

**МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ, МОЛОДІ ТА СПОРТУ  
ПРИКАРПАТСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ  
ІМЕНІ ВАСИЛЯ СТЕФАНІКА**

# **БОТАНІКА**

**(СИСТЕМАТИКА  
АРХЕГОНІАТ)**

**ІВАНО-ФРАНКІВСЬК  
2013**

Рецензенти: Професор кафедри медичної біології та генетики  
Івано-Франківського національного медичного  
університету, доктор біологічних наук  
В.І. СТЕФУРАК

Доцент кафедри біології та екології  
Прикарпатського національного університету  
імені Василя Стефаника, кандидат біологічних  
наук О.Є. КОЗАК-ВОЛЧОВСЬКА

**Шумська Н.В.** Ботаніка (Систематика архегоніат): курс лекцій для  
студентів вищих навчальних закладів. – 144 с.

РЕКОМЕНДОВАНО ДО ДРУКУ:

Засіданням кафедри біології та екології  
(протокол № 10 від 07.03.2013 р.)

Вченою Радою Інституту природничих наук  
Прикарпатського національного університету імені  
Василя Стефаника  
(протокол № 6 від 18.03.2013 р.)

©Прикарпатський національний  
університет імені Василя  
Стефаника  
©Шумська Н.В., 2013

## ЗМІСТ

<i>Розділ 1. ЗАГАЛЬНІ ПИТАННЯ СИСТЕМАТИКИ ВИЩИХ РОСЛИН</i>	4
1.1. СИСТЕМАТИКА РОСЛИН ЯК НАУКА	4
1.2. ІСТОРІЯ СИСТЕМАТИКИ РОСЛИН	5
1.3. СУЧАСНІ ЗАСАДИ СИСТЕМАТИКИ ВИЩИХ РОСЛИН	7
1.4. СИСТЕМАТИЧНІ ОДИНИЦІ Й НОМЕНКЛАТУРА ВИЩИХ РОСЛИН	8
1.5. ПОХОДЖЕННЯ ВИЩИХ РОСЛИН	9
1.6. СУЧАСНІ УЯВЛЕННЯ ПРО РІЗНОМАНІТТЯ ТА ТАКСОНОМІЮ ВИЩИХ РОСЛИН	11
1.7. ЖИТТЄВИЙ ЦИКЛ ВИЩИХ РОСЛИН	11
<i>Розділ 2. ВІДДІЛ РИНІОФІТИ (RHYNIOPHYTA)</i>	13
2.1. КЛАС РИНІОПСИДИ (RHYNIOPSIDA)	14
<i>Розділ 3. ВІДДІЛ ЗОСТЕРОФІЛОФІТИ (ZOSTEROPHYLLORPHYTA)</i>	16
<i>Розділ 4. ВІДДІЛ МОХОПОДІБНІ (BRYOPHYTA)</i>	17
4.1. КЛАС АНТОЦЕРОТОВИДНІ МОХИ або АНТОЦЕРОТОПСИДИ (ANTHOCEROTOPSIDA)	19
4.2. КЛАС ПЕЧІНОЧНИКИ або МАРШАНЦІСВИДНІ МОХИ (MARCHANTIOPSIDA)	20
4.2.1. ПІДКЛАС МАРШАНЦІЄВИ (MARCHANTIACEAE)	21
4.2.2. ПІДКЛАС ЮНГЕРМАНІЄВИ (JUNGERMANNIACEAE)	24
4.3. КЛАС ЛИСТОСТЕБЛОВІ МОХИ (BRYOPSIDA)	25
4.3.1. ПІДКЛАС СФАГНОВІ МОХИ (SPHAGNACEAE)	26
4.3.2. ПІДКЛАС АНДРЕЄВИ МОХИ (ANDREAEEAE)	27
4.3.3. ПІДКЛАС ЗЕЛЕНІ або БРІЄВИ МОХИ, БРІЇДИ (BRYACEAE)	28
<i>Розділ 5. СУДИННІ СПОРОВІ РОСЛИНИ</i>	33
<i>Розділ 6. ВІДДІЛ ПЛАУНОПОДІБНІ (LYCOPODIOPHYTA або LYCOPHYTA)</i>	34
6.1. КЛАС ПЛАУНОВИДНІ (LYCOPODIOPSIDA)	35
6.2. КЛАС МОЛОДИЛЬНИКОВИДНІ (ISOETOPSIDA)	40
<i>Розділ 7. ВІДДІЛ ПСИЛОТОПОДІБНІ, АБО ПСИЛОТОФІТИ (PSILOTOPHYTA)</i>	46
<i>Розділ 8. ВІДДІЛ ХВОЩЕПОДІБНІ (EQUISETOPHYTA або SPHENOPHYTA)</i>	48
8.1. КЛАС ГІЄНІЄВИДНІ, АБО ГІЄНІОПСИДИ (HYENIOPSIDA)	49
8.2. КЛАС КЛИНОЛИСТОВИДНІ (SPHENOPHYLLOPSIDA)	50
8.3. КЛАС ХВОЩЕВИДНІ (EQUISETOPSIDA)	51
<i>Розділ 9. ВІДДІЛ ПАПОРОТЕПОДІБНІ (POLYPODIOPHYTA, PTERIDOPHYTA або PTEROPHYTA)</i>	57
9.1. КЛАС АНЕВРОФІТОПСИДИ (ANEUROPHYTOPSIDA)	60
9.2. КЛАС АРХЕОПТЕРИДОПСИДИ (ARCHAEOPTERIDOPSIDA)	61
9.3. КЛАС КЛАДОКСИЛОПСИДИ (CLADOXYLOPSIDA)	61
9.4. КЛАС ЗИГОПТЕРИДОПСИДИ (ZYGOPTERIDOPSIDA)	62
9.5. КЛАС ВУЖАЧКОВИДНІ (ORHIOGLOSSOPSIDA)	63
9.6. КЛАС МАРАТІЄВИДНІ (MARATTIOPSIDA)	66
9.7. КЛАС ПАПОРОТЕВИДНІ (POLYPODIOPSIDA)	68
9.7.1. ПІДКЛАС ПОЛІПОДІЇДИ (POLYPODIACEAE)	69
9.7.2. ПІДКЛАС МАРСИЛЕЇДИ (MARSILEACEAE)	76
9.7.3. ПІДКЛАС САЛЬВІНІЇДИ (SALVINIACEAE)	78
<i>Розділ 10. НАСІННІ РОСЛИНИ</i>	80
<i>Розділ 11. ВІДДІЛ СОСНОПОДІБНІ або ГОЛОНАСІННІ (PINOPHYTA або GYMNOSPERMAE)</i>	82
11.1. КЛАС НАСІННІ ПАПОРОТІ або ЛІГІНОПТЕРИДОПСИДИ (LYGINOPTERIDOPSIDA або PTERIDOSPERMAE)	85

