перетворюють жири на вуглеводи, завдяки наявності в них відповідних ферментів.

Мікро тільця часто взаємодіють з мітохондріями та хлоропластами, підтримуючи цим окислювально-відновні реакції в клітинах.

## **2.12. Ендоплазматичний ретикулум (ЕР)**

Ендоплазматичний ретикулум або ендоплазматична сітка – складна мембранна система, протяжність якої не визначена. Ендоплазматична сітка пронизує всю цитоплазму і об'єднує органели 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 мішечки (цистерни). Залежно від того, чи несе ретикулум на своїх мембранах рибосоми, чи ні, він буває гранулярний або агранулярний. Всі ці форми ретикулума є в тій самій клітині, між ними існує тісний зв'язок. Роль гранулярного ендоплазматичного ретикулума пов'язана з синтезом білка. Агранулярний ретикулум утворюється за рахунок гранулярного і має вигляд трубчастих розгалужень. Основна його функція – синтез ліпідів.

Головна функція ендоплазматичного ретикулума – транспортування, нагромадження і концентрація синтезованих білків і ліпідів. Отже, він функціонує як комунікаційна система клітини.

Енд.ретикулум розчленяє цитоплазму на відсіки – компартаменти. В кожному такому відділенні створюються специфічні умови, що забезпечують перебіг відповідних окисно-відновних реакцій.

### 2.13. Клітинне ядро

Ядро – одне з найважливіших органел еукаріотичної клітини як рослин, так і тварин. Ядро відкрив англійський ботанік Р.Броун, який у 1831р. виявив “ореоли” в клітинах шкірки орхідей.

У клітинах може бути одне або кілька ядер. В прокариоті замість ядра є хроматинова речовина у вигляді тяжів або круглих тілець. У зелених водоростей роду кладрофора клітини мають до сотні ядерних структур, а в червоної *Griffithia* їх налічується близька 4 тис.

Компоненти ядра: ядерна оболонка, нуклеоплазми, хроматин, ядерця, ядерна оболонка. Остання представлена двома мембранами – зовнішньою і внутрішньою, які розділені перпендикулярним 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 локальну диференційовану частину ендоплазматичного ретикулума. Обмінні процеси між ядром і цитоплазмою відбуваються також і крізь ядерні пори в оболонці. Крізь пори проходять невеликі молекули, іони, макромолекули типу рибонуклеопротейдів.

Кожна пора прикрита діафрагмою, яка має грани і фібрили.

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 нуклеопротейдів, 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, складається з двох ниткоподібних хромонем, до складу яких входить молекула ДНК і білки – гістони. Ділянки хромосоми забарвлюються неоднаково: ті, які забарвлені інтенсивно називають гетеро хроматином, інші – еухроматином. У хромосомі виділяють ще й супутник. Він

розташований біля ядерця і є зв'язуючою ланкою між хромосомами і ядерцем.

Крім ДНК до складу хромосом входять білки, РНК, ліпоїди, іони  $\text{Ca}^{2+}$  і ін.

Форма ядра в рослинних клітинах різноманітна. Так, в ізодіаметричних клітинах вона округла, у видовжених – від веретеноподібної до нитчастої. Ядра бувають сочевицеподібної, кулястої та іншої форми.

Положення ядра в клітині різне. В меристематичних клітинах, коли ще немає вакуолі, ядро займає центральне положення. З утворенням вакуолі воно переміщується до однієї зі стінок клітини.

Ядро, як і цитоплазма, рухається. Рухи можуть бути пасивними, зумовленими рухами цитоплазми. Крім того, для ядра властивий свій рух амебоїдного типу. Під час поділу ядра воно рухається до полюсів.

Розміри ядра варіюють при сферичній і еліпсоїдній формі – від 0,5 до 500 мкм діаметром (в грибів 0,5-1 мкм, у водоростей 2,3 мкм). Вищі рослини мають ядро 20-25 мкм діаметром. Розміри ядер у клітинах тієї самої рослини неоднакові. Наприклад, у меристематичних клітинах воно завжди більше порівняно з іншими клітинами. Величина ядра залежить також від факторів навколишнього середовища.

Хімічний склад ядра представлений в основному білками (70-80% сухої речовини), а також нуклеїновими кислотами, ліпоїдами, деякими електролітами типу іону кальцію і магнію, ферментами та іншими речовинами.

Ядро – складна система гідрофільних колоїдів. 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, РНК. Молекула ДНК складається з великої кількості нуклеотидів, з'єднаних у довгий ланцюжок. До складу кожного нуклеотида, входить фосфат, дезоксирибоза і азотисті основи (аденін, гуанін, цитозин, тимін).

При повному розпаданні ДНК утворюються 4 азотистих основи – аденін, гуанін, цитозин і тимін. Перші 2 компоненти належать до пуринових основ, інші – до піримідинових. Останнім часом знайдено, що в ДНК вищих живих організмів є ще й п'ята основа – 5 – метилцитозин.

ДНК і РНК розташовані неоднаково. ДНК локалізується в ядрі. Незначна кількість її знаходиться в пластидах і мітохондріях. РНК входить до складу майже всіх органоїдів клітини. Вона зустрічається в цитоплазмі, хромосомах, мітохондріях, рибосомах, пластидах та інших структурах.

### **2.14. Роль ядра в житті клітини**

Ядро виконує важливі функції в обмінних реакціях клітини, в її рості, та розмноженні. Воно є носієм спадкової інформації. Важлива роль ядра в утворення клітинної оболонки, воно сприяє розмноженню пластид, має значення в перетворенні продуктів фотосинтезу, бере участь в регуляції відкривання і закривання продихів.

Якщо плазмолізовану живу клітину поділити на 2 частини так, що в одній буде ядро і цитоплазма, а в іншій лише цитоплазма, то оболонкою вкривається та кулька цитоплазми, в якій розташоване ядро. Ядро впливає на активність росту клітин. Наприклад, при утворенні кореневих волосків ядро рухається в ті ділянки, де відбувається активний ріст, внаслідок чого кореневий волосок видовжується. Аналогічні процеси можна спостерігати і під час росту вегетативної трубки, при проростанні пилку на приймочці маточки.

Основна функція ядра - збереження і передача спадкової інформації. Спадкова інформація знаходиться в ядрі і є ніби матрицею, з якої РНК знімає копії для побудови у рибосомі з амінокислот аналогічних білків, що входять до складу материнської клітини.

Ядерце за хімічною структурою має білкову природу і складається з фосфопротеїдів, простих і складних білків, та інших сполук нуклеїнових кислот. У ядерці міститься РНК.

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

У ядрі може бути одне або кілька ядерець. При чому під час поділу клітини вони зникають, а потім знову з'являються. Вважають, що ядерця є містом синтезу білків у ядрі клітини.

### **2.15. Біокаталізатори клітини**

Біокаталізатори клітини - це ферменти або ензими, що являють собою 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 цитоплазми (наприклад, на кристах мітохондрій, на мембранах хлоропластів), 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 спричиняє захворювання або смерть клітини, а інколи і всього організму

### **2.16. Вітаміни**

Це небілкові речовина, які тісно пов'язані з ферментами. Обмін речовин в організмі відбувається нормально лише при наявності цілого комплексу вітамінів. Багато вітамінів при з'єднанні з білком утворюють ферменти. Вітаміни – в основному рослинного походження і рідше – тваринного.

Тепер вже відомо понад 40 різних вітамінів. Найбільш вивчені з них слідує:

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 частин – фітолу, він впливає також на досягання плодів, тощо.

Тіамін (вітамін В) знаходиться в оболонках зернівок, і зародках насіння. Має велике значення для розвитку кореневої системи у рослин. Входить до складу ферментів, що беруть участь в обміні ряду кислот.

Рибофлавін (вітамін В<sub>2</sub>) сприяє дегідрагенерації та окисленню.

Ціанкобаламін (вітамін В<sub>12</sub>) регулює ряд ензиматичних реакцій в організмі.

Значна роль в окислювально-відновних реакціях належить нікотиновій кислоті (вітамін РР) і аскорбіновій кислоті (вітамін С). В пилку рослин і у зародках пшениці синтезується токоферол (вітамін Е), він сприяє формуванню статевих клітин і нормальному заплідненню.

Кальцифероли (вітамін Д) представлений групою вітамінів. Знаходиться в рослинних оліях, у пекарських дріжджах, тощо. Роль кальциферолу полягає в регулюванні обміну кальцію і фосфору в живій клітині

Пантотенова кислота (вітамін В<sub>3</sub>) – входить до складу коферменту А, який бере участь в енергетичному обміні в клітині, синтезі органічних кислот. Вітаміни групи Фотієвої кислоти відіграють значну роль у клітинному поділі.

Біотин (вітамін Н) входить до складу багатьох ферментів. Він стимулює утворення коренів, деяких рас дріжджів, тощо.

## 2.17. Фітогормони

Головна функція фітогормонів полягає в саморегулюванні фізіологічних процесів організму, завдяки чому й підтримується постійний стан біологічних систем. Живий організм має ряд систем саморегулювання, однією з яких є хімічне регулювання з участю гормонів. Гормони посилюють фізіологічні процеси, активізують ріст, клітинний поділ, статеві функції.

Фітогормони відіграють значну роль у ростових процесах, їх називають ауксинами. Вони впливають на цитоплазму, зумовлюючи пластичність клітинної оболонки, яка під дією тургорного тиску розтягується. Так відбувається ріст клітини. Достатньо вивчені ауксин а, ауксин в, гетероауксин.

Ауксин а за своєю природою є кислота ( $C_{18}H_{32}O_5$ ), синтез якої відбувається в точках росту рослини. Переміщуючись вниз, ауксин сприяє розтягуванню клітинних стінок у бік видовження.

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

Гетероауксин виявлено в цвільових грибах аспергилу.

Крім фітогормонів, відкрито ряд стимуляторів росту. До цих речовин належить гіберелін, 2,4Д (дихлорфеноксоцтова кислота), 2,3,5 – трийодобензойна кислота, БФК – 2, БФУ – 3

Стимулятори росту широко застосовують для прискорення розвитку кореневої системи, при живцюванні рослин, для одержання безнасінних плодів, а при високих концентраціях – для знищення бур'янів.

## 2.18. Антибіотики

Перші антибактеріальні речовини було одержано в 1939р. Антибіотиками називають ті речовини, які пригнічують або вбивають мікробів. Вони виділені з живих клітин і мають вибіркову властивість – пригнічують одних і не шкідливі для інших. До рослинних антибіотиків належать пеніцилін, стрептоміцин, група тетрациклінів (хлор тетрациклін, окситетрациклін); антибіотики неоміцинової групи (неоміцин, колхіцин), еритроміцин тощо.

Здебільшого антибіотики одержують з нижчих мікроорганізмів – грибів і бактерій. Відомо близько 500 антибіотиків.

## 2.19. 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 мікробів, захищаючи рослину від ворогів, виробляють стійкість проти різних хвороб.

Багато фітонцидів нагромаджуються в цибулі, часнику, хрину, редьці, червоному перці, в квітках черемхи, помідорів, півонії. 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 нижчих так і у вищих рослин.

## 2.20. Запасні поживні речовини клітини

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

Продукти обміну знаходяться в цитоплазмі або у вакуолях. Утворюються вони органами клітини і мають назву ергастичних речовин. Поживні речовини рослина частково використовує на внутрішньоклітинні фізіологічні процеси. Інші – нагромаджуються як запасні продукти.

У цитоплазмі відкладаються вуглеводи, жири і білки. З вуглеводнів майже в усіх рослин зустрічається крохмаль (крім грибів, і деяких водоростей).

Крохмаль буває в кількох формах. Первинний крохмаль утворюється з допомогою хлорофілу на світлі. Утворення його в місцях фотосинтезу застерігає від збільшення тургорного тиску.

Первинний крохмаль в місцях синтезу не залишається. Частково він витрачається на життєві процеси клітини, значна його маса під впливом ферменту діастази гідролізується на цукор, спочатку на мальтозу ( $C_{12}H_{22}O_{11}$ ), а потім, при наявності ферменту мальтази – на глюкозу ( $C_6H_{12}O_6$ ). Первинний крохмаль гідролізується вночі і утворені прості цукри відтікають з місця асиміляції в інші частини рослин (бульби, цибулини, насіння і т.д.). На своєму шляху вони зустрічаються з лейкопластами і перетворюються на вторинний крохмаль, який називають транзиторним. Транзиторний крохмаль рухається до місць заощадження і там концентрується у вигляді запасного і заощадженого. Запасний крохмаль рослина використовує на фізіологічні процеси під час голодання. Заощаджений крохмаль не може бути енергетичним матеріалом для рослин. Зустрічається він у клітинах кореневого чохла і в первинній корі (ендодермі). Зерна запасного крохмалю мають шаруватість, яка залежить

від насиченості їх водою, а звідси – мають різний коефіцієнт заломлення світла. Вони формуються біля крохмального центру в лейкопластах (амілопластах). Причому шаруватості зумовлюються неоднаковими синтетичними діями лейкопластів. Концентричність і ексцентричність 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. Якщо є один центр крохмалеутворення, то це просте крохмальне зерно (картопля). складні крохмальні зерна в амілопластах мають кілька крохмальних центрів (овес, рис, гречка). У картоплі можуть відкладатися напівскладні крохмальні зерна.

Характерна особливість їх та, що під час формування кожне зерно будує свої шари, а потім вони об'єднуються спільними шарами.

Білкові (протеїнові) сполуки в клітинах рослин представлені двома формами – конституційними і запасними білками. Перші входять до складу живої матерії, другі – є запасом, який рослина використовує у процесі життя. За походженням запасні білки є вторинними. Вони відкладаються в цитоплазмі, пластидах, клітинному соці та в інших частинах клітини. Мають аморфний або кристалічний вигляд, різні за формою і будовою.

Запасні білкові агрегати можна виявити під звичайним мікроскопом. Вони мають форму алейронових зерен або білкових тілець майже сферичної форми. Алейронові зерна містяться в клітинах запасуючих тканин. Особливо їх багато в насінні. При проростанні насіння вони використовуються на побудову живого вмісту цитоплазми. Алейронові зерна, витративши білок, перетворюються на типові вакуолі. При їх злитті може утворюватись центральна вакуоля (навпаки, при розвитку насіння нового покоління, особливо при його дозріванні. На місці білкової вакуолі знову утворюються алейронові зерна).

Ліпіди – органічні сполуки, які синтезуються в клітині у вигляді простих і складних жирів (фосфо -, гліколіпіди,

каротиноїди). Місце синтезу – цитоплазма (агранулярний ендоплазматичний ретикулум), де їх відкладається найбільше.

У хлоропластах рослинні олії мають форму сферичних включень – пластоглобул, в цитоплазмі вони знаходяться в стані емульсії або тонких крапель. Що стосується органів рослини, то найбільше олії утримують зародки насіння, оскільки при проростанні їх витрачається багато енергії. Енергетичний потенціал у рослинних олій досить високий – більший ніж у 2 рази порівняно з вуглеводам.

За хімічним складом рослинні олії – це ефіри гліцерину (триатомного спирту  $C_3H_5(OH)_3$ ) і жирних кислот: олеїнової, пальметинової, стеаринової та ін. Жирні кислоти в олії бувають насичені і ненасичені. Рідкі олії утворюються з ненасичених кислот, до яких належить олеїнова, масляна, ліноленова і інші.

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

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

Особливу групу речовин становлять каучук і гутаперча. Ці речовини знаходяться в молочному соці, який називається латексом. Каучук відкладається в рослин кок-сагізу, гевої. 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, кореневищних купини та 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 у двох позиціях: 1) залишки солей у розчиненому стані створюють надмірний осмотичний тиск, що може

призвести до травмування топопласту; 2) кристалічні відклади кальцію можуть отруювати живу клітину. Тому, утилізовані кристалічні відклади кальцію стають інертними і не беруть участь в окислювально - відновних реакціях (або процесах). Хоча відомо, що при нестачі кальцію для обміну ці солі можуть включатись у внутрішній обмін. Різноманітність форм кристалів залежить від природи рослин.

### **2.21. Вакуолі**

Вакуолі властиві лише для рослинних організмів, мають форму краплин в цитоплазмі і виповнені розчиненими речовинами – клітинним соком. Речовини клітинного соку утворюються в процесі метаболізму, що відбувається в клітині. Зовні кожна вакуоля обмежена тонопластом, через який і відбувається обмін речовин з цитоплазмою.

Розвиток вакуоль розпочинається в меристематичних клітинах. Там вони мають форму невеликих краплин. З ростом клітини вакуолі збільшуються, зливаються, і в старіючій клітині утворюється одна велика вакуоля. В інших випадках велику вакуолю перешнуровують цитоплазматичні тяжі, внаслідок чого утворюється кілька крупних вакуоль. У таких клітинах цитоплазма оточує окремі ділянки вакуолею, а ядро займає центральне положення, зв'язок ядра з тонопластом в такому випадку підтримується через цитоплазматичні тяжі.

Утворення вакуоль, як передбачають, пов'язане з ендоплазматичним ретикулумом за рахунок розширення його гранулярної частини або відчленування пухирців від гранулярного ретикулума. У формуванні вакуолей можуть брати участь пухирці та цистерни диктіосом. Сукупність вакуолей клітини називають вакуомою.

### **2.22. Лізосоми та речовини клітинного соку**

*Лізосоми – одномембранні системи, які виконують важливі функції автолізу.* Мембрана їх за своєю природою є тонопластом. Величина лізосом коливається в межах 0,5-2,0 мкм. Вони наповнені гідролітичними ферментами, які можуть розчиняти органели клітини, білки, полісахариди, нуклеїнові кислоти тощо. Кількість лізосом настільки велика, що якби

вони звільнили свої ферменти, то зруйнували б всю клітину (органели-самовбивці).

*Лізосоми беруть участь у внутрішньоклітинному обміні речовин – розчиняють зношені структури клітини, які пізніше можуть використовуватися для побудови нових систем.* Тут і проглядається висока раціональність живої системи. В інших випадках, коли не вистачає «будівельних» матеріалів для життєдіяльності клітини, частини функціональних органел (з метою економії енергії) руйнуються, щоб тимчасово вижити до настання сприятливих умов.

Утворюються лізосоми за рахунок розширення ретикулярної системи ендоплазматичного ретикулуму і апарату Гольджі.

Механізм захоплення лізосоною клітинних структур такий: ділянки цитоплазми зі зношеними органелами, які знаходяться біля лізосоми, захоплюються нею шляхом вигинання в середини мембрани (тонопласта). Коли мембрана окутала органелу, тоді внутрішня частина її розчиняється і ділянка цитоплазми зі своїми органелами опиняється в середині лізосоми, де і відбувається їх гідроліз.

Речовини клітинного соку багаті на розчинені у воді вуглеводи, глікозиди, органічні кислоти, солі, алкалоїди, дубильні речовини, пігменти. Реакція клітинного соку буває слабокислою, нейтральною і лужною. З вуглеводів у клітинному соці міститься інουλін, сахароза та інші види цукрів.

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

Клітинний сік багатий на органічні кислоти (щавлеву, яблучну, винну, лимонну). Ці речовини клітинного соку спричиняють відповідний тургорний тиск у клітині.

В клітинному соці є амінокислоти (аспарагін, тирозин, лейцин), а також алкалоїди. Для алкалоїдів характерна лужна реакція, з кислотами вони утворюють солі. Із соку алкалоїдних

рослин (блекоти, дурману, пасльону, тютюну, маку, кофе і ін.) виробляють такі ліки, як хінін, морфін, кокаїн, атропін та ін.

Мінеральні солі в клітинному соці перебувають в розчиненому стані.

### **2.23. Будова клітинної оболонки**

Клітинну оболонку мають майже всі рослинні організми, за винятком деяких нижчих. 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 також пухирцями. Дійшовши до плазмалеми пухирці розриваються, полісахариди звільняються. На другому етапі з участю плазмалеми макромолекули полісахаридів групуються в мікро фібрили. Орієнтацію мікрофібрил здійснюють мікротрубочки. Так відбувається нарощування клітинної оболонки за рахунок мікрофібрил. Одночасно мембрани пухирців включаються в плазмалему, забезпечуючи її ріст.

Дещо подібні процеси відбуваються і в процесі формування серединної пластинки під час поділу клітини.

За хімічною структурою клітинна оболонка – целюлоза (клітковина), емпірична формула якої  $(C_6H_{10}O_5)_n$ . За фізичними властивостями вона колоїдна система у формі гелю. Макромолекула целюлози досить складна. Наприклад, целюлоза бавовняного волокна утримує 30 000 глюкозних залишків. Вони розташовані у вигляді ланцюжка за типом глікозидів і становлять собою міцелу. Міцели в кількості 100-160 групуються в пучок – міцелярний ряд з поперечним розміром близько 600 мкм; кілька сот міцелярних рядів об'єднуються у більший пучок – фібрилу.

Міцела целюлози утворюють не щільне плетиво, що нагадує тримірну сітку. Проміжки між міцелами і їхніми пучками заповнюються колоїдними речовинами, які можуть

набрякати від вбирання води. Це і є пектинові речовини. Вони містяться не тільки в оболонці, але і в міжклітинниках. Завдяки їм клітини склеюються між собою.

За характером формування і хімічним складом клітинна оболонка буває 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 твірну 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 3 шари: зовнішній, середній, внутрішній. Вторинну оболонку мають не всі клітини. Вторинна оболонка надає міцності тканинам, органам.

При вторинному потовщенні розташування фібрил має шаруватий характер. Тяжі фібрил проходять в різних напрямках, що створює відповідну міцність клітинної оболонки. Клітинна оболонка не завжди наростає рівномірно. Часто спостерігається потовщення окремих її ділянок у вигляді шипів, або скульптурних потовщень, що можна бачити у провідних елементах ксилеми. Це – третинна структура клітинної оболонки.

Обмін речовин і органічний зв'язок між клітинами здійснюється крізь пори. *Пори – непотовщені місця в клітинній оболонці.* Вторинного потовщення тут немає. Тому пора завжди прикрита потоншеною частиною первинної оболонки і має дуже маленькі отвори, крізь які проходять тяжі цитоплазми – плазмодесми (від гр. – plasma – утворення, desmos – зв'язок).

Пори завжди розташовані парами одна проти одної, вони бувають прості та облямовані. У простих пор клітинна порожнина продовжується до замикаючої плівки порового каналу, який нагадує циліндричний прохід у стінці між двома сусідніми клітинами.

Облямовані пори збудовані значно складніше, утворюються в стінках трахеїд. Характерною особливістю

облямованих пор є звуженість їх у напрямку від замикаючої плівки до внутрішнього отвору клітини, внаслідок чого утворюється камера і канал пори.

У простих і облямованих порах є замикаюча плівка – не потовщена ділянка первинної оболонки. Інколи буває, що середня частина замикаючої плівки, потовщуючись утворює торус у формі лінзи (хвойні), він регулює надходження води в клітину. Коли з'являється відповідний тиск в середині клітини, тоді торус притискується до поверхні облямівки із внутрішнього боку пори і закриває її, надходження води припиняється. І навпаки, при втрачання води тиск в середині клітини зменшується, торус відходить від пори, вода знову надходить.

Крім простих і облямованих пор зустрічаються ще напівоблямовані. Такі пори, як зазвичай, розміщуються парами, з них одна пора буде проста, а друга – облямована. Все залежить від функції клітини. Якщо клітина проводить воду (наприклад, трахеїди 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 ретикулом суміжних клітин. Інколи плазмодесми формуються і в постійних клітинах (після поділу).

## 2.24. Видозміни клітинної оболонки

У процесі життєдіяльності клітинна оболонка зазнає значних змін шляхом інкрустації, тобто просочування її товщі відповідними речовинами. На цій основі докорінно змінюються хімічний склад клітинної оболонки. Якщо міцелярні проміжки в оболонці заповнюються лігніном, то вона дерев'яніє. *Здерев'яніння* зміцнює клітинну стінку, захищаючи її від руйнування, проникнення мікроорганізмів тощо. Теоретично доведено, що *здерев'яніла* клітинна оболонка (у переносному значенні) подібна до залізобетону. Тут міцелярні ряди целюлози можна прирівняти до залізної арматури, а лігнін - до бетону, який заповнює проміжки в міцелярній сітці.

*Здерев'яніння* клітинних оболонок найчастіше відбувається у дерев'янистої рослинності. У нижчих рослин і мохоподібних лігнін не відкладається.

Досить поширеними видозмінами клітинної оболонки є *скорковіння та кутинізація*. Такі процеси відбуваються лише в покривних тканинах.

При скорковінні в оболонці відкладається суберин, до складу якого входить гліцерин, фенолові та коркові кислоти. Завдяки суберину клітинні оболонки стають непроникні для води, парів, і газів. У зв'язку з цими змінами протопласт клітин відмирає, і такі клітини виконують захисну функцію. Це можна спостерігати у коркового дуба, бархата амурського, в'яза коркового.

Велике захисне значення для рослин має воскоподібна речовина – кутин. Він нашаровується на зовнішній стінці клітини. Інколи утворює кутикулярні шари в целюлозній товщині епідермісу.

Якщо зовнішні клітини органів рослини вкриваються суцільною поверхневою плівкою з кутину, то таку плівку називають кутикулою. Часто в клітинних оболонках нагромаджується слиз. Він утворюється за рахунок целюлози і пектинових речовин клітинної оболонки. Слизом закриваються (заклеюються) поранені тканини рослин, а в льону, наприклад, ослизнення насіння забезпечує

заякорювання в ґрунті, там, де є волога. Клітинні оболонки інколи утримують кремнезем (у хвощів, злакових, осокових). Включення оксалату кальцію мають клітини цибулі (у вигляді кристалів), черешки бегонії (друзи), кореневища купини (мають вигляд рафід). З інших речовин у клітинних оболонках є своєрідні органічні речовини – хітин (у вищих грибів), фітомеланін (плодових оболонках сім'янок соняшника, сафлора, череди та ін. рослин). Усі ці речовини, які відкладаються в клітинних оболонках рослин, відіграють захисну функцію.

### 2.25. Поділ клітини

Кількість клітин збільшується шляхом поділу їх. Так розмножуються одноклітинні організми і клітина багатоклітинного організму. Поділ клітини характерний, як для рослинних, так і тваринних організмів. Поділ клітини втілює в собі еволюцію життя на Землі.

Поділ клітин тісно пов'язаний з їх ростом і розвитком. Це пояснюється так: у клітину поживні речовини надходять крізь її оболонку, 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 розділитися.

Поділ клітини розпочинається з ядра. Існує два типи поділу ядра : прями́й (амітоз) (від гр. а – без, *mitos* – нитка) і непрями́й – мітоз. До особливого типу поділу, який відбувається не в усіх клітинах, належить мейоз (від гр. *meiosis* – зменшення). Прями́й поділ характерний тим, що в ядрі перед поділом клітини спіралізація хроматину не спостерігається. Спочатку ділиться ядерець, а потім – ядро, з наступним утворенням перегородки крізь цю клітину. Інколи, коли за поділом ядра не відбувається поділ всього вмісту клітини, виникають багатоядерні структури (у каулерпи, ботридія в зародковому мішку покритонасінних рослин тощо).

При прямому поділі ядра ядерна речовина не завжди рівномірно розподіляється між дочірними 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 (міжфазний) стан та фази поділу. Весь комплекс змін, що відбувається в цей час в ядрі і вцілому в клітині називають *клітинним циклом*.

### Тема 3. Рослинні тканини

#### Література:

- А.Е.Васильев, Н.С.Воронин, А.Г.Еленевский и др., БОТАНИКА. Морфология и анатомия растений. М.: Просвещение. - 1988. - С. 96-130;
- О.В. Брайон, В.Г. Чикаленко, АНАТОМІЯ РОСЛИН, К., Вища школа, 1992. С. 83-126;
- Л.И. Курсанов и др., БОТАНИКА. Анатомия и морфология растений, М.:Просвещение. 1966, С. 102-140;
- М.І.Стеблянко, Д.К.Гончарова, Н.Г.Закорко, БОТАНІКА. Анатомія і морфологія рослин. К.: Вища школа. - С. 76-118.

#### 3.1. 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 взаємозв'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. *Система спеціалізованих клітин, структурно та функціонально пов'язаних, називають тканинами.* Іншими словами, *тканинами називаються* сукупність клітин, подібних за будовою, походженням та функціями.

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 чи іншої тканини. Вперше класифікацію тканин запропонував А. Грю в другій половині XVII ст. Він вперше зазначив, що тканини бувають двох типів – 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 і неживі.

Першу, найбільш детальну, класифікацію запропонував Ю. Сакс (1868). В основу більшості сучасних класифікацій покладено цілий ряд особливостей. Це і подібність клітин у будові, фізіологічні функції, походження та розташування в тілі рослини. *Найчастіше в сучасних класифікаціях виділяють шість груп тканин: твірні, покривні, механічні, провідні, основні і видільні.*

### Класифікація тканин

№ п/п	Назва тканини	Живі тканини	Неживі тканини
1	Твірні або меристематичні	Меристема (верхівкова та інтеркалярна) Прокамбій Камбій Корковий камбій Перицикл Ранева меристема	
2	Покривні або захисні	Епідерма	Корок Кірка або ритидом
3	Механічні	Коленхіма	Склеренхіма Склереїди
4	Провідні	Флоема	Ксилема
5	Основні	Основна паренхіма Асиміляційна паренхіма Аеренхіма	

Складність класифікації тканин полягає в тому, що в тілі рослин клітини групуються у складні комплекси (складні тканини) та однорідні комплекси (прості тканини). *Простою*

тканиною вважають таку, у якої клітини однорідні за будовою та виконують одну функцію.

Більшість рослинних тканин багатофункційні, тобто та сама тканина може виконувати дві або три функції. Наприклад, тканина виконує функції провідні та механічні або асиміляційні, запасні та механічні. Крім того, та сама тканина може складатися з різнорідних елементів, які виконують різні функції. Такі тканини називають *складними* або *комплексними*.

### 3.2. Твірні тканини.

Серед 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 з них зберігає здатність ділитися протягом усього життя, тобто лишається меристематичною. 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 в уже 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 постійні тканини, внаслідок чого збільшується маса, але нові органи не утворюються*.

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

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

### **3.3. 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 цитоплазма та велике ядро яке може займати до  $\frac{3}{4}$  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, центральної вакуолі немає. У клітинах коркового камбію (фелогену) можуть бути хлоропласти та розвинені центральні вакуолі. Клітини камбію відрізняються за формою і будовою. Вони мають веретеноподібну форму. У них є центральна вакуоля.

### **3.4. Розподіл (диференціація) меристеми в тілі рослин.**

Розподіл меристем у тілі рослин розпочинається дуже рано, ще в зародку, який розвивається із зиготи. Весь зародок складається з ембріональних клітин, які мають здатність ділитися на двох протилежних полюсах зародка, на кінчику зародкового корінця та в первинній брунечці, де локалізуються верхівкові (апикальні) меристеми.

Верхівкові меристеми формують так званий конус наростання (апекс), в якому на самій верхівці розташовані ініціальні клітини або ініціали.

Ініціальні клітини діляться звичайно необмежено із збереженням меристематичного характеру. *Від ініціальних клітин бере початок усе тіло рослини.* Ці меристеми зберігаються тривалий час, тобто протягом усього життя рослини (у деяких рослин до тисячі років). Похідні ініціальних клітин діляться обмежено. Це характерно для основної меристеми конусу наростання.

Нижче конусу наростання на ранніх етапах розвитку рослинного організму утворюється *прокамбій*. Це первинна латеральна 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, *cyklos* - 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 вузенькою 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 вказує 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, *gennaio* – 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 стелах, черешках та жилах 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 ксилєми, які активно розростаються.*

*Фелоген або корковий камбій – вторинна латеральна меристема, яка утворюється з живих паренхімних клітин, а у деяких рослин формуються з живих епідермальних клітин. Це одношарова твірна тканина, яка представлена клітинами прямокутної форми. Елементи, утворені фелогеном, розташовуються радіальними рядами у напрямку до периферії стебла. З фелогену формується перидерма – вторинна покривна тканина, яка знаходиться на стеблах, листках, плодах, частинах квіток.*

*Ранева або травматична меристема* формується при заживанні пошкоджених тканин (ран). Вона утворюється з живих паренхімних тканин, які у місцях пошкоджень набувають меристематичного характеру. Це можна спостерігати при розмноженні рослин живцями та щепленням. У місцях надрізів заживлення ран розпочинається з активного поділу паренхімних клітин, які розташовані під раною або у самій рані. У результаті поділу в усіх напрямках з'являється наплив, який ще має назву калюс (від лат. *callus* - мозоль) або мозолисте тіло. Часто з його клітин формується фелоген, що зумовлює утворення корка, за допомогою якого і відбувається заживання ран.

### **3.5. Напрямки поділу клітин меристеми.**

В апексах вищих рослин клітини діляться не в певній послідовності, проте їх поділ не є неупорядкованим. Апікальна

меристема росте як організоване ціле, у якому поділ та ріст окремих клітин відбувається відповідно із загальними закономірностями росту верхівки та її зовнішньої форми. В одних частинах апексу вони діляться рідко та досягають значних розмірів, в інших – часто і залишаються дрібними. *Клітини в апексах діляться в різних площинах або напрямках під час об'ємного росту.*

*При антиклінальному (радіальному) напрямку поділу клітини діляться під прямим кутом до поверхні органа. Периклінальний напрям поділу клітин відбувається паралельно до поверхні органа. Він характерний для латеральних меристем. Для органів циліндричної форми (кореня, стебла) замість терміну периклінальний вживають термін тангентальний напрямок поділу клітин.*

При диференціації меристеми спостерігається симпластичний та інтрузивний характер росту клітин. Оболонки сусідніх клітин при їх рості не зсуваються одна відносно одної. Такий узгоджений ріст забезпечує цілісність плазматичних зв'язків між ними (плазмодесм), які створюють одну живу систему симпласт. *Узгоджений ріст, при якому оболонки сусідніх клітин не зсуваються одна відносно одної, називають симпластичним. Інколи спостерігається інтрузивний ріст (від лат. intrudere - вдавлювати), при якому клітини занурюються одна відносно одної, а їхні оболонки зсовуються одна по одній. Так можуть виникати прозенхімні клітини, у яких довжина значно перевищує ширину.*

### 3.6. Гістогени: протодерма, основна меристема, прокамбій.

У конусі наростання на значній відстані від верхівки органа, внаслідок різних напрямків поділу та диференціації клітини 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 в різних напрямках. У результаті поділу їх утворюються також паренхімні клітини.

*Серед основної меристеми диференціюється прокамбій або десмоген. 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 за допомогою ковзного росту. Потім клітини прокамбію диференціюються у постійні тканини провідної та механічної системи. У цьому тяжі можуть утворюватися гістологічні елементи обох систем, або однієї з них.*

### **3.7. Асиміляційні тканини.**

Для автотрофних рослин характерний процес фотосинтезу, або асиміляції, який полягає в утворенні на світлі вуглеводів 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 органели: ядро, мітохондрії, ендоплазматичний ретикулум, рибосоми та хлоропласти з добре розвинутою 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 зморшки, наприклад у хвоїнках сосни: Хлоропласти розвиваються одночасно з розвитком клітин хлоренхіми. Загальний об'єм хлоропластів

становить 70 – 80% усього об'єму протопласта дорослої клітини. Після того як фотосинтез досяг максимуму в дорослих клітинах, відбувається зворотній процес (руйнування тилакоїдної системи), що зумовлює старіння пластид. Формуються хлоропласти протягом 5-10 днів, а тривалість їхнього життя неоднакова, наприклад у трав та листопадних дерев – один вегетаційний період, а 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 та деяких частин квіток (квітконіжок, чашечок, маточок). В окремих випадках хлоренхіма утворюється в коренях, доступних світлу (у повітряних коренях, коренях водяних рослин). Інколи хлоренхіма розташована в глибині стебла під механічною тканиною або навколо провідних пучків. Вважають, що в такому випадку головне її значення не синтез вуглеводів, а виділення кисню. Цей кисень використовується в процесі дихання внутрішніми тканинами стебла, насамперед живими клітинами провідних пучків, бо від інтенсивності дихання залежить інтенсивність проведення речовин по флоємі.

### **3.8. Запасаючі тканини.**

Речовини, синтезовані в рослині, можуть відкладатися у вигляді запасних. Такі речовини здатні накопичувати всі живі клітини. Проте у значній кількості вони нагромаджуються у відповідних частинах рослин. Такі тканини найчастіше називають паренхім ними або основними. Вони складаються із клітин, в яких довжина не перевищує ширину. Звичайно, це групи клітин, які є основою рослинного організму. Всі інші тканини занурені в паренхіму.

У вегетативних органах однорічних рослин не буває значних відкладень запасних речовин. Багаторічні рослини нагромаджують запаси поживних речовин у коренях і пагонах, а також у спеціалізованих органах – бульбах, цибулинах,

коренеплодах, плодах і насінні. Ці запаси витрачаються після певного періоду спокою. Запасні поживні речовини накопичуються у спеціалізованих клітинах, які утворюють запасуючу тканину.

Запасуючі тканини представлені добре вакуолізованими клітинами, у яких є протопласти та тонкі первинні оболонки. Інколи оболонки деяких клітин запасуючої паренхіми дуже потовщуються за рахунок відкладень вуглеводів, особливо геміцелюлози.

Вважають, що такі відкладення бувають у клітинах ендосперму фінікової пальми, кофе, 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, кристалоїди, краплини олії. *У клітинному соці розчинені цукри та інші вуглеводи, аміди та білки.* Так, у клітинному соці коренеплодів буряків і лусок цибулі в розчиненому стані перебувають аміди, білки та цукри. Для бульб картоплі та кореневищ багатьох рослин характерна наявність амідів та білків у клітинному соці, а крохмалю – у цитоплазмі.

Білкові гранули та олія містяться також у клітинах ендосперму рицини, соняшника, льону, сої 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 і насінні.

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. У підземних запасуючих органах спеціалізованої водозапасаючої тканини не буває, однак тканини таких органів насичені водою.

### 3.9. Аеренхіма.

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

### 3.10. Покривні тканини.

Покривні тканини вкривають всі вегетативні та генеративні органи у рослин. Вони різноманітні за будовою та походженням і часто бувають багатофункційними. Покривні тканини регулюють газообмін, захищають рослину від надмірного випаровування води, від температурних коливань, механічних впливів, від проникнення в організм паразитів і збудників хвороб.

Всі покривні тканини, залежно від меристем, які їх утворюють, поділяють на первинні, вторинні і третинні. До первинної покривної тканини належать *епідерма* (від гр. *epi* – над, *derma* - шкірка), до вторинної *перидерма* (від гр. *peri* – навколо, *derma* - шкірка), до третинної – *кірка*.

Епідерма виникає із зовнішнього шару апікальної меристеми (протодерми)у конусі наростання пагона. Вона вкриває листки та молоді пагони. На зміну епідермі з вторинних меристем формується перидерма, а з перидерми - кірка або ритидом.

### 3.11. Епідерма.

Це жива покривна тканина, первинна за походженням, яка виконує ряд функцій. За зовнішнім виглядом це тонка і прозора шкірочка, яка як правило, розташована в один ряд

клітин на молодих пагонах, листках, квітках і плодах. Епідерма виникла у рослин дуже рано і еволюціонувала як захисна тканина в умовах виходу рослин на сушу. Вона спеціалізувалася у рослин у зв'язку з життям в повітряному середовищі. Без епідерми неможливе існування вищих суходільних рослин. Їх тіло існує в стані безперервного обміну речовин і не може бути повністю ізольоване від зовнішнього середовища. *Завдяки особливим* структурним елементам 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 продишових щілин). Вони мають ряд пристосувань, що захищають організм від втрати води, до яких належить, зокрема, наявність кутикули, воскового нальоту, трихом. Епідерма захищає рослину від проникнення хвороботворних організмів, а внутрішні тканини – від механічних пошкоджень, а також надає органам міцності. Крізь епідерму назовні можуть виділятися ефірні олії, вода та солі. В окремих випадках епідерма може функціонувати як всмоктуюча тканина. Крім того епідерма бере участь у синтезі різних речовин, русі листків та сприйманні подразнень.

Епідерма – складна тканина. До її складу входять ряд морфологічно різних клітин:

- 1) основні клітини епідерми;
- 2) замикаючі клітини продихів;
- 3) побічні клітини продихів;
- 4) трихоми, тобто похідні епідермальних клітин у вигляді

виростів чи волосків.

Замикаючі клітини та побічні клітини становлять продишовий апарат.