<i>11.2. КЛАС САГОВНИКОВИДНІ (CYCADOPSIS)</i>	88
<i>11.3. КЛАС БЕНЕТИТОВИДНІ (BENNETTITOPSIS)</i>	92
<i>11.4. КЛАС ГНЕТОВИДНІ або ОБОЛОНКОНАСІННІ (GNETOPSIS або CHLAMYDOSPERMATOPSIS)</i>	95
<i>11.5. КЛАС ГІНКГОВИДНІ (GINKGOPSIS)</i>	102
<i>11.6. КЛАС СОСНОПОДІБНІ або ХВОЙНІ (PINOPSIS)</i>	106
<i>11.6.1. ПІДКЛАС КОРДАЇТИДИ (CORDAITIDAE)</i>	106
<i>11.6.2. ПІДКЛАС ХВОЙНІ, АБО ПІНІДИ (PINIDAE)</i>	107
<i>11.6.3. СИСТЕМАТИКА ПІДКЛАСУ ХВОЙНІ (PINIDAE)</i>	112
<i>СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ</i>	144

## **Розділ 1. ЗАГАЛЬНІ ПИТАННЯ СИСТЕМАТИКИ ВИЩИХ РОСЛИН**

### **1.1. СИСТЕМАТИКА РОСЛИН ЯК НАУКА**

**Систематика** – це наука, що займається описанням всієї різноманітності існуючих та вимерлих форм організмів та побудовою їх системи. Сучасна систематика розробляє систему живих організмів, виходячи з шляхів їх історичного розвитку та споріднених зв'язків між окремими групами організмів. Зокрема, **систематика рослин** є розділом ботаніки, що розробляє природну класифікацію рослин на основі вивчення виникнення таксономічних одиниць і встановлення споріднених зв'язків між ними в їх історичному розвитку.

Систематика дає конкретне уявлення про різноманітність рослинного світу, його походження, еволюційний розвиток, поширення на земній кулі, роль і значення в житті людини.

До останнього часу термін **«систематика»** ототожнювали з терміном **«таксономія»**, запропонованим швейцарським ботаніком **А. Декандалем** у 1813 р. (від грец. *taxis* — порядок, розміщення і *nomos* — закон), тобто вченням про класифікацію організмів. Тепер у зв'язку з розширенням завдань систематики її обсяг значно збільшився і, звичайно, її не можна ототожнювати з таксономією, яку слід розглядати лише як одне із завдань систематики організмів. Що ж до самого терміна **«систематика»**, то він походить від грецького *systematikos* — впорядкований.

Більшість сучасних систематиків погоджується з дефініцією цього поняття американським палеонтологом **Дж. Симпсоном** (1961): **систематика є наукове дослідження різних організмів, різноманітності їх, а також взаємовідношень між ними.** Або ж простіше визначення: **систематика — це наука про різноманітність організмів та їхні взаємозв'язки.** У даному випадку, на думку американського зоолога **Е. Майра** (1971), термін **«взаємовідносини»** або **«взаємозв'язок»** використовується не лише у вузькому філогенетичному розумінні, а й уживається досить широко і включає всі біологічні стосунки між організмами. Саме цим і пояснюється тісний зв'язок систематики як із біологічними науками (екологією, еволюційною біологією, етологією, геоботанікою тощо), так і з природничими (хімією, фізикою, географією), точними (зокрема, математикою) і багатьма іншими.

Для розв'язання своїх питань систематика використовує дані морфології, анатомії, ембріології, цитології, екології, генетики, біохімії, молекулярної біології, фізіології тощо, інтегрує величезну інформацію, широку різноманітність фактів, і цей синтез реалізується в еволюційній системі організмів.

**Предмет вивчення систематики рослин** становлять опис, найменування, класифікація й побудова еволюційної системи рослинного світу нашої планети.

## 1.2. ІСТОРІЯ СИСТЕМАТИКИ РОСЛИН

Першу, відому на сьогодні систему рослин розробив давньогрецький філософ, учень Арістотеля, **Теофраст** (370 - 285 рр. до н. е.). Він поділяв всі рослини на дерева, чагарники, напівчагарники і трави, розрізняючи наземну флору, в якій виділяв рослини листопадні і вічнозелені, і водну флору, виділяючи в останній прісноводні та морські рослини. Таким чином, в основу класифікації Теофраст ставив екологічний принцип. Праці Теофраста мали вплив на розвиток ботаніки аж до 17-го століття; його й сьогодні називають “батьком ботаніки”.