Для вивчення клітин епідерми їх треба розглядати з поверхні та на розрізах, зроблених перпендикулярно до поверхні органа. Бічні стінки (антиклінарні, тобто направлені до поверхні органа) часто бувають звивистими. Це підвищує міцність епідерми. Зовнішні стінки товщі від антиклінальних та внутрішніх і складаються з целюлози та пектинових речовин, а зовні вкриті кутикулою. До останнього часу

вважали, що кутикула – це однорідна маса кутину. Проте дослідженнями доведено, що вона не однорідна. 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 товщини. На листках капусти та плодах сливи віск утворює сизий 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 каналні з пектиновими прошарками та вистелені пектином. Вважають, що каналні функціонують як транспортні ходи для проникнення речовин із середини клітини і зовні. 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 в тому, що у вологому стані вона більш проникна для рідин і газів. При підсушуванні її проникність дуже знижується.

Структура клітин епідерми знижується у процесі життєдіяльності рослин і залежить від віку рослини, умов її життя, наявності протопластів. Таким чином, *усі свої функції епідерма може виконувати доти, доки вона жива*. Кутин і віск – продукти життєдіяльності протопластів клітин епідерми. Протопласти в основних клітинах епідермальної тканини займають пристінне положення. У них завжди є ядро, ендоплазматичний ретикулум, високоактивний апарат Гольджі, що свідчить про енергійну синтетичну діяльність. Хлоропласти у таких клітинах зустрічаються дуже рідко. Якщо вони присутні, то в стромі клітин слабо розвинута 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 багатокутники 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 систематизації рослин як додаткові таксономічні ознаки.

Інколи епідерма складається з кількох шарів клітин. При утворенні багатшарової епідерми протодерма ділиться кілька разів паралельно поверхні листка. Такий тип епідерми характерний для тропічних рослин, які живуть в умовах нестабільного забезпечення водою (фікуси, паперомії тощо). Багатшарова епідерма виконує і водозапасаючу роль.

*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.

Замикаючі клітини продихових апаратів мають свої особливості у будові. Ці клітини завжди вакуалізовані. 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 розвиненою сіткою внутрішніх мембран, що свідчить про їх фотосинтетичну активність. Крім того, є мітохондрії, ендоплазматичний ретикулум, диктіосоми. Особливу будову мають оболонки замикаючих клітин продихових апаратів. Вони мають тонку структуру зовні та нерівномірно потовщені зсередини, 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 дзьобики, між якими зверху та знизу є заглиблення, які формують передній та задній дворики. Між переднім і заднім двориком є потовщення, що формує центральний продиховий хід. Під замикаючими клітинами міститься підпродихова порожнина. По особливому розташовані макрофібрили целюлози у

замикаючих клітинах продихових апаратів. Вони орієнтовані вздовж та впоперек клітин. Всі ці особливості у будові замикаючих клітин відіграють значну роль при регуляції закривання та відкривання продихів. Якщо продихи відкриті то транспірація відбувається так, ніби епідерми не було зовсім.

Механізм руху замикаючих клітин різний, але завжди пов'язаний з особливостями потовщень їхньої оболонки, які визначають певні зміни форми клітини при зміні її об'єму і розтягуванні оболонки. Зміна об'єму клітин продихового апарату відбувається внаслідок зміни концентрації клітинного соку. Вважають, що ці клітини активно (проти градієнта концентрації) відтягують від оточуючих клітин іони калію, що спричинює підвищення осмотичного тиску в них, збільшення об'єму за рахунок всмоктування води. Зворотній відтік іонів відбувається пасивно, тобто за градієнтом концентрації, тоді вода виходить із замикаючих клітин, об'єм їх зменшується і продихова щілина закривається.

Зміна тургору в замикаючих клітинах залежить також і від вуглеводів, нагромаджених хлоропластами цих клітин. При зцукруванні первинного крохмалю в продихових клітинах підвищується концентрація клітинного соку, а звідси і всмоктуюча сила, що і зумовлює відкривання продихів.

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 луків, лісу, та с.-г. культур кількість продихів коливається від 100 до 700 на 1 мм<sup>2</sup> поверхні листової 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 на 1 мм<sup>2</sup> поверхні листа 140 продихів, при інтенсивному освітленні – 220.

У водяних рослин продихи мають спрощену будову. Щілина їх не поділяється на передній і задній дворики, а у вигляді лійки відкривається у підпродихову повітряну

порожнину листка. Така будова продохів є наслідком редукції (спрощення) що пов'язано із життям їх у водному середовищі.

### 3.12. Трихоми.

Клітини епідерми утворюють зовнішні вирости різноманітної форми та будови, які мають вигляд сосочків, гачечків, горбочків, лусочок, волосків та виконують різноманітні функції. 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 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 трихом, розташування їх використовують у систематиці рослин.

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

Багатоклітинні розгалужені волоски властиві багатьом рослинам, наприклад дивині, яблуні, канатнику, майже всім представникам родини губоцвітих та іншим. Вони, як і прості волоски, на листках і стеблах утворюють повстистий шар, який захищає рослину від надмірного перегрівання та випаровування вологи.

Залозисті волоски характерні для представників первоцвітних, геранієвих, коноплевих, айстрових та ін. У клітинах цих волосків утворюються ефірні олії та смоли.

Жалкі волоски при основі мають групу клітин та спеціалізований апарат для звільнення жалючої речовини.

Шипи – вирости епідерми та клітин глибинного шару, розташованого під епідермою – їх називають клітинами субепідермальної тканини. Це здерев'янілі утворення, гачкуваті або загострені. Їх функція – захист рослин і плодів.

### 3.13. Перидерма

Перидерма – захисна тканина вторинного походження, яка виникає у багаторічних рослин на зміну первинній покривній тканині епідерма. Це складна багатошарова та багатофункційна тканина, утворена комплексом клітин, різних за будовою та функціями. До складу перидерми входять:

- а) фелема, або корок;
- б) фелоген або корковий камбій;
- в) фелодерма, або коркова паренхіма.

Перидерма захищає рослину від втрати 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, або фелогену), внаслідок тангентального поділу його клітин. Назовні від фелогену відкладаються клітини, які внаслідок спеціалізації формуються в корок. Спочатку ці клітини вакуолізуються, а протопласти їх виробляють речовину суберин, який є компонентом вторинної клітинної оболонки. Процес суберинізації (скорковіння) призводить до відмирання клітин, бо скорковіла оболонка не пропускає поживних речовин і води. Такі клітини заповнюються повітрям і виконують захисні функції. Клітини корка за формою і розмірами подібні до клітин фелогену. Вони щільно розташовані одна над одною. Щільне розташування та

наявність повітря у клітинах корка зумовлюють високі ізоляційні властивості цієї покривної тканини.

### **3.14. Фелоген, фелодерма і сочевички.**

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

*Фелодерма* – або коркова паренхіма – жива паренхімна тканина, яка утворюється внаслідок ділення фелогену. Клітини фелодерми мають хлоропласти і здатні фотосинтезувати. Вважають, що фелодерма живить фелоген.

*Сочевички* – отвори, що формуються у перидермі та за допомогою яких відбувається газообмін. При утворенні сочевички під деякими продихами в епідермі починають інтенсивно ділитися клітини і утворюється фелоген. Потім фелоген до поверхні органа продукує клітини, які розташовані між собою пухко. Називають їх виповнюючими клітинами. Під тиском виповнюючих клітин корок тріскається, утворюючи вхід до сочевички, завдяки якому відбувається газообмін і випаровування води. На поверхні молодих пагонів сочевички мають вигляд невеликих горбочків, які розташовані неупорядковано. З настанням холодів фелоген відкладає під виповнюючою тканиною шар замикаючих клітин, які закривають вхід до сочевички. Ці клітини частково скорковілі та між собою щільно зімкнуті. Навесні шар замикаючих клітин розкривається під тиском новоутворених виповнюючих клітин. Форми та розташування сочевичок у різних рослин можуть бути різними.

### 3.15. Кірка, або ритидом.

У більшості деревних рослин у результаті багаторазового нашарування перидерми утворюється кірка, або ритидом. 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. *Тріщина в ній утворюється 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 розтріскується досить глибоко до живих тканин. Кірка значно міцніша покривна тканина, ніж корок, тому краще виконує захисну функцію. Вона захищає стовбури та багаторічні гілки від випаровування вологи, 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.

### 3.16. Видільні тканини.

Видільні тканини дуже різноманітні за будовою та розташуванням у тілі рослини. Клітини продукують багато речовин які є побічними продуктами метаболізму. Ці речовини не використовуються рослиною і часто виділяються рослиною і часто виділяються 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 них належать гідатоди, нектарники, трихоми, залозки.*

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

Гідатоци дуже різноманітні за будовою. Вони можуть бути у вигляді секреторних трихом з тонкими клітинними стінками або мати складну будову. Гідатоци складаються з клітин спеціалізованого мезофілу – епітеми (від гр. *epithema* - покриття). Епітема – жива паренхімна тканина, що має міжклітинники з високою водопрпускнуою здатністю. Вода, яка виділяється гідатодами, трахеїдами провідних пучків подається до епітеми і по її міжклітинниках підходить до епідерми. В епідермі над епітемою є отвір, кудю вода і виходить назовні.

*Нектарники – група тонкостінних паренхімних клітин, які виробляють нектар (водний розчин цукрів) і виділяють його у зовнішнє середовище.* Нектарники розташовані на різних частинах квіток. Їхні клітини мало вакуолізовані. У цитоплазми мало пластид, але добре розвинений ендоплазматичний ретикулум, що є ознакою високої фізіологічної активності. Нектарники можуть мати вигляд ямки, стінки якої вкриті залозистим епітелієм, невеликого горбочка, кишеньки та ін. *Діяльність їх впливає на розвиток пилку та ріст пилкової трубки. До внутрішніх секреторних структур належать молочні судини та смоляні канали.*

*Молочні судини – це система каналців, або ходів, які пронизують паренхіму кори, стебла або кореня деревних рослин. Характерною особливістю їх є вміст у них молочного соку, який можна бачити на зламі деяких рослин. Це найчастіше рідина молочно – білого, іноді жовтого або оранжевого забарвлення. Склад молочного соку досить різноманітний. У ньому є запасні поживні речовини (цукри, амінокислоти, білки) та кінцеві продукти обміну (алкалоїди, глікозиди і дубильні речовини, каучук, гутаперча і ін.). 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 виконують аналогічну функцію. Вони продукують смоли та є їхнім вмістилищем. Смоли – складні органічні сполуки, які в рослині виконують роль антисептика. Стінки смоляного ходу подвійні. Зовнішній шар стінки утворений товстостінними клітинами. Це забезпечує стійкість ходам проти стиснення. Внутрішній шар утворений тонкостінними клітинами, у цитоплазмі яких добре розвинений ендоплазматичний ретикулум. Ці клітини виконують секреторну функцію. Навколо смоляних ходів знаходиться шар з паренхімних клітин. Смоляні ходи розташовані у різних органах рослин і в різноманітних тканинах. У сосни вони знаходяться в корі, у деревині стебла та коренів, у серцевинних променях та листках.*

### **3.17. 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 тощо), 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 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 склереїди.*

### **3.18. Коленхіма.**

*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 розташовуватися суцільним кільцем або окремими масивами (групами клітин). Найчастіше вона зустрічається у дводольних рослин у стеблах, черешках та пластинках листків, а іноді навіть у тичинкових нитках. У однодольних буває рідко, але може траплятися у вузлах злаків, що сприяє випростанню стебел після їх вилягання. Коленхіму характеризують як тканину паренхімного 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 їх потовщення такий, що дає змогу розтягуватися в міру росту оточуючих клітин і в цілому не заважає їм. Потовщення складається з целюлози, геміцелюлози та пектину. Оболонки потовщуються лише частково, тому вміст клітин не відмирає. У клітинах коленхіми є вакуолі і протопласт, який міститься у пристінному положенні, з усіма органелами, що характерні для живих рослинних клітин, і навіть діяльні хлоропласти. *За характером потовщення клітинних оболонок розрізняють три типи коленхіми – кутову, пластинчасту і пухку. У кутовій коленхімі потовщення формуються у кутах клітин. Кутові потовщення трьох сусідніх клітин ніби зливаються і утворюють “острівки”. Завдяки цьому тканина може пружинити, пом’якшувати зовнішні поштовхи. Кутова коленхіма – найбільш поширений тип коленхіми дводольних (черешки листків).*

*У пластинчастій коленхімі потовщуються тангентальні стінки (як зовнішні, так і внутрішні). При цьому утворюються ніби пластинки між сусідніми рядами клітин. Радіальні стінки не потовщуються. Такий тип коленхіми зустрічається у стеблах бузини, соняшника та ін.*

*У пухкій коленхімі добре розвинені міжклітинники. Потовщуються ті ділянки оболонок клітин, які межують з міжклітинниками. Пухка коленхіма зустрічається у стеблах та черешках ревеню, гірчака, підбілу та ін.*

### 3.19. Склеренхіма.

*Склеренхіма* – найпоширеніший тип механічної тканини, яка забезпечує міцність осьових органів. Вона складається виключно з клітин прозенхімної форми з досить потовщеними клітинними оболонками. Вона діє як механічна тканина тоді, коли живий вміст клітин втрачається. Склеренхімні клітини різноманітні за формою, будовою, походженням та характером розвитку. Склеренхіма зустрічається тільки у наземних рослин.

*Формується склеренхіма з первинних та вторинних меристем.* Тому за походженням вона може бути як первинною, так і вторинною. Вона розташована у центральному осьовому циліндрі, у первинній корі осьових органів, а також у листових пластинах та черешках листків.

За будовою та характером розташування в органах склеренхіму ділять на луб'яні та деревні волокна або лібриформ.

*Луб'яні волокна* – дуже видовжені клітини. Довжина їх може досягати 50 мм. Формуються вони або з прокамбію, або з камбію. Внаслідок поділу прокамбію спочатку утворюються живі клітини, які мають протопласти з кількома ядрами та пористою оболонкою. Згодом клітини формуються остаточно. Вони ростуть, збільшуються в розмірах. Для цих клітин спочатку характерний 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 їх заповнюється повітрям. Пори у клітинних оболонках з округлих стають щілиноподібними. *Клітини між собою щільно зімкнені з'єднані пектиновими речовинами. Завдяки пектину клітини добре піддаються мацерації.* При намочуванні їх у воді та розчинах лугів тканина розпадається на окремі волокна, які використовуються у текстильній промисловості. Так формуються первинні луб'яні волокна, які входять до складу флоемної частини судинно-волокнистих пучків. Первинні луб'яні волокна цінні для текстильної промисловості тому, що їхні оболонки целюлозні, еластичні. Такі волокна формуються

у льону. З них виготовляють цінні тканини – батист, гардинне та інше полотно високої якості.

*Вторинні луб'яні волокна* утворюються за участю камбію. Вони входять до складу лубу, тобто вторинної флоєми. Ці волокна значно коротші, тому що формуються під час вторинних змін, коли у рослин відбулося формування органів і їх ріст припинився. Довжина їх від 5 до 10 мм. Оболонки цих клітин часто пройняті лігніном. Тому вони не такі еластичні, як первинні луб'яні волокна. При лігніфікації волокна втрачають еластичність. Тому з них виготовляють грубі полотна, мішковину, шпагат, мотузки, тощо. Луб'яні волокна використовують також для виготовлення нітроцелюлози, вибухових речовин, кіноплівки, фотоплівок. Вторинні луб'яні волокна утворюються у прядивних рослин – конопель, кенафу, джуту, абутилону, кендиру та інших.

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

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

### 3.20. Склереїди.

*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 пори. Склереїди можуть утворювати комплекси тканин (найчастіше з клітин ізодіаметричної форми) 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 кісточках ендокарпій представлений склереїдами (абрикоси, вишні, сливи та ін.). Часто зустрічаються кам'янисті клітини, наприклад у плодах груші, айви та ін.* Завдяки наявності у плодах кам'янистих клітин значно погіршуються їхні смакові якості. Роль їх у м'якоті плодів невизначена

Склереїди різноманітні за будовою і зустрічаються у різних частинах рослинних організмів. Розрізняють такі типи склереїд: брахісклереїди та астросклереїди.

*Брахісклереїди* або кам'янисті клітини – короткі ізодіаметричні склереїди. Складаються з клітин паренхімного типу і широко розповсюджені в корі, флоемі та серцевині стебла, а також у м'якоті плодів. Астросклереїди – розгалужені клітини. Зустрічаються вони у листках дводольних рослин – (камелія, чай та ін.)

### **3.21. 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 покривні тканини набули у покритонасінних.

З виходом рослин на сушу виникло два типи живлення – повітряне та мінеральне (грунтове), а тіло рослини спеціалізувалося в напрямку розчленування його 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 їх дальнє транспортування. По ксилемі від кореневої системи рухається вода та розчинені в ній мінеральні солі, а навесні рухається пасока – вода з мінеральними та органічними речовинами.

*Флоема* – тканина, по якій здійснюється низхідна течія речовин у рослині. По флоемі рухаються асимілянти (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 багатофункційними. 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 флоема та ксилема утворюють безперервну, замкнуту, розгалужену систему, за допомогою якої з'єднуються всі органи рослин і всі частини тіла рослини.

*Флоема і ксилема розташовані в центрі органів (кореня, стебла), утворюючи центральний осьовий циліндр, або стелу. У листках вони сконцентровані в жилках, у квітках флоема та ксилема знаходяться у вигляді провідних пучків у центрі тичинкових ниток, квітконіжок, маточок і діють до повного дозрівання квіток, тобто до утворення плодів. За походженням флоема і ксилема бувають як первинними, так і вторинними, залежно від того, якими твірними тканинами вони утворені.*

### **3.22. 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 Негелі (1817-1891). Ксилема походить від гр. *Ksilos* – деревина. Трахеї та трахеїди об'єднують під назвою “трахеальні елементи”. Цей термін походить від слова трахея і застосовується до елементів ксилеми, що за своєю будовою нагадують трахеї комах.

*Трахеїди – замкнуті видовжені клітини з витягнутими та загостреними кінцями. Якщо їх розглядати на поперечному розрізі, то вони можуть мати досить різноманітну форму. Це округлі або з різко вираженими кутами клітини, часто майже прямокутної форми. Трахеїди мають потовщені та здерев'янілі клітинні оболонки, тому в них немає протопластів. Потовщення відбувається за рахунок відкладів лігніну. Потовщення бувають різної форми, і залежно від цього розрізняють кільчасті, спіральні, драбинчасті та крапчасті трахеїди.* Біологічна роль потовщень полягає в тому, що при порівняно економній витраті органічної речовини вони забезпечують стійкість трахеїд проти стискання та розтягнення. Трахеїди між собою сполучаються через пори. Для трахеїд характерні облямовані пори з торусом і без торуса.

Таким чином, *трахеїди мають таку будову, яка забезпечує їм виконання їх функцій. Головна їх функція – постачання води, а додаткова – надання механічної міцності рослині.* Трахеїди мають вигляд довгих вузьких трубочок з міцними стінками. Вони витягнуті вздовж осі рослинного організму. Сполучення між сусідніми трахеїдами та іншими типами клітин (живими та неживими) відбувається крізь пори. Тонкі перетинки забезпечують дифузію води в сусідні (прилеглі) клітини. Трахеїди розташовані завжди так, що прилеглі клітини змикаються своїми звуженими кінцями, на яких багато пор. Утворюються міцні канали для поздовжнього проведення води.

*Судини або трахеї являють собою трубку, яка складається з ланцюжка зімкнених клітин (члеників), спільні (поперечні) стінки яких перфоровані. Ці клітини мертві, в результаті розвитку втратили протопласти. Такими клітинами вода рухається вільно. Вважають, що довжина судин може досягти від 60см. до 4,5 м., а в деревних рослин судини можуть проходити крізь усю рослину.*

У процесі онтогенетичного розвитку судини виникають із зовнішнього ряду меристематичних клітин. Якщо ксилема первинна, вона утворюється з прокамбіальних клітин. Елементи вторинної ксилеми є похідними камбіальних клітин. Спочатку ці клітини ростуть, збільшуються у розмірах. Після закінчення їх росту починає формуватися вторинна клітинна оболонка.

З виходом рослин на сушу у них виникли трахеїди. Їх знайдено у ринії та інших ринієфітів. Судини з'явились в процесі еволюції значно пізніше шляхом перетворення та вдосконалення трахеїд. Таким чином, трахеїди видозмінювалися та еволюціонували в бік утворення судин. Членики судин ставали більш короткими та широкими, а видовжені скошені їх кінці вкорочувалися і займали горизонтальне положення.

Судини є майже у всіх покритонасінних рослин. Папоротевидні та голонасінні, як правило судин не мають. Їх ксилема представлена трахеїдами. Лише у рідкісних випадках судини зустрічаються у таких вищих спорових рослин, як селлагіNELA, хвощі та деякі папороті, а також у деяких голонасінних (гнетових). Проте, виникнення у цих рослин судин відбувалося незалежно від виникнення судин у покритонасінних. Виникнення судин у покритонасінних – важливе еволюційне досягнення. Завдяки судинам краще проводиться вода, тому покритонасінні рослини стали більше пристосовані до умов життя на суші.

Деревні волокна мають потовщені оболонки, навіть грубіші, ніж у трахеїд, з яких вони виникли в процесі еволюції. Ці клітини порожнисті. Їхні пори не мають облямівок. З'єднуються вони за допомогою вузьких простих пор. Спеціалізація волокон відбулася в бік втрати провідної функції та підвищення механічної міцності. Наявність волокон у деревині надає їй міцності.

### 3.23. Флоема.

Подібно до ксилеми *флоема є комплексною багатофункційною тканиною*. Головною, найважливішою

функцією її є проведення пластичних речовин. Флоема та ксилема просторово зв'язані між собою.

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 відособлюватись 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 флоєми входять ситовидні трубки, ситовидні клітини, клітини-супутники, луб'яна паренхіма, луб'яні волокна та інше. Найважливішими в транспортному відношенні є ситовидні трубки з клітинами-супутниками.

*Ситовидна трубка* - складається з поздовжнього ряду клітин, які називаються ситовидними елементами. Кожен з них має ситовидні пластинки, утворені на поперечних стінках, які пронизані ситовидними полями. Кожен ситовидний елемент утворений однією клітиною твірної тканини (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 низькоорганізованих (примітивних) рослин у флоємі немає ситовидних трубок, а провідну функцію виконують ситовидні клітини.

*Ситовидні клітини* – елементи флоєми з відносно малоспеціалізованими ситовидними полями, які не відрізняються один від одного та не мають таких частин клітини, які б можна було характеризувати як ситовидні пластинки. Ситовидні клітини довгі та вузькі з дуже похиленими кінцевими стінками. Утворення ситовидних

трубок починається з поділу меристематичної клітини. Похідна клітини меристеми ділиться в довжину на дві. Одна з клітин перетворюється на елемент ситовидної клітини, друга – в клітину-супутницю. Утворений елемент росте та розтягується, набуваючи остаточних розмірів. Потім з клітинами відбувається ряд змін. У одній з них оболонки потовщуються, але не дерев'яніють. Спочатку в клітині утворюється кілька дрібних вакуоль, які згодом, зливаючись, утворюють одну центральну вакуолю. Потім у протопласті дегенерує ядро. Ендоплазматичний ретикулум стає гладенький і укладається стопками вздовж плазмолем. Зникають диктіосоми і рибосоми. Залишаються мітохондрії та пластиди двох типів. Одні пластиди накопичують крохмаль, інші – білки у вигляді фібрил та кристалів. У клітинах руйнується тонопласт і клітинний сік змішується з цитоплазмою. Плазмолема у таких клітин зберігається та здійснюється однобічний рух речовин. У ситовидних елементах утворюється особливий тип флоемного білка – (ф-білок), який має фібрилярну структуру. Його фібрили набувають трубчастої форми. Вони можуть вистилати стінки ситовидного елемента та з'єднувати ситовидні пластинки, проходячи вздовж ситовидних елементів.

*Клітини-супутники тягнуться вздовж ситовидних трубок. Їхні клітинні стінки, як і ситовидних елементів, пронизані гіллястими плазмодесмами. Кількість плазмодесм у цих клітинах у 3-10 разів більша, ніж у стінках інших сусідніх клітин. Клітини-супутники мають ядро. У них велика кількість рибосом, диктіосом, ендоплазматичного ретикулуму, мітохондрій, а також можуть бути лейкопласти та хлоропласти.*

*Клітини-супутники відіграють важливу роль у проведенні асимілянтів по ситовидних трубках. Цей процес відбувається з витратою значної кількості енергії.*

У дводольних рослин ситовидні трубки функціонують 1-2 роки, а потім завдяки камбіальній діяльності формуються нові провідні елементи. Ситовидні пластинки старих провідних елементів покриваються суцільним шаром кальози, яка утворює мозолисте тіло.

### 3.24. Провідні, або судинно-волокнисті пучки.

Термін судинний пучок означає обособлену у вигляді поздовжнього тяжа групу елементів провідної системи рослин. *Судинно-волокнисті пучки* (провідні пучки) – це сукупність судин, трахеїд, ситовидних трубок з клітинами-супутниками, механічних елементів і клітин живої паренхіми.

Провідні пучки називають *повними*, якщо вони складаються з флоєми і ксилеми, та *неповними*, якщо вони представлені або флоємою (флоємний пучок) або ксилемою (ксилемний пучок).

За наявності камбію пучки поділяють на *відкриті та закриті*. Первинні провідні пучки формуються з тяжів 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, закриті – для однодольних. У листових пластинах судинно-волокнисті пучки називають жилками. Всі жилки зв'язані між собою анастомозами. *Завдяки розгалуженій сітці судинно-волокнистих пучків у вегетативних і генеративних органах рослини всі органи об'єднані в єдине ціле. Це забезпечує в рослині єдиний обмінний процес.*

За взаєморозташуванням флоєми та ксилеми пучки поділяють на чотири типи: *колатеральні, біколатеральні, концентричні, радіальні*.

*Колатеральні* або бокобічні пучки – найпоширеніші серед насінних рослин. У них флоєма та ксилема розташована поруч в одному радіусі. Флоєма завжди повернена назовні стебла. З внутрішнього боку до неї прилягає ксилема. Колатеральні пучки бувають відкритими і закритими.

*Біколатеральний судинно-волокнистий пучок* характерний тим, що в ньому між двома ділянками флоєми розташована ксилема. Такі пучки, як правило, бувають відкритими тому що між ділянкою зовнішньої флоєми та ділянкою ксилеми знаходиться шар камбію. Зустрічаються такі пучки у стеблах пасльонових та гарбузових.

*Концентричні судинно-волокнисті пучки* бувають двох типів – *амфівазальні* та *амфікрибральні*. В амфікрибральних пучках флоема оточує ксилему, в амфівазальних – навпаки, ксилема оточує флоему.

*Радіальні судинно-волокнисті пучки* зустрічаються в коренях. Групи елементів ксилеми та флоєми в них лежать на різних радіусах органа.

Розрізняють радіальні пучки різних типів залежно від кількості груп елементів флоєми та ксилеми. Якщо їх у корені по дві – такий пучок називають діархним, три – триархним, чотири – тетраархним, п'ять – пентаархним. Якщо елементів флоєми і ксилеми більше 5, то такий пучок називають поліархним.

## Тема 4. Корінь і коренева система

Література:

М.І.Стеблянко, Д.К.Гончарова, Н.Г.Закорко, БОТАНІКА. Анатомія і морфологія рослин. К.: Вища школа. - С. 127-155;

П.М.Потульницький, Ю.О.Первова, Г.О.Сакало, БОТАНІКА. Морфологія і анатомія рослин. К.:Вища школа.-1971.-С.162-178;

Л.И. Курсанов и др., БОТАНИКА. Анатомия и морфология растений, М.:Просвещение. 1966, С. 234-247;

А.Е.Васильев, Н.С.Воронин, А.Г.Еленевский и др., БОТАНИКА. Морфология и анатомия растений. М.: Просвещение. - 1988. - С. 152-178;

П.М.Жуковский, БОТАНИКА.-5е изд. -М.:Колос.-1982.С.112-133;

ЖИЗНЬ РАСТЕНИЙ. - М.: Просвещение. -1974-1982.-т.3. С. 29-43.

### 4.1. Загальна характеристика кореня.

Корінь, як осьовий орган рослин у процесі еволюції сформувався пізніше ніж пагін. Утворення кореня забезпечило виживання рослинних організмів в екстремальних умовах за відношенням до вологи. Це один з важливих показників пристосування рослин до умов зростання.

Характерною особливістю кореня є те, що він має радіальну симетрію, не розділений на вузли і міжвузля, точка росту його (апикальна меристема) прикрита чошликом або кишенькою (у деяких водних рослин).

Зародкові корені в рослин формувалися по-різному. У вищих спорових представників рослинного світу вони розвивалися з зародка на гаметофіті. Зародковий корінь (корені) у насінних рослин (голо – і покритонасінних) закладався (закладаються) в зародку насінини. Пізніше у багатьох видів коренева система розвивається за рахунок вегетативних органів (додаткові корені).

Потужність кореневої системи залежить від її походження. У однодольних (злаків) більш розвинені додаткові корені, вони становлять основну масу кореневої системи. Первинна коренева система розвинена слабо.

Насіння дводольних проростає одним корінцем, який пізніше стає головним коренем першого порядку. У багатьох видів рослин він глибоко заходить у ґрунт. Паралельно з

ростом відбувається його галуження на корені другого і наступного порядків. Коренева система в якій є центральний корінь з бічними розгалуженнями становить кореневу систему головного кореня. Вона розвивається у багатьох трав'янистих рослин (бобових, айстрових, селерових) та дерев'янистих рослин.

Особливою групою є змішана коренева система, наприклад у суниці. Тут, поряд з кореневою системою головного кореня утворюються ще й додаткові корені або адвентивні. Вони розвиваються з нижньої, підземної частини стебла.

#### 4.2. Функції і потужність коренів

Корінь – підземний осьовий орган, на ньому не утворюються (безпосередньо) листки і зовнішні (ендогенні) бруньки.

У деяких рослин корені можуть формувати бруньки, але вони закладаються в перициклі ендогенно, наприклад в осоту, вишні, малини та інших рослин.

*Головна функція кореня полягає в поглинанні води, мінеральних солей з ґрунту та передачі їх до стебла і листків.*

Розвиваючись, коренева система заглиблюється в субстраті, при цьому корінь може бути органом вегетативного розмноження ( вишня, осот, берізка, осика ) або бути вмістилищем запасних поживних речовин, наприклад у буряків, редиски, цикорію. Паралельно з цим корінь виконує і видільну функцію. Через кореневі волоски виділяються органічні кислоти – оцтова, вугільна, мурашина тощо.

Наявність у коренях рослин зелених пігментів, ідентичних зеленим пігментам листків, але нестійким на світлі сприяє відновленню нітратів, що легко засвоюються рослинами, а також відновленню CO<sub>2</sub> до органічних форм вуглецю.

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

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.

Звичайна довжина коренів ярої пшениці – 450 м, ячменю – 1000 м, вівса – 1300м. В озимій пшениці за сприятливих умов (з урахуванням кореневих волосків) вона інколи досягає 600 км і більше на одну рослину. Добовий приріст її може становити до 5 км.

Розподіл коренів у ґрунті неоднаковий. За даними Б.А.Гиркова, основна маса кореневої системи ярої пшениці в період кушіння розміщувалася на глибині до 20 см – (57 %), 20-40 см – 3 % Окремі корені досягають глибини 1,5-2,0 м. Верблюжа колючка, що росте в пустелях має висоту стебла до 1 м, а корінь сягає довжини 20 м, доходючи до підґрунтових вод. У багатьох дерев корені заходять за межі крони, перевищуючи їх діаметр в 2-5 разів.

### 4.3. Зони корення.

У напрямку знизу вгору можна виділити кілька зон і кореневий чохлик. *Кореневий чохлик* – своєрідне паренхімне утворення, яке складається з клітин, що прикривають меристематичну зону конуса наростання. Він не тільки захищає точку росту від механічного пошкодження, а й сприяє, завдяки ослизненню і злуцненню зовнішніх клітин його, просуванню кореня в твердому субстраті. Деякі рослини, що живуть у воді (ряска, жабурник), замість кореневого чохлака мають кишеньку, яка зменшує швидкість течії біля конуса наростання і цим самим надійно захищає зону росту від вимиваючої дії води.

*Зона ділення.* Нарощування кореня відбувається за рахунок ініціальних клітин меристеми, яка локалізується на його верхівці під кореневим чохликом ( у папоротеподібних одна ініціальна клітина, в покритонасінних – кілька). *Під час поділу ініціалів формується меристематичний комплекс.* Зовнішній шар його називається *дерматогеном* (від грецького- *derma* – шкіра, *genes* – народження), із нього пізніше утворюється *своєрідна тканина – ризодерма або епіблема* (від гр. *epibleta* – покриваю), а також клітини *кореневого чохлака*. Під *дерматогеном* розвивається *другий меристематичний шар* –

*періблема* (від гр. *periblema* – оболонка, покрив), вона дає початок первинній корі; з третього шару – плероми (від гр. *pleroma* – заповнення) формується центральний циліндр 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 1-5 мм.

Вище зони росту розташована всисна зона. Вона являє собою систему кореневих волосків та інших клітин епіблеми, протяжністю 1,5-2 см. і більше. Кореневими волосками рослина вбирає з ґрунту воду і мінеральні солі. Завдяки великій масі кореневих волосків у рослин значно збільшується всисна поверхня. Наприклад, загальна всисна зона кореневої системи озимої пшениці може перевищувати площу надземної частини в 130 разів.

Кореневі волоски являють собою одноклітинні вирости епіблеми, вони не довговічні. Наприклад: в яблуні останні живуть 10-20 днів, а потім відмирають і злущуються. Нові волоски утворюються в процесі росту кінчика кореня в довжину. Так з ростом кореня у глибину переміщується і зона кореневих волосків, освоюючи цим самим нові райони поживного субстрату. Всисна зона кореня вкрита слизистою речовиною – апектином, що забезпечує прилипання ґрунту до кореневих волосків.

Кореневі волоски розвиваються не в усіх рослин, їх немає у багатьох видів водяних і болотяних рослин (калюжниця, сусака та ін.), а також у рослин, на коренях яких оселяються гриби (сосна, дуб, береза), утворюючи так звану мікоризу (від гр. *micos*-гриб, *rhiza*-корінь)

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

#### **4.4. Анатомічна будова кореня.**

Анатомічна структура корення формується відповідно до його функції. По довжині корення анатомічна будова його

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 появою вторинних тканин.

Т.ч., в молодій частині кореня назовні його, розвивається одношарова епілема з щільно зімкнутими клітинами, а під нею формується первинна кора і осьовий циліндр.

*Формування анатомічної структури корення пов'язане із функціонуванням меристематичного комплексу:* Дерматоген → епілема; перилема → первинна кора; плерома → центральний осьовий циліндр.

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

Екзодерма буває одно- або багатшаровою. При злущуванні епіблеми відкривається зовнішній шар первинної кори, клітини зазнають скорновіння, а в деяких випадках і здерев'яніння. Зміни в ендодермі спричиняють зміну 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. *aer* – повітря, *enchimía* – заповнення) (в лепехи, півників болотяних, деяких сортів рису).

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

За 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 від мезодерми до осьового циліндра. Реалізація регуляторної функції ендодерми відбувається за рахунок наявності в ній спеціальних пропускних клітин. Форма ендодермальних клітин правильно чотирикутна, тонкостінна.

У центрі кореня розташований *осьовий циліндр*. Його зовнішній шар, який прилягає до первинної кори, називають *перициклом*. Тут беруть початок бічні корені, закладаються додаткові бруньки у коренепаросткових рослин (осо́ту, берізки). У перициклі зароджуються також камбій, фелоген (корковий камбій), молочники, вмістилища секреторної діяльності рослин та інші тканини.

Клітини перициклу тонкостінні, ділячись тангентальними перегородками, утворюють коренерідну дугу.

В осьовому циліндрі формується і провідна система – флоема та ксилема.

У центральній частині осьового 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.

#### **4.5. Формування бічних коренів.**

Одна з особливостей пристосування рослин до виживання-галуження коренів. За несприятливих умов зростання корені галузяться більше. Наприклад, у рослини одного виду або одного ж сорту в умовах недостатнього зволоження маса коренів більша, ніж надземної частини, і навпаки, за оптимальних умов щодо вологи коренів буде менша порівняно з надземною масою. В деяких рослин корені не галузяться (наприклад, ряска малої *Zemna minor*) бо вона росте у воді. Т.ч. закладання і розвиток бічних коренів залежить як від природи рослин так і від екологічних факторів.

Бічні корені закладаються ендогенно за рахунок клітин первинної кори, перициклу, серцевинних променів і камбію. Спочатку в містях 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. Паралельно з наростанням конуса відбувається формування кишеньки за рахунок поділу клітин ендодерми. Кишенька відіграє важливу роль для виходу бічного кореня назовні. Клітини 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 бічних коренів буде стільки рядів, скільки променів ксилеми. Для айстрових і селерових (зонтичних) місцем зародження бічних коренів є зона флоєми.

#### **4.6. Вторинна будова корення.**

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

*Вторинні зміни спричиняють камбій і фелоген. Поява вторинних мерестем та функціональність їх зумовлюють реконструкцію анатомічної структури корення.* В основному в корені розвиваються вторинні тканини, первинні ж гістогічні елементи замикаються в невеликій кількості і майже втрачають свою роль у житті рослини.

Комбій, як вторинна меристема спочатку закладається за рахунок паренхімних клітин осьового циліндру під первинною флоємою кожного сегмента провідного пучка. Потім меристематичного характеру набирає шар паренхімних клітин, що розміщені між первинною флоємою і первинною ксилемою і далі поширюється на ділянку перициклу, яка розташована проти ксилемних груп. В такому разі камбій утворить овальне або лопатеве камбіальне кільце. У місці закладання камбію (під первинною флоємою) він продукуватиме (у бік до серцевини) широко - просвітні судини вторинної ксилеми, а до периферії (під первинною флоємою) відкладатиме вторинну флоєму. В

такому разі первинна флоема поступово дегенерує і втрачає свої функції. На місці її розвивається потужна вторинна флоема. Ділянка камбію над перициклом формує паренхіму серцевинних променів. У процесі розвитку камбій буде більш активний під первинною флоемою, ніж над ксилемою, що призводить до утворення круглого камбіального кільця. Т. ч., камбій в середині осьового циліндра утворює колатеральні провідні пучки вторинного походження і вторинні комплекси паренхімних клітин, згрупованих у вторинні серцевинні промені.

З первинних структур в осьовому циліндрі первинна ксилема залишається в повному складі, серед клітин серцевини в тих рослин, де вона формується.

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 відбуваються рідко. Структура їх в основному залишається на рівні первинної анатомічної будови. Винятком є однодольні групи багаторічних дерев'янистих рослин – юки, драцени, тощо. Причому вторинний ріст 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.

Вторинні зміни кореня проявляються і в деяких трав'янистих багаторічних однодольних рослин (півників, деяких лілійних). Вони характерні тим, що у них корковіють або дерев'яніють клітини первинної кори, які й виконують покривну функцію.

#### **4.7. Анатомія м'ясистих коренів.**

Під м'ясистими коренями розуміють коренеплоди. *Коренеплід* – це спеціалізований вегетативний орган, який має головку, шийку та власне корінь. Головка являє собою вкорочений пагін. Розвивається вона з бруньки яка розташована між сім'ядольними листками. Шийка

утворюється з підсім'ядольного коліна, власне корінь – з зародкового корінця. Т. ч. коренеплід є спеціалізованим вегетативним органом.

Коренеплоди формуються 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.

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.

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 полікамбінального типу в буряків. Анатомічна структура їх представлена в основному вторинними тканинами.

У коренеплодів флоемного типу основну масу становить флоема. Для прикладу доцільно розглядати анатомічну будову коренеплода моркви. Зовні він 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 вторинною флоемою. Внутрішня частина кореня менш розвинена, це вторинна ксилема. Між флоемою і ксилемою розташований вузький шар камбію, який утворює цих два тканинних комплекси.

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 анатомічної структури їх в тому, що в них проявляється полікамбіальність.

На початку розвитку буряків – до появи перших справжніх листків, корінь має первинну будову, під якою розміщується первинна кора з великими паренхімними клітинами і добре вираженою ендодермою. В осьовому циліндрі виділяється одношаровий перицикл. Первинна провідна система нагадує радіальний, діархний пучок, який складається з двопроменевої флоєми і двопроменевої ксилеми.

Після появи перших пар справжніх листків у корені відбуваються вторинні зміни, які охоплюють і підсім'ядольне коліно. Ці складні перетворення вносить камбій. Спочатку він закладається в перенхімі між флоємою і ксилемою а потім поширюється на ті ділянки перициклу, які розташовані під ксилемними групами.

Камбій до центра відкладає вторинну ксилему, а до периферії – флоему. У цей час коренеплід активно наростає в товщину із середини, внаслідок чого первинна кора спочатку розтягується, а потім тріскається і поступово злуцується. Процес злуцнення первинної кори називають линькою буряків.

Під час линьки первинна кора у місцях виходу бічних коренів розривається, що створює більш сприятливі умови для їх розвитку. Бічні корені здебільшого закладаються у перициклі, тобто ендогенно. Якщо первинна кора не злуциться і загрубеє, тоді бічним кореням тяжко пробитися крізь її товщу. В таких умовах не вся маса коренів зможе вийти з коренеплоду, частина їх залишиться недорозвиненими, а значить коренів буде менше, ніж повинно бути.

Якщо линька відбувається несвоєчасно, то говорять, що буряки “стікають”. Щоб не допустити “стікання” слід створити оптимальні умови освітлення і аерації в ранній період їхнього життя ( при появі розвиненої “вилочки” ), ще до появи справжніх листків. Для цього буряки слід швидко прорідити максимум за 8-10 днів, тобто у фазі вилочки і закінчити при утворенні 1-2 пар справжніх листків. Затримка з прориванням призводить до втрати 20-40% врожаю і більше. Знаючи найвідповідальніший період у житті буряків, коли

закладаються основи майбутнього врожаю, можна виростити високий врожай, а можна його і загубити.

Коренеплід потовщується не тільки за рахунок основного камбію. В ньому утворюються ще й додаткові кільця камбію. Перший додатковий камбій відшнуровується з клітин перициклу або з флоемної паренхіми, інколи з інших тканин.

Після появи першого шару 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 й відкладається сахароза. За рахунок кільцевих камбіїв коренеплід у буряків розростається до великих розмірів.

#### **4.8. 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, мідь, цинк та ін.). Всі ці елементи входять до складу мінеральних сполук і надходять в рослину одночасно з водою.

Процес поглинання речовин коренем розглядається стосовно 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 шляхами – шляхом пасивного та активного транспортування.

Пасивне транспортування речовин по апопласту забезпечується завдяки дифузії по вільних прошарках клітинних стінок, а також з участю гідрофільних

надцитоплазматичних мембран. Ліпофільні речовини дифундують по ліпоїдних прошарках цитоплазматичної мембрани.

Т.ч., пасивне транспортування відбувається без затрат енергії хімічних зв'язків.

Процес проходження поживних солей до корення слід пов'язувати з рухом води, оскільки вода в цьому процесі є водною фазою. У воді нейтральні молекули та іони солей рухаються за законами вільної дифузії та в зв'язку з концентрацією позитивно заражених іонів в іонообмінній фазі.

Оскільки такий акт надходження речовин у клітину відбувається без затрат внутрішньо-клітинної енергії, тому його називають неметаболічним або пасивним поглинанням.

*Активне транспортування* речовин у клітину відбувається крізь мембрани за рахунок витрат внутрішньо-клітинної енергії і направлення проти градієнта концентрації, тобто по симпласту. *Симпласт* – це система плазмодесм, які забезпечують живий зв'язок клітин між собою і об'єднують їх в єдиний комплекс. Отже, у таких зв'язках бере участь цитоплазма, плазмалема, ендоплазматичний ретикулум і клітинні стінки.

Пересування води і розчинених в ній солей залежить також і від транспірації. Це фізіологічний процес, який пов'язаний з випаровуванням води живими рослинами. Сила всмоктування води з ґрунту прямопропорційна випаровуванню. Чим активніше вода випаровується, тим з більшою силою вона всмоктується. Рух води по судинах знизу вгору зумовлюється взаємодією молекули води з стінками судини під дією поверхневого натягу. Кількість надходження води залежить також і від внутрішнього кореневого тиску, який розвивається на основі підвищеної концентрації всередині клітини кореня порівняно з зовнішнім субстратом (середовищем). Концентрація клітинного соку у клітинах наростає у напрямку від периферії до осьового циліндра. Т.ч. вода, увібрана кореневими волосками рухається до провідної системи кореня, яка розташована в осьовому циліндрі.

Корінь не тільки вбирає а й нагнітає воду, створюючи цим самим рух води по стеблу до листків.

Співвідношення активних і пасивних процесів транспортування поживних речовин і води в рослину спрямовані на максимальне використання неметаболічних шляхів.

Надходження води в рослину залежить також і від зовнішніх факторів (аерація ґрунту, температура і інших). При вирощуванні с-г. культур проводиться цілий ряд заходів, спрямованих на поліпшення повітряного режиму ґрунту.

#### **4.9. Форми і типи коренів та їхні екологічні групи.**

Форма кореня залежить від багатьох факторів – від природи рослини, від функцій, які вони виконують, тощо. Наприклад злакові при проростанні мають ниткоподібну форму, потім – мичкувату. Якщо в коренях відкладаються запасні поживні речовини, тоді форма може бути конусо -, колесо -, ріпоподібною, циліндричною, тощо. Причому в того самого виду рослин форми можуть бути різними (морква, буряки і ін.). Для жоржини характерні корені – шишки. Дерев'янисті рослини мають корені гілястої форми з наступною диференціацією на скелетні, напівскелетні та обростаючі розгалуження. На обростаючих коренях формуються кореневі мички, які несуть на своєму тілі ростові та всмоктуючі закінчення.

Звичайно здебільшого корені представлені не окремими елементами, а цілими системами. Враховуючи форми та походження, виділяють такі типи кореневих систем:

1. Коренева система головного кореня.
2. Система додаткових коренів.
3. Змішана коренева система.

Коренева система головного кореня за походженням первинна, за формою – стрижнева. Головний корінь розвинувся з зародка, він несе на собі всі корені. Вона характерна для бобових, багатьох дерев'янистих і ін. рослин.

Система додаткових коренів характеризується тим, що основна маса їх вторинного походження, головний корінь (корені) розвивається слабо, частина відмирає. Форми такої системи – мичкувата, в основному вторинного походження. Таку кореневу систему 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 належить змішана коренева система, яка має добре розвинений стрижневий корінь, і додаткові корені (у соняшника, суниці).

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 формується первинна коренева система за рахунок зародка. Пізніше при розмноженні їх вегетативно утворюються корені вторинного походження. Такий характер формування кореневих систем мають як трав'янисті, так і дерев'янисті рослини. Наприклад, на селекційних станціях для збереження цінних якостей картоплю часто розмножують насінням. З насіння розвивається стрижнева коренева система первинного походження. У виробничих умовах органами розмноження картоплі є бульби. На бульбах формуються лише додаткові корені. Так розмножуються також суниці, смородина, малина, верба, тополя і інші рослини.

Щодо екологічних факторів та пристосування до умов зростання кореневих систем, виділяють чотири групи рослин: з підземними (грунтовими), водяними (плаваючими), повітряними, та гаусторіями (від лат.*hausto* – той, що черпає, п'є), як особливим типом всмоктуючої системи.

Підземні корені заглиблені в ґрунт.

Водяні корені менше розгалужені, мають добре розвинену аеренхіму. Вони незаякорюються у ґрунті, а плавають в товщі води (ряска, жабурник інші).

Рослини епіфіти мають повітряні корені вторинного походження. Субстратом для них є вологе повітря, звідки вони черпають воду і поживні речовини. Представником таких рослин є деякі види тропічних орхідей.

*Гаусторії* – різновидність всисних тканин, які виконують функції коренів, маючи назву коренів-присосок, розвиваються в рослин-паразитів (у повитиці - *Cuscuta*) і напівпаразитів (омели - *Viscum*), живляться вони за рахунок рослини-живителя.

#### 4.10. Особливості спеціалізації коренів.

Спеціалізація, як видозміна органів рослин, що характеризують високу пластичність їх щодо раціонального використання ними екологічних факторів росту і розвитку. Це важливий напрям в еволюційному процесі, життєвість рослинного організму й заключається в єдності його з навколишнім середовищем.

Яскравим проявом спеціалізації коренів є співжиття їх з нижчими формами живих організмів-грибами і бактеріями. Співжиття вищих рослин з грибами називають *мікоризою*. Мікоризу першим виявив ботанік Львівського університету Ф.Каменський.

У природі існує три види мікоризи - екзотрофна, ендотрофна, і екзоендотрофна.

Органічний зв'язок вищих рослин і грибів – взаємновигідний .

Із субстрату гриби доставляють для рослини воду та мінеральні речовини, замінюючи цим самим у деяких випадках функцію кореневих 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. Т.ч. відбувається ніби взаємний паразитизм де виграють, як гриби, так і рослини, подібні взаємозв'язки рослини з грибами носять 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 рослин аж до ендодерми і там віддає провідній системі все те, що взяла у 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 в середині клітини, 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 з ендотрофною мікоризою кореневі волоски розвиваються нормально. Ендотрофну мікоризу мають деякі види орхідних, верескових а також деяких видів трав'янистих рослин (костриця, цибуля, стоколос, конюшина, суниця, люцерна і ін.).

Міцелій гриба *екзоендотрофної мікрози* функціонує як екзотрофна, так і ендотрофна мікориза. Гіфи міцелію обплітають не тільки молоді кореневі закінчення, а й проникають в середину паремхімних 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. Лише деякі види грибів вузькоспеціалізовані, використовують лише один вид рослин.

Виявлено, що мікотрофні рослини не можуть без співжиття з грибною флорою.

Співжиття вищих рослин з бактеріями теж має пристосувальний характер, при тому симбіозі поліпшується азотне живлення рослин. Як відомо, в повітрі міститься велика маса незв'язаного (вільного) азоту, але рослина не може засвоїти його безпосередньо. Існують різні канали надходження такої форми азоту в ґрунт до рослини. Він може конденсуватися грозовими розрядами або внаслідок синтезу вільноживучими азотфіксаторами – бактеріями з роду *Rhizobium*, які живуть у симбіозі з бобовими рослинами, як культурними, так і дикоростучими видами. Бульбочкові бактерії проникають до клітин паренхіми кореня через кореневі волоски. Там вони своїми виділеннями активізують

поділ клітин живителя, 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 бактероїдної тканини з тканинами рослини здійснюється крізь провідну систему, яка розташована між бульбочками і підключається до провідної системи материнської рослини. У процесі розвитку бактерії накоплюють у своєму тілі багато азоту, частково виділяють його в ґрунт. Більша частина азоту залишається в клітинах після відмирання бактерій. Т.ч. ґрунт і рослина збагачуються на легко доступні форми азоту. На 1га посівів гороху після такого співжиття фіксується до 100кг азоту, є на посівах багаторічного люпина до 300кг/га і більше. Живлення бактерій відбувається за рахунок вуглеводів та мінеральних речовин рослини – живителя.

Зараження ґрунту азотфіксаторами роблять штучно, обробляючи насіння азотбактеріном і нітрагіном.

#### **4.11. Метаморфози коренів.**

Метаморфози (від гр. *metamorphosis* – перетворення) – успадкована в формі та будові видозміна органа рослини чи його частини, що пов'язана з виконанням різних йому функцій.

У процесі еволюції та шляхом селекції 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 коренеплоди, кореневі бульби, втягуючі, опорні, стовпоподібні, ходульні, дихальні, фотосинтезуючі корені та корені – причіпки.

*Кореневими бульбами* називають потовщення корневих розгалужень, в яких накопичуються запасні поживні речовини. На корневих бульбах формуються додаткові бруньки. Тому такі бульби служать для вегетативного розмноження рослин. Кореневі бульби розвиваються в жоржини, пшінки, таволги степової та інших видів рослин.

*Втягуючі корені* формуються в шафрана, лілії, деяких первоцвітів тощо. Вони мають своєрідну будову потовщеної частини кореня, тобто наявність поперечних кільцевих зморшок, які утворюються в паренхімі кори. При зневодненні корової паренхіми корінь скорочується в поздовжньому напрямку, і надземна частина рослини (роzetка) притискається до поверхні ґрунту. Якщо в таких рослин формуються цибулини чи бульби, то вони втягуються в ґрунт. Так рослини захищаються від несприятливих умов.

*Опорні корені* укріплюють рослину в субстраті. Наприклад, у кукурудзи вони відходять від нижніх надземних вузлів, заглиблюються в ґрунт і цим самим захищають рослину від вилягання. Одночасно вони беруть участь у живленні рослини. До опорних коренів належать і дошкоподібні форми, які закладаються внизу стовбура дерева. Такі корені розвиваються в деяких тропічних рослин.

*Стовпоподібні корені* (корені-підкорки) має тропічна рослина індійський баньян (родина фікусових). Такі корені згодом набувають значної товщини і ростуть вони в напрямку від гілок вниз – прямовісно. На рослині їх утворюється багато. Завдяки таким стовпоподібним утроренням 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 геотронізм, вони виходять з ґрунту вертикально вгору. 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 манграва рослинність, яка зростає на заболочених ґрунтах морських лагун, а також тропічна рослина ризофора.

*Асиміляційні корені (фотосинтезуючі)* зустрічаються рідко (у водяного горіха).

*Корені-причіпки* властиві деяким ліанам, з допомогою яких рослини своїми пагонами фіксуються на скелях, стінах, стовбурах дерев (фікуси, текали, плющі і деякі інші рослини).

#### **4.12. 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, розпушуючи його.

Кореневі волоски виділяють органічні кислоти – мурашину, вугільну та інші, спричиняють розчинення мінералів, змінюючи їхню природу.

При відмиранні кореневої системи в ґрунті залишається багато корневих залишків, які розкладаючись, утворюють гумус – найродючішу частину біосфери. Кореневі системи багатьох видів трав'янистих рослин значно поліпшують структуру ґрунту, накопичують велику масу перегною, підвищують його продуктивність. У деяких рослин корінь є органом вегетативного розмноження.

Т. ч. корінь бере участь у ґрунтотворчих процесах. Коренева система запобігає водній і вітровій ерозії. В окремих регіонах коренями рослин закріплюються барханні піски.

На крутих схилах створюються позахисні лісосмуги, які розвиваючи потужну кореневу систему запобігають водній ерозії.

Завдяки розвитку кореневої системи рослини краще пристосовуються до умов навколишнього середовища, що сприяло і сприяє інтенсивному заселенню нашої планети, змінюючи її облік. Розвиток корневих систем сприяв формуванню та збереженню тисяч видів рослин.

Щодо використання коренів людиною, то воно посідає належне місце в її житті. 50% світової маси цукру використовується за рахунок коренів цукрових буряків. Високі продовольчі якості мають коренеплоди моркви, брукви, столових буряків, редиски, редьки, ріпи і інших рослин. Широко використовують потовщені корені селери, хрину цикорію. У коренях багатьох видів рослин накопичуються алкалоїди, вітаміни, мінеральні солі і ін. речовини, необхідні рослині. Корені часто використовують для вегетативного розмноження (вишня, слива, смородина, малина і ін.).

## Тема 5. Пагін і система пагонів

Література:

- П.М.Потульницький, Ю.О.Первова, Г.О.Сакало, БОТАНІКА. Морфологія і анатомія рослин. К.:Вища школа.-1971. -С.206-234;  
 М.І.Стеблянко, Д.К.Гончарова, Н.Г.Закорко, БОТАНІКА. Анатомія і морфологія рослин. К.: Вища школа. - С. 156-247;  
 А.Е.Васильев, Н.С.Воронин, А.Г.Еленевский и др., БОТАНИКА. Морфология и анатомия растений. М.: Просвещение. - 1988. - С. 179-247;  
 Л.И. Курсанов и др., БОТАНИКА. Анатомия и морфология растений, М.:Просвещение. 1966, С. 248-293.

### 5.1. Визначення пагона та його метамерність.

Пагін формується лише у вищих рослин і виконує функцію повітряного живлення. Він складається з осі (стебла) і листків. Ні пагона без листків (хоча б укороченого чи редукованого), ні листків без пагону (хоча б зачаткових чи видозмінених) утворитися не може, оскільки вони одночасно закладаються в апексі і тому мають єдине походження. Головна функція пагона пов'язана з фотосинтезом, яку виконують листки. Його вісь (стебло) є опорним органом. Однак пагін виконує ще й провідну, механічну, а інколи фотосинтезуючу і запасуючу функції або є органом вегетативного розмноження рослини.

Крім листків, обов'язковими для пагона є бруньки-зачаткові пагони. Нові (зачаткові) пагони закладаються в певному порядку на загальній осі головного пагона, що й забезпечує життя рослини, а також його галуження з утворенням системи пагонів. Пагін, який розвивається з бруньки протягом одного вегетаційного періоду називають *річним*. Багаторічна ж рослина може розглядатися як система послідовно утворених річних пагонів. В однорічних рослин головне стебло і кожна його бічна гілка також може вважатися окремим пагоном. У багаторічних рослин пагоном вважається нерозгалужене стебло з листками і бруньками, що розвинулося протягом одного вегетаційного періоду.

Пагін, як і корінь, є утворенням верхівкової меристеми, але його будова порівняно з коренем значно складніша. Він

відрізняється від кореня наявністю листків (або їх видозмін) і вузлів.

Вузол - це ділянка стебла, від якого відходить один або кілька листків. У багатьох рослин, таких як злаки, гвоздичні, селерові та інші, вузол має чітко виражене потовщення. В інших рослин потовщення майже немає і межі вузлів умовні. Якщо листок або кілька листків, що знаходяться на вузлі охоплюють його повністю своєю основою, то такий вузол називають закритим, а якщо не охоплюють – відкритим.

*Ділянки стебла від вузла до вузла називають міжвузлями.* Довжина міжвузлів може бути довгою або короткою, від цього й залежать розміри пагонів – чи то вони будуть довгими чи короткими. На пагоні може бути кілька, а іноді багато вузлів і міжвузлів. *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 гіпокотиль, сім'ядолі і брунечка. При подальшому розвитку пагона послідовно формуються нові його метамери.

Крім верхівкової бруньки, в пазухах листків пагона більшості насінних рослин закладаються пазушні або бічні бруньки, з яких формуються бічні пагони першого, другого і наступних порядків. 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 у дводольних рослин (біла акація). Якщо бруньки розташовані у вузлі одна біля одної збоку, то таке розташування буде колатеральним (від лат.col - 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 інших 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, але і для пагонів інших порядків.

## 5.2. Будова бруньки

Брунька – це зачатковий нерозвинений пагін. Вона складається з меристематичної зачаткової осі, яка закінчується конусом наростання. Нижче конуса закладаються зачатки листків, вони різні за віком і розмірами. Листки розташовані в брунці 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.

Брунька, яка перебуває в стані спокою, має максимально наближені вузли, оскільки в міжвузлях ріст не спостерігається. Однак, уже в цей час в пазухах листових зачатків, крім зачатків бруньок можна помітити закладання вторинних горбочків – бруньок наступного порядку, тобто спостерігається потенційна здатність майбутнього пагона до галуження.

Для надійного захисту внутрішніх частин бруньки від несприятливих екологічних факторів та запобіганню висиханню їх меристематичних тканин, зовнішні листки цих бруньок перетворюються на короткі, бурі лусочки (видозмінені листки). Наявність в лусочок товстого шару кутикули на їхній поверхні, виділення смоли (гіркокаштан, хвойні, тополя бальзамінова) підсилюють захисні властивості бруньки.

Бруньки, що мають захисні луски називають *закритими* (їх мають більшість рослин). Незахищені лусками бруньки називаються *відкритими* (їх мають барбарис, крушина ламка і деякі інші). Розглядаючи відкриті бруньки слід 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 розвинутих листків. Наприклад, у ростучого пагона берези прилистки

щільно прикривають ще не розгорнуту 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 декількох розвинутих листків.

Основний ріст і галуження рослин як дерев'янистих так і трав'янистих здійснюється за допомогою вегетативних бруньок. Однак, в деяких рослин (особливо у злаків) відбувається так званий вставний або інтеркалярний ріст. Він локалізується в основному біля основи міжвузля, які закінчили ріст (крім злаків інтеркалярний ріст характерний для хвоща, сон-трави, кульбаби і ін. рослин).

Швидкість росту зачаткових пагонів бруньки коливається в межах 0,3мм до 3,5см за годину. Крім вегетативних бруньок є ще вегетативно-генеративні, в яких закладено кілька вегетативних метамерів, а конус наростання повністю перетворився на зачаток квітки або суцвіття. Такі бруньки називають *змішаними* (копитняк, бузок, бузина).

*Генеративні* бруньки характерні для більшості дерев і кущів. Вони містять лише зачатки суцвіття без асимілюючих листочків (яблуня, вишня). У багаторічних рослин не всі бруньки навесні розкриваються, частина з них знаходиться у стані спокою. Це так звані *сплячі бруньки*.

У разі ушкодження пагонів або відмирання верхівкової бруньки під дією ростових речовин (ауксинів) ці бруньки ровиваються (розпускаються).

Особливе значення мають бруньки, що утворюються на коренях. Пагони, що розвиваються з них називають *кореневими паростками* (*осоти, кульбаба, вишня*).

Видозмінену своєрідну будову мають *выводкові бруньки*, які закладаються в пазухах листків або суцвітть деяких рослин (лілія цибулоносна, зубниця бульбиста і ін.). Выводкові бруньки набувають іншого вигляду (соковиті, ущільнені, округлі або грушоподібні). Вони легко відокремлюються від рослини і виконують роль вегетативного розмноження.

### 5.3. 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 функції.

Поняття апекс і конус наростання не можна ототожнювати. Пояснюється це тим, *під конусом наростання розуміють лише верхню (часто конусоподібну) частину апекса, де немає листкових 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, вони постійно діляться (мітотично). В апексі у процесі диференціації меристематичного комплексу й зароджуються всі елементи пагона. *У вищих спорових рослин (плаунів, хвощів, 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 вони вступають до первинної диференціації клітин. Одноразово, після деякого часу поділу зовнішніх клітин меристеми, формуються листкові зачатки і вузли а також первинні тканини.

*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 надають апексу загальної структури. На дистальній (верхній) частині його виникає поверхневий зовнішній шар, в якому клітини діляться досить інтенсивно, переважно перпендикулярно до поверхні апекса, тобто антиклінальними перегородками. Цей шар клітин утворює меристематичну тканину – протодерму, з якої пізніше формується первинна покривна тканина – епідерма. Під

групою ініціалей, в глибині дистальної частини апекса відокремлюється група досить великих вакуолізованих центральних материнських клітин – субапикальна меристема. В центрі осі, під клітинами субапикальної меристеми, утворюється так звана колончаста, або стрижнева (серцевинна), меристема. Клітини її, ділячись поперечними перегородками, утворюють вертикальні ряди клітин уздовж осі пагона. З цих клітин формується центральна частина пагона – серцевинна, а також видовжуються його міжвузля.

У периферійній частині апекса під субапикальною меристемою в зоні формування листового зачатка виділяється так звана периферійна ( або флангова ) меристема, що характеризується інтенсивним поділом клітин. Периферійною меристемою закладаються всі гістологічні структури листка ( крім епідерми ), а також первинна кора, зовнішні шари осевого циліндра пагона та прокамбій.

У покритонасінних рослин спостерігається ще більш чітка шаруватість і початкова диференціація меристеми. Верхівку апекса прикривають 1-4 шари меристематичних клітин. Кожен шар має свої ініціали, які продукують клітини, відкладаючи їх назовні. Утворені шари клітин, розміщуючись зверху, вкривають внутрішні клітини, а також забезпечують ріст поверхневої частини апекса. Їх називають *тунікою* ( від гр.tunica – одяг ).

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, або ділянкою ініціального кільця. В цій ділянці визначається порядок закладання листових зачатків і майбутнє листорозташування пагона.

Первинні тканини формуються майже одночасно із закладанням органів пагона. У поверхневому шарі клітин апекса, що є прямим продовженням зовнішнього шару туніки, відбувається диференціація протодерми, тобто зачаткового шару епідерми на майбутні листки і стебло. На межі формуючого листового горбочка і майбутньої осі пагона, які формуються в межах периферійної зони апекса, на досить ранньому етапі виділяється тяжі вузьких клітин – прокамбію, який згодом дає початок постійним тканинам провідних пучків. У процесі подальшого росту прокамбій проникає в формуючі тканини листового зачатка і в тканини формуючого стебла – осі пагона, утворюючи основу майбутньої провідної системи пагона, що з'єднує стебло і листки.

Протодерму і прокамбій можна назвати гістогенними меристемами, тому що вони дають початок певним типам постійних тканин. Клітини іншої частини апекса (так звана основна меристема) утворюють переважно паренхімні асимілюючі і запасуючі, а також первинні механічні тканини.

Аналізуючи розвиток апекса пагона і гістологічні процеси, можна виявити сліди еволюції вищих рослин – від вищих спорових з ініціальною клітиною у конусі наростання до кількох ініціалей у голонасінних і цілого комплексу їх – у квіткових рослин. Крім того, спостерігається посилення тенденції розташування цих елементів.

#### **5.4. Морфологічна будова апекса пагона**

Апекс вегетативного пагона на відміну від гладенького кінчика кореня формує на своїй поверхні ( екзогенно ) горбочки, так звані листові примордії, які є зачатками листків. Зачатки листків утворюються в акропетальному порядку, тобто вони закладаються послідовно від верхівки до низу. Гладеньким залишається лише кінчик, тобто верхня, часто конусоподібна частина апекса, яку і називають конусом наростання пагона ( бруньки ). Проте, конус наростання може 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 увігнутий. Отже, традиційна назва конус наростання умовна. Крім того, це структура динамічна: форма і розмір його в процесі діяльності весь час змінюється. 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 діяльності 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 ).

Тривалість пластохрона у різних рослин одного виду 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 - всього 4.3 години. Тобто кожна 3-4 години на конусі наростання формується новий зачаток хвої, а в клена гостролистого формування листового зачатка триває понад 12 діб.

Повна, або майже повна зупинка поділу клітин в органотворчих процесах в апексі зумовлюється сезонною ритмічністю росту пагона. Також на верхівкову діяльну частину пагона впливають вікові зміни а також онтогенетичні, які тісно взаємодіють з пластохронами. Так, загальний розмір апекса протягом вегетації спочатку поступово збільшується, що відповідно спричинює посилення росу пагона. Згодом, якщо цей пагін залишається вегетативним, апекс може зменшуватися, а діяльність згасати, що є свідченням його

старіння. Якщо пагін з вегетативного переходить у 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 квіток або суцвіття. Отже, апікальна меристема є тим місцем, де відбуваються важливі фізіологічні перетворення, наслідком яких є утворення органів статевого розмноження, що є кінцевою фазою розвитку пагона.

### 5.5. Листкорозташування.

Листкорозташування - це розташування листків на осі пагона, що зумовлює взаємодію їх між собою. Тобто, в розташуванні листків у насінних рослин спостерігається певна закономірність, яку вперше було виявлено і описано понад 150 років тому.

Виділяють кілька основних варіантів листкорозташування: спіральне, дворядне, супротивне і кільцеве.

*При спіральному або почерговому (розсіяному) листкорозташуванні з кожного вузла відходить по одному листку і основи послідовних листків пагона можна сполучити умовною спіральною лінією, яку називають основною генетичною спіраллю, тому що вона показує послідовність закладання листків, їх генезис. Спіральне розташування листків на пагонах характерне для переважної більшості рослин, як насінних, так і вищих спорових. При дворядному листкорозташуванні на кожному вузлі розташований один листок, який обгортає своєю розширеною основою всю або майже всю вісь стебла; середня лінія (медіана) всіх листків знаходиться в одній вертикальній площині. Таке листкорозташування відбиває так звану маятникову діяльність апекса і може розглядатись як окремий випадок спірального. Характерне для всієї родини злаків, для багатьох інших однодольних, але є винятком для дводольних.*

При супротивному листкорозташуванні на одному вузлі утворюється два листки, які містяться один проти одного. Супротивно розташовані листки сусідніх міжвузлів знаходяться у двох взаємноперпендикулярних площинах,

тобто хрестоподібно. Завдяки цьому листя верхньої пари не затіює нижньої. Воно *характерне для таких родин як губоцвітні, гвоздикові, для деяких родів родини ранникових, маслинкових та ін.* При *кільцевому* або мутовчатому листкорозташуванні від вузла відходить 3 листки і більше. Виникає воно за умови, коли на одному рівні закладається кілька листових зачатків, що утворює один вузол. Таке розташування *характернее для воронячого ока, елодеї, олеандра, хвоців та ін.* Кільцеве листорозташування, як і супротивне, в сусідніх мутовках має таке розташування листків, що кожна верхня мутовка не затіює нижню. Порядок розташування листків при черговому спіральному листкорозташуванні можна з'ясувати, якщо провести лінію через місце 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, що 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, яке покаже кут розходження листків у генетичній спіралі. Наприклад, якщо генетична спіраль (при почерговому листкорозташуванні) зробить один оберт і з'єднає 3 листки, то кут розходження становитиме  $360^\circ/3=120^\circ$ . Однак, часто зустрічаються рослини, в яких генетична спіраль робить на пагоні кілька обертів, з'єднуючи велику кількість листків. Таке листкорозташування має капуста, льон, молодило та ряд інших рослин. Для капусти формула буде  $3 \times 360^\circ/8$  тобто генетична спіраль зробить 3 оберти, об'єднавши 8 листків, які розташовані в одній ортостисі. Кут дивергенції в даному випадку  $135^\circ$ . Для молодила цей показник дорівнюватиме  $138^\circ 27''$ , виходячи з формули  $5/3$ , у льону – відповідно  $137^\circ 8''$  і  $8/12$  тощо.

### 5.6. Діаграми листкорозташування.

Діаграма - це проекція пагона з його деталями на площину. Нею зручно користуватися, в такій проекції можна побачити відповідні закономірності в листкорозташуванні.

При складанні діаграми спочатку проектують вісь пагона, яка має вигляд кола, на полі зображують апекс у вигляді загостреної піраміди. Потім наносять розташування стеблових вузлів, які з'єднуються генетичною спіраллю, спіраль показує місця прикріплення листків на вузлах. Листки на піраміді (конус) наносять у вигляді листкових пластинок, а на площині-фігурних дужок з кілями.

### 5.7. Формування симетричності в листкорозташуванні.

Закладання нових листкових зачатків на апексі залежить від вже існуючих зачатків. У місцях майбутнього листкового зачатка відбувається активний поділ клітин з наступною їх диференціацією на відповідні комплекси аж до утворення листка. Про характер закладання листкових примордіїв існує дві гіпотези. Одну з них висунув Л.Плантефольд (1948) - «гіпотеза багатьох листкових спіралей» і другу – К. Уордлоу (1953) з інтерпретацією як «теорія фізіологічних полів» Ці вчені по-різному пояснюють закономірності в закладанні примордій.

Теорія Плантефольда ґрунтується на тому, що кожний новий примордій на апексі стимулюється попереднім. Однак, таке трактування не пояснює, в чому ж заключається природа генеруючих центрів, які закладаються на дистальній частині апекса. Крім того не розкриваються закономірності і причинності у формуванні спіралей, на яких закладаються нові листкові примордії. Якщо гіпотеза Плантефольда 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 примордій утворює навколо себе відповідну зону, де не можуть закладатися нові листкові центри з клітин, що активно діляться. Т. ч. фізіологічне поле є інгібуючим полем (що гальмує), а не стимулюючим. Це питання з позиції Уордлоу пояснюється тим, що під час росту апекса примордії

віддаляються один від одного, тому й утворюються не інгібовані поля (місця), а в цих місцях закладається меристематичний центр нового меристематичного примордія. Однак, це питання остаточно не з'ясовано, оскільки не вивчено вплив фізіологічних, хімічних, електричних та інших явищ і їхню сукупність на інгібуючі поля. Одночасно гіпотеза дещо розкриває природу самих інгібуючих полів і особливо більш актуально розкриває процеси, які відбуваються в апексі в плані формування примордіїв. Аналізуючи раніше висунуті гіпотези про закладання примордіїв на апексі та фактичного спостереження за розвитком їх, можна виявити, що листкорозташування змінюється в процесі росту рослини. Стало відомо, що на цей процес впливає світло. Нерівномірність впливу цього фактора на ріст пагона зумовлює закручування його навколо своєї осі. *Це призводить до відхилення від правильності в проходженні листкових ортостих. В такому разі ортостихи можуть перетворюватися на паростки і навпаки.*

У затінених листків важко встановити і формулу і діаграму листкорозташування. За таких умов черешки листків можуть згинатися, 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 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. В листкових мозаїках затінення листків майже немає.

### 5.8. Листок, його функції і 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 основних, так і бічних пагонів.

Листок – бічний плагіотропний орган з обмеженим ростом. Основною частиною листка є його пластинка. Крім пластинки в значній частини листків розвивається ще й черешок, з допомогою якого листок прикріплюється до стебла. Листки без черешків називаються сидячими. У деяких рослин нижня частина листка, розширюючись, утворює піхву, яка охоплює стебло (злаки, осоки, деякі селерові та ін.) Піхва захищає пазушні бруньки та інтеркалярну меристему від пошкодження та дії несприятливих факторів.

Листки верби, фіалки, конюшини, гороху, чини, робінії мають добре розвинені прилистки, які нагадують форму невеликих листків, колючок, листкоподібних утворень тощо. Листкоподібні форми прилисток фотосинтезують, колючі – захищають рослини від поїдання тваринами. У деяких рослин, наприклад у дуба, берези, черемхи, яблуні вони після розкривання бруньок швидко опадають. На листках злаків при переході з піхви на пластинку є язичок і вушка. Вони є видовою ознакою. Наприклад, у вівса добре розвинений язичок, а в ячменю – вушка. Язичок захищає від попадання води до пазухи листка під час дощів. Вушка, якщо вони добре розвинені, охоплюють стебло і цим фіксують верхню частину піхви навколо стебла.

У представників гречкових над піхвою листка формується своєрідний виріст – розтруб. Він утворюється за рахунок зростання прилисток або виросту піхви і охоплює стебло.

За великою морфологічною різноманітністю форм всі листки поділяють на дві групи – прості і складні.

### 5.9. Прості листки.

Залежно від форми пластинки простого листка розрізняють два його типи - з нерозчленованою і

розчленованою пластинкою. До першого типу належать голчастий, лінійний, довгастий, ланцетний, оберненоланцетний, овальний або еліптичний, округлий, лопатевий, ромбічний, яйцеподібний, оберненояйцеподібний, дельтоподібний, щитоподібний, серцеподібний, ниркоподібний, стрілоподібний, списоподібний, ліроподібний. З переліку простих нерозчленованих листків видно, що назви їх форм походять від назв відповідного предмета або геометричного тіла, чи органа тварин.

За *обрисом країв листкової пластинки* листки бувають *цільнокраї*, без зазубленості (бузок), або з невеликими зазубленостями – *цільні*. До *цільних* належать *городчасті*, коли зазубленість країв округла (у буквиці), *зубчаста* – зазубленість відходить перпендикулярно від країв листка (у калюжниці), *пилчаста* – виступи гострі і спрямовані до верхівки листка (суниці), *подвійно-пилчаста* (у в'яза), *виімчаста* (у лободи, сируватої тополі), є й проміжні форми.

Звертає на себе увагу форма верхівки та основи пластинки простого листка. Верхівки бувають гострі (у стрілолиста), загострені (у ліщини), тупі (у копитняка), гострокінцеві (мають дольки складного пірчастого листка – у робінії), виімчасті (у вільхи). Основи листків мають форму: округлу, клиноподібну, серцеподібну, ниркоподібну, стрілоподібну, списоподібну. Прості листки другого типу називають розчленованими. У них ступінь розчленування країв листкової пластинки становить  $1/4$  чи  $1/3$  половини пластинки та доходить аж до центральної жилки. *Залежно від глибини розчленування виділяють такі форми:* *лопатеві* – в яких вирізи доходять до  $1/4$  -  $1/3$  половини листкової пластинки, *роздільні* – з глибиною вирізів понад третину і *розсічені* – майже з повністю розчленованою пластинкою, що доходить до центральної жилки чи основи листка.

За *формою розчленувань листки можуть бути пірчасті, трійчасті, пальчасті*. Для кращого орієнтування можна дотримуватися порядку  $3 \times 3$ , тобто кожна із трьох груп листків (пірчаста, трійчаста, пальчаста) утворює по три форми. Наприклад, з групи пірчастих листків виділяють пірчато лопатеві, пірчатороздільні та пірчаторозсічені. Трійчасті

листки розділяються на трійчасто-лопатові, трійчатороздільні, трійчаторозсічені. Пальчасті – пальчасто-лопатові, пальчатороздільні і пальчасто-розсічені. Своєрідна форма листків у картоплі. За формою вони пірчасті з розсіченою пластинкою. Однак розчленування неоднакове. Великі долі чергуються з меншими дольками, а останні – з долечками. Такий листок називають непарно-переривчасто-пірчаторозсіченим. Ще більш розчленована листкова пластинка у полину. Це багатократно - пірчаторозсічена форма.

### 5.10. Складні листки.

Характерним для складних листків є те, що вони мають по кілька листкових пластинок, які прикріплюються своїми черешками до загального черешка (рахіса). Кожен такий листочок з черешком нагадує ніби форму простого листка і може відпадати окремо. У трав'янистих рослин в кінці вегетації листки відмирають разом із стеблом.

*За розташуванням листочків на рахісу складні листки бувають пірчастоскладні, пальчастоскладні і трійчастоскладні.*

До *пірчастоскладних* належать:

- а) непарнопірчастоскладні, в яких на верхівці є непарний листочок (нут, робінія);
- б) парнопірчастоскладні (однопарно-пірчастоскладні) у чини, двопарно - пірчастоскладні (у бобів);
- в) багатократно – пірчасто складні (у вики);
- г) двічіпірчастоскладні (в орляка); і г) трипірчастоскладні (у рутвиці); трійчастоскладні (у конюшини, квасолі, сої).

У пальчастоскладних листків листочки прикріплюються до верхівки основного черешка і розміщуються радіально в одній площині, як пальці на руках. Сюди належать листки гіркокаштана звичайного, люпину і інших рослин.

### 5.11. Жилкування листків.

Жилка- це судинно-волоконистий пучок, який забезпечує листок водою, мінеральними речовинами, відводить

синтезовані в ньому органічні до інших органів рослини. Жилки є також опорою для паранхіми листка.

За характером галузження розрізняють такі типи жилкування: *паралельне*, коли жилки розташовані вздовж листка паралельно (у злакових), *дугове* (у купини, конвалії, подорожника), при цьому листки розташовані джжкоподібно, внизу і зверху листка вони зближуються; *пальчасто - сітчасте* (у клена); *пірчасто-сітчасте*, коли виділяється центральна жилка, від якої відходять бічні, меншої товщини, які в свою чергу, неодноразово галузяться, утворюючи цілу сітку дрібних жилок (в'яз, кропива); *дихотомічне* – представлене вилчастим розгалуженням жилок, (воно має місце у гінкго, представника широколистяних голонасінних рослин (*Yinkgo biloba*). Деякі вчені виділяють ще й просте жилкування, коли в листу розвивається лише одна жилка (у мохів, плаунів, голонасінних), а з покритонасінних – у елодеї.

Найбільш поширена сітчаста форма жилкування (пірчасто-сітчасте та пальчастосітчасте). Такий тип жилкування мають дводольні. Паралельне та дугоподібне жилкування властиве для однодольних і деяких дводольних (подорожник). Просте і дихотомічне жилкування вважають найпримітивнішим. Воно було досить поширене в рослин минулих епох.

### 5.12. Анатомічна будова листка.

Анатомічна структура листка зумовлена його функціональністю, яка зводиться до забезпечення фотосинтезу, газообміну і транспірації. Оскільки листок дорзовентральний, тобто верхній і нижній боки виконують різні функції, то і будова їх різна. Апаратами фотосинтезу є хлоропласти (хлорофілові зерна). Завдяки наявності у них відповідних пігментів вони затримують частину променів сонячного спектра, особливо червоних променів. Використана хлорофілом сонячна енергія створює умови для окислювально-відновних процесів, в результаті яких і утворюються вуглеводи.

### 5.13. Структура хлоренхіми

Мезофіл - основна частина листка. Клітини мезофілу неоднорідні. Шар клітин, який прилягає до верхнього епідермісу, називають палісадною або стовпчатою хлоренхімою (тканина, в клітинах якої містяться хлоропласти). Якщо листок інтенсивно освітлюється з обох сторін, тоді палісадна тканина формується й на морфологічно нижньому боці його. Під нижнім епідермісом розташована губчаста тканина з великими міжклітинними прошарками.

Фотосинтезуючу функцію виконує палісадна хлоренхіма. Її клітини витягнуті перпендикулярно до поверхні епідермісу. Це створює кращі умови для дотику світла до хлорофілових зерен. Сонячне світло не лише віддає частину свого спектра а й спричинює рухи хлоропластів.

Коли прямі сонячні промені падають на листок, хлоропласти при цьому розміщуються вздовж оболонок стовпчастих клітин. Це застерігає їх від руйнівної дії яскравого світла. Увечорі і вночі хлорофілові зерна розподіляються по всій клітині, що сприяє ефективнішому використанню розсіяного світла, тому листки увечері зеленіші, ніж удень.

Клітини стовпчастої хлоренхіми залежно від природи рослин і сили освітлення розташовані в один, два і більше шарів. Наприклад, світлові листки мають 2-3 шари. У міру зменшення інтенсивності освітлення кількість рядів клітин зменшується, а в тіньових листків окремих видів рослин стовпчастої хлоренхіми взагалі немає (у квасниці – *Oxalis*).