Римський вчений **Пліній Старший** (23 - 79 рр. н. е.) описав понад тисячу видів рослин, проте його класифікація базувалась на утилітарних ознаках. Наприклад, дерева він підрозділяв на плодові, екзотичні, садові, ароматні тощо. Більше 500 видів лікарських рослин описано римським лікарем, греком за походженням Діоскоридом (I сторіччя н.е.). Так було започатковано *перший період систематики рослин – період утилітарної систематики*.

Впродовж наступних п'ятнадцяти століть питання класифікації рослин не розглядались, проте відбувалось накопичення знань про різноманітність рослинного світу; при цьому найбільш детально вивчались лікарські рослини. Починаючи з IV століття, в Європі почали з'являтися монастирські сади, які переважно були колекціями місцевих та екзотичних лікарських і пряних рослин. У XIV столітті розпочалось створення перших ботанічних садів, у яких спочатку вирощували іноземні рослини, в першу чергу лікарські, їстівні, декоративні. Найбільш давнім вважається ботанічний сад в м. Салерно (Італія), заснований у 1309 р. Матвієм Сільватиком.

Відродження ботаніки розпочалось наприкінці XV століття, коли були перекладені з грецької мови на латинську твори Теофраста, а також праці Плінія Старшого й Діоскорида. Розпочалось вивчення різноманіття рослин, з'явилися видання зі зображеннями різних рослин, які називались травниками. Великі подорожі кінця XV – початку XVI століть теж принесли багаті ботанічні матеріали, особливо про чужоземні рослини. В європейські країни завозились гербарні матеріали, живі рослини, малюнки. Вивченням рослинного світу захоплювалась більшість освічених людей; з'являлись досить великі приватні колекції як гербарію, так і живих рослин-екзотів, які вирощувались у власних ботанічних садах, парках, оранжереях.

У XVI столітті були закладені перші ботанічні сади наукового призначення. Перед ними ставили завдання щодо створення різноманітних колекцій місцевих та чужоземних видів рослин, їх опису та класифікації. Найдавніший ботанічний сад такого типу був створений у м. Падуя (Італія) в 1525 р.

Однією з найбільш видатних ранніх спроб створення наукової системи рослин (в 1583 р.) була класифікація італійського ботаніка **Андреа Чезальпіні** або **Цезальпіні** (1519 - 1603). У праці “Життя рослин” (1583 р.), яка складалася з 16 книг, А. Чезальпіні описав понад 1,5 тисячі видів рослин, в тому числі й багато нових видів. Весь рослинний світ він поділив на дерева й трави, в межах яких виділив 14 класів рослин. За основу класифікації А.Чезальпіні прийняв будову плоду, кількість насіння, будову квітки та інші *об’єктивні ознаки*, тобто такі, що властиві самій рослині, а не диктуються практичними інтересами людини. Саме датою виходу в світ праці видатного ботаніки починається *період штучної систематики рослин*.

Довгий час ботаніки вишукували “основний критерій” поділу рослин на групи і створили ряд систем, в основу яких клали форму і будову плодів, чашечки, оцвітини та інші ознаки рослин.

Досить відомою була також система французького ботаніка та мандрівника **Жозефа Піттона де Турнефора** (1656 - 1708), яка базувалась на ознаках віночка, без врахування будови інших елементів квітки.

Англійський природознавець Джон Рей (1693) поділив квіткові рослини на одно- й дводольні, звернув особливу увагу на поняття виду рослин.

Протягом 16-17 ст. було описано дуже багато видів рослин, і їх класифікація була вкрай необхідна. Досить чітку систему, що впорядкувала всі відомі на той час види рослин, розробив шведський ботанік **Карл Лінней** (1707 - 1778 рр.). Основними працями К. Ліннея були «Система природи» (1735), «Роди рослин» (1737), «Види рослин» (1753). За основну систематичну ознаку він прийняв будову квітки, а саме – будову і кількість тичинок (андроцей). Відмовившись від традиційного поділу рослин на дерева й трави, всю різноманітність рослинного світу він поділив на 24 класи відповідно до кількості й розміщення тичинок у квітці. Класи підрозділялись на ряди, які відрізнялись числом маточок у квітці, будовою плодів, кількістю тичинок. К. Лінней запровадив *бінарну номенклатуру назв рослин*, яка застосовується й досі. Суть її полягає в тому, що кожній рослині привласнюється назва, яка складається з двох слів. Перше слово позначає назву роду, а друге є видовим епітетом.

Праці К. Ліннея виявились завершальними в розвитку штучної систематики рослин.

*Третій період.* Основу *природної систематики рослин* заклав французький ботанік **Антуан-Лоран де Жюсьє** (1748 - 1836 рр.) в роботі “Роди рослин” (1789), що ґрунтувалась на досвіді його родича **Бернара Жюсьє**. Останній в ботанічному саду в м. Тріанон висадив рослини рядами таким чином, що поряд розміщувались види, подібні за своїми ознаками. А. Жюсьє об’єднував рослини у родини за сукупністю багатьох ознак, беручи до уваги при цьому і відмінності і спорідненість між ними. Весь рослинний світ А. Жюсьє поділив на 5 рядів, 16 класів і 100

порядків, які за обсягом здебільшого відповідають сучасному поняттю «родина».

Наступні природні класифікації були запропоновані ботаніками Августом-Пірамом Декан্ডолем (1778 – 1841), Ердіхером, Броньяром.

Особливо популярною та широко вживаною у свій час була праця А. Декандоля «Система природи царства рослин», опублікована в Парижі у двох томах. Весь рослинний світ дослідник поділив на два великі відділи: Судинні, з сім'ядолями й Безсудинні, без сім'ядолей. Перші були поділені на дводольні й однодольні, другі – на листяні (мохи) й безлисті (гриби, лишайники й водорості). Пізніше в окремі класи були виділені папороті й голонасінні.

Після опублікування еволюційного вчення **Чарльза Дарвіна** (1809-1882 рр.), зокрема праці «Походження видів» (1859) стало зрозуміло, що в основі систематики рослин повинні стояти філогенетичні, споріднені зв'язки між рослинними групами. Вчення Ч. Дарвіна започаткувало *четвертий період історії систематики – період еволюційної або філогенетичної систематики*.

Першою філогенетичною системою, що вийшла невдовзі після опублікування праці Ч. Дарвіна, була система німецького ботаніка **О. Брауна** (1864), в якій великі підрозділи рослин названі «ступенями розвитку» і розміщено у висхідному порядку.

Найбільш відомою й поширеною філогенетичною системою довгий час була система **Адольфа Енглера** (1844 - 1930 рр.). Незважаючи на те, що ця система у багатьох відношеннях недосконала, її продовжують широко використовувати й сьогодні, оскільки вона деталізована до родів, підродів, а іноді й видів. Система А. Енглера була вперше оприлюднена в праці «Syllabus» (1887), яка пізніше доповнювалась і дещо змінювалась, витримавши 12 видань. Останнє видання вийшло у 1954 році.

За системою А. Енглера весь рослинний світ поділено на 17 відділів, з яких перші 13 охоплюють нижчі рослини, 14-й – Мохи, 15 – Папоротеподібні (папороті, хвощі й плауни), 16 – Голонасінні і 17-й – Покритонасінні. Останні поділяють на 2 класи і 55 порядків.

Крім того, широко відомі системи **Ріхарда Веттштейна**, **М.І. Кузнецова**, **Галліра**, **Чарльза Бессі**, **Б.М. Козо-Полянського**, **О.А. Гроссгейма** і, особливо, – **А.Л. Тахтаджяна**, яка й використана у пропонованому навчальному посібнику.

### **1.3. СУЧАСНІ ЗАСАДИ СИСТЕМАТИКИ ВИЩИХ РОСЛИН**

Усі рослини земної кулі донедавна поділяли на дві великі групи: нижчі рослини, або сланеві (*Thallophyta*) і вищі — зародкові (*Embryobionta*, *Embryophyta*), або листкостеблові (*Cormophyta*, *Cormobionta*). Хоч такий поділ рослин умовний, а не таксономічний, проте він зручний і ним широко користуються. Уперше його запропонував англійський ботанік **Роберт Броун** у 1827 р.



Як відомо, в одній з останніх філогенетичних класифікацій макросистем живих організмів взагалі немає поділу на нижчі й вищі рослини. Підцарство Синьо-зелені водорості (*Cyanobionta*) віднесено тут до царства *Mychota* (надцарство *Procariota*), а в царство Рослини (*Vegetabilia*, або *Plantae*) з надцарства Ядерні (*Eucaryota*) включені три підцарства: Багрянки (*Rhodobionta*), Справжні водорості (*Phycobionta*) і Вищі рослини (*Embryobionta*).

У деяких сучасних системах найменування «Вищі рослини» замінили на «Наземні рослини». Їх відносять до відділу (типу) *Streptophyta* царства Зелені рослини (*Viridiplantae*).

**Усі вищі рослини мають такі спільні риси:**

- наявність більш-менш розвинутих вегетативних органів (коренів та пагонів) і спеціальної системи провідних тканин та механічних елементів;
- правильне ритмічне чергування поколінь, яке вперше з'являється у деяких груп водоростей;
- відсутність додаткових пігментів у хлоропластах.

**1.4. СИСТЕМАТИЧНІ ОДИНИЦІ Й НОМЕНКЛАТУРА ВИЩИХ РОСЛИН**

Основним завданням систематики або таксономії вищих рослин є їх класифікація, тобто розміщення в більш - менш близькі однорідні групи на підставі спорідненості. У системі вищих рослин ці групи розміщуються (класифікуються) у серію підпорядкованих споріднених таксонів, яких сучасна систематика налічує до 25.

**Основні систематичні одиниці, або таксони систематики вищих рослин:**

- *відділ (divisio або phylum);*
- *класи (classis);*
- *порядки (ordo);*
- *родини (familia);*
- *роди (genus);*
- *види (species).*

Кожний з цих таксонів можна поділити при потребі на дрібніші, проміжні, скориставшись префіксом **під-** (*sub-*). Наприклад, **підвідділ (subdivisio)**, **підклас (subclassis)**, **підродина (subfamilia)**, **підрид (subgenus)** тощо.