У клітинах губчастої паренхіми менше хлорофілових зерен, і тому вона не має відповідного значення для фотосинтезу. Головна її функція 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 палісадна хлоренхіма, але вони значно менші, ніж у губчастої тканини.

*Обмін газів у листку зумовлюється законами дифузії.* Вдень, коли відбувається фотосинтез, всередині листка, незважаючи на активність дихання, концентрація вуглекислого газу зменшується порівняно з зовнішнім повітрям, бо він

витрачається на утворення вуглеводів. Тому  $\text{CO}_2$  дифундує через продиhi до міжклітинників губчастої паренхіми, а звідти –у клітини. Одночасно у листків виділяється кисень, який утворився в результаті фотосинтезу. Вночі відбуваються зворотні процеси. У зв'язку з тим, що фотосинтез у цей 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. Саме тому у приміщенні, де багато кімнатних рослин, вночі концентрація вуглекислого газу підвищується.

#### **5.14. Покривна тканина листка.**

Зовні листок вкритий епідермою. Вона вкриває не лише пластинку листка, а й черешок. На листку вона здебільшого багат шарова, рідше 2-3 шарова. Клітини епідерми того самого листка різні за формою і мають неоднакове потовщення клітинних оболонок. На нижньому його боці вони дрібніші і більш звивисті, ніж на верхньому. Клітинні оболонки верхньої епідерми значно потовщені порівняно з нижньою епідермою. Наявність в листку гіподерми пов'язана з водозапасаючою функцією, а також з виконанням механічних функцій.

Клітини епідерми живі, щільно з'єднані між собою, мають не лише цитоплазму, а й ядро, інколи –лейкопласти і вакуолі. Хлоропластів здебільшого немає, що створює кращі умови для проникнення світла до фотосинтезуючої тканини листка. Однак, деякі тіньові та водяні рослини в епідермісі мають хлоропласти. Вони містяться також у клітинах покривної тканини листка папоротей.

#### **5.15. Провідна система та арматура листка.**

Провідна система листка представлена жилками. Головні розгалуження жилок зв'язані з листовими слідами. Листковий слід –це сукупність всіх судинно-волоконистих пучків листка, який бере початок від його основи і поширюється по стеблу до з'єднання з провідною системою осевого циліндра чи стебловими пучками. Т. ч. провідна система листка і стебла становлять єдину систему.

Провідні пучки (жилки) –колатеральні здебільшого закриті, бо в них немає камбію. Інколи у крупних пучках листка дводольних проявляється камбій, але він пасивний і майже не формує вторинних гістологічних елементів. У міру розгалуження крупних провідних пучків відбувається спрощення їхньої будови. У ксилемній системі зменшується кількість провідних елементів, поступово зникають трахеї, їхнє місце займають трахеїди, кількість яких теж поступово зменшується до одного-двох елементів. Щодо флоєми, то тут спочатку скорочується кількість ситовидних трубок і супровідних клітин, аж до однієї супровідної клітини.

У найтонших розгалужених пучках провідні елементи флоєми не диференціюються, замість них залишається лише паренхіма.

*Найтонші розгалуження являють собою неповні пучки, у них немає флоєми. Дрібні бічні розгалуження оточені спеціальними паранхімними клітинами, які називають обкладовими клітинами.*

В обкладових клітин не розвиваються хлоропласти. Ці клітини більші за хлоренхімні, розташовані вони щільно. 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 склереїди. Тканинна коленхіма надає міцності та еластичності листку. Розміщується коленхіма в кілька шарів проти головної жилки між нижнім і верхнім епідермісом. Інколи вона поширюється на краю листкової пластинки і захищає її від розривання вітром, дощем 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-волоконистими. У злакових, крім обкладки механічних волокон, біля пучка формуються ще так звані склеренхімні вузелкові волокна. Вони ланцюжком тянуться від бічних розгалужень пучків до нижнього і верхнього епідермісу, становлячи механічну основу для країв листка.*

Механічну функцію у листках деяких рослин крім механічних тканин, виконують склереїди(у маслини, камелії, латаття). Вони підтримують соковиту багатошарову тканини 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 вкритий епідермою. В середній частині черешка провідна система розташована півколом. Провідні пучки стебла поширюються на черешок, а зв'язки - на листову пластину. Черешок тут *виступає як з'єднуюча ланка між стеблом і пластинкою*. Основна паранхіма черешка не диференційована на стовпчасту і губчасту тканини, всі клітини її однорідні.

### **5.16. Анатомічна будова хвої голонасінних.**

Анатомічна будова хвої голонасінних побудована в плані ксероморфності, тобто вона формується в умовах недостатнього зволоження. Зовні хвоя вкрита епідермою, яка представлена дрібними, тісно зімкнутими клітинами з досить потовщеними зовнішніми оболонками. Продихи глибоко занурені в тканину листка. Розташовані вони зверху й знизу листка. Під епідермою знаходиться шар клітин(в одну клітину), який називають гіподермою, з потовщеними клітинними оболонками, яка виконує водозапашу і механічну функції.

Фотосинтезуючою тканиною у хвої є складчаста хлоренхіма. Вона відрізняється від стовпчастої і губчастої асиміляційної тканини тим, що її клітинні оболонки(складні) глибоко заходять у порожнину клітини. Утворення складок відбувається внаслідок того, що їхні оболонки під тиском епідерми не можуть розростатися до периферії. Такі умови зумовлюють розростання їх у середину клітини. *Формування складчастої хлоренхіми – один із показників ксероморфності. При зменшенні площі листової пластини зменшується її випаровування води. Одночасно збільшується площа клітинних*

*оболонки і тому зростає асимілююча поверхня хвої, оскільки хлоропласти здебільшого знаходяться біля складок. За складчастою хлоренхімою розташована ендодерма, яка складається з одного шару клітин. Роль ендодерми ймовірно пов'язана з пропускними функціями. Під ендодермою знаходиться стела листка. Стелу заповнюють трахеїдоподібні клітини паренхіми, а також механічні тканини у вигляді тяжів та двох провідних пучків.*

*Складчаста паранхіма пронизана смоляними ходами. Смоляний хід(канал) всередині вистелений епітелієм, який виділяє секрет(смоли, ефіри, олії).За епітелієм розташовані механічні тканини(в один шар), які захищають смоляні ходи від руйнування.*

### **5.17. Екологічні типи листків.**

#### **5.18. Будова світлових і тінєвих листків.**

Залежно від умов освітлення виділяють дві групи листків: світлові і тінєві. Кожна група нормально розвивається лише при певній сонячній радіації. Світлові листки нормально розвиваються при доброму освітленні. Якщо їх помістити у затінок, вони можуть загинути. Тінєві 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 мають потовщену листову пластинку. Палісадна тканина тут закладається з двох, трьох і більше шарів. Судинно –волокнисті пучки її добре розвинені. Поряд з цим клітини епідерми без хлорофілових зерен, мають потовщені зовнішні клітинні оболонки і добре розвинену кутикулу або восковий наліт. У багатьох рослин на епідермі утворюються волоски. У тінєвих рослин в листках немає стовпчастої паранхіми і функцію фотосинтезу виконує губчаста. У неї досить добре розвинені чутливі до світла хлоропласти. Зелені пластиди тінєвих листків утримують більшу кількість хлорофілу порівняно з світловими листками, що й забезпечує

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 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 чи посадках займають верхній ярус – береза, дуб, ялина, плодові дерева, а також польові або лучні рослини відкритих мість зростання – культурні злаки, овочеві культури, тощо. Представниками рослин з тіньовими листками є квасениця, грушанка, конвалія, медунка, чорниця та інші рослини.

### **5.19. Анатомічна будова листків водяних рослин.**

Листки водяних рослин можуть розвиватися як на поверхні так і в зануреному стані. Для надводних листків характерне те, що у них листки масивні і м'ясисті. Хлорофілоносну тканину тут становить дрібноклітинна стовпчаста паранхіма з великою кількістю хлоропластів. Губчаста хлоренхіма достатньо розвинена, вона знаходиться в нижній частині листка з системою міжклітинників, які заповнені повітрям, що і забезпечує утримання листків на поверхні води.

Провідна система у водяних листків слабо розвинута. Провідні елементи ксилеми і флоєми малочисленні, дрібні. З механічної тканини є лише склереїди (одиначні), склоренхіми і коленхіми майже немає.

Зовні листок вкриває звивиста епідерма. У більшості водяних рослин на клітинах покривної тканини нашаровується кутикула, яка захищає листок від змочування водою. Продихи дрібні, розташовані лише на верхній епідермі (знизу листка продихів немає, кутикули немає). Підтримуючу функцію від занурення листка у воду виконують також групи обпробкованих мертвих клітин нижнього епідермісу.

У листках, які повністю занурені у воду, стовпчаста хлоренхіма не формується, продихів в епідермі немає (водяний жовтець, валіснерія), а в елодеї не віддиференційована епідерма.

У зв'язку з тим, що листки знаходяться в водяному середовищі, у їхніх клітинах низький осмотичний тиск (висока осмотична сила в таких екологічних обставинах немає значення). Під водою листки мають розсічену пластинку, що зменшує опір водним потокам.

### **5.20. Анатомічна будова листків солончакових рослин.**

У більшості солончакових рослин листки циліндричної форми з розвиненою водозапасаючою паранхімою. У центрі кожного листка формується один крупний судинно – волокнистий пучок. Дрібніші бічні розгалужені 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, який буде вищий ніж у ґрунтовому розчині. Це саме і застерігає клітини від негативних плазмолітичних явищ.

Типовими представниками галофітів є солонець, содник, кураї тощо.

Анатомічна будова листків солончакових рослин розглядають на прикладі кураю деревовидного (*Salsola dendroides*).

Листки кураю вкриті епідермою. Є гіподерма, яка підстилає епідерму. Фотосинтезуюча тканина листка диференційована на клітини з продовгуватою і чотирикутною формою. Однак основну функцію виконують довгасті клітини. Скріплюються тканини листка за рахунок перехрещування клітин зовнішнього і внутрішнього шарів листка та хлоренхіми. На поперечному зрізі листка, в його центрі яскраво виражена крупноклітинна паренхіма, яка запасє воду.

### 5.21. Розвиток листка в онтогенезі.

Листок зароджується на верхівці пагона (апекса) в примордіальній зоні у вигляді горбочків. Спочатку горбочок представлений ембріональною меристематичною клітиною. 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'являються прилистки, потім – пластинки. Черешок диференціюється пізніше.

Поява черешка спостерігається перед виходом його з листового зачатка. У наступні етапи поза брунькою значно активізується розвиток пластинки і черешка. Формування листка закінчується під дією крайової та вставної меристем. Однак, у деяких рослин ріст його продовжується багато років. Наприклад у вельвічії дивної (*Welvitschia mirabilis*), яка росте в Африці утворюється лише два листки. Наростають вони своєю основою протягом всього життя рослини, одночасно верхівкова частина його поступово старіє і відмирає (100р.).

У складних та глибокорозсічених листків зачатки сегментів наростають у напрямку від центральної жилки (рахіса) до країв листка, а послідовність їх формування або акропетальна (з низу в гору) або базипетальна (з гори вниз). Акропетально нарощуються сегменти у моркви, бегонії, бобів; базипетально – у синюхи, шипшини та ін. видів.

У деяких рослин листові пластинки формуються в іншому плані. У кульбаби частинки листка наростають від середньої частини пластинки до верхівки і до основи, тобто дивергентно. Виділяється ще паралельний тип – у тютюну, черемхи. У цих рослин елементи листка закладаються одночасно в зоні центральної жилки.

Поверхнєве наростання листка відбувається у дводольних рослин. Воно зумовлюється тим, що після виходу листка з бруньки його клітини ще не втрачають меристематичного

характеру і продовжують ділитися, внаслідок чого пластинка розростається, збільшуючись у багато разів.

### 5.22. Типи листоскладання у брунці.

Характер листоскладання є систематичною ознакою, що дає змогу взимку або навесні визначити належність рослини до відповідної класифікаційної одиниці.

Виділяють такі типи листоскладання: *здвоєне* – листкова пластинка складається вдвоє по центральній жилці (у липи); *складчасте* – боки листкової частинки з багатьма складками (у клена); *зім'яте* – листкова пластинка зім'ята (у ревеня); *загорнуте* – краї загорнуті у бік верхньої частини листка (у тополі); *відгорнуте* – краї відгорнуті до нижнього боку листка (у верби); *трубчасте* – краї листкової пластинки утворюють трубку (у вишні).

### 5.23.Різноманітність форм листків у межах одного пагона.

Аналізуючи форми листків на різному прирості пагона можна виявити три їхні форми (категорії, або формації) : низові, серединні та верхівкові.

Листки низової формації виконують захисну функцію і тому мають спрощену будову. В основному це лусочки з широкою основою, невеликого розміру, інколи мають слабо розвинуті прилистки (у гороху), пластинка листка представлена рудиментом. У більшості вони вкривають як надземні, так і підземні бруньки, в основному безхлорофільні, мають жовтувате, коричневе, блідо – зелене забарвлення, у деяких рослин рано опадають (у липи). *Серединні листки складають основну масу на пагоні і є типовими для даного виду. Основна їх функція – фотосинтезуюча.* В межах цієї формації вони неоднакові. Спочатку мають спрощену будову. У складних листків низової формації закладається менша кількість листочків на рахісі, потім кількість їх збільшується в напрямку до середньої частини стебла, далі до верхівки – зменшується. *Верхівкові* листки закладаються у верхній частині пагона. Вони вкривають квітки (приквітники) або суцвіття (обгортка у кошика), мають нерозвинуту листкову

пластинку, як і низові листки, інколи змінюють свій колір і функції. Наприклад, у перестріча дібрового (*Melampyrum nemorosum*) верхівкові листки під час розкладання квіток забарвлюються у фіолетові або сині кольори і приваблюють комах для запилення. Т. ч., верхівкова формація листків різноманітна. Чашолистки іноді 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 жовтецю підводні листки розсічені, а надводні, п'ятилопатеві; у стрілолиста, відповідно – стрічко-і стрілоподібні. Розчленування листків у водному середовищі зменшує опір води, особливо у проточних водах. Явище гетерофілії поширюється і в умовах надземного життя. Так, у шовковиці середня формація листків має і цільнокраї листкові пластинки і частково розчленовані на лопаті. Характерним виразом пристосування рослин до екстремальних умов посушливого клімату є філодійні акації, які зростають в Австралії. В умовах достатньої вологості у цих рослин розвиваються складні двічіпирчасті листки. Одночасно при нестачі вологи листкова пластинка редукується а функцію фотосинтезу бере на себе черешок, який сплющується, збільшуючи цим самим свою поверхню. Завдяки редукції випаровування вологи значно зменшується.

Явище гетерофілії проявляється також у деяких рдестів, частухи подорожникової та інших рослин.

Мозаїчність листків зумовлена пристосуванням рослин до максимального використання світлового фактора. При цьому листки на рослині формується та розміщується у такому плані, щоб листок листка не затінював, усі просвіти заповнюються масою листків. Мозаїчність створюється згинанням через

шкіру, внаслідок чого пластинки листка повертаються до світла, та скручуванням міжвузлів стебла.

Мозаїчність формується на плагіотропних пагонах у винограду, в'яза та розеточних рослин – кульбаби, подорожника, буряка та інших рослин.

*Анізофілія* листків характерна неоднаковим розміром листових пластинок і черешків, що розвиваються на окремому стебловому вузлі, наприклад у гіркокаштана. Явище анізофілії теж забезпечує більш раціональне використання сонячного світла, оскільки всі листки добре освітлюються.

#### **5.24. Випаровування води листками.**

Вода, яка надходить у рослину лише частково витрачається на внутрішньоклітинні процеси. Більша частина її випаровується. Підраховано, що в деяких рослин із тисячі грамів води, увібраної організмом, лише десять грамів затримується в клітинах, а решта дев'яност дев'яносто грамів – випаровується.

Процес випаровування води рослиною називається транспірацією. Це не просто фізичне явище, а складний фізіологічний процес.

Кількість води, що випаровується рослинами неоднакова. Наприклад, одна рослина кукурудзи або соняшника за період вегетації випаровує близько двісті кілограмів води. Гектар пшениці, ячменю або вівса за період вегетації, у залежності від метеорологічних умов року, випаровує від 1600000 до 2400000 літрів води, в той час як гектар цукрових буряків – до 6000000 літрів.

Швидкість випаровування води залежить від багатьох факторів. На активність транспірації впливає рух повітря, температура, вік листків (молоді листки випаровують води більше порівняно із старими), величина листової поверхні, фізіологічний стан рослини, тощо.

Транспірація, як життєво необхідний процес, забезпечує безперервний рух води, а разом із цим і надходження до рослин розчинених у воді мінеральних солей, розвантажує провідну систему від залишків води та іншого.

Інколи водний баланс рослин порушується у зв'язку із нестачею води у 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 у пустелях Кара-Кумів. Втративши велику кількість води під час посухи вона може довго жити у напівактивному стані і після випадання дощів знову відновлювати вегетацію. Таку особливість має і просо, в якого під час засухи продиhi закриваються, вегетація майже не відбувається, у рослин настає ніби стан анабіозу. При поліпшенні умов зволоження вегетація відновлюється.

### 5.25. Вік листків.

Вік листків визначають з часу появи їх із бруньки, тобто за весь період їх функціональності. Однак у кожному листку відбувається ще й брунькова фаза. Брунькова фаза може продовжуватися довго, навіть кілька років, а позабрунькова – кілька місяців. Такий період формування мають папороті, в яких від закладання до виходу листка із бруньки проходить три – чотири роки. У більшості рослин функціональність листків визначається місяцями, але є листки, в яких активна фаза продовжується кілька років. Рослини, в яких листки живуть роками, називають вічнозеленими. Проте, вони не вічнозелені, оскільки опадають через півтора – два роки. Вічнозеленість імітується тим, що систематично старі листки змінюються новими. *Типові вічнозелені листки у Вельвічії дивної*, але в цій рослині вічність листків відносна, бо її листки весь час нарастають своєю основою (інтеркалярно), а верхівка поступово відмирає.

Вік листків залежить не лише від природи рослини, а й від екологічних умов. Чим триваліший вегетаційний період, тим коротший період життя листків. *Листки досить активно функціонують, тому швидко зношуються.*

### 5.26. Видозміни листків (метаморфози).

Листок досить пластичний. Він виконує не тільки прямі, а часто й додаткові функції, може легко витримувати умови із високою контрастністю природних факторів. Наприклад, у листків алое, очитків добре розвинена водоутримуюча паренхіма, де створюються запаси води, яку вони витрачають під час посухи. У барбарису деякі листки видозмінені на колючки, що й призводить до зміни їх функцій, вони захищають рослину від поїдання тваринами. Лускоподібні зовнішні листки бруньок захищають конус наростання від дії на них несприятливих температур. У гороху частковий метаморфоз листків зумовив утворення вусиків, за допомогою яких рослини чіпляються одна за другу і не вилягають.

Досить оригінальні метаморфози листків утворюються у комахоїдних рослин. До цієї групи належить близько чотириохсот п'ятидесяти 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 поживні елементи засвоюються рослинами. У помірних широтах нашої країни на торфовищах із групи комахоїдних зустрічається *росичка (Drosera rotundifolia)*. Невеликі комахи затримуються липкими волосками, які після затримання комахами виділяють травні соки, що розщеплюють білки комах до амінокислот, які засвоює рослина. Розчинивши комаху волоски випростовуються, нерозчинені рештки жертви здуваються вітром і листок підготовлюється до нових ловів.

*Водяна рослина пухирник (Utricularia vulgaris)* з окремих частин листка утворює пухирці, що мають клапани, які відкриваються всередину. При попаданні до пухирця водяної комахи клапани закриваються. Через деякий час комаха перетравлюється і засвоюється рослиною.

До комахоїдних належать також непентес, венерина мухоловка та інші рослини. У непентенса ловчу функцію виконує черешок листка, середня частина якого здатна обвиватися навколо предметів. За рахунок верхньої частини черешка формується глечикоподібний отвір (урночка). Зверху

він напівзакритий за рахунок маленької листкової пластинки. Комаху приваблює рідина, що виділяється у верхній звуженій частині урночки.

Венера мухоловка ловить комах дволопатевою пластинкою, на краях лопатей має замикаючі зубці, а на внутрішньому боці по три чутливі щетинки. Як тільки щетинки подразнюються, листок швидко закривається і живильні соки перетравлюють комаху.

### 5.27. Листопад.

Листопад пов'язаний із проходженням у листку відповідних анатомо-фізіологічних і біохімічних змін.

Перші ознаки при підготовці рослини до листопаду – це зміна кольору листкових пластинок. У деяких рослин (бирючина, вільха) листки опадають зеленими. Набування різнобарвності листками залежить від руйнування пігментів та накопичення антоціанів. Спочатку руйнуються хлорофіли і листки втрачають зелений колір, набуваючи за рахунок каротину і ксантофілу жовтогарячого, жовтого і похідних від цих кольорів. Дані пігменти є в хлоропластах, але маскуються хлорофілом. Листки забарвлюються і за рахунок антоціанів, які синтезуються в листках, в основному при понижених температурах. Листки при цьому набувають синьо-фіолетового кольору, наприклад у кленів, барбарису, дикого винограду. Перед листопадом частина пластичних речовин перекачується з листків до стебла ( вуглеводи, амінокислоти та ін.) які використовуються майбутніми молодими частинами рослини (починаючи від бруньок до плодів).

Опаданню листків передують утворення відокремлюючого шару (шару роз'єднання), який закладається в основі черешка. (Дані літературних джерел присвячуються в основному листопаду в дводольних рослин).

Відокремлюючий шар закладається перпендикулярно до основи черешка і проходить через усі його тканини. *Одночасно з формуванням відокремлюючого шару, трохи нижче його відбувається закупорювання провідної системи.* Флоемні провідні елементи (ситовидні трубки) закупорюються

наростанням калусу, а трахеї – тилами, камедями або слизами. Листковий рубець затягується перидермою.

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 екстримальних 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, проходить процес мінералізації органічних речовин і вони знову поглинаються кореневою системою. Крім того, завдяки листопаду захищається поверхня ґрунту від промерзання та надмірного випаровування води. Через опале листя виводяться шкідливі для організму речовини.

В однодольних та трав'янистих рослин листопад, як такий не відбувається. У переважної більшості їхніх видів листки і стебло відмирають разом, роз'єднуючий шар у них не утворюється.

## Тема 6. Будова стебла

Література:

- П.М.Потульницький, Ю.О.Первова, Г.О.Сакало, БОТАНІКА. Морфологія і анатомія рослин. К.: Вища школа. - 1971.-С. 206-214;  
 А.Е.Васильев, Н.С.Воронин, А.Г.Еленевский и др., БОТАНИКА. Морфология и анатомия растений. М.: Просвещение. - 1988. - С. 179-285;  
 М.І.Стебляно, Д.К.Гончарова, Н.Г.Закорко, БОТАНІКА. Анатомія і морфологія рослин. К.: Вища школа. - С. 156-247;  
 Л.И. Курсанов и др., БОТАНИКА. Анатомия и морфология растений, М.:Просвещение. 1966, С. 248-293.

### 6.1. Морфологічні особливості стебла

Стебло – це ортотропний (від гр. ortos – прямий, tropos – поворот) орган від’ємного геотропізму, а бічні відгалуження його – плагіотропні (від гр. plaxios – косий, tropos – поворот). Воно є зв’язуючою ланкою між коренем і листками і забезпечує висхідну і низхідну течії води і поживних речовин. Разом з тим стебло виконує опорну та ряд інших функцій.

Розподіл стебла на вузли і міжвузля – характерна особливість цього органа. Завдяки розгалуженню стебла збільшується площа дотику до навколишнього середовища через велику масу листків, які розвиваються на розгалуженнях, що й забезпечує максимальне використання сонячного світла, тепла та інших факторів.

За формою стебла бувають округлі (циліндричні) (в айстрових, злакових); тригранні – в осокових; чотиригранні – у шавлії і сплюснуті – у багатьох пустельних рослин (в опунції з родини кактусових), деяких рдесників, тонконога та ін.; крилаті – у чини; борозенчасті – у татарнику. Інколи в стеблі має місце ненормальний розвиток тканин, що називають фасціацією (від лат. fascia – пов’язка). Така форма стебла зустрічається в цикорію, вільхи, ясена та ін. Особливу форму стебла мають бразильські ваточники з родини баобабові, його форма бочкоподібна, здута.

За консистенцією стебла бувають трав’янисті, дерев’янисті (дерева, чагарники, ) і напівдерев’янисті. У останніх нижня частина дерев’яниста, а верхня трав’яниста – (деякі полини).

Вік стебел, а звідки і всієї рослини коливається від кількох тижнів у ефемерних рослин до тисячі і більше років. Найдовговічнішим вважають мамонтове дерево, що живе понад 3 тис. років.

У деяких рослин формується стріла. Це здебільшого видовжена безлиста верхня частина стебла, що закінчується квіткою (у нарцисів, тюльпанів) або суцвіттям (у кульбаби). Висота стебла різко коливається в межах від 1-2 мм. (у вольфії) до 155 м (у евкаліпта, секвої). Діаметр останньої становить 10-11 м., а у повитиці він менший 1 мм.

Зовні стебла можуть бути гладенькими (у багатьох злакових, бальзамінових), або шипуватими (у троянди). Молоді стебла зелені, здатні фотосинтезувати, старі багаторічні вкриваються корком або кіркою. Якщо всередині стебла не формується паренхіма або вона руйнується (крім тієї, що у вузлах), тоді вони стають пустотілими (у губоцвітих, деяких бобових та ін.). Пустотілі стебла у злакових називають соломиною. Однак в цій родині є стебла виповнені паренхімою – у кукурудзи, сорго та ін.

За характером росту стебла бувають прямостоячі (дерева, трав'янисті, злакові, айстрові та ін.), сланкі – в остудника, висхідні – у чебрецю, в якого від горизонтальної осі відходять вертикально вгору бічні розгалуження. Деякі рослини мають виткі стебла, що обвиваються навколо опори (хміль, берізка, квасоля та ін.). У винограду, гарбузів формуються чіпкі стебла, а в конюшини білої, верболіззя лучного – повзучі, стелячись по землі вони вкорінюються.

## **6.2. Формування стебла та його анатомія**

Стебло, як і листки, бере початок в апексі. Нижче апекса в стеблі за рахунок його меристем формуються постійні комплекси тканин – епідерма, первинна кора і осьовий (центральний) циліндр.

Спочатку розвитку рослин анатомічна структура стебла представлена первинними тканинами. Пізніше у дводольних відбуваються докорінні зміни в анатомічній структурі у зв'язку з появою вторинних меристем. В однодольних внутрішня структура стебла залишається первинною.

Епідерма стебла звичайної будови формується з протодерми. Вона складається з однорідних щільно зімкнутих між собою клітин. Клітинні оболонки її мають незначні звивини, мало продихів. Інколи епідерміс вкривається простими залозистими волосками, але вони швидко опадають.

Первинна кора стебла розташована під епідермою. Вона розвинена значно менше, ніж у корені. У клітинах зовнішнього шару первинної кори формуються хлоропласти, внаслідок чого молодий пагін набуває зеленого забарвлення. Ця частина кори виконує фотосинтетичну функцію.

Глибші шари первинної кори мають більший розмір клітин. У клітинах цих шарів хлоропластів немає. Одночасно тут формується цілий ряд тканин залежно від виду рослин. У багатьох видів рослин розвивається механічна тканина в інших – запасуюча, вентиляційна, видільна, тощо. Окремі рослини, наприклад макові, молочайні мають добре розвинені молочні судини, а в хвойних – смоляні ходи. Поряд з формуванням постійних тканин у дводольних в первинній корі можуть закладатися вторинна бічна меристема – фелоген (корковий камбій). Утворений фелогеном корок і фелодерма з часом замінюють первинну кору.

В однодольних рослин первинна кора стебла 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 епідермою стебла або глибше під хлоренхімою у дводольних рослин, дуже рідко в однодольних розвивається механічна тканина – коленхіма. В одних випадках вона залягає суцільним кільцем (у пасльонових, гарбузових), в інших – групами (у моркви) або по кутах стебла (у губоцвітих). Коленхіма, яка розташована під епідермою, має хлоропласти і одночасно з механічною функцією вона ще й фотосинтезує. Крім коленхіми, в стеблах може бути й склеренхіма (у герані лучної). Механічна тканина надає міцності стеблу, а у злакових вона розвивається у його вузлах і сприяє підняттю стебел після вилягання.

Внутрішні клітини первинної кори можуть виступати в ролі аеренхіми, якщо вони мають великі міжклітинні прошарки. Аеренхіму мають водяні рослини, меншою мірою – наземна флора.

Первинна кора може виконувати й функції запасної тканини. Наприклад, у кореневищах і бульбах відкладається багато крохмалю, у стеблах кактусів та рослин родини товстолистих створюються резерви води. У первинній корі бруслини синтезується гутаперча. Клітини первинної кори можуть бути вмістилищем виділень та збереження відповідних речовин, наприклад солей оксалату кальцію в кореневищах купини, стеблах канатника, кенафу тощо. Смоляні ходи у хвойних, як і молочні судини у макових і молочайних, теж формуються за рахунок клітин первинної кори.

Внутрішній шар первинної кори (ендодерма) представлений одним шаром крупних клітин, який становить внутрішню межу її. Вона виконує пропускну функцію. В окремих випадках у клітинах ендодерми можуть відкладатися зерна крохмалю. Вони сприяють вертикальному положенню стебла, тобто створюють умови для розвитку в стеблі від'ємного геотропізму.

Ендодерма в стеблах порівняно з коренем розвинена слабо, особливо в наземних рослин. У водної рослинності вона розвинена краще. Її також можна виявити в стеблах злакових та деяких лілійних (холодок). Звідси видно, що первинна кора багатфункційна і тому вона не може носити ознак якоїсь однієї тканини, зручніше її називати комплексом паренхімних клітин з багатфункціональною основою. Це свідчить про значну пластичність та високу раціональність живої системи у максимальному використанні екологічних факторів. За первинною корою розташований осьовий або центральний циліндр (стебла). Як епідерма, первинна кора, так і осьовий циліндр формується за рахунок меристем апекса.

До складу осьового циліндра входить основна паренхіма і провідні тканини. Зовнішній шар клітин стебла називають перициклом. Він межує з ендодермою і представлений кількома шарами клітин (у корені одним). За своєю функцією це меристема. З її клітин можуть утворюватися первинні

(періциклічні) луб'яні волокна (у льону, конопель), твірна тканина – фелоген, молочні судини (у макових, дзвоникових та ін.), елементи флоєми – у пасльонових.

У паренхімі осьового циліндра розташована первинна провідна система – флоєма 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 екзархно (в доцентровому напрямку) закладається первинна флоєма, пізніше ендархно (у відцентрованому напрямку) формується первинна ксилема. Провідні елементи, які відклались першими слабо розвинені. Їх називають протоксилемою і протофлоємою. Пізніше вони замінюються більш досконалими елементами і становлять метаксилему і метафлоєму. Первинна провідна система стебла, яка формується з прокамбію, – закритого типу. З появою камбію, як вторинної меристеми, у первинній ксилемі і флоємі відбуваються вторинні зміни, внаслідок нарощування вторинних елементів провідної системи.

Прокамбій, який закладається у примордіальній зоні, продукує первинну ксилему і первинну флоєму у двох напрямках – вгору до листків акропетально і вниз до стебла базипетально. Т. ч. провідна система листків і стебла буде з'єднана в єдину провідну систему. До осьового циліндра вона проходить через стеблові вузли. Якщо флоєма 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 стеблах до стели пучки проходять не порушуючи її цілісності. Одночасно при суцільному закладенні прокамбію, а отже і провідної системи суцільним кільцем листові пучки (сліди) роблять у ньому прорив, 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 скількома провідними

пучками, то формуються типи зв'язків між листовими пучками і лакунами: двопучковий однолакунний, трипучковий однолакунний, трипучковий трилакунний, багатопучковий, багатолакунний та ін. типи. Внутрішню частину стебла займає серцевина, основою якої є великі паренхімні клітини. У клітинах серцевини можуть відкладатись 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 розташовані пухко, утворюючи великі міжклітинні прошарки, які часто заповнюються повітрям.

Клітини серцевини можуть функціонувати десятки років, особливо на її периферії. Цю зону називають перимодулярною.

У багатьох рослин (в соломині злакових, в стеблах зонтичних, айстрових та інших) серцевина руйнується. Руйнування зумовлюється різницею в більш інтенсивному рості міжвузлів і менш активним і менш активним ростом клітин серцевини. Зустрічаються стебла, в яких серцевина не має чітко виражених контурів і може утримувати судинно-волоконні пучки, як наприклад у пасльонових, дзвоникових та ін.

### **6.3. 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 рослин з родини лілійних. Завдяки камбію стебло набуває вторинної структури.

Походження 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 трьох типів анатомічної будови стебла.

Перший тип зустрічається у мильнянки, підмаренника, іпомеї. Тут до центру осі стебла камбій відкладає елементи вторинної ксилеми суцільним кільцем, а в протилежний бік – суцільні комплекси клітин флоєми.

Другим типам 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.

Третій тип вторинних змін характеризується пучковою будовою провідної системи з міжпучковою склеренхімою або здерев'янілою паренхімою. Виявлений він у хрону, 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 варіанту можна звести теж до трьох типів.

У першому типі вторинна провідна система нагадує форму пучків. Тут розвивається пучковий і міжпучковий камбій. Такий тип будови 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. Між пучковий камбій відкидає не лише паренхіму, а й нові провідні пучки у серцевинних променях, що спричинює суцільну будову стебла.

Досить своєрідною групою дводольних є деякі трав'янисті рослини з родини жовтецевих, а також представники рослин ефемерів. У стеблах цих рослин не утворюються камбіального кільця (третій тип будови стебла). Камбій, який з'явився у

пучках, діє не довго внаслідок чого судинно-волокнисті пучки хоч і називають відкритими, але вони вторинного приросту не мають. Активність камбію у рослин різних систематичних груп неоднакова. У дерев'янистих багаторічних рослин камбіальна діяльність проявляється сильніше порівняно з трав'янистими формами. Весь процес функціонування камбію зводиться до утворення постійних тканин вторинного походження.

Лінійні виміри клітин камбію дводольних 150-160мкм., інколи досягають довжини 500мкм. (у деяких хвойних). Ці клітини розташовані в один шар.

Клітини камбію довгий час діляться і завжди відкладають клітини вторинної ксилеми до осі органа, а елементи вторинної флоєми — до периферії. Однак, після першого поділу утворені молоді клітини ще можуть ділитися багато разів, утворюючи так звану камбіальну зону, а після цього вони диференціюються на елементи постійних тканин вторинного походження.

У камбіальній зоні можна виділити дві групи клітин: одні – веретеноподібні, другі – округлі, які нагадують клітини паренхіми. При диференціації їх з клітин веретеноподібної форми утворюються прозенхімні гістологічні структури. Вони дають початок вторинній ксилемі та флоємі. З округлих паренхімоподібних твірних клітин другої групи формуються вторинні сердцевинні промені.

#### **6.4. Анатомічна будова стебла дводольних трав'янистих рослин.**

За своєю природою дводольні трав'янисті рослини бувають одно –, дво– та багаторічні. Однак в багаторічних рослин у помірній зоні надземні стебла (у більшості видів) живуть один сезон. Підземна ж частина їх багаторічна (конюшина, люцерна, буркун, тощо). Тому у стеблах дводольних трав'янистих рослин не утворюються 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 опале листя, сніговий покрив.

Щоб краще уявити анатомічну структуру цієї групи рослин, доцільно розглянути кілька їх представників.

### Соняшник

Стебло вкрите епідермою з багатоклітинними волосками. Епідерму підстеляє механічна тканина – коленхіма, яка виконує не лише механічну функцію, а й виступає в ролі хлоренхіми, оскільки в її клітинах розвиваються хлоропласти. За коленхімою розташована решта первинної кори (решта тому, що коленхіма формується за її рахунок). Нижню межу первинної кори становлять клітини крохмаленосної піхви.

Осьовий циліндр розпочинається перициклом, 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 серцевинних променів. Тобто відповідні клітини міжпучкової паренхіми набувають меристематичного характеру. У процесі розвитку, незабаром утворюється суцільне камбіальне кільце.

За рахунок міжпучкового камбію відкладається паренхіма вторинного походження і додаткові провідні пучки. Пізніше у нижній частині стебла великі і малі судинно-волокнисті пучки зливаються. Внаслідок чого утворюється майже суцільний шар вторинної ксилеми (деревини), загострені виступи якої спрямовані в бік серцевини і вторинної флоеми. Утворенню спільного масиву провідної системи сприяють також листкові сліди. Вони в основі стебла зливаються, утворюючи синтетичні судинно-волокнисті пучки. Тому нижня частина стебла має дерев'янисту будову. Верхня частина його залишається трав'янистою, оскільки там ще не зливаються листкові сліди і малі судинно-волокнисті пучки не об'єднуються з великими судинно-волокнистими пучками.

### Льон

Характерною особливістю анатомічної будови стебла льону є те, що в льону провідна система не пучкової будови, а представлена майже суцільним масивом вторинної ксилеми і

вторинної флоєми. Зовні стебло вкрите епідермою з добре розвиненою кутикулою (вона жовтуватого забарвлення). Первинна кора слабо розвинена, але може фотосинтезувати. Внутрішню частину первинної кори, як і в соняшника, становить ендодерма. Глибше первинної кори групами розташовані луб'яні волокна. Формуються вони за рахунок клітин перициклу, їх називають елементарними волокнами (довжина їх у льону 30-50мм. і більше). Це найцінніші волокна, вони не лише міцні, а й еластичні. Заради цих волокон льон і культивують.

За перициклом знаходяться залишки первинної флоєми. Вторинна флоєма розташована суцільно. Камбій в стеблах льону відкладається значно більше елементів вторинної ксилеми. Тому на поперечному зрізі вона виділяється великим масивом. В основі її виділяють клітини первинної ксилеми, вони прилягають до перимодулярної зони серцевини. Серцевина складається з великих паренхімних клітин, де можуть відкладатися запасні поживні речовини.

#### Жовтець повзучий

Він має повзучі стебла, вгору вони не піднімаються внаслідок відсутності механічної тканини. В стеблі досить розвинена аеренхіма за рахунок міжклітинників первинної кори. Первинна кора виступає в ролі аеренхіми і хлоренхіми. Зовні стебло вкриває епідерма. Анатомічна будова стебла у жовтецю має лише первинну структуру. Міжпучкового камбію немає, а пучковий майже не утворює вторинних гістологічних елементів. Т.Ч. структура стебла у жовтецю досить спрощена. Це свідчить про високу ефективну раціональність у використанні енергетичного потенціалу, а звідси й про високу пристосованість до умов зростання, тобто до виживання і збереження свого виду.

### **6.5. Анатомічна структура стебла дерев'янистих рослин.**

Характерною особливістю дерев'янистих рослин є те, що 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 флоема, первинні і вторинні серцевинні промені, камбій. Глибше від 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 доцільно розглянути будову стебла сосни, як представника хвойних і липи (з квіткових рослин).

#### Анатомічна будова стебла сосни

У сосни звичайної (*Pinus silvestris*) на поперечному зрізі стебла виділяється ряд тканин. Найбільш розвинена тут вторинна ксилема з вираженими річними кільцями. За нею вбік до периферії розташований камбій, потім вторинна флоема і первинна кора. На початку розвитку рослини стебло сосни вирите епідермою, пізніше – перидермою, а потім – лускатою багаторічною кіркою.

Формування провідних гістологічних елементів, як і інших тканин, розпочинається в точці росту. Спочатку в прокаміальних тяжах формуються судинно-волокнисті пучки, а потім виникає суцільне камбіальне кільце. Поява і діяльність камбію зумовлює реконструкцію стели. Замість пучкової будови утворюється суцільна вторинна ксилема з невеликими прошарками основної тканини і вторинна флоема з більш розвинутою основною паренхімою.

Під час вторинного приросту з первинних тканин залишається лише ксилема, яка невеликій кількості знаходиться біля серцевини. Одночасно первинна флоема повністю облітерується (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 не- однакові. Одні з них, які утворилися в найбільш сприятливих умовах, тобто на весні в ранньо-літній період, мають тонкостінні клітини з великими просвітами. У деревині, утвореній камбієм пізніше, в кінці літа і восени, трахеїди

розростаються не значно і тому просвіти в них малі, клітинні стінки потовщенні з малочисельними вузькими порами.

Залежно від умов розвитку трахеїд функціональність в них різна. Весняні і літні трахеїди виконують провідну функцію, трахеїди ж пізнішої деревини (волокнисті трахеїди) виступають головним чином в ролі механічних елементів. Тому трахеїди діляться на дві групи: судинні і волокнисті.