При складанні назв вищих систематичних таксонів використовують певні суфікси:

Назва таксону	Українська назва		Латинська назва	
	суфікс	приклад	суфікс	приклад
Відділ	-подібні	Папоротеподібні	-phyta	<i>Polypodiophyta</i>

Клас	-видні	Папоротевидні	-psida	<i>Polypodiopsida</i>
Порядок	-ові	Багатоніжкові	-ales	<i>Polypodyales</i>
Родина	-ові	Багатоніжкові	-aceae	<i>Polypodiaceae</i>

У межах роду з численними видами, крім підродів, інколи виділяють ще секції (*sectio*), підсекції (*subsectio*), а в межах останніх — серії (*series*) і підсерії (*subseries*). Поліморфні види поділяють нерідко на підвиди (*subspecies*), різновиди, або варіації (*varietas*), і форми (*forma*).

У систематиці рослин проводять не тільки диференціацію, тобто поділ таксономічних одиниць на дрібніші, підлеглі, а й інтеграцію їх, тобто об'єднання. Тому з нижчих категорій, об'єднуючи споріднені й подібні одиниці одного рангу, складають вищі категорії. Так, близькі та подібні між собою за будовою суцвіття і квіток види конюшини (біла, червона, лучна, альпійська, середня, гірська тощо) об'єднують у вищу категорію — рід конюшина (*Trifolium*). Між родами також може бути певна спорідненість і подібність. Наприклад, такі близькі й подібні між собою за будовою квітки і плода роди, як конюшина, люцерна (*Medicago*), буркун (*Melilotus*), еспарцет (*Onobrychis*), астрагал (*Astragalus*) тощо, об'єднують у вищу систематичну категорію — родину Бобові (*Fabaceae*). За цим самим принципом подібності та спорідненості ознак зовнішньої, а часом і внутрішньої будови родини об'єднують у порядки, порядки — у класи, класи — у відділи; сукупність усіх відділів становить царство Рослин (*Regnum Vegetabile*).

Найвищою систематичною категорією у класифікації рослинного світу є відділ; основною (або елементарною) одиницею класифікації є вид.

З часів К. Ліннея, зокрема, після виходу в світ його відомої праці «Species plantarum» («Види рослин», 1753), для позначення видів широко застосовується бінарна номенклатура: види почали позначати подвійними латинськими назвами, перше слово з яких означає належність рослини до роду, друге — до виду. Принцип бінарної номенклатури був розроблений німецьким ботаніком Августом Рівініусом, а К. Лінней уперше застосував його у своїх працях. Наприклад, конюшина лучна дістала назву *Trifolium pratense*: перше слово (іменник) свідчить про те, що ця рослина належить до роду *Trifolium*, а друге (прикметник) є її видовою назвою.

До введення К. Ліннеєм бінарної номенклатури назви рослин були описовими і дуже громіздкими; вони склалися іноді з 5-10 прикметників і більше.

Після видової назви рослин ставиться скорочене прізвище автора, який першим описав цей вид. Прізвища відомих у науці ботаніків скорочуються звичайно до однієї-трьох букв, наприклад: Bess. — Бессер (Besser); Vge. — Бунге (Vuncke); Boiss. — Буасье (Boissier), DC — Декандоль (De Candoile); Hook. — Гукер (Hooker); Joss. — Жюссье (Jusseau); Kom. — Комаров; Led. — Ледебур (Ledebour); L. — Лінней (Linnæus); Max. — Максимович; Pafl. — Паллас (Pallas); Schmalh. — Шмальгаузен; Stev. —

Стевен; Tourп. — Турнефор (Tournefort); Тгіп. — Трініус (Trinius); Willd. — Вільденов (Willdenow) тощо.

### 1.5. ПОХОДЖЕННЯ ВИЩИХ РОСЛИН

Перші примітивні вищі рослини освоїли наземні екотопи близько 420 млн. років тому. Вони, як показують палеоботанічні дослідження, переважно були поширені на мілководді та берегах водойм.

Вищі рослини, ймовірно, походять від зелених водоростей (*Chlorophyta*), доказом чого є подібність біохімічного складу фотосинтетичних пігментів, запасних поживних речовин, будова хлоропластів, інші цитологічні особливості. Разом з тим, раніше побутувала думка й про походження вищих рослин від червоних чи бурих водоростей, у зв'язку з тим, що останні мають складнішу будову.

Вихід рослин на суходіл вважають переломним, ключовим моментом в еволюції рослинного світу. Вищі рослини втратили безпосередній зв'язок з водним середовищем. Із переходом до наземного існування рослини повинні були виробити ряд пристосувань:

1. уникнення обезводнення шляхом появи кутикули та продохів;
2. поява спеціалізованих органів для поглинання води;
3. у зв'язку з меншою питомою густиною повітря порівняно з водою, виникла проблема опори в рослинному організмі, функцію якої почала виконувати механічна тканина;
4. необхідно було виробити механізм поглинання кисню і вуглекислого газу не в розчиненому стані, а з повітря;
5. пристосування до різких коливань температури, вологості тощо, які спостерігаються у наземному середовищі;
6. поява пристосувань для поглинання й транспорту мінеральних речовин, на які субстрати силурійського й девонського періодів були бідними.

Таким чином, у процесі еволюції у вищих рослин сформувалось кілька **типів тканин**:

- *покривна*, яка захищає рослину від висихання та інших несприятливих факторів і разом з тим забезпечує зв'язок рослинного організму з навколишнім середовищем;
- *провідна*, яка з'єднує між собою підземну й надземну частини рослини і забезпечує транспорт води та речовин;
- *механічна*, яка надає міцності та еластичності органам рослини;
- *запасальна*, завданням якої є зберігання запасів поживних речовин;
- *асиміляційна*, що виконує функцію фотосинтезу і зосереджена переважно у спеціалізованих органах – листках.