Крім трахеїд, у деревині утворюються паренхімні клітини, з яких формуються серцевинні промені.

Серед тканин у деревині сосни ще утворюються смоляні ходи. Вони пронизують деревину 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.

#### Анатомічна будова стебла липи та інших дерев'янистих рослин

У процесі формування стебла дерев'янистих рослин, наприклад липи (*Tilia cordata*) на перших порах розвитку воно має первинну будову. Зовні стебло вкрите епідермою, під нею розташована багатошарова коленхіма, яка утворюється в первинній корі. Решта клітин первинної кори представлена паренхімними клітинами з розвиненими хлорофіловими зернами.

Провідна система (первинна ксилема і флоема) в стеблах більшості дерев'янистих рослин пучкової будови, але в липи вона суцільна.

Вторинні зміни в стеблі липи розпочинаються перший рік життя рослини з появою камбію. Найбільш розвинена тут вторинна ксилема з чітко вираженими кільцями річного приросту, як і в сосни. За кількістю утворених кілець можна обчислити не лише вік дерева, а й побачити, наскільки були сприятливі умови росту й розвитку в цей рік. Якщо кільце широке, то рослина достатньою мірою була забезпечена життєвими факторами. І навпаки, за несприятливих умов річні кільця вузькі. Однак не завжди кожне кільце відповідає одному року. Бувають випадки, коли річні кільця

подвоюються або зовсім випадають. Наприклад, при двократному зеленінні крони (внаслідок об'їдання листя шкідниками) за один рік утворюються 2 кільця.

Велика нестача поживних речовин або сильні посухи можуть призвести до випадання річного кільця.

До складу дерев'янистої частини стебла входить цілий ряд гістологічних елементів. Провідну систему деревини липи становлять трахеї і трахеїди.

У міру росту рослини і виникнення нових судин або трахеїд старіші провідні елементи (особливо судини) закупорюються тилами (від гр.*tilis* – мішок) і перестають функціонувати. Тили формуються за рахунок клітин паренхіми деревини, їх галужень (відрогів).

З віком перестають функціонувати не лише провідні елементи як провідні системи, а й відмирають живі паренхімні клітини ксилеми, насамперед клітини поздовжньої паренхіми і замінні волокна. Відмирання живих клітин ксилемного комплексу зумовлюються здерев'яніння клітинних оболонок та просочуванням їх відповідними консервуючими речовинами. Оскільки ксилема наростає від периферії до центра осі органа, то внутрішні клітини синтезуються і ущільнюються. 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 ядра речовина забарвлюється у різні кольори, що має велике значення для меблевої промисловості.

У більшості рослин ядра речовина має високу твердість. Однак, є рослини, в яких стара деревина з віком стає м'якшою і пухкою (у вербових), тому вона швидко руйнується грибами. У липи стебло часом стає дуплистим.

Механічна тканина деревини складається з веретеноподібних товстостінних клітин, які називають волокнами деревини або лібриформом. Клітини лібриформу в функціональному стані мертві.

З живих елементів в ксилемі є паренхіма деревини, серцевинні промені та замінюючі волокна. Для останніх характерним є те, що вони складаються з нерозділених поперечними перегородками волокон. За функцією вони

нагадують паренхіму деревини. Крім липи вони зустрічаються в берези і верби.

З участю серцевинних променів відбувається обмін речовин між ксилемою і флоемою. За походженням вони бувають первинні і вторинні. Починаються від серцевини і поширюються у напрямку до флоеми, розділяючи первинну флоему на трапецеподібні масиви. У флоемній зоні вони розширюються, нагадуючи лійкоподібну форму. Вторинні ж серцевинні промені закладаються у вторинній ксилемі і закінчуються у комплексах вторинної флоеми. Луб як вторинна провідна тканина формується у периферійній частині органа. Кількість гістологічних елементів лубу набагато менша порівняно з деревиною. Луб – це комплексна тканина, до якої включаються провідні елементи, запасуюча тканина, система механічних клітин і вмістилища виділень. Тканини лубу не однорідні і їх умовно ділять на м'який і твердий луб. До м'якого лубу належать ситовидні трубки, супровідні клітини, тонкостінні клітини паренхіми (в деяких рослин молочники і смоляні ходи). Твердий луб складається з луб'яних волокон і кам'янистих клітин.

Ситовидні трубки становлять незначну частину лубу. Тривалість життя ситовидних трубок 2-3 роки, інколи вони раніше закупаються мозолистим тілом.

Луб'яна паренхіма за своєю функцією нагадує запасну тканину, в якій накопичується крохмаль. Крім крохмалю на стінках клітин відкладається геміцелюлоза. На весні органічні сполуки гідролізуються з подальшим витрачанням їх на фізіологічні процеси.

Вмістилище виділень, що утворюються в лубі, характерні для багатьох дерев'янистих дводольних рослин. Продуктами виділення можуть бути оксалат кальцію кристалічний пісок, дубильні речовини, деякі глікозиди, тощо. До системи виділень належать молочні судини, які формуються за рахунок клітин лубу. (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 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 рослин з'являється на зміну епідерми.

Покривна тканина – кірка формується внаслідок діяльності кількох фелогенів. Перший фелоген може закладатися за рахунок клітин первинної кори, перициклу, первинної флоєми і навіть епідерми. Другий корковий камбій закладається нижче першої перидерми, третій – глибше другого перидермального шару, четвертий – ще глибше і так далі. Тканини, розташовані над останньою перидермою ізолюються її корковим шаром і відмирають.

### **6.6. Будова стебла однодольних рослин**

Стебла однодольних рослин (злаків, осок лілійних та інших рослин) за своєю внутрішньою будовою докорінно відрізняється від будови стебел дводольних. В стеблах однодольних, за винятком деяких рослин, немає камбію, судинно-волокнисті пучки закриті. Провідні пучки розташовані не по колу, як у дводольних і хвойних рослин, а по всій основній паренхіми.

За анатомічною будовою виділяють 2 типи стебел – з вираженою і невираженою первинною корою. Перший тип стебла формується у лілійних, півникових, амарилісових. Для прикладу, у стебла холодка (*Asparagus*) первинна кора розташована під одношаровою епідермою і поширюється до багатоядерної склеренхіми (механічних волокон перициклічного походження). У клітинах первинної кори розвиваються хлоропласти, тому вона виступає в ролі хлоренхіми. Перециклічні волокна є верхньою межею осевого циліндра, який виповнений основною паренхімою, де розташовані закриті судинно-волоконисті пучки. Другий тип анатомічної структури стебла формуються у злакових, первинна кора в яких не виражена, але вона присутня. Він характерний для кукурудзи, жита, пшениці та інших представників цієї родини. Прикладом може бути анатомічна будова стебла кукурудзи. Зовні стебло вкрите первинною покривною тканиною – епідермою, з кутикулою і невеликою кількістю продохів. Безпосередньо під епідермальним шаром клітин розташована склеренхіма, яка виконує важливу механічну функцію, її клітини рівномірно потовщені. Склеренхіма утворюється за рахунок первинної кори. Під первинною корою знаходиться осевий циліндр – основна маса стебла. Він представлений пухкою і тонкостінною паренхімою. У молодому віці ця паренхіма виповнена солодким клітинним соком. Протягом життя рослини запасні поживні речовини паренхіми стебла витрачаються на формування зерна та інших фізіологічні процеси, клітини поступово відмирають і заповнюються повітрям, вся тканина стає білою і м'якою.

Провідні пучки в стеблі кукурудзи розташовані в паренхімі осевого циліндра не по колу, а розкладні по паренхімі (але не хаотично). Така розкиданість судинно-волоконистих 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 досягти 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. Т.ч. у кукурудзи, як і в інших однодольних, система судинно-волокнистих пучків пальмового типу. А в дводольних рослин пучки в осьовому циліндрі проходять паралельно один одному і в основі роздвоюються, приєднуючись до сусідніх пучків.

СВП кукурудзи складається з цілого ряду гістоелементів. Навколо пучка розташована склеренхімна піхва яка нагадує суцільну трубку і виконує захисну функцію, застерігаючи від стикання з сусідніми тканинами.

Флоема пучка у злакових має мало паренхіми і представлена в основному лише ситовидними трубками з супровідними клітинами.

У ксилемі чітко видно чотири трахеї, з яких дві великі (на поперечному розрізі вони мають овальну або округлу форму з крапчастим потовщенням) і дві менші. Під кільчастою судиною є порожнина. Вона утворилася на місці формування протофлоєми і протоксилеми, які зруйнувалися одночасно з дрібноклітинною паренхімою, що їх оточувала.

Розташування судинноволокнистих пучків по колу, як відомо, властиве лише дводольним рослинам. Однак такий порядок спостерігається і в деяких однодольних – жита, комишу укорінливого та ін.

Наростання стебла без вторинного потовщення відбувається лише за рахунок апікальних чи інтеркалярних меристем. Ці меристеми утворюють лише частину первинного тіла рослини. Основна маса стебла формуються за рахунок меристем первинного потовщення, яка розташована у примордіальній зоні клітин меристематичного шару відразу диференціюються на основну паренхіму і прокамбіальні тяжі, які знаходяться в цій самій паренхімі. Пізніше з прокамбію утворюються закриті провідні пучки. Утворення і розтягування клітин меристем сприяє розростанню міжвузлів. Потім стебло потовщується завдяки розростанню клітин

основної паренхіми. Отже, ростові процеси в стеблі однодольних зумовлюються за рахунок кільця потовщення первинної меристеми.

Вторинне потовщення стебла однодольних відбувається за рахунок збільшення об'єму клітин (за рахунок їх росту). Однак, в деяких рослин воно може відбуватися ще й іншим шляхом. У драцен, юк і алоє з родини лілійних поряд з ростом клітин формується ще й меристемичне кільце вторинного приросту. Клітини кільця зазнають поділу і поновлюють новоутвореними клітинами паренхіму стебла, а також формують закриті С В П. У великих стеблах, як у драцен за рахунок меристематичних клітин потовщення утворюють тканину, подібну до перидерми, а пізніше за рахунок відкладення нових шарів корка формується тканина, яка за функціями нагадує кірку.

Зважаючи на деякі зміни, які вносить меристематичне кільце потовщення у внутрішню будову стебла, його анатомічна структура залишається характерною для однодольних рослин.

### **6.7. Особливості анатомічної будови видозмінених стебел - кореневищ, бульби.**

Розширення функціональності органів пов'язане з пристосуванням рослин до відповідних умов зростання. Така спеціалізація спостерігається як у насінних так і в спорових рослин.

#### Кореневище

Назва кореневище походить від того, що воно подібне до кореня, але іншого походження, за своєю природою це пагін. У кореневищі, як вегетативному органі, відкладаються запасні речовини. Вони формуються у багатьох рослин – у пирію, хвоща, орляка, купини, конвалії і ін. рослин. Для прикладу доцільно розглянути кореневище конвалії. Зовні кореневище вкрите епідермою, нижче розташована первинна кора з численними рядами великих паренхімних клітин. Внутрішню частину первинної кори становить добре виражена двошарова ендодерма. Клітини ендодерми підковоподібно потовщені. Провідні пучки – концентричні, замкнуті, розташовані по

всьому осьовому циліндру. У пучках флоема займає центральне положення, зовні її оточує ксилема. Функцію запасної тканини в основному виконує паренхіма первинної кори.

### Бульба

Для бульби характерне потовщення стеблової частини пагона, тобто вона стеблового походження. Бульби можуть формуватися як на головній осі стебла (у капусти кольрабі), так і на бічних відгалуженнях – столонах, наприклад у картоплі. Утворення бульб характерне для покритонасінних, іноді воно зустрічається у голонасінних (цикадових). Бульби, як і кореневища, служать для вегетативного розмноження. Одночасно вони є запасуючими органами.

Анатомічна структура бульб залежить від виду рослин. Так, у картоплі бульба укрита перидермою з сочевичками, яка заміщає епідерму. Нижче перидерми розташований потужний шар паренхіми. Паренхіма має різне походження. Невелика її частина сформувалась за рахунок первинної кори, а більша – має перичиклічне і прокамбіальне походження. У формуванні цього паренхімного комплексу бере участь також міжпучковий камбій. У центральній частині бульби міститься крупноклітинна паренхіма серцевини. Клітини паренхімної тканини вповнені крохмальними зернами.

В осьовому циліндрі бульби діє пучковий і міжпучковий камбій. За рахунок пучкового камбію утворюються невеликі провідні пучки, які розташовані між паренхімою, утвореною прокамбієм і короною частиною. Більш активний тут міжпучковий камбій, що відкладає паренхімні клітини. Провідні пучки біколотеральні, відкриті. У паренхімі бульб, як запасний продукт відкладається крохмаль у вигляді ексцентричних зерен.

До категорії бульб відносяться потовщені підземні пагони у топінамбуру, бульбоподібні потовщення у ранника вузлуватого, розрослі підсім'ядольні коліна у редьки, ріпи та багато інших рослин.

Інтерес викликає капуста кольрабі, у якої бульбою є вкорочена частина епикотильної (надсім'ядольної) частини стебла і нижніх міжвузлів з розеточними листками. Над

розеткою формується звичайне стебло без потовщення з спіралью розташованими листками.

### **6.8. 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 таке інше. Такі екологічні умови не сприяють розвитку механічних тканин у таких рослин. З покривних тканин є лише епідерма. В епідермі слабо розвинений продишовий 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 своїм тілом, тому вони мають спрощену провідну систему. У ксилемі мало провідних елементів і флоема розвинена теж слабо. Інколи судин взагалі немає.

Анатомічна структура стебла заміняється на первинні будові. Камбій, хоч і закладається, але вторинних тканин майже не утворює.

### **6.9. Будова стебел сукулентів та ліан.**

Сукуленти (від лат. *suculentus* – соковитий). До цієї групи належать рослини з розвинутою водозапасаючою тканиною. Сюди належать як представники дикої флори – мексиканські кактуси, африканські молочаї, так і рослини кімнатної культури – кактуси, опунції, алое.

Стебло сукулента пристосоване до утримання великої кількості води. Вода запасється в тонкостінній моногенній паренхіми. Провідні пучки розвинені слабо. Зовні водонесна паренхіма вирита епідермою і хлоренхімою. Механічну функцію виконують гістологічні елементи всіх тканин, розташовані рядами у поздовжньому і поперечному напрямках.

На увагу заслуговує анатомія стебла поташника каспійського. У нього стебло зрослося редукованими листками і на поперечному зрізі має таку будову стебло – листок вирите епідермісом з кутикулою, нижче розташований потужний шар водозапасаючої паренхіми, під нею міститься корола паренхіма і осьовий циліндр, куди входить перицикл, механічні волокна провідні системи і серцевина.

До складу клітинного соку водоутримуючої паренхіми входять розчини цукрів органічних кислот. Завдяки розчинам і ослизненню клітинного знижується водовіддача за межі рослини.

### Ліани

Ліани (від франц. *lianes* – зв’язувати) бувають дерев’янисті та трав’янисті. Стебла ліан гнучкі, тонкі, швидкорослі, з довгими міжвузлями. У пальм, наприклад, стебло тонке, з сильно розвиненою механічною тканиною, довжина якого може досягати 300м. (південноазіатські ротанги).

Особливістю анатомічної будови стебла дерев’янистих ліан є те, що у них камбій при вторинному потовщенні стебла не формує суцільного масиву ксилеми, як у дводольних, а утворює пучки. Між пучками відкладається паренхіма. Т.ч. деревина розділена паренхімою на радіальні ділянки, що забезпечує високу гнучкість стебел, які обвиваються біля підпор. До ліаноподібних трав’янистих рослин відносяться хміль, квасоля витка, деякі пасльонові.

### **6.10. Будова стели та еволюційні шляхи її ровитку.**

Стель (від гр. *stela* – стовп) – осьова частина стебла і кореня. У корені стель не зазнала значних змін і подібна в усіх вищих рослин відповідних систематичних груп. Одночасно стель стебла значно видозмінилася, тому за її конструкцією можна простежити етапи еволюції як самої стели так і організму. Розвитку стели було присвячено ряд наукових праць фон Моля, де Барі, Сакса та інших ботаніків, які вивчали питання провідної системи. Однак не було висвітлено структурні типи та еволюцію стели, як анатомічна її будова погоджується з історичним розвитком вищих рослин.

Першим структуру і типи стели показав французький ботанік Ван-Тігем (1839-1914). На базі вивчення анатомічної будови стели та її ускладнення він створив стелярну теорію. До цієї теорії причетний також Едвард Джефрі (1867-1952). Він не лише підтверджував, а й на основі досліджень далі розвинув її з позицій еволюційного процесу.

Під назвою стели 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 стел.

Гапlostель (від гр. haplos – простий) (протостель) (від гр. protos – перший) – найпростіший вид стели, у якій суцільний масив ксилеми в центрі, а по периферії її оточує флоема. Такий тип стели характерний для риніофітів. У рослин сучасної флори зустрічаються у папоротей.

Наступні типи стели формувалися з гапlostели. Ускладнення в будові стели були зумовлені збільшенням розмірів тіла рослин, розгалуженням стебла, появою листків.

Еволюційний процес розвитку стели був спрямований у бік паренхімізації органа. Т. ч. на шляху природного добору ускладнювалась форма стели, утворювалась актиностель. У ній ксилема сформувалась у вигляді зірки, між променями якої знаходилась флоема (у *Asteroxylon*). В процесі подальшого ускладнення стели з'являється плектостель, яка нагадує будову губчастої ксилеми, перемежованої з флоемою. Такий тип стели у плаунів.

Другий шлях еволюції стели є її віталізація (від лат. *Vitalis* – життєвий) (оживлення), тобто в середині ксилеми формуються живі паренхімні клітини, ксилема не лише зовні а й з середини оточується живою тканиною, що забезпечує більш повне функціонування її провідних елементів. У процесі віталізації сформувались такі типи стели:

Сифоностель - характеризується тим, що в ній ксилема і флоема розташовані кільцями, а центральна частина виповнена паренхімою.

Диктіостель (від гр. *diktyou* – сітка, *stela* – стовп). Утворилася з сифоностелі шляхом розриву трубки з утворенням меристелей (від гр. *meristos* – подільний, частина) – окремих концентричних судинно-волокнистих пучків, розділених серцевинними променями. У цієї стели кожна діляночка її нагадує будову протостели.

Більш досконалою формою стелі є еустель, в якій флоемне кільце роз'єдане паренхімними клітинами з утворенням

колатеральних пучків, які розташовані по колу. Вона властива голонасінним і добре розвинена у дводольних.

Вершиною еволюційного процесу є атактостела з найвищою паренхімізацією осьового циліндра. Тут пучки розділені і розташовані по паренхімі безладно. Атактостела характерна для злакових.

### **6.11. Система пагонів**

Внаслідок розвитку бруньок пагона (верхівкових, бічних, або пазушних, а інколи і додаткових) формується певна система пагонів. Це залежить від сформованості бруньок. Так, бруньки збагачення проростають в нові пагони тоді, коли рослина перебуває в стані активної вегетації (навесні або влітку). У таких бруньок немає періоду спокою (у квасолі, помідора, винограду та інших рослин).

Для дерев'янистої рослинності характерним є те, що в них бруньки знаходяться деякий час у стані спокою – протягом року або кількох років, навіть десятиліттями і більше.

Після періоду спокою з сплячих бруньок розвиваються нові пагони. Однак, період їх не активності (прихованості) залежить не лише від природи рослини. Значною мірою на них впливають деякі фактори (механічне пошкодження рослинного організму, старіння, зміна життєвих факторів та інших причин).

Формування бічних пагонів та розташування їх є проявом організму до максимального використання природних факторів і на цій основі збереження виду. Рослини галузяться по-різному.

Бічні бруньки закладаються в пазухах кожного листка, але розвиваються вони здебільшого не всі. Пробуджується до вегетації стільки, скільки потрібно їх для підтримання вегетативного життя організму.

У тропічних рослин таких, як пальми, деревовидні папороті, саговники, агави, драцени, динне дерево та інші рослини, скелетні осі формуються в основну за рахунок верхівкової бруньки. Інколи бічні осі в цих рослинних формах закладаються і за рахунок кількох бічних бруньок. Однак, для компенсації нерозвинених бічних пагонів у цих рослин

розвиваються великі листки на верхівці стовбура, формуючи своєрідну листову крону. 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. Зазначену групу рослин відносять до не галузистих і слабо-галузистих. Вони не можуть розростатися в просторі і не відновлюють свій ріст у разі пошкодження. Серед трав'янистих рослин зустрічаються не галузисті рослини. Сюди належать лілійні, злаки. Головні стебла закінчуються квіткою або суцвіттям. Одночасно вони галузяться не в верхній частині стебла, а при його основі. У загущених посівах соняшник не галузиться, стебло закінчується суцвіттям-кошиком. Якщо збільшити площу живлення понад 70x70 см., то стебло галузиться, утворює кілька бічних пагонів з малими кошиками. У кукурудзи стебло теж має бічні розгалуження – початки.

До групи не галузистих і слабо-галузистих 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. Такі рослини відносяться до галузистих і дуже галузистих. За несприятливих умов, при різкому перепаді температур і зміни пір року, частина бруньок і пагонів може гинути. Крім того, густа крона захищає рослину від негативних факторів.

Залежно від того в якій частині материнських осей найбільш розвинені бічні гілки, розрізняють такі форми галушення: акротонне (від гр. akros – верхівка), мезотонне (від гр. meso – середина) і 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 галушення можна спостерігати в лісних масивах дібров, соснових та ялинових лісах тощо. До того ж якщо наприклад, дуб, береза та інші дерева зростають на відкритих

місяцях, то в них галуження буде мезотонним. На материнському пагоні цих рослин подовжені пагони формуються в середній частині крони. Базитонне галуження характерне тим, що активний ріст бічних відгалужень відбувається в основі головного стебла. Воно характерне для кущів, кущиків, напівкущів, напівкущиків. Однак більш своєрідне базитонне галуження властиве пухкокущовим злакам – тимофіївці, костриці, грястиці, а також культурним рослинам – житу, пшениці, ячменю та іншим злакам. У них бічні пагони формуються в підземній частині материнської рослинності, утворюючи зону кущіння. Причому кожен дочірній пагін в свою чергу куститься. За рахунок одного материнського пагона може утворюватись багато пагонів (у жита – до 50, а в житняка понад 600).

### **6.12. Положення пагонів у просторі**

Щодо геотропізму пагони бувають анізотропними, ортотропними і плагіотропними.

Ортотропні пагони – це пагони від’ємного геотропізму. Вони завжди ростуть в гору.

Якщо материнський пагін галузиться і гілки ростуть в боки – горизонтально від центрального стебла, то це будуть плагіотропні пагони. На них діє сила земного тяжіння.

У деяких рослин, наприклад сосни волосистої, спочатку пагони ростуть горизонтально, потім верхівки їх піднімаються вгору, тобто міняють напрям росту. Такі форми пагонів називають анізотропними.

### **6.13. Формування крони**

Крона формується за рахунок системи пагонів. Крону мають лише дерева. Форма крони залежить від кута, який утворюється між стовбурами і бічними гілками.

За формою крони бувають різними. У липи, граба, бука, ялини, крона густа; Сосна, береза, рабінія, мають ажурну крону; У клена – округла. Пірамідальна форма характерна для родини кипарисових – кипарису, туї, та тополі пірамідальної. Інколи верхівки бічних гілок мають видовжені тонкі міжвузля,

внаслідок чого гілки звисають донизу, утворюючи плакучі форми крон – (береза, верба вавілонська та інші.)

Бічні пагони деяких дерев та кущів стеляться на поверхні ґрунту, утворюючи сланкі форми. До них належать сосна гірська, сланкі ялівці тощо. Виділяється також шпалерна форма рослин – полярні верби.

Плагіотропічні сланкі пагони дерев'янистих рослин при достатній вологості ґрунту можуть утворювати додаткові корені, якими рослина фіксується в субстраті.

У плодовому і декоративному садівництві, крону формують штучно, обрізуючи дерева, надаючи їм відповідного вигляду. Однак, рослини обрізають в основному 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 формується і плагіотропні пагони. В свою чергу, плагіотропні пагони представлені двома групами – повзучими і сланкими.

Для повзучих пагонів характерне є те, що стелячись по землі, вони фіксуються в ґрунті за рахунок утворення додаткових коренів. До цієї групи належать конюшина повзуча, перстач повзучий, верболізя 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 містах зростання ростуть також під пологом лісу.

#### **6.14. Типи галуження**

За формою галуження досить різноманітні. Однак їх можна звести до двох основних типів – дихотомічне і бічне.

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.

Оскільки бічні осі закладаються в апікальній 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 акропетально, від верхівки до основи осі – базипетально.

Для нижчих характерне як дихотомічне галуження наприклад у диктіони, так і бічне – у сфацеларії.

Дихотомічне галуження вегетативних органів властиве і для вищих рослин. Однак, його вважають первинним і примітивним. Поява його є ознакою того, що вищі рослини походять від якихось предкових форм водоростей, для яких була характерна дихотомія. В наш час дихотомічне галуження мають печінкові мохи, папороті, пальмові та ін.

У рослинному світі зустрічається і перехідний тип галуження від дихотомічного до бічного, яке називається анізотомічним. В цьому випадку дві рівнозначні за походженням осі дихотомічного галуження розвиваються неоднаково – одна з них зупиняє ріст раніше і відхиляється вбік, а друга продовжує деякий час рости. Таке розгалуження властиве плаунам. У бічному галуженні, яке проявляється лише у вищих рослин, розрізняють 2 типи (системи) осей: моноподіальну ( від гр. monos – один, podos – нога) і симподіальну (від гр. sum – разом, podos – нога).

В моноподіальній системі кожна вісь є моноподієм, тобто наслідком діяльності однієї верхівкової меристеми. При моноподіальному галуженні головна вісь, не зупиняючи ріст в довжину нижче своєї точки росту у звичайній висхідній послідовності утворюють бічні гілки (осі), які розвинуті слабше головної і не переростають її.

Моноподіальне галуження зустрічається у деяких водоростей, більшості грибів, листяних мохів, хвощів у багатьох голонасінних рослин (ялини, сосни, модрина). Воно властиве і для деревних покритонасінних – дуба, бука, осики, вільхи тощо.

При симподіальному галуженні верхівкова меристема головної осі зупиняє ріст або відмирає, при цьому ріст

головної осі продовжує бічний пагін, що знаходиться найближче до верхівкової; згодом цей пагін також зупиняє ріст і починає рости найближчий до верхівки пагін наступного порядку. Симодіальне 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 дерев – вільхи, тополі ліщини, а також у трав'янистих рослин – пасльонових, жовтецевих, розових, бобових, широколистих та ін.

Моноподіальне і симподіальне галуження тісно пов'язані між собою. У філогенезі рослин різних родів та видів спостерігається перехід від моноподіального до симподіального галуження (а іноді і навпаки) багаторазово і незалежно одне від одного.

### **6.15. Метаморфози та спеціалізація пагонів.**

За походженням можна виділити два типи бульб – підземні (у картоплі, топінамбура) і надземні (у капусті кольрабі, епіфітних орхідей) потовщення підсім'ядольного коліна (гіпокотіле), як у ріпи, редиски та ін. 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.

### **6.16. Формування бульб, кореневища, цибулини.**

Особливості будови бульби, картоплі полягають втому що в ній метаморфози зазнала основа частина пагона внаслідок значної паренхіматизації первинної і вторинної кори та серцевини, де відкладаються запасні продукти – крохмаль, тоді як листки редукувалися і втратили свої функції. Формується бульба під час активного фотосинтезу, коли у рослин добре розвинена листкова поверхня. За таких умов синтезується

велика маса асимілянтів – крохмалю, який надходить до стolonів, що й призводить до роздування верхньої частини їх. Так, верхівки стolonів перетворюються на бульби. На бульбі розташовані вічка. Вічко має брівку – редукований листок, у пазусі якого закладається 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 проростають у сховищах і до часу садіння утворюють видовжені етіолозовані 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 на них утворилися товсті зелені паростки (6-7мм) з виразними кореневими горбочками.

Бульби багаті на крохмаль, тому вони є цінним продуктом харчування і кормом для тварин.

За формою бульби бувають округлі, видовжені, овальні. Забарвлення бульб біле, рожеве, світло-червоне, темно-червоне, темно-синє та ін. Забарвлення вічок здебільшого однакове із забарвленням шкірки, але є сорти, в яких забарвлення вічок інтенсивніше.

### Кореневище

Кореневищем називають багаторічний підземний пагін, який розвивається в ґрунті.

Існує 2 типи формування кореневищ. У медунки, копитняку, фіалки дивовижної кореневища формуються з надземних пагонів. Порядок їхнього розвитку такий: спочатку пагони розвиваються на поверхні ґрунту і мають зелені лускоподібні листки, тобто в онтогенезі проходять фотофільну фазу, потім листки опадають, а пагони за рахунок додаткових коренів, які розвиваються у вузлах надземної частини, втягуються в ґрунт. Отже, спочатку надземний пагін перетворюється на підземний, тобто на кореневище. Т. Ч. в індивідуальному розвитку такого пагона спостерігається справжнє перетворення органа (орган метаморфозується) як за

формою, так і за функціями. Іншим способом формується кореневища в купини. Тут пагін, з якого розвиватиметься кореневище, не проходить фотофільної фази і кореневища утворюється за рахунок проростаючого підземного пагона. Одночасно на пагоні закладається верхівкова брунька, яка росте вгору, виходить на поверхню ґрунту і розвивається в надземну частину його. Так само, як у купини, формуються кореневища у пирію повзучого, воронячого ока, конвалії та в деяких інших рослин.

Проте, що кореневище є видозміненим пагоном, свідчать такі ознаки. На кореневищі немає кореневого чохла і кореневих волосків, обов'язково є зачаткові листки у вигляді лусочок бурого або білого кольорів, інколи вони безбарвні. Лусочки рано опадають, на місці їх залишаються невеличкі рубці. У пазухах цих лусочок закладаються бруньки, з яких розвиваються підземні і наземні пагони. Додаткові корені на кореневищі утворюються з вузлів.

Велика життєвість кореневищ сприяє швидкому вегетативному розмноженню. Наприклад, у пирію з кожного відрізка його в 5-10мм утворюється нова рослина.

Росте кореневище за рахунок верхівкової бруньки, яка має конусоподібну форму для кращого просування в твердому субстраті. У таких рослин, як маренка, грушанка, кореневище під верхівкою брунькою згинається і цим згином, який вже має сформовані тканини, прокладає собі шлях у ґрунті.

Кореневища в субстраті розташовані вертикально, похило або горизонтально (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 наземна його частина щорічно відмирає.

### Цибулина

Цибулина – це видозмінений, укорочений пагін. Вони формуються у представників родин лілійних, амарилісових, півникових, цибулевих та інших рослин.

Цибулина складається із вкороченого і розширеного стебла (денця). У верхній частині його зароджується брунька, з

якої утворюються зелені листки. У нижній частині цибулини формується так звана п'ятка, звідки відходять додаткові корені у вигляді мичкуватої кореневої системи.

Цибулини бувають справжні та несправжні. Справжня цибулина має вкорочене стебло – денце, на якому містяться вегетативні та генеративні бруньки. Бруньки на ній розташовані біля основи лусок. Вони бувають відкритими і закритими. Відкриті луски мають потовщені основи листків, а закриті представлені видозміненими листками; вони вкривають бруньки і живлять їх. Справжня цибулина має багато закритих лусок. Справжню цибулину утворюють цибуля ріпчаста і часник. Несправжня цибулина характеризується тим, що в неї більше відкритих лусок, ніж у справжньої. Вона має потовщену основу несправжнього стебла яка формується за рахунок нижньої частини листків. Несправжню цибулину мають цибуля – порей, батун, слизун та ін. У часнику з пазушних бруньок розвиваються дочірні цибулини, які називають “зубками” або “дітками”, утворюючи складну цибулину.

Цілий ряд рослин формують надземні цибулини в суцвіттях (у часнику) або в пазухах надземних листків (у зубниці).

У деяких рослин від денця відростають кореневища з наступним утворенням на них нових цибулин. До таких рослин належать деякі сорти тюльпанів, декоративні 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 тою різницею, що у бульби редуковані листки, а бульбоцибулину вкривають відмерлі піхви колишніх живих фотосинтезуючих листків.

За характером покриву цибулин лусками виділяють плівчасті і лускоподібні цибулі. У плівчастої цибулі (ріпчастої) луски цілісні, а в лускоподібної цибулини вкривається невеличкими лусочками, розташованими таблитчасто – у лілій.

Усі види цибулі одно- та багаторічні рослини. Розмножується як вегетативно (цибулинами і зубками), так і насінням. Однак деякі види цибулі насіння не утворюють (часник).

Цибулинні рослини досить поширені на Землі. У світовій флорі нараховують понад 400 видів цибуль, на Україні – 43 види, серед них крім овочевих цибуль трапляються проліски, зірочки, цибуля гранчаста, цибуля ведмежа, рябчики, підсніжники. У кімнатах вирощують кринум. З декоративною метою - тюльпани, лілії і інші.

### **6.17. Кладодії, філокладії, колючки, вусики**

Кладодії (від гр. *klados* – гілка) – метаморфози стебла. Справжні листки на кладодіях редукуються і набирають форм лусок, волосків, або колючок. Вони характерні для опунцій. У них форми кладодіїв (плоскої форми) набувають як бічні розгалуження, так і основне стебло. Вся система розгалуження стебла виконує функцію листків, включаючи і осьовий пагін. Опунція в наших умовах є кімнатною рослиною, входить до видового складу шкільного куточка живої природи. У природних умовах опунції ростуть в Австралії і на узбережжі Середземного моря.

Філокладії (від гр. *phylon* – листок, *klados* – гілка) – видозмінене стебло з редукованими лисками у вигляді лусочок. З пазух редукованих листків виростають листкоподібні кладодії. За формою і функцією вони подібні до листків, тому їх називають філокладіями. Філокладії поряд з основною функцією виконують ще й функцію фотосинтезу. На філокладіях формуються квітки. Це ще раз підтверджує, що філокладії є метаморфозами стебла. Типовими представниками рослин з філокладіями є рускус колючий, який в нас росте як кімнатна рослина, а в природних умовах росте в Криму. До філокладійних рослин належать і холодки (спаржа). Росте він на луках. Листки у нього дрібні, лускоподібні (редуковані), гілочки – кладодії.

#### Колючки

Колючки виступають, як метаморфоза листків у барбарису, прилистків – у робінії, у вигляді емергенців – у

шипшини. Окремою групою метаморфозів у вигляді колючок є пагони. Широкого поширення вони набули у дводольних дерев'янистих рослин – лимона трилистого, глоду, гледичії, диких видів яблунь, груш та інших рослин. Колючки закладаються в пазухах листків (листки здебільшого не редукуються). Головна функція цих метаморфозів пов'язана зі зменшенням поверхні випаровування води, що показує належність даних форм до склерофітної рослинності. Якщо такі рослини в умови достатнього зволоження, то колючки можуть не розвиватися. Поряд з цими 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). 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 зміщуються з пазух і тому важко визначити їх походження.

## **6.18. Укорочені пагони**

Укорочені пагони розвиваються у тополі, яблуні, модрини. Їхня спеціалізація зводиться до більш рівномірного і густого облиствлення крони. У плодкових дерев вони несуть квітки і плоди (у груші, яблуні), такі пагони називають плодушками і плодухами. Сюди відносяться і розеточні форми рослин, до яких належать подорожники, кульбаба, примули, буряки, тощо.

## **6.19. Сукулентні форми**

Сукулентні форми метаморфозів представлені листовими і стебловими сукулентами, інколи сукулентними бруньками. Характерною особливістю їх є розвиток паренхімних тканин, в яких накопичується запас води і поживних речовин. До листових сукулентів належать багато представників товстолистих. У флорі України поширені

очитки, молодило, представники багатьох видів родини лілійних та ін. Як кімнатні рослини вирощують алое, агави, гастерії, опунції тощо.

Прикладом метаморфозів бруньок із сукулентних форм може бути качан капусти. Качан – це гігантська брунька, в якій потовщене стебло з розташованими на верхній його частині листками, що щільно налягають один на одного. Качан буває зовнішній – від кореневої шийки до нижнього листка і внутрішніми, розташований у листовій зоні качана.

У багатьох видів рослин сукулентною частиною пагона є стебло, а листки видозмінюються на колючки. Такі рослини називаються стебловими сукулентами. До них належать африканські молочаї і американські кактуси. Соковите стебло в них з великим запасом води сприяє виживанню рослини в екстремальних умовах.

### **6.20. Спеціалізовані пагони. Вуса.**

До спеціалізованих пагонів належать батоги і вуса (столони). Батогами називають повзучі надземні стебла з короткими міжвузлями, які є органами вегетативного розмноження. Поширюючись по поверхні землі, вони вкорінюються за рахунок додаткових кренів, що виходять з вузлів. У вузлах закладаються також бруньки майбутніх нових пагонів.

Після вкорінення пагона через деякий час міжвузля відмирає і нові рослини стають незалежними від материнської. Пагони – батоги формуються у конюшини повзучої, жовтецю повзучого, тощо.

Вуса – довгі і тонкі пагони з редукованими листками, цим вони і відрізняються від батогів. Вуса – народна назва. Наукова – наземні столони. Наземні столони можуть бути вкриті листками (у костяниці і зеленчука) і з редукованими листками – у суніць. Крім наземних стolonів виділяють ще й підземні – у картоплі. Різниця між наземними і підземними стolонами те, що перші у вузлах утворюють додаткові корені і бруньки, вони вкорінюються, другі – не вкорінюються, а закінчуються бульбою, яка і є органом вегетативного

розмноження. Після утворення бульби стolon, за рахунок якого вона утворилась, відмирає.

Каудекс (від лат. caudex – стовбур, пеньок) – підземний, рідше надземний, багаторічний орган, за природою пагін, формується у нижній частині його за рахунок камбію і поступово переходить до багаторічного кореня. Формуються вони в люпину багаторічного, конюшини гірської і інших рослин.

## Тема 7 Вегетативне розмноження рослин

Література:

М.І.Стеблянко, Д.К.Гончарова, Н.Г.Закорко, БОТАНІКА. Анатомія і морфологія рослин. К.: Вища школа. - С. 248-360;

П.М.Потульницький, Ю.О.Первова, Г.О.Сакало, БОТАНІКА.

Морфологія і анатомія рослин. К.:Вища школа.-1971.-С.234-319;

А.Е.Васильєв, Н.С.Воронин, А.Г.Еленевский и др., БОТАНИКА.

Морфология и анатомия растений. М.: Просвещение. - 1988. - С. 335-441;

Дод. Г.К. Солонец и др. Прививка плодовых деревьев, Минск, Ураджай. -1987.

### 7.1. Поняття про відтворення і розмноження рослин

Рослини здатні відтворювати собі подібних, що 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 час розмноження – це утворення потомства, що спричинює збільшення особин певного виду, яке не тільки підтримує існування виду, а і 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 нестатеві можуть розмножуватись деякі нижчі форми.

Нестатеве розмноження поділяють на вегетативне і власне нестатеве. Під вегетативним розмноженням розуміють розвиток нових рослин з різних звичайних вегетативних органів або їх видозмін – стебел, коренів, листків, бульб,

цибулин; в нижчих – частками тканин, 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 материнських рослин і лише після того з них розвиваються нові особини.

Крім, природного розмноження, що відбувається безпосередньо в фітоценозах, людина в своїй діяльності розробила і застосовує в господарській діяльності штучне вегетативне розмноження, хірургічно відділяючи від рослин ті частини, які здатні до подальшого розвитку і вирощення з них нових рослин, подібних до материнських.

При власне нестатевому розмноженні на материнській рослині утворюються спеціальні клітини, або значно рідше невеликі групи клітин, які називають спорами. Дозрілі спори відокремлюються від материнської рослини, у більшості рослин розносять вітром, водою, тваринами. У нижчих водних рослин (водоростей) вони оснащені джгутиками, активно рухаються. Це зооспори. Потрапивши у сприятливі умови, кожна з них розвивається в нову рослину.

Статеве розмноження полягає в тому що воно здійснюється шляхом злиття двох статевих клітин – гамет. При цьому відбувається об'єднання цитоплазми та ядер. Гамети різної статі можуть утворюватися як одним (однодомні), так і різними організмами (двodomні). Внаслідок злиття утворюється одна клітина – зигота (від гр. *sigotos* - з'єднані разом), з якої розвивається новий організм.

## **7.2. Природне вегетативне розмноження.**

Природне вегетативне розмноження властиве всім групам рослин. Найпростішою формою є поділ клітини на дві. Так розмножуються одноклітинні і деякі колоніальні форми нижчих рослин, наприклад бактерії, ціанобактерії та інші.

У багатоклітинних нижчих форм природне вегетативне розмноження відбувається шляхом поділу слані на окремі частини. Тіло розчленовується на частини або під дією деяких факторів навколишнього середовища (швидка течія води, за

участю тварин і т. ін.) або ж за допомогою мертвих клітин, які з'являються серед живої слані, наприклад у рослини носток.