Як показали дослідження викопних скам'янілостей, вже у найдавніших наземних рослин виник симбіоз із грибами, що сприяло більш інтенсивному використанню мінеральних речовин, особливо фосфатів.

Веgetативне тіло вищих рослин, крім найпримітивніших мохів, диференційоване на стебло й листки; у більшості наявний також корінь.

У процесі еволюції вищих рослин відбувалася поступове звільнення процесу статевого розмноження від зв'язку з водно-крапельним середовищем. Якщо у спорових рослин процес запліднення відбувається у водно-крапельному середовищі (активне пересування сперматозоїдів можливе лише за наявності води), то у насінних рослин для статевого розмноження потреба у водному середовищі відсутня.

Перші наземні рослини – риніофіти (*Rhyniophyta*) – мали дуже просту будову. Їх вегетативне тіло складалось з дихотомічно розгалуженого стебла, від якого відростали ризоїди. Листки та корені були відсутні. Риніофіти вважають вихідною групою, з якої у процесі тривалої еволюції виникли групи вищих спорових рослин: плауноподібні (*Lycopodiophyta*), хвощеподібні (*Equisetophyta*), папоротеподібні (*Polypodiophyta*).

Щодо походження мохоподібних (*Bryophyta*) побутує дві думки. Одні дослідники вважають, що мохоподібні походять від зелених водоростей, та їх еволюція відбувалась паралельно з риніофітами; інші стверджують, що предками мохоподібних є примітивні риніофіти.

## **1.6. СУЧАСНІ УЯВЛЕННЯ ПРО РІЗНОМАНІТТЯ ТА ТАКСОНОМІЮ ВИЩИХ РОСЛИН**

У сучасній флорі вищих рослин за різними оцінками налічують від 320 до 400 тисяч видів.

Усі вищі рослини поділяють на 9 відділів, два з яких об'єднують повністю вимерлі види:

- 1. Риніоподібні (*Rhyniophyta*);**
- 2. Зостерофілоподібні (*Zosterophyllophyta*).**

До решти семи відділів належать як вимерлі, так і сучасні види рослин:

- 1. Мохоподібні (*Bryophyta*);**
- 2. Псилотоподібні (*Psilotophyta*);**
- 3. Плауноподібні (*Lycopodiophyta*);**
- 4. Хвощеподібні (*Equisetophyta*);**
- 5. Папоротеподібні (*Polypodiophyta*);**
- 6. Сосноподібні або Голонасінні (*Pinophyta*);**
- 7. Магнолієподібні або Покритонасінні (*Magnoliophyta*).**

## 1.7. ЖИТТЄВИЙ ЦИКЛ ВИЩИХ РОСЛИН

Під **життєвим циклом** розуміють період між одноковими фазами розвитку в онтогенезі. Життєвий цикл усіх груп вищих рослин складається з ритмічного чергування двох фаз: статевого гаплоїдного покоління – **гаметофіту** й нестатевого диплоїдного покоління – **спорофіту**.

Вперше єдина схема проходження індивідуального розвитку мохів, судинних спорових та насінних рослин була доказана в результаті досліджень **В. Гофмейстера** всередині XIX століття.

На **гаметофіті** (від давньогр.: *фітон* – рослина, *гамета* – статеві клітина) у спеціалізованих багатоклітинних органах – **гаметангіях** утворюються статеві клітини (**гамети**). Гаметангії у вищих рослин завжди двох типів: жіночі – **архегонії** й чоловічі – **антеридії**. Архегонії мають колбоподібну форму; складаються з нижньої розширеної частини – **черевця** й верхньої звуженої частини – **шийки**. В черевці архегонію формується жіноча статеві клітина, що містить запас поживних речовин – **яйцеклітина**.

Антеридії мають, як правило, видовжену форму. В антеридіях утворюються **сперматозоїди**. Це чоловічі статеві клітини, які за допомогою джгутиків здатні до активного руху у водно-крапельному середовищі. У насінних рослин, запліднення яких вже не пов'язане з водним середовищем, чоловічі статеві клітини представлені нерухомими безджгутиковими **сперміями**.

**Статевий процес** у вищих рослин представлений **оогамією**; **запліднення** – **внутрішнє**.

У процесі еволюції вищих рослин спостерігається **редукція (спрощення) будови гаметофіту**. У життєвому циклі Мохоподібних гаметофіт є доміантним поколінням; у судинних спорових рослин домінує спорофіт; гаметофіт редукований, але він представлений окремою, вільною невеликою рослиною. У насінних рослин (Голонасінних і, особливо, Покритонасінних) гаметофіт має ще більш спрощену будову. Він вже не є окремою рослиною, а розвивається всередині певних органів спорофіту за рахунок його поживних речовин. У Голонасінних у складі гаметофіту антеридії відсутні, але (у більшості таксонів) ще збереглися архегонії; у Покритонасінних відсутні й архегонії й антеридії.

Гаметофіти вищих рослин можуть бути **двостатевими (однородними)**, якщо на одній особині формуються одночасно і антеридії і архегонії, або **роздільностатевими (двородними)**, якщо на особині утворюються або архегонії або антеридії.

Після запліднення яйцеклітини сперматозоїдом (спермієм) утворюється диплоїдна клітина – **зигота**, яка проростає у диплоїдний **спорофіт**. На спорофіті розвиваються спеціалізовані багатоклітинні органи спороутворення – **спорангії**. У них шляхом мейозу з



- спорангії мали примітивну будову (товстостінні, порівняно великі, без спеціальних пристосувань для розкривання), розвивались на кінцях розгалужень теломів (*термінально*);
- спори однакової величини (*ізоспори*), розвивалися *тетрадами*.