Більшість грибів пристосовуються до вегетативного розмноження гіфами. Воно має місце у мукора, домового гриба, багатьох шапкових грибів. Дріжджові гриби розмножуються бруньками. Лишайники розмножуються в основному частинками слані. Це відбувається тоді, коли не вистачає вологи, що спричинює крихкість слані, вона розламується на шматочки і потім розноситься на нові місця проживання. Для протаскових грибів і гіменоміцетів властиве вегетативне розмноження оідіями, які утворюються на кінцях гіф гриба у вигляді одноклітинних члеників міцелію. Потрапивши на вологий ґрунт оідії проростають у міцелій. У мукорових і сажкових грибів поширене вегетативне розмноження за допомогою хламідоспор. Формуються вони шляхом стягування ділянок неклітинного міцелію або поділу на частини багатоклітинних гіф.

Серед водоростей, наприклад у хари зустрічається особливий тип розмноження – бульбочками, які розвиваються на ризоїдах або у вузлах, де закладаються бічні гілочки.

Крім розламування слані на частини лишайники вегетативно розмножуються ще й ізидіями та соредіями. Вони утворюються на слані рослини і нагадують своєрідні вирости - ізидії, або у вигляді відповідних накопичень – соредії.

Вищі рослини розмножуються вегетативно відводками, виводковими бруньками, корневими паростками, кореневищами, бульбами, цибулинами та ін. Наприклад, маршанція розмножується частинами слані, які стеляться по поверхні землі. Прикріплюючись до субстрату своїми ризоїдами, кожна лопать починає самостійно жити.

Розмноження за допомогою виводкових бруньок характерне для мохів, папоротей та інших рослин, які ростуть у типових місцях. Типовими представниками можуть бути мохи-печіночники. У деяких представників цього класу виводкові бруньки формуються в спеціальних келихоподібних утвореннях – кошиках, що розвиваються на верхньому боці слані. Після формування кошиків виводкові бруньки

випадають, потрапивши у вологий ґрунт, проростають і утворюють нові рослини.

Своєрідне пристосування до вегетативного розмноження має один з видів тонконога – *Poa bulbosa*. У нього в основі нижніх міжвузлів і в суцвіттях розвиваються маленькі виводкові бруньки, за допомогою яких він розмножується. Такі самі бруньки, але у вигляді цибулинок, утворюються в піхвах надземних листків лілій. Завдяки перетворенню цибулинок в бруньки, як це проходить в деяких видів цибулі, формуються дво-, три-, чотирирусні рослини.

Виводкові бруньки є і в очитків, арктичних костриць, ситників, бріофілома тощо.

Багато рослин розмножується кореневими паростками. Кореневі паростки розвиваються з бруньок, які закладаються в перециклі. Таким способом часто розмножуються вишні, троянди, робінія звичайна, тополя, малина, хрін, осот польовий, щавель.

У рослин батату, пшінки весняної, жоржини, спіреї органами вегетативного розмноження є м'ясисті кореневі бульби, які закладаються на кореневих розгалуженнях.

Вегетативно рослини можуть розмножуватись за допомогою пагонів. Залежно від умов розвитку пагони можуть бути надземні і підземні.

Надземні пагони ділять на дві групи: повзучі та вуса. У повзучих пагонів нормально розвинуте листя (конюшина біла, жовтець повзучий, перстач). Вуса мають довгі і тонкі пагони з редукованими листками. Стелячись по землі вони у вузлах утворюють нові пагони. Вуса розвиваються за рахунок укороченого надземного стебла. Кожна рослина може утворювати багато таких пагонів. У суниці, наприклад, їх близько 200. таким же способом розмножуються нечуйвітри, косяниці та ін.

Кореневищами розмножуються багаторічні трав'янисті рослини. На кореневищах у вузлах закладаються бруньки, які утворюють підземні пагони. За рахунок цих бруньок відбувається галуження і розмноження.

Бульби також є органами вегетативного розмноження, розвиваються в ґрунті. Бульби утворюються також у бульбокомишу морського, чистецю, болотного та інших рослин.

Після відмирання надземної частини, бульби залишаються в ґрунті, а наступного року дають нові рослини. У таких рослин як яглиця, очерет бульби розвиваються на кінцях кореневищ і з'єднані з ними тонкими перемичками.

У деяких рослин органами вегетативного розмноження є цибулини. Цибулинами розмножують цибуля звичайна, тюльпани, лілії, нарциси і інші цибулинні рослини.

### **7.3. Штучне вегетативне розмноження.**

В практиці сільськогосподарського виробництва і декоративного садівництва широко застосовують штучне вегетативне розмноження. Завдяки цьому способу можна зберегти властивості сорту, що 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.

Велика кількість рослин розмножується живцюванням, тобто частинами рослини – кореня, стебла, листка. Ці частини вегетативних органів після вкорінення в ґрунт відтворюють повністю ту рослину, від якої вони були взяті.

За характером формування живці бувають зимові та 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 бегонію, глоксинію та інші. Особливості формування зимових і літніх живців різні.

Живці без листя можна заготовляти взимку, восени або рано на весні до початку активної вегетації. Живці заготовляють з одно- і дворічних пагонів, довжина їх має бути 20-30 см.

Живці з листям зрізають влітку. У такого живця додаткові корені утворюються після відокремлення пагона від материнської рослини. Процес формування їх передуює ряд складних фізіологічних змін в середині живця. Так, після зрізування пагона на раневому кінці його спочатку з'явиться плівка, яка затягує рану. Пізніше під плівкою утворюється корок і остаточно закриває зріз. Під захистом корка, що утворився, за рахунок живих клітин в місцях зрізу формується калус. В 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 листкових живців полягає у відокремленні їх від стебла з подальшим садінням живцевою частиною у вологий ґрунт.

Кількість рослин, що можуть розмножуватись таким способом незначна. Справа в тім, що в одних живцях можуть утворюватись лише корені, на других – тільки бруньки, на третіх – взагалі нові органи не утворюються. Лише незначна частина рослин може формувати на листкових живцях, як корені, так і пагони. До таких рослин належать: алоє, лілії, герань, плющ, бегонія тощо. У дуба коркового, огірка, гарбуза, сої корені з пагонами можуть утворюватись із сім'ядоль.

Для розмноження листковими живцями можна брати як цілі листки так і їх частини. При приростанні їх спочатку з'являються корені, а потім – бруньки. Корені і бруньки утворюються за рахунок клітин епідерми. Більш енергійне формування коренів і бруньок відбувається в місцях розходження великих жилок.

Листкові живці краще пророщувати в парниках, де рослини будуть забезпечені потрібними факторами для їхнього росту і розвитку.

У практиці сільськогосподарського виробництва рослини розмножують кореневими живцями. Так розмножують малину, сливу, вишню, айву та інші плодові рослини. Живці заготовляють восени та навесні. Для цього беруть корені

верхніх ярусів з наступним поділом їх на живці 5-15 см. завдовжки.

У ґрунт кореневі живці висаджують на весні. Розміщують їх вертикально або горизонтально на глибині 2-3 см.

Розмноження рослин кореневими живцями в природі може відбуватися і без участі людини.

До штучного вегетативного розмноження належить розмноження відсадками. Для цього гілки материнської рослини нагинають і прикривають їх вологим ґрунтом. Через деякий час на прикритій частині утворюються додаткові корені. Після вкорінення рослини пересаджують на постійне місце. Відсадками можна розмножувати виноград, агрус, смородину, калину та інші рослини.

#### **7.4. Щеплення.**

Щеплення – один з найпоширеніших способів штучного вегетативного розмноження, яке широко застосовується в садівництві. Щепленням можуть розмножуватися не лише вищі, а й нижчі таломні організми. Основою щеплення є пересаджування частини органу з однієї рослини на іншу з подальшим зростанням їх між собою.

При щепленні слід мати два компоненти рослин, а буває що і більше. Рослину, з якої беруть живець, називають прищепою, до якої прищеплюють - підщепою. Підщепка має свій власний корінь, на ньому і розвивається 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 розмножувати теж недоцільно, бо вони за своєю природою є складними гібридами і схильні до розщеплення, не відтворюючи відповідного сорту материнської рослини. Завдяки щепленню створюються умови для приживлення цінних сортів на дикорослу форму, у якої краще розвинута коренева система.

Щеплення проводять не тільки для розмноження. Інколи їх використовують для ремонту крони. На пошкоджені або зламані гілки прищеплюють новий живець.

Живці заготовляють на весні при активному сокорухові, коли відстає кора на прищепі, тобто в період пробудження бруньок. У трав'янистих рослин щеплюють влітку.

Якщо для щеплення використовують вічка, то його проводять в кінці літа сплячими бруньками.

Живці або вічка заготовляються 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 індивідумів. Найкраще прищепка приживлюється 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 складноцвіті з пасльоновими (ромашка з помідором). Великі заслуги в цьому питанні належать І.В. Мічуріну. Він прищепив лимон на грушу, лимон на айву.

Щоб прижити прищепи до підщепи необхідно, щоб камбії цих двох компонентів співпали. В місцях щеплення відбувається взаємне проникнення новоутворених клітин з однієї форми в другу, і навпаки. Нові клітини, які з'явилися при щепленні, комбіновані за походженням через новоутворену тканину здійснюється зв'язок між провідними системами. Таке з'єднання відбувається за допомогою спеціальних провідних тканин, утворених та з'єднаних камбієм або за рахунок новоутвореної паренхімної тканини, яка розвивається в місцях щеплення. Укріпленню загального зв'язку в дерев'янистих рослин в місцях зрощування тканин сприяє утворений калус.

Більшість активного щеплення відбувається у дводольних рослин, оскільки у них провідна система розташована по колу, а також є камбій. В однодольних рослин такий прийом майже не вдається, а якщо він і проводиться, то дуже рідко. Головною причиною, що утруднює проведення трансплантації (від латинського *transplantatio* – пересаджування тканин чи органів

рослин) в цих однодольних рослин є відсутність камбію і безладне розміщення провідних пучків.

У практиці налічують близько 100 способів щеплення.

### **7.5. Способи щеплення.**

Для кращої орієнтації усі види щеплення можна об'єднати в такі основні групи: 1) щеплення шляхом зближення, 2) щеплення живцем, 3) окулірування.

Щеплення шляхом зближення або аблакування. Тут прищепа деякий час (1-2 роки) не відокремлюється від материнської рослини. При аблакуванні треба, щоб підщепа і материнська рослини прищепи росли поруч. Цю операцію проводять в період активного сокоруху. Техніка такого щеплення така. В місцях зіткнення гілок, відібраних для щеплення, знімають ділянки кори з невеликою кількістю деревини однакового розміру, як на прищепі так і на підщепі. Обов'язково, щоб на прищепі з протилежного боку від зрізу була брунька, з якої розвивається молодий пагін. Оголені ділянки підщепи і прищепи з'єднують між собою і накладають пов'язки. Після того як відбувається зростання цих двох компонентів, прищепу відокремлюють від материнської рослини, і брунька, яка розвивається з прищепи, повністю переходить на кореневе живлення підщепи. Однак відділяти в один прийом не рекомендується. Спочатку проводять надріз на материнській рослині нижче щеплення, щоб досягти поступового зменшення дії своєї кореневої системи на прищепу, через деякий час прищепу відділяють повністю.

#### Щеплення живцем.

Щоб провести щеплення виготовляють живці з однорічних пагонів, на яких повинно бути не менш 2-3 бруньок на кожному.

Способи щеплення живцем дуже різноманітні. Якщо товщина прищепи і підщепи однакова, то їх зрощують копулюванням. При такому способі на прищепі і підщепі треба в один прийом зробити косі зрізи гострим ножем. Косий зріз обох компонентів повинен забезпечити з'єднання камбіїв. Косі зрізи роблять з 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 в приклад, за кору, в розщип і т.д.

Зрощення в приклад проводять на зрізаній рослині або на зрізаній гілці. Та частина рослини, що залишилася, служить підщепою. Після цього на живці прищепи і в верхній частині підщепи (в напрямку до поверхні зрізу) роблять косі зрізи однакової величини з таким розрахунком, щоб вони збіглися. Після цього накладають пов'язку, а все 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 на весні, в час сокоруху, коли кора відстає від деревини. Перед щепленням на підщепі треба зробити поперечний зріз. Від зрізу до низу відрізають кору і обережно відділяють від деревини. Одночасно підготовляють і живець, для чого на нижньому кінці живця вирізають напівконус 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, розколують 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, а на не закриті місця пошкодження при трансплантації накладають садовий вар.

Окулірування.

Окулірування становить 90-95% усіх видів щеплення. Воно полягає в тому, що прищепою при цьому є не живець, а бруньки з шматочками деревини. З пересадженої бруньки і буде розвиватись новий пагін.

Техніка окулірування проста. На підщепі роблять Т-подібний розріз (на всю товщину кори до самої деревини) і після цього спеціальною лопаточкою окулірувального ножа відгинають кору по камбію. Одночасно з пагона зрізають вічко і вставляють його за кору підщепи. Потім відігнуту кору притискають до встановленого щитка, на якому знаходиться брунька. На місце окулірування накладають пов'язку.

Окулірування краще робити влітку, в липні чи серпні, сплячими бруньками. Якщо окулірування проведено правильно, то брунька приживається на 10-15 день після щеплення. Наступного року пов'язку знімають і зрізають підщепу, яка знаходиться вище прищепленої бруньки (над брунькою).

Окулірують в основному на дичках, які мають добре розвинену кореневу систему, але це можна робити і на культурних підщепах.

Якість окулірування визначають за станом черенка, який залишаються з брунькою. Якщо через деякий час (10-15 днів) після щеплення він жовтіє і легко відпадає, значить окулірування відбулося успішно. Якщо він почорнів і не відпадає, то це свідчить про те, що брунька не прижилася. Окулірування можна проводити і на весні, але вже не сплячими, а пророслими бруньками.

Популярність окулірування полягає в тому, що його легко проводити з дуже незначними витратами матеріалів.

## **Тема 8. Розмноження рослин спорами. Статевий процес у рослин.**

Література:

М.І.Стеблянко, Д.К.Гончарова, Н.Г.Закорко, БОТАНІКА. Анатомія і морфологія рослин. К.: Вища школа. - С. 248-360;  
 П.М.Потульницький, Ю.О.Первова, Г.О.Сакало, БОТАНІКА. Морфологія і анатомія рослин. К.: Вища школа. - 1971.-С. 234-319;  
 А.Е.Васильєв, Н.С.Воронин, А.Г.Еленевский и др., БОТАНИКА. Морфология и анатомия растений. М.: Просвещение. - 1988. - С;  
 Дод. Г.К. Солонец и др. Прививка плодовых деревьев. Минск. Ураджай. -1987.

### **8.1. Розмноження рослин спорами (власне не статеве розмноження). Органи спороношення. Міто і мейоспори.**

Більшість нижчих рослин, а також деякі вищі рослини розмножуються спорами. Формування спор рослин називають спороношенням. Воно здійснюється шляхом поділу протопласта клітини на частини (нові клітини) і в дальшому, виходом цих частин (клітин) з оболонки материнської клітини. Перед поділом клітини в момент спороношення в протопласті материнської клітини відбуваються складні, не до кінця з'ясовані процеси фізіологічних перетворень, які спричинюють його спороношення. 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 – утворення мейоспор - більш універсальний.

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'язані з попередніми і 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 статевому розвитку. Ці рослини не можуть прямо, тобто безпосередньо, відродити організм, подібний тому, на якому утворилися спори. Утворенню таких

спор завжди передує редукція ядра (мейоз), отже вони гаплоїдні, тобто мейоспори – це спори, які забезпечили появу статевого покоління в життєвому циклі вищих рослин.

Формуються мейоспори всередині спеціального органа – спорангія. У вищих рослин спори характерні наявністю в них щільної оболонки, навіть подвійної.

У нижчих рослин спорангії одноклітинні. 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 спорангія.

Вищі рослини мають багатоклітинні спорангії, оболонка одно- або багат шарова. У молодому спорангії формується спорогенна тканина, клітини якої після мейотичного поділу утворюють мейоспори.

Спори нижчих рослин, які живуть у водному середовищі, мають джгутики, за допомогою яких вони рухаються в воді. Це зооспори, вони мають різну кількість джгутиків – два-, чотири або багато. Полісахаридної твердої оболонки в зооспор нема. Це оголені клітини.

## **8.2. Статевий процес у рослин. Розвиток статевих органів.**

У прокаріот (бактерій, ціанобактерій), а також у деяких еукаріот, у частини протококових водоростей, лишайників і рідше у грибів статевий процесу немає і розмноження здійснюється поділом клітин чи гіф гриба або спорами нестатевий походження (нестатеві). Відсутність статевий процесу в деяких еукаріотичних організмів пояснюється вторинною втратою його в процесі еволюції цих рослин, які за відповідних умов виключають його можливість. Що ж стосується прокаріот, очевидно, в них його ніколи не було і це пояснюється відсутністю звичайного ядра, особливостями хромосомного апарату і таке інше.

У більшості еукаріот (нижчих і вищих рослин) в життєвому циклі обов'язковим є статеве розмноження, оскільки воно має ряд значних переваг над іншими способами розмножень, а саме:

- 1) Більш високий коефіцієнт розмноження, тобто утворюється більша кількість насінних зачатків;
- 2) Більша можливість розселення на значно дальші відстані, а відповідно - заселення значних територій;
- 3) Імовірність появи під дією різних умов навколишнього середовища нового матеріалу для природного добору.

Статеве розмноження забезпечує повне відновлення організму, оскільки життя кожної нової особи починається з початку в новій якості і всі вікові зміни батьків потомству не передаються.

Крім того, статеве розмноження забезпечує поєднання більш-менш різних батьківських і материнських спадкових зачатків, потомство стає більш різноманітним з повними 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 конкретної спроможності щодо пристосованості їх і виживання.

Статевий процес – 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 кількості особин, 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 копулюючи клітин, а й обов’язковим є злиття їхніх ядер. Утворене копуляційне ядро матиме подвійний (2n) набір хромосом, його називають диплоїдним (від грецького *diploos* – подвійний) і ядра гамет мають відповідно вдвічі меншу кількість хромосом (n) їх називають гаплоїдними (від грецького *haploos* – простий, одинарний). Злиття ядер – найважливіший етап в статевому процесі, його називають заплідненням.

Найпростішим типом статевого процесу в нижчих рослин є злиття двох клітин позбавлених твердою оболонки, які є цілим організмом. Наприклад, в одноклітинній зеленій водорості дуналієли (*Dunaliella salina*) при статевому розмноженні зливаються не гамети, а звичайні клітинні 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 (*Spirogyra*), нитки якої складаються з гаплоїдних клітин. Восени, коли, звичайно, настає час статевого розмноження, дві нитки розміщуються паралельно і клітини, що лежать одна на протилежній, утворюють копуляційні відростки, які збільшуючись, сполучаються, оболонки розслизнюються, формуючи копуляційний канал між цими клітинами. Протопласт клітини стискається і округлюється, а потім поступово через канал з однієї клітини переливається до іншої. Клітину, вміст якої переливається до іншої, прийнято вважати чоловічою, а ту в якій відбувається злиття жіночою. Отже, в кон'югації беруть участь звичайні, не спеціалізовані вегетативні клітини багатоклітинної водорості.

Значно частіше в рослин статевому розмноженню передують поділ клітин і утворення спеціалізованих клітин – гамет. Залежно від розміру і рухомості гамет розрізняють кілька типів статевих процесів.

Іноді всі гамети, як чоловічі так і жіночі, рухомі, однакові за формою та розмірами, їх умовно позначають плюс і мінус гамети, а статевий процес такого типу називають ізогамним. Якщо в ізогамному статевому процесі зливаються гамети різних особин (*Chlamydomonas*, *Ulotrix* ін.) таке явище називають гетераталізмом.

У деяких водоростей рухомі гамети розрізняються за розміром – гетерогамний статевий процес. Багатьом нижчим і всім вищим рослинам властивий оогамний статевий процес. Це форма статевого розмноження, в якому бере участь одна гамета нерухома, позбавлена джгутиків, що має порівняно більший розмір із значним запасом поживних речовин, її

називають яйцеклітиною, або жіночою гаметою. Друга гамета рухома, озброєна джгутиками, містить велике ядро і незначну кількість цитоплазми – це чоловіча гамета або сперматозоїд (від грецького sperm – насіння, зооп – 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. Без джгутикові чоловічі гамети називають сперміями.

Отже, оогамія – еволюційно найвищий тип статевого розмноження рослин, що має ряд значних переваг:

1) Велика за розміром яйцеклітина з великим запасом поживних речовин забезпечує живлення зиготи доти, доки вона не набуде здатності до самостійного живлення;

2) Змешення за розміром чоловічих гамет забезпечило їм здатність рухатись у дуже малій кількості води або зовсім без води, а велика кількість сперматозоїдів забезпечує ефективність статевого процесу;

3) Нерухомість яйцеклітини створила передумови виникнення статевого внутрішнього запліднення, а також надійного 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 формується однією особиною може бути різною – від однієї до кількох сотень.

У випадку оогамії чоловічі й жіночі статеві органи частіше морфологічно відрізняються. Гаметангії, в яких утворюються яйцеклітини називають оогоніями, чоловічі гаметангії – антеридіями.

У вищих рослин гаметангії багатоклітинні. Жіночі статеві органи називають архегоніями, а чоловічі – антеридіями. Однак у насінних рослин, які пройшли шлях еволюційних

змін, у зв'язку з пристосуванням до наземного існування, статеві органи зазнали редукції (у голонасінних) і зовсім втрачені (в покритонасінних).

### 8.3. Поняття про цикл відтворення.

Під циклом відтворення розуміють певний відрізок життя виду, що обмежений двома однойменними етапами: від спорофіту до спорофіту, від гаметофіту до гаметофіту, від мейоспори до мейоспори, від зиготи до зиготи, і т. д.

Уже в багатьох високоорганізованих водоростей (зелених бурих, червоних) виявлено чергування поколінь в одному циклі: нестатевого, яке завершується формуванням спор (зооспор) і статевого, яке закінчується утворенням гамет. Для Перше з них за кінцевим продуктом називають **спорофітом**, друге – **гаметофітом**. Ця закономірність є обов'язковою для всіх вищих рослин: мохоподібних, плауноподібних, хвощеподібних, папоротеподібних, голонасінних і покритонасінних.

Зазначене чергування поколінь обов'язково супроводжується зміною ядерних фаз – диплоїдною і гаплоїдною. Диплоїдна фаза завжди починається із зиготи. Характеризується вона подвійним набором хромосом в ядрі (при копуляції гамет хромосоми їх не зливаються, а лише об'єднуються). Закінчується диплоїдна фаза редукційним поділом клітин (мейозом) при якому кількість хромосом зменшується вдвічі. Редукційний поділ відбувається в рослин залежно від систематичного положення виду в певний період циклу відтворення. У більшості зелених, різнодзгугутикових та інших водоростей мейотично ділиться (після періоду спокою) зигота. У зв'язку з цим все їхнє життя, за винятком зиготи, відбувається в гаплоїдному стапі – рослини гапlobіонти. У деяких зелених (ульвових, улотрикскових, хетофорових), бурих і червоних водоростей, а також у всіх вищих рослин редукційний поділ (мейоз) відбувається при утворенні спор статевого розмноження, тобто спорофіт відповідає диплобіонту, а гаметофіт гапlobіонту.

Спори, які виникають внаслідок мейозу, називають спорами статевого розмноження, вони під час проростання дають початок статевому поколінню. – гаметофіту.

Морфологічна будова, потужність розвитку, тривалість життя гаметофіту відносно спорофіту 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 розрізнити 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.

#### **8.4. Чергування поколінь у рівноспорових папоротей.**

В переважної більшості вищих рослин домінуючим і відповідно більш розвинутим є спорофіт (диплобіонт). Щоб вивчити поставлене питання про чергування поколінь у рівноспорових папоротей, доцільно більш детально розглянути його на прикладі звичайної папороті чоловічої (*Dryopteris filix mas*) нестатевим поколінням в цієї рослини є сама рослина з кореневищем (підземним пагоном), коренем і листками. Ядра клітин мають диплоїдний набір хромосом. З нижнього боку листків на потовщеннях- плацентах (від латинського *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 спорофілами.

У багатьох папоротей спорангії розміщуються на плацентах групами – сорусами (від грецького *soros* – купа,

група спор). Кожен сорус зверху накритий індузіумом (від латинського *indusium* – покривальце), що виростає з плаценти. Кожен спорангій розвивається з материстематичного горбочка. При чому зовнішні його клітини утворюють оболонку спорангія, а внутрішні – археспоріальну тканину. Зовнішні клітини археспорія дають початок вистилаючому шару або тапетуму (від латинського *tapetum* – покривало, килим), а внутрішні після деяких мітотичних поділів – спорогенній тканині. Клітини спорогенної тканини багато разів діляться мітотично (останній поділ їх буде мейотичним) 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 горбиста, темно-бурого забарвлення, а внутрішня – (інтина) тонка, еластична.

Розкриття спорангія і звільнення дозрілих спор відбувається за допомогою фіброзного шару, в якого клітини мають нерівномірно потовщені оболонки. При зневодненні фіброзне кільце випростовується і розриває протилежну стінку спорангія з тонкостінних клітин і спорангій відкривається. Виштовхнуті із спорангія спори висипаються. Розповсюджуються вони вітром або водою і, потрапивши в сприятливі умови, проростають утворюючи заростки, які мають вигляд багатоклітинних маленьких (2-5 мм діаметром 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 гаметангії – 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 розміром, мішкоподібні за формою, з одношаровою стінкою.

Всередині кожного антеридія розвиваються сперматогенні клітини, з яких виникають сперматозоїди, які мають джгутики.

Архегонії, як і в інших спорових рослин, колоноподібної будови і теж з одношаровою стінкою. Розширена частина архегонія – черевце, заглиблене в тканину заростка, а звужена частина його – шийка, що більш-менш висовується назовні. У черевці знаходиться яйцеклітина з великим ядром і черевна канальцева клітина. Шийка вміщує кілька шийкових канальцевих клітин.

З дозріванням архегонія шийка розкривається, канальцеві клітини ослизнюються 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 законом хемотаксису. З проникненням сперматозоїдів лише один зливається з яйцеклітиною, запліднюючи її. Решта сперматозоїдів гинуть. Запліднена яйцеклітина вкривається оболонкою і ділиться мітотично. Процес поділу і розвитку зиготи відбувається досить інтенсивно, і незабаром виникають усі частини зародка властиві папороті: корінь, первинний листок, стебло і ніжка, якою зародок прикріплений 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 заростка. Через деякий час гаметофіт відмирає, а молода рослина переходить на самостійне живлення.

### **8.5. Різносторовість і редукція заростка.**

Розглянутий раніше приклад чоловічої папороті належить до дуже поширеної групи рівносторових папоротей. У чоловічої папороті всі спорангії, спори і утворені з них заростки однакові за формою розмірами, а також фізіологічно, тобто заростки двостатеві, однодомні. Однак, серед вищих спорових рослин відомі групи, в яких утворюються два види спор – мікро- і макроспори і відповідно два типи заростків – чоловічі і жіночі. Отже, однією з властивостей різносторових рослин є те, що морфологічна диференціація різностатевості

гаметофітів проявляється ще в органах нестатевого розмноження – спорангіях і спорах.

Явище різноспоровості у вищих рослин можна розглянути на прикладі різноспорової папороті – сальвінії плаваючої (*salvinia natans*).

Сальвінія плаваюча – однорічна рослина, 5-15 см завдовжки, живе на поверхні води. Зустрічається у водоймах зі стоячою але чистою водою і в невеликих річках України з повільною течією. Стебло в неї тонке горизонтальне, досить розгалужене, у вузлах має по три листки, з яких два плаваючі надводні і один підводний. Плаваючі листки зелені з овальними або яйцеподібними пластинками і дуже короткими черешками. Підводні ж листки бурого кольору, розсічені на довгі ниткоподібні частини, густо вкриті короткими волосками, що надає їм вигляду коренів, бо справжніх коренів в сальвінії немає.

При основі підводних листків групами утворюються кулясті спорокарпії з подвійними оболонками, які є гомологами покривалець сорусів рівноспорових папоротей. На одній рослині, але в різних спорокарпіїх на особливих підвищеннях (плацентах) утворюються мікро- і макроспорангії. Мікроспорангії кулясті, тонкостінні без фіброзного кільця, мають довгу ніжку. В них після редуційного поділу клітин археспорія утворюються тетради, які, розпадаючись, утворюють 64 мікроспори. Останні проростають всередині мікроспорангії, утворюючи дуже редуковані чоловічі заростки, які залишаються в оболонках спор.

Кожен заросток безбарвний, дуже малий (< 0,5 мм). Вегетативна частина його складається з двох клітин; у верхній частині знаходяться 2 антеридії, що мають стінки з двох клітин. У кожному антеридії розвиваються по 4 багатоджгутикові сперматозоїди.

Макроспорангії порівняно великі, кулясті або овальної форми. У кожному з них після мейотичного поділу спорогенної клітини розвивається лише одна макроспора з товстою оболонкою (три інші клітини дегенерують).

Проросла макроспора дає початок багатоклітинному жіночому заростку, який не залишає оболонки макроспори і плаває на поверхні води. Він має вигляд трикутної зеленої пластинки, в тканину якої заглиблено кілька архегоніїв. Яйцеклітина запліднюється в одному з них. Із зиготи розвивається зародок спорофіта, що має сідлоподібну форму. Він складається з зародкового листка, брунечки ризоїдів, крилоподібних лопатей (залишки жіночого заростка) і ніжки. Перший листок має щиткоподібну форму і дуже відрізняється від дорослої рослини. Проростання мікро- і макроспор, подальший розвиток гаметофітів і спорофітів починається навесні і продовжується протягом літа. Зимуюча стадія – спорокарпії.

Отже, у сальвінії порівняно з типовими рівноспоровими папоротями з'явилися такі відміни:

- різні за розмірами спорангії і спори;
- проростання спор всередині спорангіїв;
- утворення різностатевих (двodomних) гаметофітів;
- ще більша редукція гаметофітів, особливо чоловічих;
- втрата чоловічими гаметофітами самостійного живлення (живлення поживними речовинами мікроспор);
- дуже короткий час життя гамет офітів.

Різносторовість виявилася прогресивною ознакою і подальша еволюція вищих рослин в напрямку різносторовості і редукція гаметофітів зумовили появу насінних рослин.

## Тема 9. Насінне розмноження рослин

Література:

М.І.Стеблянко, Д.К.Гончарова, Н.Г.Закорко, БОТАНІКА. Анатомія і морфологія рослин. К.: Вища школа. - С. 248-360;

П.М.Потульницький, Ю.О.Первова, Г.О.Сакало, БОТАНІКА.

Морфологія і анатомія рослин. К.: Вища школа. - 1971.-С. 234-319;

А.Е.Васильев, Н.С.Воронин, А.Г.Еленевский и др., БОТАНИКА.

Морфология и анатомия растений. М.: Просвещение. - 1988. - С. 335-441;

Дод. Г.К. Солонец и др. Прививка плодовых деревьев. Минск.

Ураджай. -1987.

### 9.1. Поняття про насінне розмноження.

Голонасінні і покритонасінні називають так тому що органом відтворення, розмноження і розселення в них є не спора, а насіння. Воно утворюється на материнській рослині і після дозрівання опадає, проростаючи в нову рослину, подібну до материнської. Отже насіння відтворює функцію прямого відтворення, а чергування ядерних фаз і поколінь повністю замасковано і зовні не спостерігається. Однак, воно є обов'язковим і для насінних рослин.

Насінні рослини належать до різноспорових. На дорослій рослині – спорофіті, як і в спорових утворюються мікро- і мегаспорангії. В кожній мікроспорангії після мейотичного поділу розвиваються по одній мегаспорі, а в мікроспорангії – численні мікроспори. Однак, мега- і мікроспори назовні не висипаються, а проростають всередині під захистом стінок спорангіїв і додаткових захисних утворень на материнському спорофіті. Отже, розвиток як жіночого так чоловічого гаметофітів під захистом материнського спорофіта зумовив втрату самостійного існування їх, особливо жіночого. Вони живуть повністю за рахунок спорофіта.

В зв'язку з цим виникло дуже важливе пристосування насінних рослин до наземного життя, що має велику перевагу над споровими.

Однією з важливих переваг є повна незалежність запліднення від водного середовища. Це пов'язано з тим, що замість води як засобу пересування гамет виникло запилення – перенесення чоловічого гаметофіту (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 є видозміненим мегаспорганієм, в якому спочатку формується мегаспора, що перетворюється на жіночий гаметофіт. Після запліднення з утвореної зиготи розвивається зародок, а насінний зачаток (мегаспорганій) перетворюється на насіннину. Зовнішні покриви мегаспорганія 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 певного періоду спокою проростає в нову рослину.

## **9.2. Насінне розмноження у голонасінних.**

### **Цикл розвитку голонасінних.**

Характерною особливістю голонасінних рослин є те, що мегаспорангії (насінні зачатки), а пізніше насіння розміщується відкрито на мегаспорофілах. Найпоширенішою групою голонасінних у помірній зоні є хвойні. До хвойних належать такі дерева, як сосна, ялина, модрина, кедр, кипарис тощо. Особливості циклу розвитку хвойних можна розглянути на прикладі сосни звичайної (*Pinus silvestris*).

Сосна – однодомна рослина, тобто чоловічі і жіночі органи розмноження містяться на одній рослині, але розмежовані.

Мікроспорофіли зібрані у жовті чоловічі шишечки, які в свою чергу згруповані в колосовидні утворення, розміщені при основі зелених пагонів. За формою мікроспорофіли нагадують луски з півчастим краєм. З нижнього боку їх розташовано по два мікроспорангія, які виповнені археспоріальною тканиною. Після редуційного поділу з археспорангія розвиваються тетраспори (пилкові зерна, пилок) округлої форми. Сформовані пилкові зерна мають по дві оболонки: внутрішню тонку еластичну – інтину, і зовнішню товщу – екзину. Екзина утворює з боків два повітряних міхурці, які сприяють кращому перенесенню пилку повітряними течіями.

Пилкові зерна спочатку одноядерні і гомологічні мікроспорам. Але вже у пиляках їхнє ядро зазнає кілька поділів, внаслідок якого утворюються клітини чоловічого заростка – дві проталіальні і одна більшого розміру – вегетативна. Крім цього, утворюється клітина – гомолог статевого органу – антеридіальна. Проталіальні клітини скоро зникають. Двоядерні пилкові зерна з розтріснутого пиляка вітром переносяться на насінні зачатки.

Жіночі шишечки червоного кольору розміщені на кінцях видовжених пагонів. На їх осі спіральні розташовані м'ясисті волосисті луски, які являють собою мегаспорофіли і пливчасті покривні луски. При основі насінних лусок з верхньої сторони містяться по два овальні насінні зачатки (мегаспорангії). Внутрішня частина їх спочатку вивощена тканиною, яка називається нуцелусом. Від основи нуцелуса (халази) відростає покрив – інтегумент з вузьким отвором на верхівці. Отвір – це пилковхід (мікропіле), крізь який проникають пилкові зерна в насінний зачаток. У нуцелусі одна з клітин розростається, перетворюючись у материнську клітину мегаспори. Після редукційного поділу виникає 4 мегаспори, з них три розпиляється, а одна збільшується в результаті поділу розвивається у тканину ендосперму, що є гомологом жіночого заростка. В клітинах ендосперму відкладаються запасні речовини, які пізніше використовуються молодим спорофітом при проростанні насіння.

З клітин ендосперму біля пилковходу утворюється два архегонії з короткими шийками (кожний з них має по чотири клітини). В середині архегонія міститься велика яйцеклітина з ядром, густою плазмою і вакуолями. Шийкові каналцеві клітини не утворюються, а черевна хоч і виникає, але невдовзі розсмоктується.

Пилок проникає через пилковхід до нуцелуса і залишається там до наступної весни в стані спокою. Коли сформується архегонія з яйцеклітиною, вегетативна клітина крізь пори екзینی проростає в довгу пилкову трубку, яка вростає в нуцелус у напрямі до шийки архегонія. На кінчику трубки міститься вегетативне ядро і дві чоловічі гамети, які

формується в трубці внаслідок поділу антеридіальної клітини пилку. Чоловічі гамети називають сперміями. Вони без джгутиків, малорухливі, мають дуже тонкий шар цитоплазми і велике ядро.

Досягнувши шийки архегонія, пилкова трубка лопається і один із спермій, проникнувши всередину архегонія, зливається з яйцеклітиною. З зиготи формується зародок з поживних речовин ендосперму. Складається зародок із сім'ядолей, брунечки, підсім'ядольного коліна і зачаткового корінця, покритого чохлаком. Весь насінний зачаток перетворюється в насінину; шкірка її виникає з покривів, а тонка плівка, що вкриває ендосперм, із залишків нуцелуса. Одночасно з вистиганням насіння жіноча шишка розростається, буріє, луски її підсихають, розходяться і насіння випадає. При проростанні із зародка насінини розвивається нова рослина.

В іншій групі голонасінних – саговників, що перебувають на нижчому ступені еволюції, чоловічі гамети ще зберегли війки (джгутики), активно рухаються в рідині пилкової камери, що утворюється з верхньої частини нуцелуса.

З наведеного прикладу розвитку голонасінних видно дальшу редукцію гаметофіта, здатність обходитись при заплідненні без атмосферних опадів; розвиток в першій фазі зародка нової рослини всередині материнського організму і розповсюдження не одноклітинними спорами з мізерним запасом поживних речовин, а з допомогою насіння. Все це є закономірні пристосування в еволюції, завдяки яким вони завоювали сушу.

### **9.3. Життєвий цикл квіткових рослин.**

У покритонасінних рослин з морфологічних новоутворень, пов'язаних із статевим розмноженням, є квітка з маточкою і плід, а з фізіологічних особливостей - так зване подвійне запліднення, в якому беруть участь не одна чоловіча гамета, а дві.

Покритонасінні називають квітковими або маточковими рослинами. У покритонасінних насінини містяться всередині плоду, який розвивається після запліднення з квітки.

Гаметофіт у циклі розвитку покритонасінних рослин зазнав дальшої морфологічної редукції. Скоротився також і час його проходження. Гаметофіт розвивається у квітці у період її цвітіння: чоловічий – у пилковому зерні, а жіночий – у зародковому мішку. Утворення після редукційного поділу одно ядерних пилових зерен і одноядрового зародкового мішка є початок, а утворення гамет у пиловій трубці і яйцевої клітини в зародковому мішку – завершення гаметофіта. Утворенням зиготи внаслідок копуляції гамет починається спорофітна фаза розвитку нового покоління. Спорофіт утворює вегетативні органи, які у багатьох видів досягають великих розмірів. Таке співвідношення гаметофіта і спорофіта виявилось прогресивним у наземних умовах життя і є однією з умов, що забезпечили покритонасінним швидке поширення по континентах.

Покритонасінні є тепер пануючою серед рослин групою, найрізноманітнішою за видовим складом і найважливішою за практичним значенням, тому цикл розвитку їх заслуговують докладнішого розгляду.

#### **9.4. Квітка.**

Квітка, як репродуктивний орган є об'єктом найвищої досконалості в рослинному світі. Поява квітки сприяє швидкому поширенню квіткових рослин у всіх кліматичних зонах планети, вони стали панівною формою рослин на землі.

Квітка завжди розташована на кінці головної осі пагона або на бічних осях і має обмежений ріст. Всі частини квітки закладаються на квітколожі. Квітколоже буває плоске (у півонії), конічне (у малини), витягнуте (у гравілату), увігнуте (у вишні, троянди, приворотня).

Оцвітину або покривалом квітки є чашечка і віночок. Якщо оцвітину віддиференційована на виразну чашечку і віночок, тоді її називають подвійною (у дзвоників, хрестоцвітних). У багатьох рослин оцвітину забарвлена в один колір – тобто вона однорідна. Це проста оцвітину. В неї чашечка і віночок не диференційовані. За формулю віночка проста оцвітину буває чашечкоподібною, коли складові частини нагадують чашечку (у буряка, щавлю, кропиви) або

віночкоподібною, коли вона схожа на віночок (гусяча цибулька, тюльпан, лілія, сокирки, конвалія, проліски). Квітки, що мають чашечки і віночок, називають двопокривними (гетерохламідними) (у перстачів, хрестоцвітих). Для квіток з простою оцвітиною характерний однопокривний – гомохламідний тип. Елементи оцвітини при цьому розташовані спіралью (у магнолії, лілії, купальниці). Для оцвітини з одним колом, як у лободи чи в'яза, властивий монохламідний тип квітки.

Бувають квітки голі, безпокривні – це ахламідний тип квіток (у верби ясена, образків).

Оцвітина – неістотна частина квітки. Якщо її немає, то квітка своєї функції не втрачає.