*Анатомічна будова:*

- провідна система слабо розвинута, у вигляді *протостели*, від якої походять інші типи стели;
- камбію й механічних тканин не було;
- в епідермі теломів виявлені численні продихи.

Уперше цю групу вимерлих рослин під назвою псилофіти відкрив канадський геолог Доусон у 1859 р. у нижньодевонських відкладах у Канаді. Знайдені рослини він описав під назвою *Psilophyton princeps* (псилофіт перший). Це відкриття це було сприйняте з недовірою, і на деякий час про нього майже забули.

Удруге псилофіти у вигляді добре збережених скам'янілостей були відкриті під час розкопок у девонських відкладах Шотландії в 1913 р. Їх докладно дослідили вчені Кідстон і Ланг і віднесли до трьох родів: ринія, хорнеофітон і астероксилон. Згодом з'ясувалося, що ці роди мають багато спільних рис із відкритим раніше родом *Psilophyton*, тому вони були об'єднані в один клас Риніопсиди (*Rhyniopsida*).

*Система відділу Риніофіти (Rhyniophyta):*

Клас	Порядок	Родина	Рід	Вид
Риніопсиди ( <i>Rhyniopsida</i> )	Ринієві ( <i>Rhyniales</i> )	Ринієві ( <i>Rhyniaceae</i> )	Ринія ( <i>Rhynia</i> )	Ринія велика ( <i>Rhynia major</i> )
			Куксонія ( <i>Cooksonia</i> )	
			Яравія ( <i>Yarravia</i> )	
			Горнеофітон ( <i>Horneophyton</i> )	
			Хіклінгія ( <i>Hicklingia</i> )	
	Псилофітові ( <i>Psilophytales</i> )	Псилофітові ( <i>Psilophytaceae</i> )	Псилофіт ( <i>Psilophyton</i> )	П. первинний ( <i>P. princeps</i> )
				П. Доусона ( <i>P. dawsonii</i> )
			Тримерофіт ( <i>Trimerophyton</i> )	

**2.1. КЛАС РИНІОПСИДИ (RHYNIOPSIDA)**

До цього класу відносять два порядки, які відрізняються типом галуження телому, будовою спороносних органів та деякими іншими ознаками.

### **Порядок Ринієві (*Rhyniales*)**

Це рослини з більш - менш типовим дихотомічним галуженням. Стебла в них завжди голі. Стела тонка, слабо розвинута. Спорангії ринієвих довгасті або кулясті, розкриваються, як правило, поздовжніми щілинами.

### **Родина Ринієві (*Rhyniaceae*)**

#### **Представники.**

Рід **куксонія (*Cooksonia*)** вважається найдавнішим з відомих на сьогодні представником не тільки порядку, але й всього відділу Риніофітів. Представники роду були поширені в заболочених місцях наприкінці силурійського періоду (близько 415 млн. років тому) і в ранньому девоні (близько 390 млн. р. тому). Це маленька, дуже розгалужена від основи телому рослина 5 - 7 см заввишки, з тонкими безлистими стеблами, численними ризоїдами й дрібними товстостінними кулястими спорангіями.

**Ринія (*Rhynia*)** – найбільш повно й детально вивчений рід порядку Ринієвих. Це були вологолюбні рослини, що росли на болотистих місцях, де утворювали досить густі зарості. Найбільшою за розміром вважається **ринія велика (*Rh. major*)**, що досягала 50 см заввишки при діаметрі осі близько 5 мм. Ринія мала слабо розгалужений, вкритий кутикулою телом з продихами в епідермі. На верхівках відгалужень телому розвивались великі спорангії видовженої форми, до 12 мм завдовжки і до 4 мм у діаметрі. Підземна частина тіла була представлена горизонтальним кореневищеподібним органом – ризомоїдом, від якого догори відходили теломи, а донизу – численні ризоїди.

Рід **хорнеофіт (*Horneophyton*)** мав подібну будову до ринії, але спорангії не перевищували 4 мм завдовжки, а ризомоїд був розчленований на бульбоподібні сегменти, позбавлений провідних тканин і цілком утворений з паренхімних клітин.

### **Порядок Псилофітові (*Psilophytales*)**

Головні риси зовнішньої та внутрішньої будови порядку близькі до ринієвих. Разом з тим, це були більші за розміром і складніше побудовані рослини. Вони вперше з'явилися у ранньому девоні (близько 395 млн. р. тому) і вимерли до середини девону (приблизно через 20 млн. років). Основною відмінністю псилофітових є, насамперед, чітко виражена пряма головна вісь, яка дихотомічно галузиться ближче до верхівки телому, утворюючи “крону”. Деякі з дрібніших гілок закінчувались видовженими спорангіями, інші гілки були винятково вегетативними, тобто спостерігалась диморфність гілок.

Анатомічно псилофітові відрізнялись більш потужним, порівняно з риніофітами, провідним циліндром.

Вважається, що псилофітові походять від примітивних ринієвих, однак зазнали в процесі еволюції певної спеціалізації.



У зв'язку з особливостями будови, багато систематиків підносять порядок у ранг класу або й відділу *Псилофіти (Psilophyta)* чи *Тримерофіти (Trimerophyta)*.

Рід **псилофіт (*Psilophyton*)** відомий з відкладів кінця раннього девону.