Квітки бувають двостатеві, різностатеві, стерильні. Двостатеві - у дзвоників, злакових, жовтецевих. Якщо чоловічі і жіночі квітки знаходяться на одній рослині, то це однодомні рослини (кукурудза, береза, ліщина, вільха, дуб, бук, гарбуз). У дводомних рослин на одних екземплярах формуються чоловічі квітки, на інших – жіночі (коноплі, тополі, верба, обліпіха і ін.). Стерильні квітки зустрічаються і представників родини айстрових і жимолостевих, їх називають несправжніми.

Частини квітки розташовані по різному: в одних випадках вони розташовані по спіралі (адоніс, чемерних). Такі квітки називають ациклічними або спіральними. В інших оцвітина закладається колами, а тичинка і маточка (маточки) по спіралі (калюжниця, купальниця, магнолія), такі квітки називають геміциклічними або напівколовими. У більшості рослин елементи квітки закладаються по колах. Їх називають циклічними. Кількість циклів може бути від одного до чотирьох-п'яти.

Всього може бути 15 кілець і більше. 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).

### 9.5. Чашечка.

Чашечка (calyx) – нижня частина квітка, яка складається з листочків (чашолистків). 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 чемерник і вовче тіло болотяне. Однак у них чашечка виконує функцію віночка.

За формулю чашолистки бувають шилоподібні, ланцетні, трикутні, тощо. Кількість чашолистків у квітці різна і залежить від виду рослин. Вони зростаються між собою або бувають вільні. У першому випадку чашечку називають зрослолистою, у другому – роздільнолистою. Чашолистки зростаються по різному. Якщо вони зростаються лише своїми основами, то чашечку називають розсіченою. У роздільної чашечки зростання відбувається приблизно до половини, а в лопатевої – чашолистки зростаються до двох третин їхньої довжини. Четверту різновидність чашечки називають зубчастою і вона складається майже з повністю зрослих чашолистків. Крім чашечки в деяких рослин, наприклад мальвових, розвивається підчаша. Вона утворюється з приквітників, а в перстача й суниці - з прилистків.

За симетрією чашечка буває правильною або актиноморфною (через яку можна провести кілька площин симетрії) і неправильною (зигоморфною) - з однією площиною симетрії.

Функція чашечки полягає у захисті внутрішньої частини квітки у фазі бутона від дії несприятливих умов. Поряд з цією основною функцією у деяких рослин чашечка змінюючись, може виконувати функцію поширення плодів (наприклад у череди утворюються зазубрені щетинки, чубочок у кульбаби, у фізалісу чашечка роздувається).

У природі зустрічається багато видів рослин з родини селерових (зонтичних), валеріанових, складноцвітних, які мають редувану або зовсім абатовану чашечку.

З позицій філогенезу чашолистки листкового походження, оскільки вони здельшого виконують не лише покривну, але й фотосинтезуючу функцію. Це і зумовлює їх анатомічну структуру. Як і в листків, в них розвинена хлоренхіма, будова епідерми аналогічна листкам, кількість провідних пучків у них збігається. Прикладом переходу від вегетативних листків до чашолисток є півонія і зимолубка.

### 9.6. Віночок.

Віночок розташований за чашечкою і утворює наступне коло оцвітини. Характерним для віночка є яскраве забарвлення його частин, тому він помітний здалеку. Такої особливості віночок набув в процесі історичного розвитку, що й сприяло виконання ним відповідних функцій пов'язаних із запиленням комахами.

Складові частини віночка (пелюстки) бувають вільними або зрослими між собою. У першому випадку віночок називають роздільнопелюстковим, у другому – зрослопелюстковим або спайнопелюстковим.

Пелюстки роздільного віночка бувають сидячими як у жовтецевих, або з нігтиком, як у гвоздичних або хрестоцвітних.

За характером розчленування розрізняють дві форми пелюсток – цілісні й розчленовані. З розчленованих виділяють зубчасті, з розчленуванням у напрямку поперечної осі пелюстки. Якщо воно проходить перпендикулярно до її поверхні, тоді на межі нігтика і пластинки часто утворюються вирости, які можуть розвивати додатковий віночок – при віночок або коронку.

Зрослопелюстковість у еволюційному відношенні більш молода ознака і є вторинною, бо стародавні квіткові рослини, мали роздільнопелюсткові віночки (жовтецеві, магнолієві). Зрослопелюстковий віночок складається з двох частин. Нижню звужену частину його називають трубочкою, а верхню – відгином. У місцях переходу трубочки у відгин утворюється зів, інколи з лусочко- або зубчикоподібними придатками. Тут

утворюється коронка. Однак не завжди в зросло пелюсткових віночків видно такі деталі. Інколи зросло пелюсткові віночки набувають особливої форми, наприклад: колесо-, лійко-, дзвонико-, блюдцеподібної та інших форм.

Віночок має відповідну симетричність. Він буває полісиметричним, або актиноморфним, тобто з кількома площинами симетрії. Антиморфний віночок у жовтецю, вербозілля, тютюну, березки, соняшника, бузку.

Другий тип віночка представлений моносиметричністю, тобто з однією площиною симетрії (зигоморфний). Зигоморфні віночки мають такі рослини, як шавлія, тау-сагіз, льонок. Нарешті, виділяють асиметричний віночок крізь вісь якого не провести жодної площини симетрії (канна, валеріана). Кількість пелюсток в квітці неоднакова і залежить від виду рослин. Є квітки із занадто збільшеною кількістю їх (троянда, півонія). Такі квітки називають махровими (повними). Прояв махровості залежить від кількох причин. В одних випадках тичинки перетворюються на пелюстки, інколи – на полодолистки. У фуксії махровість зумовлена розщепленням пелюсток, а в гвоздики через членування тичинок з перетворенням їх на пелюстки.

Явище махровості використовують у квітництві, воно є результатом штучного відбору. З біологічної точки зору як форма з відхиленням від нормальної рослини (вироджуваність).

За будовою і походженням пелюстки істотно відрізняються від чашолистків, вони оснащені лише одним провідним пучком, розміщуються на одній спіралі з тичинками. Вважають, що у більшості випадків пелюстки – це стерильні тичинки, які втратили функцію утворення пилку і набувши різнобарвності, змінили свої функції.

Явище переходу тичинок у пелюстки можна спостерігати у махрових квіток (троянди, маку, латаття білого та інше).

### **9.7. Андроцей.**

Андроцей – це сукупність тичинок (мікроспролистків) квітки, що служать для утворення пилинок, а з них спермійів, які при заплідненні несуть ознаки чоловічої статі.

Тичинки бувають вільними або зрослими між собою, утворюючи трубочку. Зросло тичинковий андроцей називають однобратнім (в аморфи, кислиці). Якщо у квітці зростаються лише частина тичинок, а інші залишаються вільними, то такий андроцей називається двобратнім (у більшості бобових). Тичинки розміщуються двома і більше колами. Кожна типова тичинка складається з тичинкової нитки, в'язальця і пиляка. Інколи тичинкової нитки немає, тоді пиляк називають сидячим.

У більшості рослин тичинкові нитки нерозгалужені (шипшина, злаки та інше). Однак, зустрічаються і розгалужені, внаслідок чого утворюються складні тичинки (береза, ліщина, рицина).

Найчастіше пиляк складається з двох половинок, в свою чергу кожна половинка має два пилкових гнізда (пилкових мішечки). Кількість гнізд у пиляку чотири і менше.

Однак, пиляки бувають багатогніздними. В деяких рослин частина тичинок недорозвинена і представлена лише тичинковими ниточками, які називають стамінодіями.

Тичинки в квітці розвиваються вільно, не зростаючись одна з одною (злакові, жовтець) або зростаються між собою. Зростання відбувається по різному. В одних рослин зростаються лише нитки тичинок (звіробійні, бобові), в інших (спаюються) лише пиляки (в айстрових), а в представників родини гарбузових зростання поширюється на тичинкові нитки і пиляки. Найчастіше тичинки зростаються у рослин із зрослопелюстковим віночком або і простою зрослолистою оцвітиною.

Форма тичинок, характер прикріплення пиляків, їх розкривання і зростання, а також інші утворення – важлива видова ознака.

Тичинки у квітці розташовані кільчасто, інколи по спіралі. Якщо тичинки не однакові, то вони розташовані окремими кільцями (наприклад у свиріпи дві тичинки коротші, а чотири довші). Вони розташовані двома кільцями і за формулою андроцей позначають  $A_{2+4}$ . В андроцею гороху з 10 тичинок дев'ять зростаються, одна вільна. Тоді будова андроцею матиме вигляд  $A_{(4+5)+1}$ .

У магнолії, жовтецю тичинки розташовані по спіралі. Кількість тичинок у квітці дорівнює кількості членів оцвітини або в кілька разів більше.

### 9.8. Гінецей.

Сукупність плодолистків або мегаспорофілів, що розвиваються в квіток, називають гінецеєм. Гінецей розташований у центральній частині квітки. Плодолистки утворюють маточку. У маточці формуються насінні зачатки, які пізніше перетворюються в насіння. Маточка є сховищем для насінних зачатків, вона покриває їх від несприятливих умов.

У маточці виділяються такі частини: 1) нижня розширена частина – зав'язь, 2) стовпчик, який бере участь у винесенні приймочок, 3) приймочки, які пристосовані для вловлювання пилку.

Форми маточок досить різноманітні. Це характерна ознака виду. У квітці розвивається лише одна маточка, але бувають і багато маточкові квіти.

Якщо у квітці одна маточка, утворена одним плодолистком, то такий гінецей називають простим або апокарпним (бобові).

Квіти, в яких розвивається дві і більше маточок називають дво-, три-, багатоматочковими або з складним апокарпним гінецеєм (магнолії, жовтецеві).

Зростання плодолистків зумовило утворення ценокарпного гінецею :

1) синкарпний (від грецького *syn* –разом, *karpos* - плід), у якого плодолистки зростаючись до середини зав'язі, зростаються своїми поверхнями, утворюючи справжні перегородки, в таких рослин зав'язь поділена на камери (гнізда); кількість камер відповідає кількості плодолистків (льон, а також лілійні, вересові, дзвіночкові, беладонна),

2) паракарпний (від грецького *para* – біля, поряд, *karpos* - плід) – гінецей представлений одногніздною зав'яззю, утвореною кількома плодолистками. Плодолистки зростаються не всередині зав'язі, а на її периферії (злакові, вербові, фіалка, агрус, смородина, айстрові, мак).

3) лізікарпний (від грецького *lysis* – розчинення, *karpos* – плід) – гінецей у процесі свого розвитку спочатку має справжні перегородки зав'язі, але пізніше вони зникають і зав'язь стає одногніздною (первоцвіті, гречкові, деякі гвоздичні).

Виділяють верхню, середню і нижню зав'язі (по відношенню до інших членів квітки). Якщо зав'язь вільно сидить на квітколожі, а всі інші частини квітки розташовані нижче, то це верхня зав'язь (жовтець, таволга, горох, злаки). Прикладом квітки з середньою зав'язю є шипшина, вишня, слива, персик. У них зав'язь сидить на дні угнутого глечикоподібного утворення, що розвивається за рахунок квітколожа.

Нижня зав'язь формується тоді, коли чашолистки, пелюстки, тичинки і рідше квітколоже зростаються з її стінками, а не зрослі частини її розташовані зверху (яблуня, груша, соняшники, кульбаба).

### 9.9. Плацентація.

Насінний зачаток рослини сидить на ніжці, якою мегаспорангій прикріплюється до плаценти. Плацента – це тяж у квітці, що з'єднує насінний зачаток з материнською рослиною. Під плацентацією розуміється процес формування і функціонування плаценти.

Розрізняють кілька типів плацентації:

а) пристінна або паріетальна (від грецького *parietalis* – пристінний) плацентація розвивається на внутрішніх стінках зав'язі паракарпного гінецею у місцях, де плодолистки зростаються своїми краями. Такий тип плацентації мають фіалкові, злакові, айстрові (складноцвіті), ломикаменеві, вербові, абсолютна більшість орхідних тощо. Своєрідну будову гінецею мають хрестоцвіті. У них зав'язь двогніздна. Двогніздність утворилась за рахунок несправжньої перегородки, форма гінецею паракарпна, а плацентація паріетальна.

б) центральна або центрально кутова плацентація зустрічається в рослин із синкарпним гінецеєм (лілійні,

дзвоникові, пасльонові, льонові та інші.). Плацента розташована на загорнутих внутрішніх кутах плодолистків.

в) несправжньо-осьова або колончаста плацентация спостерігається у квітках з одногніздною зав'яззю, з дна якої піднімається колончаста плацента. Представниками рослин з осьовими плацентами є гречкові, первоцвіті, гвоздичні та інші.

### 9.10. Формула і діаграма квіток.

Будову квітки позначають відповідними формулами і діаграмами. У формулі прийнято спочатку позначати симетричність квітки. Здебільшого її позначають 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 – , асиметричну ламаною стрілкою – , зигоморфну – стрілочкою вниз ↓, або вгору ↑, інколи лінією з двома крапками √. Елементи квітки позначають літерною символікою. Чашечку позначають літерою К – calyx, або Са, віночок – Со – Corolla; просту оцвітину позначають буквою Р – perigonium, сукупність плодолистків квітки – G – Gynoeseum, а сукупність тичинок – А (Androeseum). Числова символіка показує кількість однорідних елементів квітки, а якщо вони розташовані кількома колами, то ставлять значок +, вільні або зрослі члени позначають дужками, положення зав'язі позначають рисою знизу або зверху числа, яке ставлять праворуч біля гінецею. Якщо рисочка знизу – зав'язь верхня, якщо зверху – нижня. Одностатеву квітку позначають знаком: ♀- жіночу (Венера) і ♂ чоловічу (Марс).

Формули деяких квіток:

Жовтець: \*Са<sub>5</sub>Со<sub>5</sub>А<sub>∞</sub>G<sub>8</sub>

Свиріпа:  Са<sub>2+2</sub>Со<sub>4</sub>А<sub>2+4</sub>G<sub>(2)</sub>

Осока волосиста: ♂P<sub>0</sub>A<sub>3</sub>G<sub>0</sub>

♀ P<sub>0</sub>A<sub>0</sub>G<sub>(3)</sub>

Діаграма квітки – це схематична проекція її членів на площину, яка проходить перпендикулярно до осі квітки.

### 9.11. Утворення нектарників.

Нектарники формуються у квітках комахозапильних рослин. Форма нектарників різноманітна, інколи вони нагадують химери. Наприклад, в аконіту (*Aconitum napellus*) нектарники дивовижної форми, у сокирок (*Delphinium consolida*) вони представлені шпорками. Для чорнушки (*Nigella damascena*) характерною формою нектарника є пластинка (подібна до пелюстки) з нектарною ямкою в основі. У капустяних або хрестоцвітих форма нектарників нагадує кільцевий валик, інколи вони мають вигляд горбочків. Нектарники добре розвинуті у рослин резеди, гречки та інших.

Нектарники продукують солодку речовину - нектар, до складу якого входить сахароза, фруктоза, глюкоза, вітаміни та інші речовини. Він має приємний запах і цим приваблює комах-запилювачів. Спостерігається відповідна спеціалізація комах до рослин. Наприклад джмелі запилюють шавлію, бджоли – гречку та інші рослини. Жуки і мухи, яких вважають неспеціалізованими запилювачами, запилюють квіти, що неприємно пахнуть. Форми нектарників та їх розташування у квітці є видовою ознакою.

### 9.12. Мікроспорогенез і мікрогаметогенез.

Мікроспорогенез – утворення мікроспор у пилкових гніздах. Мікрогаметогенез – проростання мікроспор з утворенням чоловічого гаметофіту – пилинок, а з них - сперміїв.

На ранніх стадіях розвитку пиляка в субепідерміальній його тканині закладаються пилкові гнізда – мікроспорангії. Спочатку в місцях майбутніх чотирьох гнізд закладається по одній збільшеній клітині. 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 шаром або ендотецієм. Він має великі клітини з нерівномірним сітчастим або спіральним потовщенням клітинних стінок, в яких відбувається фаза здерев'яніння. Тому при дозріванні

пиляка клітинні стінки його нерівномірно підсихають, що й призводить до розривання їх і відкривання пилкових гнізд.

Другий шар клітин розташований безпосередньо під ендотецієм, при формуванні пилинок руйнується і вмістом його живиться пилкок.

Третій шар віддиференціюється у напрямку до середини пиляка, його називають вистилаючим шаром або тапетумом (від грецького *tapetum* – килим, покривало). Тапетум покриває внутрішню тканину пиляка – археспорій, з якого утворюються мікроспори.

Паралельно з розвитком зовнішніх трьох шарів формується археспоріальна тканина, відбувається поділ її клітин з утворенням материнських клітин археспоріальної тканини. У їхніх клітинах відбувається редукційний поділ, що призводить до утворення тетради гаплоїдних клітин, що потім стають мікроспорами. У сформованих мікроспор клітинні оболонки ослизнюються, що сприяє їх роз'єднанню.

Однак, у деяких рослин мікроспори не роз'єднуються, так і залишаються по 4 (верескові, рогіз), інколи вони склеюються у велику групу (деякі орхідні, мімози) або всі мікроспори, а пізніше весь пилкок гнізда чи двох сусідніх гнізд зливаються в одну пилкову масу, утворюючи так званий поліній (від латинського *polleon* - пилкок).

Бувають випадки, коли 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 (в осокових).

Дозріла мікроспора являє собою одноядерну клітину з гаплоїдним набором хромосом.

Мікрогаметогенез розпочинається з мітотичного поділу ядра мікроспори та утворенням в її оболонці генеративної і вегетативної клітин (чоловічого гаметофіту). Сформовані пилинки після запилення потрапляють на приймочку маточки. Під дією ензимів приймочки оболонки пилинок руйнуються. Вегетативна клітина пилинки проростаючи формує пилкову трубку, через яку генеративна клітина рухається в напрямку до

мікропіле. Мітотично ділячись генеративна клітина утворює два спермії.

### **9.13. Розвиток насінного зачатка і зародкового мішка (мегаспорогенез і мегагаметогенез).**

Формування насінних зачатків починається за рахунок локального поділу субепідермальної тканини нуцелуса. В процесі росту насінного зачатка на мікропілярному полюсі нуцелуса закладається археспорій, який буває одно- або багатоклітинним. У більшості покритонасінних він представлений двома або одною клітиною. З них пізніше й формується материнська клітина археспорію. Інколи спочатку відбувається поділ археспоріальної клітини на паріетальну (покривну, пристінну) і спорогенну. Спорогенна стає материнською клітиною мегаспор, яка зазнає редукційного поділу, при цьому утворюється 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. До запилення або після нього розпочинається її проростання. При проростанні мегаспори зародкового мішка гаплоїдне ядро ділиться мітотично на 2 половини. Утворені ядра розходяться до супротивних полюсів: одне – в бік мікропіле, друге – в напрямку халази. На полюсах кожне ядро ділиться ще двічі, т.ч. на кожному полюсі утворюється по 4 ядерних структури. Потім з кожного полюса мігрує по одному ядру до середини зав'язі, 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 не целюлозною оболонкою білкового походження. Новоутворені клітини на полюсах розвиваються по різному: з трьох клітин, що розвинулися на мікропілярному полюсі, одна віддиференційовується з утворенням

яйцеклітини, а дві інші стають стають синергідами. Яйцеклітина матиме пізніше більший розмір і розвинені вакуолі, вона розташована далі від пилкоходу. Яйцеклітина і синергіди становлять яйцевий апарат.

Одночасно на халазному полюсі формується три гаплоїдні клітини, які називають антиподами. Роль антиподів остаточно не з'ясовано, але дехто гомологізує їх із заростком або другим архегонієм.

Стан зародкового мішка, в якому відбулося віддиференціювання яйцеклітини, синергід, антиподів, вторинного ядра зародкового мішка вважають повністю сформованим і підготовленим до запліднення. Формування зародкового мішка і процес мегагаметогенезу включають і інші варіанти. Вони пов'язані із скороченням перебігу цих процесів. Виділяються ще два типи розвитку зародкового мішка, а звідси мегагаметогенезу – двоспоровий (біспоріальний) і чотириспоровий (тетраспоріальний).

#### **9.14. Походження і еволюція квітки.**

Найбільш визнаними є так звані фоліарні теорії походження квітки (від. латинського “фоліаріс” - листовий). Згідно з цими теоріями квітка є вкорочений, обмежений у рості, нерозгалужений спороносний пагін, в якому мікроспорофіли перетворились на тичинки, а мегаспорофіли – на плодолистки. До спорофілів щільно прилягають видозмінені стерильні листки, утворюючи оцвітину. Осьовою частиною квітки вважається квітколоже, або тор, всі інші частини – листкового походження.

Таке пояснення генезису квітки добре узгоджується з формою, будовою, онтогеничним розвитком, розміщенням членів квітки на квітколожі, тощо.

##### Обгунтування фоліарної теорії походження квітки.

Оцвітина, особливо чашечка, за своєю формою та будовою часто схожа на вегетативні листки. У півонії можна спостерігати перехід від верхівкових листків до чашечки, у магнолії – перехід чашолистків у пелюстки віночка. У латаття добре видно поступовий перехід пелюсток віночка в тичинки. Вважається, що чашечка у всіх рослин виникла внаслідок

метаморфозу вегетативних листків; що ж до віночка, то в одних рослин він такого самого походження, як і чашечка, в інших утворився із тичинок. Прості віночковидні оцвітини утворились здебільшого також перетворенням тичинок. Фертильні (спороносні) частини квітки – тичинки і маточки, за Тахтаджяном, могли виникнути в процесі еволюції із спорофілів древніх теломорфітних (папоротепоподібних) рослин, у яких вони одночасно виконували функції розмноження і фотосинтезу.

При відхиленнях від нормального розвитку, тералогічних явищах (від грецького “терос” - потвора) можна спостерігати перетворення одних частин квітки в інші, позеленіння, невластиві форми та функції. Так, перетворення гінецея і андроцея в стерильні частини добре видно у махрових квіток троянд, тюльпанів, півоній, гвоздик, левкоїв, тощо. Махровість квіток у біологічному плані явище шкідливе, бо при цьому рослини втрачають здатність до насінного розмноження, але в квітникарстві і декоративному садівництві воно цінне, тому такі рослини вирощують штучним вегетативним способом.

До тералогічних змін в квітці слід віднести також випадки формування мікро- і мегаспорогенезу в межах одного спорофіла. Результати цікавих досліджень в цьому напрямі опубліковано вітчизняним ембріологом М. Гюде. Формування мікро- і мегаспорангіїв в межах одного плодолистка виявлено в герані, портулаку, бузку, петунії, тюльпана, півонії, гвоздики. Так, у герані і бузку формування пиляків часто спостерігається в лопатях приймочки і в стінних зав'язі, у петунії – на плацентах в середині зав'язі, в настурції – при основі стовпчика маточки.

У межах однієї тичинки виявлено формування мегаспорангіїв поряд з мікроспорангіями у східного маку, петунії, герані, бузку. Зокрема в герані і бузку зафіксовано утворення насінних зачатків на тичинковій нитці, у східного маку – перетворення пиляка в приймочку. У петунії спостерігались випадки розміщення на краю пелюстки віночка, приймочки і пиляка. Завдяки тералогічним змінам частини квітки – плодолистки, тичинки і оцвітину за їх генезисом можна розглядати як гомологічні утворення.

Дослідження анатомії провідної системи показують, що провідна система квіток з верхніми зав'язями і вегетативних пагонів схожа, особливо тоді, коли квітколоже видовжене. Кожен чашолистик має стільки ж слідів, як і вегетативний листок тієї самої рослини. У кожную тичинку звичайно відходить по одному сліду, а в плодолистки – по три. Невеличкі відгалуження зв'язують провідну систему плодолистків з насінними зачатками. З основними положеннями фоліарної теорії розуміння морфологічної природи квітки узгоджується також стробілярна (від грецького стробіλος - шишка) і псевдантова теорія походження квітки і покритонасінних рослин в цілому.

Згідно з стробілярною і еудантовою (від грецького еу – справжній, анто - квітка) теорією, яку в сучасний період поділяють більшість учених, квітки покритонасінних рослин виникли в процесі еволюції із двостатевих шишок давніх голонасінних. Примітивні квітки первісних покритонасінних в плані стробілярної теорії, були двостатеві, великого розміру, з конічним квітколожем, на якому по спіралі розташовано у невизначеній кількості незрелі плодолистки тичинки, пелюстки, віночок і чашолистки. Такого типу квітки зустрічаються в сучасних рослин в родині магнолієвих, лататтевих, жовтецевих та інших. При дальшій еволюції квітки укорочувалось квітколоже, зменшилось число і стабілізувались бічні члени квітки, відбувалось розміщення їх колами, зростання між собою, з'являлись одностатеві квітки з простою оцвітиною тощо.

Стробілярну теорію походження квітки розвивали і обґрунтовували, починаючи з кінця XIX і в XX століттях ряд вчених: Ч. Бессі (США), А.Арбек і Паркін (Англія), М.А. Буш і Б.М. Козо-Полянський (бувший СРСР) та інші.

Псевдантову (від грецького “псевдос” – несправжній, “антос” – квітка) теорію походження квітки запропонував на початку XX століття австрійський ботанік Р. Ветштейн. Він розглядає квітку, як ущільнену групу одностатевих квіток вищих голонасінних (гнетових). Згідно з цією теорією більш давніми і примітивними квітками є дрібні, одностатеві запилювані вітром, з простою оцвітиною та кільцевим

розміщенням нечисленних членів квітки. Із сучасних рослин такі квітки мають представники родини березових, букових, горіхових, вербових тощо.

Теломна гіпотеза походження квітки виникла на базі виявлення ринієфітів. Осьові органи (теломи) у них розгалужені, на кінцях розгалужень несуть спорангії. Тіло їх складалось із наземних і підземних теломів. Один із 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 кожному. Так виникла 4-гніздна тичинка – синангій. Мегаспорофіли, зростаючись краями, утворили маточку з насінними зачатками всередині. Теломи дали також початок пелюсткам. Згідно з цією теорією листки, спорофіли та осьові органи формувались одночасно.

Існують також інші погляди на походження і морфологічну природу квітки. Так, датський ботанік Хагеруп вважає, що плодолистки і насінні зачатки в деяких групах покритонасінних не гомологічні, а сам мезофіл зав'язі – листового походження, а плацента і насінні зачатки – стеблового. Згідно з поглядами Томпсона і Грегуара, всі фертильні частини квітки, плодолистки і тичинки є виростами квітколожа, тобто вона стеблового походження. Згадані погляди обґрунтовуються недостатньо.

Генетичну проблему квітки ще не повністю розв'язано, вона є предметом пошуків вчених багатьох країн.

### 9.15. Суцвіття.

Квітки розташовуються на пагонах здебільшо не поодинокі, а групами. Якщо в групі квіток звичайних вегетативних листків нема, а розвинені лише прицвітки, то такі гілки з квітками називають суцвіттям. Суцвіття бувають пазушні, коли вони розвиваються у пазухах листка гілки, наприклад у губоцвітих, і верхівкові, коли завершують собою головний та бічний пагони – у злаків, осоки, бузку, первоцвіту.

Як і вегетативні пагони, суцвіття за характером галуження бувають моноподіальні (ботричні, бокоцвіті, необмежені) (від

грецького “ботрикс - китиця”) і симподіальні (цимозні, верхоцвіті, обмежені) (цимозні – від грецького “кима” - хвиля).

У ботричних суцвіть цвітіння починається з нижніх квіток і йде у висхідному порядку, у цимозних суцвіть – у зворотному. Ріст головної осі у ботричних суцвіть тривалий, у цимозних суцвіть він припиняється швидше і завершується квіткою.

Серед названих обох типів суцвіть розрізняють прості і складні. У простих суцвіть розгалуження першого порядку завершується квітками, в складних – можуть бути ще розгалуження другого і третього порядків у вигляді вторинних суцвіть того чи іншого типу.

### **9.16. Прості ботричні суцвіття.**

Китиця. На видовженій головній осі в пазухах прицвіток розташовані на квітконіжках приблизно однакової довжини поодинокі бічні квітки. Китиці поширені в багатьох хрестоцвітних, смородини, черемхи, люпину, білої акації, наперстянки та інших.

Колос. На видовженій осі в пазухах прицвіток розташовано сидячі квітки – у подорожника, верби, граба, тичинкові квітки в осик.

Початок – відрізняється від колоса потовщеною м’ясистю віссю (маточкові суцвіття кукурудзи, рогозу).

Щиток. Відрізняється від китиці тим, що квітконіжки нижніх квіток довші від верхніх, тому всі квітки розташовані в одній площині (груша, слива, яблуня).

Зонтик. На кінці головної укороченої осі бічні квітки відростають ніби з одного місця на квітконіжках однакової довжини, розміщуючись у площині або кулеподібно. Прості зонтики квіток у вишні, цибулі, примули.

Головка. На укороченій головній осі щільно розташовано квітки з коротенькими квітконіжками (конюшина, черсак, скабіоза, миколайчики).

Кошик. Сидячі квітки розташовано щільно на укороченому, потовщеному квітколожі, дуже розширеному на кінці осі, з опуклою, плоскою або увігнутою поверхнею. Зовні суцвіття покрите обгорткою з одного або кількох рядів

прицвіткових листків, зрослих або вільних. Обгорткові листки можуть налягати один на одного у вигляді черепиці. Розширена вісь кошика одночасно являється спільним квітколожем для всіх квіток. Кошикове суцвіття поширене в родині айстрових (складноцвіті).

Сережка. Відрізняється від колоса тонкою віссю, що звисає. Після цвітіння все суцвіття опадає разом. Це тичинкові суцвіття верби, грецького горіха. Найчастіше сережки вважають складними суцвіттями, бо на головній осі багатьох сережок розташовані не поодинокі квітки, а по кілька (у тичинкових суцвіттях ліщини, тополі, берези, осики).

### 9.17. Складні ботричні суцвіття.

Бувають досить різноманітні. Найчастіше зустрічаються наступні:

Волоть. За характером розташування квіток волоть є складна китиця. Головна вісь на різній висоті дає відгалуження, які в свою чергу можуть також галузитись, утворюючи китиці, колоски або інші суцвіття. Загальний габітус волоті наближається до пірамідального того чи іншого типу розлогості. Волоті зустрічаються у багатьох злаків - вівса, проса, тонконога, а також у бузку, полину, винограду, тощо.

Складний колос – на головній осі колосоподібно розташовано прості колоски – пшениця, жито, ячмінь.

Складний щиток. Головні і бічні осі галузяться за схемою щитка, наприклад у горобини.

Складний зонтик складається з простих зонтичків. При основі зонтиків та зонтичків не рідко є обгортки з прицвіткових листків. Складний зонтик поширений в родині зонтичних.

Нерідко зустрічаються складні суцвіття мішаного типу, коли галуження першого і другого порядку не є однотипні. Так, наприклад, у пижма і деревію на розгалуженнях типу щитка розташовані кошики; у злаків волоть завершується колосками, у плюща на китиці зонтики, тощо.

### 9.18. Прості і складні верхоцвітні (цимозні) суцвіття.

За кількістю бокових гілок вони поділяються на три групи: однопроменеві – монохазій, двопробленеві – дихазій, багато променеві – плейохазій. Для них властивий симподіальний тип галуження, де бічні гілки переростають (переганяють) головну.

Залежно від способу відродження в монохазії розрізняють завиток і звивину. У завитка бічні гілки послідовно з'являються лише з одного боку, внаслідок чого суцвіття загинаються на зразок спіралі. Завитки поширені в родини шорстколистих – у незабудки, живокосту, синяка та інших. У звивини бічні одно квіткові гілки відходять послідовно в дві протилежні сторони (у гравілату). До монохазію відносять і клубочні квітки буряка, лободи та інші. У клубочних всі квітки тісно скупчені і мають вигляд голівки.

Дихазій – це двопробленеве суцвіття, називається ще півзонтиком. Галуження тут іде за типом несправжньої дихотомії: під квіткою, що завершує головну вісь, розвиваються дві супротивні осі, які переростають головну і завершуються також квіткою. Під ними розвиваються дві осі третього порядку, тощо. Дихазій поширений в родині гвоздикових та інших.

Плейохазій характеризується багатопробленевим галуженням. Називають його ще несправжнім зонтиком. Тоді осі першого порядку галузяться за типом плейохазія, а осі наступних порядків – у вигляді дихазіїв і навіть монохазіїв, наприклад у суцвітті молочаю.

Число квіток залежить від виду і варіює від кількох штук до багатьох тисяч. Розміри суцвіт'я бувають від кількох міліметрів до кількох метрів. Особливо великих розмірів (12 м в діаметрі і 14 м в висоту) воно досягає у пальми коріни. Кількість квіток тут обчислюється десятками тисяч.

Біологічне значення суцвіт'я зводиться до кращого забезпечення процесу запилення квіток, уникнення загрози збереження виду.

### 9.19. Цвітіння.

Під цвітінням розуміють стан квітки з розкритою оцвітиною, коли її андроцей і гінецей готові до запліднення. Початок і тривалість цвітіння є насамперед видовою і спадковою ознакою, але значною мірою воно залежить також від сукупності факторів навколишнього середовища: умов живлення, температури, освітлення, тощо. До цвітіння рослинний організм накопичує певний запас поживних речовин. Цей період називається вегетативним. Тривалість його в однорічників від одного до трьох місяців, а у багаторічників - до кількох років, а в деяких дерев – десятки років. Так, гречка зацвітає через три-чотири тижні після проростання, озимі зернові – весною наступного року, тобто через 6-8 місяців, буряк і морква на другому році життя, городня цибуля – на третьому, персик – на 3-5р., яблуня – на 5-8р., береза – на 10-12 р., липа – 20-25 р., дуб – на 50-80р. Поодинокі дерева на просторі зацвітають раніше, ніж у густих насадженнях. Пряме сонячне проміння, сухе повітря, нестача вологи в ґрунті прискорюють цвітіння. Надмірна кількість азоту в ґрунті і сильний ріст вегетативних органів, навпаки, гальмують цвітіння. Змінюючи середовище, можна повною мірою регулювати початок цвітіння. Дійовим заходом для прискорення цвітіння – є розроблений І.В. Мічурініним метод ментора: коли в крону молодих сіянців прищеплюють кілька живців з плодоносних дерев.

Однорічні, дворічні і деякі багаторічні рослини цвітуть у своєму житті один раз і після плодоношення відмирають. Такі рослини називають монокарпічними (грецьке “моно” – один, “карпос” - плід). Серед багаторічників монокарпічними є деякі агави і бамбуки. Більшість багаторічних рослин цвітуть, звичайно, протягом життя багато разів, називають їх полікарпічними. Цвітіння більшості рослин приурочене до певного сезону – весни, літа чи осені, і лише деякі тропічні види, наприклад кокосова пальма і какао, розпочавши цвітіння, не припиняють його протягом багатьох років. За сприятливих умов цілий рік може цвісти також лимон. По кілька місяців цвітуть бавовник, троянди, малина, суниця та інші. Тривалий період цвітуть представники родини шорстколистих,

мальвових, хрестоцвітих. Плодові дерева – яблуні, груші, вишні, сливи цвітуть 6-10 днів, короткий період цвітіння у злаків, осок, лілійних.

Тривалість цвітіння окремих квіток у різних видів також коливається – від кількох годин до двох місяців. У амазонського латаття квітка завершує цвітіння за 20-30 хвилин, менше доби цвітуть квітки енотери дворічної, льону, бавовнику. Цвітіння затримується, коли не відбувається запилення. Так, у тропічних орхідей незапилені квітки можуть цвісти 70-80 днів. У більшості рослин протягом цвітіння квітки весь час розкриті, але чимало й таких видів (кульбаба, портулак, сон-трава і ін.), у яких квітки періодично розкриваються і закриваються при зміні температури, освітлення, вологості повітря, тощо. Відбувається це в квітках, у яких процес росту не припинявся і проходить нерівномірно з зовнішнього і внутрішнього боку оцвітини.

Порядок і хід розцвітання оцвітини досить різноманітні. У багатьох лісових і плодових дерев квітки розкриваються навесні ще до розгортання листків (наприклад у ліщини, осики, вільхи, береста, тополі, сливи, абрикоса, тощо). У інших деревних порід (яблуні, дуба, берези, граба) квітки розпускаються одночасно з листками. У багатьох рослин спостерігається досить строга приуроченість розпускання квіток до пори доби, наприклад, у багатьох злаків, складноцвітих, розоцвітих квітки розпускаються на світанку або вранці, в пахучого тютюну і енотери – пізно ввечері.

Порядок зацвітання в суцвіттях цимозного типу йде, як правило, зверху до низу, або з середини до периферії, а в ботричних – в зворотньому напрямку. Спостерігається і деякі відхилення від цього. Наприклад, у яблуні з ботричним цвітінням, спочатку зацвітає верхня квітка, а в складному колосі пшениці цвітіння починається від середини і далі поширюється одночасно до низу і до верху.

## **9.20. Запилення.**

Щоб відбулося запліднення треба, щоб стиглий пилок потрапив на приймочку маточки. Перенесення пилку на приймочку називається запиленням. Здійснюється воно

різними способами. У двостатевих квітках запилення може здійснюватися пилом цієї самої квітки, і тоді воно називається самозапиленням, або пилом іншої квітки, таке запилення називають перехресним.

### 9.21. Самозапилення.

Самозапилення, яке завершується самозаплідненням (автогамією) мало поширене в рослинному світі, але воно розглядається як особливий тип статевого відтворення покритонасінних. У багатьох рослин самозапил відбувається ще в закритих бутонах, коли пилок інших рослин потрапить туди не може. Це спостерігається в таких рослин як ячмінь, горох, квасоля, деякі люпини. Самозапильні рослини здатні, як правило, і до перехресного запилення і в багатьох видів обидва способи запилення в тому чи іншому співвідношенні існують поряд.

У багатьох рослин самозапилення відбувається лише в кінці цвітіння, коли перехресне запилення не відбулося. При цьому в розміщенні членів квітки відбуваються зміни: притискаються тичинки до маточки (у льону, париля); загортаються приймочки у напрямку до пиляків у арнік; змінюється нахил квітки у грушанки, що сприяє попаданню пилку на приймочку.

У самозапильних рослин автогамію забезпечують: 1) таке розміщення пиляків і спосіб їх розкривання відносно маточки, яке не перешкоджає потраплянню пилку на приймочку; 2) одночасне вистигання пиляків з готовністю маточки до запліднення; 3) наявність генетичної сполучності спермійів і яйцеклітини квітки, тобто їх здатність до копуляції й утворення повноцінного насіння. При вимушеному самозапиленні більшість перехреснозапильних рослин також утворює насіння, яке не проростає, а якщо і проростає, то дає кволе потомство.

Найстійкішими самозапильниками є рослини з так званими клейстогамними квітками, які весь час залишаються закритими. Клейстогамні квіттки здебільшого непоказні, дрібні і розташовані при землі. Клейстогамні квіттки зараз виявлено в 62 родинях у 628 видів (фіалки, кислиці, чини).

Серед культурних рослин самозапилення досить поширене. До самозапильних рослин належать: ячмінь, овес, просо, сорго, горох, квасоля, помідори.

Факультативним самозапильником є також льон, бавовник, цукрові буряки, деякі сорти конюшини, жита та інші, які вважають перехреснозапильними.

### 9.22. Перехресне запилення.

Досліджуючи ефект різних способів запилення, Ч. Дарвін дійшов до висновку, що перехресне запилення є прогресивним в еволюції рослинного світу, бо збільшує пристосувальні можливості потомства, збагачуючи його спадкову інформацію, що складалася під впливом різних умов існування обох батьківських ліній.

Перехресне запилення є переважаючим в рослинному світі. Для здійснення його виробились найрізноманітніші фізіологічні морфологічні пристосування. Явище безплідності при самозапиленні є одним з основних фізіологічних пристосувань коли самозапилення не ефективне. Явище неодночасного вистигання тичинок і маточок в одній квітці (дихогамія) досить поширене серед квіткових рослин. Якщо при дихогамії раніше вистигають пиляки, тоді її називають протерандрією, коли навпаки, раніше вистигають маточки - протерогінією. У культурних рослин в межах того самого виду одним сортам властива протерандрія, іншим – протерогінія. Зокрема це спостерігається в плодкових деревах.

Протерандрія поширена в родини зонтичних, бобових, мальвових, губоцвітих, складноцвітих, а з розоцвітих – в ожини, малини, суниць. Протерогінія буває в родини злаків, ситникових, кірказонових, подорожникових, жимолостевих, а з розоцвітих – у яблуні, груші, вишні, сливи.

Серед морфологічних пристосувань, які перешкоджають самозапиленню, є одностатевість квіток. До цієї категорії морфологічних пристосувань належить і явище різностовбчатості або гетеростилії, у квітках окремих особин того самого виду. При гетеростилії у квітках одних особин стовпчики довгі, а тичинки укорочені, в інших особин, навпаки, короткі стовпчики і довгі тичинки. Крім цього, і

розмір пилкових зерен теж не однаковий. Спостереженнями встановлено, що у гетеростильних рослин нормально проходить лише так зване легітимне запилення, тобто між різнотипними квітками. Гетеростилія спостерігається у гречки, медунки, примули, вероники, кислиці, бобівника трилистого, плавушника болотного.

За способом перенесення пилку перехресно запильні рослини поділяють на вітрозапильні або анемофільні, комахозапильні або ентомофільні, запилювані птахами – орнітофільні і запилювані з допомогою води – гідрофільні.

У деяких рослин, наприклад у рутвиці і цукрового буряку запилення здійснюється як вітром так і комахами.

Штучне запилення – це процес, у якому бере участь людина, його застосовують в селекції для виведення нових сортів, з метою підвищення врожайності сільськогосподарських культур, покращення якості продукції.

### 9.23. Запліднення.

Запліднення – процес злиття двох статевих клітин, різних за своїми фізіологічними функціями, але подібних за природою.

Чоловічі статеві клітини у покритонасінних рослин без джгутиків - спермії, а жіночі – яйцеклітини. Вони відповідно несуть ознаки чоловічої і жіночої статі.

Пилінка, потрапивши на приймочку маточки набрякає, вегетативна клітина проростає і починає рухатися (рости) до зав'язі, утворюючи вегетативну трубку (пилкову трубку). Трубка проходить крізь пори екзини і потрапляє в середину зав'язі до насінного зачатка.

Розвиток пилкової трубки називають гаметофазою, бо вона несе спермії.

У процесі росту в пилкову трубочку опускається генеративна клітина.

З генеративної клітини утворюються 2 спермії, які є чоловічими статевими клітинами. З участю вегетативної трубки спермії підводяться до зародкового мішка. Однак, перш ніж зустрітися із зародковим мішком, на шляху пилкової трубки стають клітини нуцелуса. Щоб пройти крізь цю

перешкоду, пилкова трубка, очевидно, виділяє відповідні ензими, які руйнують клітини насінного зачатка, даючи хід сперміям до зародкового мішка. У зародковому мішку трубочка росте у напрямку яйцеклітини. Зустрівшись з яйцеклітиною, кінець трубочки розкривається і її вміст (цитоплазма і два спермії) виливається у зародковий мішок. Після цього вегетативна клітина дегенерує.

У зародковому мішку у зв'язку з надходженням нових компонентів відбуваються досить складні перегрупування. Синергіди починають руйнуватись, один з сперміїв зливається з яйцеклітиною, запліднюючи її, таким чином утворюється зигота з диплоїдним набором хромосом. Другий спермій зливається із вторинним ядром зародкового мішка. У процесі дальшого розвитку із зиготи утворюється зародок, а із вторинного ядра – ендосперм з триплоїдним набором хромосом. Так здійснюється подвійне запліднення у покритонасінних рослин, яке в 1898 р. відкрив російський ботанік С.Г. Навашин.

#### **9.24. Апоміксис. Його роль у житті квіткових рослин.**

Крім звичайного подвійного запліднення у квіткових рослин часто спостерігається відхилення від нормального статевого процесу, коли зародок і насіння розвиваються без запліднення. Такий процес називають апоміксисом (від гр. аро- без, *mixis* -змішування).

Існують такі категорії апоміксису: партеногенез (від гр. *parthenos* – незаймана, *genesis* - походження), апогамія (від гр. аро- без, *gamos* - шлюб), апоспорія (від гр. аро- без, *spora* - сіяння).

Наведена класифікація базується на основі того, з яких компонентів насінного зачатка розвивається зародок. Якщо він утворюється з незаплідненої яйцеклітини, таке явище називають партеногенезом. Партеногенез проходить двома шляхами. В одних випадках зародок формується з гаплоїдної яйцеклітини (у дурману, тютюну та ін.), в інших – з диплоїдної. При чому 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 беруть участь синергіди, антиподи (в редукованому або не редукованому стані) а також клітини ендосперму. Апогамія спостерігається у подорожника ланцетолистого, цибулі пахучої та ін. рослин.

Апоспорія проявляється як особлива форма апогамії, коли зародок розвивається поза гаметофітною фазою за рахунок диплоїдних клітин нуцелуса, халази або покривів насінного зачатка. Апоспорія спостерігається у цитрусових, розоцвітих та інших.

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 пристосувалися до розмноження, заселяючи великі території. Налічують майже 50 родин квіткових рослин, у яких спостерігається апоміксис, але найбільше поширення він має серед жовтецевих, орхідних, лілійних, злаків та інших родин рослин.

### 9.25. Плоди.

Плід – це видозмінена в процесі запліднення і розвитку квітка. В його утворенні нерідко бере участь не тільки зав'язь, а й інші частини квітки – квітколоже, квітконіжка, чашолистки, пелюстки і навіть тичинки. Стінка плода називається перикарпієм (від гр. *peri* – навколо, *carpos* - плід) або оплоднем, в якому розрізняють три шари: зовнішній – екзокарпій, внутрішній – ендокарпій, середній – мезокарпій. Не завжди їх можна розмежувати. Різноманітність плодів зумовлюється переважно будовою оплодня, способами його розкривання, особливостями їхнього розвитку і поширення. Залежно від будови і консистенції оплодня плоди поділяють на соковиті і сухі.

### 9.26. Соковиті плоди.

Соковиті плоди мають соковитий оплодень. До них належать ягода, кістянка, яблуко, гарбузина і помаранча.

Ягода характеризується соковитим енто- і мезокарпієм. Як правило це багато насінний плід, але бувають і однонасінні ягоди (фініки- *phoenix*). Ягода утворюється в журавлини, агрусу, смородини, чорниці, барбарису, помідора, картоплі і інших рослин.

Кістянка – однонасінний плід з яскраво вираженими трьома шарами. Екзокарпій шкірястий, ендокарпій дерев'янистий, мезокарпій м'ясистий, соковитий, добре розвинутий, рідше сухий, губчастий. Плід кістянка добре розвивається у вишні, сливи, персика, тощо. Кістянка виникла з листянки в результаті редукції насінних зачатків. Але є кістянка з двома і більше насінинами (мушмула). Іноді кістянка буває сухою (мигдаль).

Яблуко – багатонасінний плід, у формуванні якого беруть участь не тільки стінки зав'язі, а й інші частини квітки (квітколоже, основи чашолистків, пелюсток, тичинок). Зі стінок зав'язі утворюються в основному хрящуваті перетинки, які прикривають насіння в середині плода. Плід яблуко розвивається в яблуні (*Malus*), груші (*Pyrus*), айви (*Cydonia*), горобини (*Sorbus*), тощо.

Гарбузина має дерев'янистий екзокарпій, в її утворенні бере участь також квітколоже. Ендокарпій і мезокарпій у гарбузини соковитий. Плід гарбузина мають гарбуз (*cucurbita*), кавун (*citrulus*), диня (*melo*), огірок (*cucumis*).

Помаранча – плід цитрусових (у апельсина, мандарина, лимона) – багатонасінний з товстошкірим екзокарпієм і великою кількістю залозок, що виділяють ефірні олії. Мезокарпій губчастий, волокнистий, сухий, білого кольору. Ендокарпій – м'ясистий, соковитий. Соковита тканина розвинулася завдяки виростам, що виникли на внутрішній епідермі плодолистків. Клітини цієї тканини великі й переповнені клітинним соком, вони займають всю зав'язь.

### 9.27. Сухі плоди.

Сухі плоди – мають сухий оплодень. Вони поділяються на розкривні та нерозкривні. До перших належать: сім'янка, зернівка, горіх, горішок, тощо. Нерозкривні плоди містять як правило одну насінину.

Сім'янка утворюється з двох плодолистків і має шкірястий оплодень. Насінина не зростається зі стінками плода. Сім'янка характерна для складноцвітих і черсакових.

Зернівка - однонасінний плід, в якому оплодень зростається з насіниною і становить єдине ціле, тому її називають не тільки плодом, а й насіниною. Зернівка характерна для злакових.

Горіх – однонасінний плід, має дерев'янистий оплодень, який не зростається з насіниною, остання в середині плода знаходиться вільно. Плід горіх характерний для дуба, ліщини, бука, берези, конопель, рослин родини гречкових.

Горішок утворюється з одного плодолистка, має шкірястий оплодень. Розвиваються вони в жовтецевих, деяких розових. Якщо на одному квітколожі формується кілька горішків, утворюється плід багатогорішок (жовтець). Дуже своєрідним багатогорішником є плід суниць і полуниць. У них горішки занурені в м'ясисте розросле квітколоже. Останнім часом ці плоди стали називати за назвою рослини.

Сухі плоди бувають одно- і багатонасінними, зі шкірястим, дерев'янистим або перетинчастим оплоднем. Ці плоди при дозріванні розкриваються і насіння з них випадає.

За характером розкривання та кількістю гнізд розкривні плоди поділяються на такі типи: листянка, біб, коробочка, стручок, стручечок.

Листянка – багатонасінний плід, що утворюється з одного плодолистка і розкривається по одному шву. Вона розвивається в магнолієвих, деяких жовтецевих, розових. Якщо на одному квітколожі формується кілька листянок, плід називається багатолистянкою (магнолія).

Біб – одногніздний, одно- або багатонасінний плід, який формується з одного плодолистка. Розкривається двома швами (черевним і спинним).

Коробочка – багатонасінний плід, у формуванні якого бере участь два і більше плодолистків. Вона буває одно-, дво- і багатогніздна. Плід коробочка у блекоти, портулака, подорожника, орхідних, фіалки, лілійних, тютну, дурману, льону, вересових, ранникових, молочайних і ін.

Стручок – видовжений двогнізний багатонасінний плід, у середині якого розвивається несправжня перетинка, до якої прикріплюється насіння. Розкривається цей плід від основи до верхівки двома стулками. Характерний для більшості хрестоцвітих.

Різновидністю стручка є стручечок. За будовою і походженням він подібний до стручка і відрізняється лише розмірами. Стручечки майже однакової ширини і довжини. Іноді довжина перевищує ширину, але не більше як у три рази. Характерні ці плоди для грициків, талабана, хрінниці та деяких інших хрестоцвітих.

У природі трапляються випадки, коли плоди, формуючись з квіток суцвіття, зростаються між собою, утворюючи з кількох плодів ніби один плід. Така сукупність плодів називається супліддям. Розвиваються вони в буряків, шовковиці, інжиру, ананаса тощо.

З усіх розглянутих типів плодів найпоширеніші сухі розкривні плоди. Друге місце посідають плоди з сухими і нерозкривними оплоднями, рідше соковиті плоди.

### **9.28. Генетична класифікація плодів.**

Генетична класифікація плодів відбиває їх еволюційні зв'язки, побудована на особливостях будови гінцея і квітки взагалі.

У зв'язку з типом гінцея розрізняють плоди апокарпні (формуються з апокарпного гінцея, при цьому окремі плодолистки апокарпного гінцея залишаються здебільшого вільними і після досягання, утворюючи кожний окремий плід) і ценокарпні (формуються з ценокарпного гінцея або ж вільні спочатку плодолистки в процесі розвитку зростаються між собою). Ценокарпні плоди поділяються на синкарпні, паракарпні і лізікарпні – одnogнізні. В паракарпних плодах

насіння прикріплюються до стінки, а в лізикарпних знаходяться в центрі плода.

До апокарпних плодів належать багатолистянка і листянка, багато горішок, горішок, кістянка і біб. Основними типами синкарпних плодів є коробочка, ягода, горіх, яблуко, гранат, тощо. До паракарпних плодів належать стручок, зернівка, сім'янка, гарбузина, тощо. Серед лізикарпних плодів є коробочки, кістянки і горіхоподібні плоди.

### **9.29. Розповсюдження плодів і насіння.**

Пристаосування рослин до розмноження і розповсюдження плодів і насіння є одними з найважливіших властивостей рослин. Розселення рослин сприяє збереженню видів. Залежно від того, за допомогою яких агентів розповсюджуються плоди, рослини поділяють на анемохорні, зоохорні, антропохорні, орнітохорні, гідрохорні, тощо. Поширення за допомогою різних агентів називають алохорією (гр. *allos* – інший, *choreo* – поширюватись) на відміну від автохорії – само поширення.

Анемохорія – розповсюдження плодів і насіння повітряними течіями. Це один з найпоширеніших способів розселення рослин. Плоди і насіння при такому способі мають відповідні пристосування. В одних рослин плоди і насіння дуже легкі, в інших – на них розвиваються вирости-волоски, завдяки яким плоди і насіння стають летючими. Анемохорні плоди і насіння розвиваються у верби (*Salix*), тополі (*Populus*), берези (*Betula*), клена (*Acer*), ясена (*Fraxinus*), орхідних (*Orchidaceae*), бавовнику (*Gossypium*), кульбаби (*Taraxacum*), мати-й-мачуха (*Tussilago*) і багатьох інших рослин.

Зоохорія і орнітохорія – розповсюдження плодів і насіння з участю тварин. Таким способом розповсюджуються плоди горобини, терену, глоду, тощо. В окремих рослин на плодах є причіпки (лопух, дика морква, парило, нетреба), за допомогою яких вони причіплюються до шерсті тварин, а ті переносять їх на нові місця. Такі рослини, як омела, лілія мають липкі плоди, які прилипають до тварин і можуть переноситись на великі відстані.

Мірмекохорія – розповсюдження насіння і плодів мурашками. До мірменохорних рослин належать фіалки, ряст,

Петрів хрест, зірочки жовті, чистотіл та інші, що утворюють м'ясисті, багаті на олію придатки, які приваблюють мурашок.

Антропохорія – розповсюдження плодів і насіння людиною. Насіння і плоди переносяться транспортом з різними товарами, предметами, одягом людини. Найактивніший спосіб для розселення рослин, коли розповсюджуються не тільки плоди і насіння, а й живці, кореневища, бульби, цілі рослини. Можна вважати, що антропохорія займає одне з головних місць у розселенні рослин на планеті.

Гідрохорія характерна для водних рослин. Плоди і насіння розповсюджуються за допомогою води. У них утворюються роздуті вирости, які заповнюються повітрям. Це допомагає їм довгий час триматися на воді і переміщатися водними течіями на значні відстані (осока, півники). Іншою важливою особливістю гідрохорних рослин є стійкість їхніх плодів і насіння до набухання, тобто вони не гігроскопічні.

Автохорія – розповсюдження плодів і насіння в результаті фізичних змін в їхніх тканинах та інших внутрішніх явищ. Прикладом автохорних рослин можуть бути люпин, чина, герань, фіалка, карагана та інші. Після дозрівання плоди цих рослин розтріскуються і насіння викидається із них із силою. Цікава автохорія (геокарпія) в арахіса. Після відцвітання квітконіжки розростаються, підносячи зав'язі трохи вгору, а потім загинаються до землі і зариваються в ґрунт на глибину до 10 см., де й формуються плоди.

Своєрідним пристосуванням до поширення плодів і насіння в степовій зоні є перекотиполе, котрі після досягання плодів відриваються від кореня і перекочуються вітром на величезні відстані.

### **9.30. Характеристика насіння квіткових рослин.**

За формою розміром і забарвленням насіння досить різноманітне. Це спостерігається не тільки між окремими систематичними групами рослин, а й в межах одного виду.

Не зважаючи на велику різноманітність зовнішньої та внутрішньої будови, насіння квіткових рослин має ряд загальних рис.

До складу кожної насінини входить: насінна оболонка (шкірка), зародок і запасні поживні речовини. Насінна шкірка формується з покривів (інтегументів) (від лат. *Integumentum* - покрив, покриття) насінного зачатка. Вона багат шарова і виконує захисну функцію, захищає зародок від механічних пошкоджень, грибних хвороб, висихання, тощо. За рахунок насінної шкірки можуть формуватися різні придатки – волоски (у тополі), завдяки яким насіння розсіюється вітром. М'ясисті утворення на насінні брусниці, копитняка та інших рослин є кормом для птахів і мурашок, що теж сприяє перенесення їх у нові сприятливі умови.

Зародок розвивається із зиготи і є продуктом статевого процесу. У зародку в ембріональному стані закладаються сім'ядолі та вегетативні органи – зародковий корінець і зародкова брунечка (вісь з зародковими листочками). Сім'ядолі у насінині утворюються сім'ядольний вузол. Між сім'ядолями формується вісь з меристематичним апексом пагона. В точці росту в них закладаються зародкові листки. Зародковий корінь нагадує комплекс меристематичних клітин, прикритих кореневим чохлаком. Проміжок між сім'ядолями і зародковим коренем називають підсім'ядольним коліном або гіпокотилем (від грецького *hipo* - внизу, *kotul* - заглиблення). Перехід від кореня до гіпокотиле називають кореневою шийкою.

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 грецького *endo* – всередині, *sperma* – насіння), у бобових – сім'ядолях, у рослин з родини лободових, гвоздичних лататєвих – у периспермі (від грецького *peri* – навколо, *sperma* – насіння). Енергетичний запас потрібний рослині на перших етапах її розвитку – від проростання насіння до появи сходів, оскільки на початку життя рослина поводить себе як гетеротрофний організм. При появі фотосинтезуючих органів розпочинається автотрофне живлення.

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

Насіння дводольних рослин з ендоспермом характерне для рицини (*Ricinus*), ясена (*Jraghinus excelsior*), помідора (*Licopersicum esculentum*), жимолостевих, зонтичних та інших.

Насіння дводольних рослин без ендосперму мають бобові, гарбузові, айстрові, капустяні та багато інших представників рослинної флори. Характерною особливістю насіння цих рослин є відсутність ендосперму. При чому на початку розвитку насінини він ще є, а потім клітини його розчиняються і продукти розпадання відкладаються в сім'ядолях. Сім'ядолі при цьому виконують функції запасуючої тканини. У квасолі, люпину, буряків, гарбузових та інших з появою сходів сім'ядолі виносяться на поверхню. На світлі вони зеленіють і до появи справжніх листків фотосинтезують, замінюючи функцію листків. Пізніше, після розвитку листків, вони відпадають. У багатьох рослин (гороху, кормових бобів, сочевиці, нуту, чини) сім'ядолі розходяться в ґрунті.

Третьою групою з дводольних рослин є насіння з ендоспермом і периспермом. За своїм походженням вони не ідентичні. Ендосперм формується в зародковому мішку з вторинного ядра зародкового мішка, перисперм – це залишки нуцелуса. Обидві тканини зберігають запасні речовини для зародка. У процесі розвитку ендосперм може повністю поглинатися, а перисперм продовжує розвиватися. Яскраво цей процес ілюструється на поперечному зрізі насіння буряка. В середині його підковоподібно розташований ендосперм, в основі якого формується зародок. Перисперм потужний і є основною масою насінини.

Насіння однодольних рослин представлене двома різновидами - з ендоспермом і без ендосперму.

Насіння з ендоспермом формують рослини родини злакових, півникових лілійних. Найбільше господарське значення з цього класу рослин мають злакові (*Poaceae*). У злакових насінина розвивається в плоді – зернівці. На поздовжньому розрізі насінини виділяються зародок,

ендосперм і насінна шкірка, яка щільно прилягає, навіть зростається з плодовою оболонкою. На межі між ендоспермом і зародком знаходиться щиток. В зародку, крім сім'ядолі, є від диференційована брунька з 2-3 листковими зачатками. Зародкових коренів від одного до кількох.

Насіння однодольних рослин без ендосперму формується в рослин родини частухових (Alismataceae), рдесникових (Potamogetaceae). Характерною особливістю такого насіння також є те, що в нього запасні продукти відкладаються в сім'ядолі, а ендосперм зазнав глибокої редукції аж до його знищення.

### 9.31. 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 називають 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 різних речовин у насінні різних рослин неоднакове. У зв'язку з такими особливостями насіння ділять на крохмалисте (зернівки злакових), білкове (горох, квасоля, соя, люпин), олійне (льон – 37% олії, соняшник  $\approx$  45%, мак – 41%, кунжут > 60%).

Зола, яка залишається після спалювання, утримує в собі цілий комплекс мінеральних сполук, зольність насіння невелика 1,5% (кукурудза) і 5,3 % (мак). До складу золи входять  $K_2O$ ,  $CaO$ ,  $P_2O_5$ ,  $SiO_2$  та інші.

### 9.32. Проростання насіння.

Для проростання насіння потрібна наявність трьох факторів – тепла, вологи, кисню.

Вплив тепла на проростання насіння досить яскраво спостерігається при сівбі кукурудзи в різні сторони, коли ґрунт прогрітий до різних температур. Процес проростання насіння починається з набування, яке зумовлюється зміною

стану колоїдів при вбиранні великої кількості води, яка надходить крізь оболонки насіння і мікропіле. Крім того тут діють осмотичні сили, які розвиваються у зв'язку з різницею потенціалів солей клітинного соку і концентрацію солей у ґрунтовому розчині.

Кількість води необхідної для проростання насіння різних рослин різна. Пшениця вбирає при бубнявінні 79% води від сухої маси насіння, кукурудза – 50%, льон – 100%, буряки – 121%, тощо.

Кисень потрібний для прискорювання проходження в клітинах окисювально-відновних реакцій, що спостерігається при проростанні насіння і спричинює вивільнення енергії потрібної як енергетичний матеріал.

### **9.33. Значення плодів і насіння.**

Насіння і плоди мають величезне значення в житті людини. Завдяки наявності в них найрізноманітніших поживних речовин вони є основними продуктами харчування. В плодах і насінні накопичуються вуглеводи, білки, жири, мінеральні солі, органічні кислоти, вітаміни. Вирощуванням рослин для потреб людини займається рослинництво – одна з найважливіших галузей сільськогосподарського виробництва. Плоди і насіння становлять важливу кормову базу для тваринництва. На корм використовують як самі плоди і насіння так і відходи, зокрема полову, висівки, макуху, тощо.

## Тема 10. Екологічні групи рослин та їхні життєві форми

Література:

М.І.Стебляно, Д.К.Гончарова, Н.Г.Закорко, БОТАНІКА. Анатомія і морфологія рослин. К.: Вища школа. - С. 352-380;

П.М.Потульницький, Ю.О.Первова, Г.О.Сакало, БОТАНІКА. Морфологія і анатомія рослин. К.: Вища школа. - 1971.-С. 320-344;

А.Е.Васильев, Н.С.Воронин, А.Г.Еленевский и др., БОТАНІКА. Морфология и анатомия растений. М.: Просвещение. - 1988. - С. 431-470.

### 10.1. Єдність організму і середовища.

Як і всі живі організми, рослини, в процесі свого росту і розвитку тісно пов'язані з навколишнім середовищем. Рослина з навколишнього середовища вбирає різні речовини, з яких в її тілі завдяки складним біохімічним процесам утворюються нові, з яких вона будує своє тіло. В процесі життєдіяльності організму багато речовин розкладаються і через певні проміжні стадії перетворюються на кінцеві продукти, що виділяються організмом, а деякі накопичуються в ньому, як продукти розкладу. У ході цих процесів звільняється енергія, за рахунок якої відбуваються всі процеси життєдіяльності в організмі. Обмін речовин і енергії між організмом і навколишнім середовищем і є найбільшою суттєвою відмінною життя, як особливої форми руху матерії.

Зовнішня і внутрішня будова рослинних організмів відбиває залежність їх від середовища. Коренева система є пристосуванням для добування води і мінеральних солей з ґрунту. Цим зумовлена нерухомість наземних рослин – ріст, розвиток відбувається на одному місці. У зв'язку з тим, що елементи живлення розсіяні у повітрі і ґрунті, у рослин виробилися розгалужені численні органи – гілки, стебла 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, листопад і впадання в стан спокою, утворення вегетативних бруньок, формування захисних тканин вторинного і третинного походження та ін.

Середовище, що оточує рослини – складний багатофакторний комплекс, що діє у різних поєднаннях. До факторів середовища належать волога, світло, повітря, тепло, ґрунт, рельєф місцевості, тваринні і рослинні організми. Сукупна дія факторів визначає як будову органів рослини, так і ритм їх розвитку. Якщо якийсь із факторів навколишнього середовища є пануючим, то під його впливом рослинні організми в ході еволюції утворюють відповідну екологічну групу.

До однакових умов середовища різні рослини пристосовуються по-різному, набувають тих або інших ознак, утворюючи життєву форму.

## 10.2. Екологічні групи рослин, щодо вологи, світла, субстрату

### *а) щодо вологи:*

Життя рослин, як і всіх живих організмів без води неможливе. Проте, потреба в ній у всіх не однакова. За відношенням рослин до вологи розрізняють наступні екологічні групи рослин:

*Мезофіти.* До цієї групи належать рослини зони помірного клімату, які під час вегетації забезпечені вологою в достатній кількості для їх росту і розвитку: це – лучні трави (конюшина, тимофіївка, грястиця), хлібні злаки (жито, пшениця, ячмінь, овес), більшість овочевих рослин (капуста, морква, буряк), листяні дерева (дуб, береза, вільха) та багато чагарників. Тобто до групи мезофітів належать типові рослини з нормально розвиненими органами. Вивчаючи інші екологічні групи рослин, будову їх органів порівнюють з органами мезофітів. Рослини інших екологічних груп мають пристосування в плані морфологічної та анатомічної будови тіла до більш крайніх умов існування.

*Ксерофіти* – це рослини, що пристосовані до умов життя при нестачі вологи. Ця група рослин досить чисельна і об'єднує деякі дерева, чагарники і велику кількість трав'янистих рослин.

Типовими представниками ксерофітів є рослини степів, напівпустель і пустель. Вони протягом тривалого часу перебували в умовах нестачі вологи і, як наслідок, в них

виробилось ряд відповідних морфологічних, анатомічних та фізіологічних пристосувань – добре розвинена коренева система, що проникає на глибину 15-20 метрів (верблюжа колючка, люцерна степова); в інших ксерофітів коренева система розміщена зовсім поверхнево і пристосована поглинати вологу з короточасних весняно-літніх опадів. Такий тип кореневої системи характерний для *ефемерів* – рослин, які до настання посушливого сезону встигають закінчити вегетацію і утворити плоди і насіння. До ефемерів належать крупка весняна, вероніка весняна, жовтозілля весняне, фіалка польова, тощо. Є і осінні ефемери, які відновлюють вегетацію з настанням дощів.

*Ефемероїди* – багаторічні рослини, що утворюють цибулини, кореневища, бульби які зберігаються в ґрунті після утворення ними плодів. До ефемероїдів належать тюльпани, проліски, підсніжники, мати-мачуха, ряст та ін. Зустрічаються ефемероїди і в лісовій зоні - анемона, гусяча цибулька, сон-трава та ін.

Для ксерофітів характерний високий осмотичний тиск клітинного соку. Клітини ксерофітів менше втрачають води в зв'язку з високою концентрацією клітинного соку. Такі рослини здатні засвоювати воду з ґрунту, яка знаходиться в малодоступному стані.

Своєрідною для ксерофітів є анатомічна будова їх. Вони мають більш дрібні і щільно розташовані клітини з невеликими міжклітинними проміжками і добре розвинену механічну тканину. Це надає органам трав'янистих рослин жорсткості та здерев'янілості. Типові ксерофіти, що виробили пристосування, спрямовані на зменшення транспірації називають *склерофітами*. Ксероморфність в одних випадках проявляється у зменшенні листкової пластинки або навіть повної її редуції до лусочки (спаржа, саксаул, ефедра); в інших – дрібнолистістю, перетворенням листків на колючки або пагонів на кладодії, філідії і філокладії (рускус).

Ксероморфні ознаки досить чітко проявляються в будові епідерми (потовщення клітинних оболонок, досить щільна і товста кутикула і ін.) (Алоє).

Досить своєрідну групу ксерофітів становлять *сукуленти* – багаторічні рослини, які мають соковиті стебла або листки, котрі містять спеціальну водозапасаючу тканину, де накопичується значна кількість води. Накопичені запаси вологи сукуленти ощадливо використовують протягом посушливого періоду (кактуси, молочаї, солероси і інші мають соковиті стебла; агава, алоє, очиток і ін. – листкові форми сукулентів, стебла у них розвинуті слабо).

Протилежними ксерофітами є рослини, які відрізняються високою вибагливістю до вологи. Це так звані гігрофіти, гідрофіти і гідатофіти.

Гідатофіти мають найбільш чітко виражені структурні ознаки. Це рослини, які повністю занурені у воду – елодея, валієнерія роголистник, водяний жовтець, водокраси і ін. Більшість гідатофітів укорінюються в ґрунті водойм, інші вільно зависають у товщі води і лише під час цвітіння з'являються на поверхні. Будова їх зумовлена особливостями існування у водному середовищі.

Аерогідатофіти – перехідна група рослин. Її становлять гідатофіти, у яких частина листків плаває на поверхні води, а частина занурена у воду. До них належать ряска, латаття біле, глечики жовті, водяний горіх, жабурник, рдесник і ін. Будова плаваючих на поверхні листків у них відрізняється від підводних: всі продихи розташовані лише на верхньому боці листка і продихів дуже багато ( до 650 шт/ мм<sup>2</sup>); дуже розвинута стовпчаста паренхіма мезофілу листка.

Гідрофіти - рослини, котрі як правило ростуть на берегах водойм. Це стрілолист, частуха подорожничолиста, вахта трилиста, очерет озерний, куга озерна, хвощ багновий, осоки і ін. Підземна частина гідрофітів (кореневища і корені), а також більша частина стебла занурені у воду. Над поверхнею води піднімаються або одні листки або пагони з листками і суцвіттями. Гідрофіти мають систему добре розвинутих міжклітинників, крізь які здійснюється постачання кисню до органів, що знаходяться у воді або ґрунті водойм. Для багатьох рослин цієї групи характерне явище гетерофілії (стрілолист).

Гігрофіти включають рослини, що ростуть у ґрунті з надмірним зволоженням – болотах, луках, вологих лісах тощо.

Листки гідрофітів вкриті тонким шаром кутикули, продири розташовані на рівні основних клітин епідерми або дещо підняті над ними. Наявність тонкостінних живих волосків, а також широких міжклітинників забезпечує досить активну поверхню випаровування. До цієї групи рослин належать: айр, лепешняк, калюжниця, деякі жовтеці, рис і ін.

Екологічні групи рослин щодо світла:

По відношенню до світла рослини поділяють на світлолюбні і тіневитривалі. Будова листків цих груп рослин істотно відрізняються – для першої характерна ксероморфність, для другої – гігоморфність. За вибагливістю до світла дерева помірної зони можна розмістити в такому низхідному порядку: осика, береза, сосна, верба, дуб, ясен, клен, вільха чорна, берест, липа, ялина, граб, бук, ялиця.

Трав'янисті рослини щодо світла поділяють на такі групи:

1. Рослини, що ростуть на відкритих освітлених місцях. Це в основному багаторічні рослини степів, полів, пустирів, лук і майже всі однорічники.
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. Це тіневитривалі рослини, до яких належать рослини нижнього ярусу лісу, а також широколистяних та хвойних лісів помірної зони.

В умовах постійного затінення рослини вологих тропіків утворили особливі життєві форми, які виносять основну частину пагонів і суцвіття до верхніх освітлених ярусів. Це ліани і епіфіти.

*Ліани* – це рослини, які свої пагони виносять до світла, як опору використовують стійкі рослини, скелі та міцні предмети. До ліан належать виноград, хміль, калістегія, лимонник китайський, актинидія і ін. Переважна більшість ліан – тропічні рослини.

*Епіфіти* – це рослини, які оселяються на стовбурах і гілках дерев або кущів, але не є паразитами. Вони використовують своїх хазяїв лише як опору для досягнення підвищених місць над ґрунтом з відносно нормальним

освітленням. Фізіологічні зв'язки з опорою у епіфітів досить розвинені, вони здатні забирати з вологого повітря водяні пари за допомогою спеціальної поверхневої всисної тканини – веламену. До епіфітів належить багато орхідних папоротей тощо. Серед рослин помірної зони епіфітами є лишайники і деякі мохи.

Екологічні групи рослин щодо субстрату.

Рослини, які живуть на ґрунтах, збіднених мінеральними солями, (напр. на сфагнових (верхових) болотах, піщаних терасах тощо) називають *оліготрофами*. Прикладом таких рослин є багно звичайне, журавлина, лохина з родини брусничних; підбіл звичайний з родини айстрових; мирт звичайний з родини миртових.

Рослини, які ростуть на ґрунтах з високою засоленістю називають *галофітами*. Це солонець, содники, курай м'ясистий, більшість видів лугиги.

Рослини, що живуть на рухомих пісках пустель називають *псамофітами* (саксаул, колосняк, осока піщана).

Журавлина, пухівка, багно і ін. – *ацидофіли* – рослини, що живуть на кислих ґрунтах. Конюшина, люцерна, акація біла – *базифіли* – рослини, що ростуть на лужних ґрунтах. Грястиця збірна, буряки, осока рання – *нейтрофіли* – рослини, що ростуть на нейтральних ґрунтах.

### **10.3. Рослини симбіотрофи, паразити і напівпаразити.**

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 мікоризоутворювачів належить більшість лісових дерев та кущів, а також трав'янистих рослин луків та боліт. Такі родини квіткових рослин як вересові і грушанкові, характерні тим, що в мікоризу вони вступають зразу після проростання насіння. При симбіозі спостерігається ніби взаємний паразитизм рослин – симбіотрофів. Зелена рослина, фотосинтезуючи, забезпечує гриба органічними речовинами, а гриб, в свою чергу, забезпечує рослину водою і мінеральними речовинами через густу систему гіф.

Рослини - паразити – це такі, які поселяючись на рослині – живителі, з допомогою присосок (гаусторій) висмоктують з неї воду, органічні і мінеральні речовини, тобто живуть повністю за її рахунок. Це може бути вовчок на коренях соняшника або конопель, Петрів хрест на коренях ліщини, повитиця на стеблах конюшини, люцерни, льону, кропиви і ін. Рослини – паразити не фотосинтезують, їх листки навіть втратили зелене забарвлення.

Рослини – напівпаразити – це такі, які мають зелені листки, поселяються на рослинах і за допомогою гаусторій живляться водою і мінеральними речовинами.

До рослин – напівпаразитів належать напівкущик омела, що паразитує в кронах дерев, серед лучних рослин дуже поширений дзвінець, а також види роду перестріч.

Є ще і *комахоїдні рослини*, які поповнюють нестачу азоту за рахунок дрібних комах. Це росичка, венерина мухоловка, пухирник і інші, які мають спеціальні ловильні апарати, що затримують комах.

#### **10.4. Класифікація життєвих форм рослин.**

Під поняттям *життєва форма* або *біоморфа* розуміють зовнішній вигляд (габітус) і біологічну пристосованість рослинних організмів, які виникають в процесі онтогенезу під дією комплексу пануючих умов зростання. Життєві форми – свого роду систематичні одиниці в екології і ботанічній географії. При визначенні їх беруть до уваги будову вегетативних органів рослин, які створюють ландшафтні картини рослинного покриву землі у всіх поясах.

Єдиної класифікації життєвих форм рослин не існує, тому ми розглянемо два основних напрямки її - еколого-морфологічну і біологоморфологічну.

Першими еколого-морфологічну класифікацію рослин розробляли німецький ботанік, засновник географії рослин О.Гумбольт і німецький професор А. Грізебах. Тепер їхні системи мають лише історичну цінність.

Російський вчений В. Р. Вільямс запропонував свою систему класифікації. Всі рослини він розділив на зелені (автотрофні) і безхлорофільні (гетеротрофні – бактерії і

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 він виділив три життєві форми – щільнокущові, нещільнокущові і довгокореневищні.

Л. І. Козакевич (1922 ) за будовою підземних органів багаторічних трав'янистих рослин і за здатністю їх до вегетативного розмноження і способів розселення запропонував наступну класифікацію:

Повзучі рослини – з добре розвиненою здатністю до вегетативного розмноження і розселення.

Осьові рослини – з первинною стрижневою кореневою системою, здатні до утворення бруньок і пагонів в зоні кореневої шийки, але не здатні до розселення кореневою поростою.

Дернисті рослини – з короткими кореневищами, обмежені у вегетативному розселенні.

Цибулинні, коренебульбисті рослини.

*Класифікація життєвих форм за Раункієром.*

Найбільшим визнанням серед ботаніків світу користується досить оригінальна система розроблена датським вченим К. Раункієром в 1905 році. В основу її покладено адаптивні ознаки, пов'язані з виживанням рослин в несприятливі пори року. Головним показником такого пристосування Раункієр вважає бруньки відновлення рослин, зокрема їх положення і захищення. За цією ознакою він виділяє п'ять груп життєвих форм рослин, а саме:

1. фанерофіти (*Ph*);
2. хамефіти (*Ch*);
3. гемікриптофіти (*Hk*);
4. криптофіти (*K*);
5. терофіти (*Th*);

(грец. Відповідно *phaneros* – відкритий, явний; *chamai* – на землі, приземистий; *hemi* – наполовину; *kryptos* – схований, скритий; *theros* – літо).

У *фанерофітіє* бруньки відновлення розміщені досить високо. Це дерева, чагарники, деревні ліани епіфіти, напівпаразит омела біла і інші.

У *хамефітів* бруньки відновлення знаходяться майже на рівні ґрунту або не вище 20-30 см. над ним. У помірному кліматі, крім власних брунькових лусок, вони сховані ще й снігом. Сюди відносять чагарнички – брусниця, чорниця, лаванда, азорела, антобріум.

*Гемікриптофіти* – трам'янисі рослини, в яких бруньки відновлення розташовані на рівні ґрунту або в підстилці (кульбаби, жовтець їдкий, тонконіг і інші.)

*Криптофіти* представлені геофітами і гідрофітами. В перших бруньки відновлення знаходяться в ґрунті на деякій глибині, а в других зимують під водою. Геофіти – рослини з кореневищами – (пирій повзучий, конвалія), бульбами (ряст), цибулинами (пролісок, тюльпан і ін.). Гідрофіти – це водяні рослини – (гличики жовті, латаття біле, ряска).

До *терофітів* відносяться однорічні рослини, які відмирають наприкінці вегетації не залишаючи бруньок відновлення: розмножуються насінням (лобода, ромашка, грицики).

Класифікація життєвих форм рослин за Раункієром перекликається з однією із звичайних класифікацій життєвих форм, що ґрунтується на таких ознаках, як форма росту та тривалість життя вегетативних органів, що тісно пов'язані з розташуванням бруньок відновлення. Її автор А.Є. Васильєв.

Система А.Є.Васильєва включає наступні категорії:

1. Деревянисті рослини, які поділяють на дерева, куці і кущики.
2. Проміжна група напівдеревянистих рослин, які поділяють на напівкуці і напівкущики.
3. Травянисті рослини, серед яких виділяють багаторічні і однорічні.

### **10.5. Онтогенез квіткових рослин.**

Під поняттям “онтогенез” розуміють індивідуальний розвиток рослини від ембріонального стану до статевозрілого організму і до старіння та відмирання.

В життєвому циклі квіткових рослин прийнято виділяти такі вікові періоди:

1. Латентний (від лат. *latente*-скритий, невидимий) – стан непророслого насіння.

2. Віртінальний (догенеративний) – від пророслого насіння до початку цвітіння.

3. Генеративний (від лат. *generatio* - розмноження) – від початку до завершення цвітіння.

4. Сенильний (постгенеративний) – від завершення цвітіння до відмирання.

### **10.6. Сезонні явища і зміни в житті рослин.**

Протягом онтогенезу в кожному рослинному організмі відбуваються складні вікові етапи розвитку. Проявляються вони, перш за все у морфологічних змінах – збільшенні розміру рослин, зміні систем пагона і кореня, в установленні співвідношень між вегетативними і генеративними органами, появі вегетативного розмноження, листопаді, тощо.

## Навчальне видання

**БОТАНІКА** (анатомія і морфологія рослин)  
Конспект лекцій.

Навчальний посібник для студентів напряму підготовки  
6.040102 «Біологія».

**Укладач: В.В. Демчук** - кандидат сільськогосподарських  
наук, доцент кафедри біології та медичної фізіології РДГУ.

Комп'ютерний набір, верстка - І.В. Демчук  
Технічний редактор - О.Ю. Третьак

**Ботаніка** (анатомія і морфологія рослин)  
Навч. посібн. для студ. напр. підготовки 6.040102 «Біологія»/  
В.В. Демчук. – Рівне: РДГУ, 2017 – 262с.

Посібник складено у відповідності з програмою курсу  
«БОТАНІКА» для студентів напряму підготовки 6.040102  
«Біологія». В ньому представлено теоретичний матеріал за  
основними темами курсу «БОТАНІКА» (анатомія і морфологія  
рослин).

Призначений для студентів, викладачів та вчителів  
ботаніки.

Друк: ТзОВ «Дока центр»  
Свідоцтво РВ№54 від 09.09.2011, 33000, м.Рівне, вул  
Ст.Бандери, 20, docacentr@mail.ru