Псилофіти, мабуть, утворювали великі за площею зарості на болотистих ґрунтах. За висотою вони у декілька разів перевищували ринію. Пряmostoячий телом заввишки до 150 см і діаметром до 5 – 9 мм мав крону з дихотомічно розгалужених “гілок”. Провідна система представлена протостелою. Поверхня телому була голою або, частіше, вкрита численними шипами 2 - 2,5 мм завдовжки, з дископодібно розширеними кінцями, які, можливо, виділяли надлишок солей.

Спороносні частини псилофіту були представлені повторно дихотомічними бічними гілками, загнуті кінцеві гілочки яких несли попарно зближені верхівкові спорангії довгасто-еліптичної форми.

Найбільш вивчені представники псилофітових – **псилофіт первинний (*P. princeps*)** та **п. Доусона (*P. dawsonii*)**.

### ***Розділ 3. ВІДДІЛ ЗОСТЕРОФІЛОФІТИ (ZOSTEROPHYLLOPHYTA)***

Відділ об'єднує невелику групу ранньо- та середньодевонських рослин (408 – 370 млн. р. тому), які мали багато спільного з риніофітами.

Як і риніофіти, вони були безлистими і дихотомічно розгалуженими. Надземна частина телому була вкрита кутикулою, але продихи в епідермі мали тільки верхні гілки. Це можна пояснити тим, що нижні частини теломів були занурені у воду чи намул.

На відміну від риніофітів, спорангії зостерофілофітів, що мали кулясту чи бобоподібну форму, розміщувались на кінцях гілок латерально (з боків) на коротких ніжках.

У зв'язку з тим, що спорангії давніх плауноподібних теж розміщувались латерально, а також зі спільними особливостями розвитку ксилемного тяжу, багато систематиків вважає, що відділ Плауноподібні походить від зостерофілофітів або спільних з ними предків.

#### ***Основні ознаки Зостерофілофітів:***

- у життєвому циклі домінував спорофіт; гаметофіт невідомий;
- диференціація тіла на корінь, стебло й листки відсутня;
- надземна частина була представлена теломом: безлистим циліндричним, дихотомічно розгалуженим осьовим органом заввишки до 50 см і до 2 - 4 мм у діаметрі;
- корені були відсутні, їх функцію виконували ризоїди, які відростали від ризомоїда – горизонтального органа, морфологічно подібного до кореневища;

- спорангії розвивались на кінцях розгалужень теломів, у колосоподібних зібраннях;
- спори однакової величини (ізоспори), розвивалися в тетрадах;
- провідна система — протостела.

*Система відділу Зостерофілофіти (Zosterophyllophyta):*

Клас	Порядок	Родина	Рід
Зостерофілопсида ( <i>Zosterophyllopsida</i> )	Зостерофілові ( <i>Zosterophyllales</i> )	Зостерофілові ( <i>Zosterophyllaceae</i> )	Зостерофілум ( <i>Zosterophyllum</i> )
		Гослінгієві ( <i>Gosslingiaceae</i> )	Гослінгія ( <i>Gosslingia</i> )

Викопні рештки представників роду зостерофіл виявлені в обох півкулях. Це були водні рослини, у яких нижня частина телому утворювала бічні відгалуження, що вилчато ділились на дві осі. Одна з них росла вгору, а інша вниз і, мабуть, служила опорою рослині. У зостерофіла була товста кутикула. Спорангії утворювались на верхівках гілок у колосоподібних зібраннях.

Назва роду зостерофіл, а відповідно й відділу, походить від найменування роду, що об'єднує морські злаки – *Zostera*, оскільки викопні зостерофілофіти зовнішні дещо їх нагадували.

Рід гослінгія відрізнялась невеликими горбочками на стеблі, спірально закрученими молодими гілками та спорангіями, рівномірно розміщеними по всіх стеблах.

#### **Розділ 4. ВІДДІЛ МОХОПОДІБНІ (BRYOPHYTA)**

**Мохоподібні (Bryophyta)** – найпримітивніші і найбільш давні з усіх груп наземних рослин, що нині існують. Викопні рештки мохоподібних достовірно відомі з кам'яновугільного періоду, але оскільки це вже були достатньо високоорганізовані рослини, поява примітивних мохоподібних відбулась значно раніше.

Найчастіше мохоподібні зустрічаються в холодному й помірному кліматичних поясах. Ростуть у лісах, на болотах, поверхні ґрунту, стовбурах дерев, камінні, стінах та дахах будівель. Значна різноманітність мохів спостерігається в гірських районах. Тіло мохів зовні не вкрите (або майже не вкрите) *кутикулою*, тому вода не тільки поглинається, але й випаровується всією поверхнею. У зв'язку з цим, більшість видів мохів здатні рости тільки в сирих місцях. Проте серед мохів є види, які при 20° С здатні протягом року існувати в абсолютно висушеному стані. Після потрапляння у вологе середовище вони повністю відновлюють свою життєдіяльність (*Grimmia pulvinata*).

### **Особливості будови мохоподібних:**

- у життєвому циклі **домінує гаметофіт**;
- серед мохів є примітивні форми, в яких вегетативне тіло гаметофіту представлено сланню, і більш високоорганізовані – зі стеблом, листками і ризоїдами;
- у зв'язку з тим, що стебло й листки мають примітивну анатомічну будову, а також належать не спорофіту, як у інших вищих рослин, а гаметофіту, їх вважають несправжніми; стебло мохів називають *каулідієм*, а листки – *філідіями*.
- корені відсутні, їхні функції (прикріплення талому до субстрату, всмоктування води з розчиненими мінеральними сполуками тощо) виконують ризоїди, які є виростами поверхневих клітин стебла; вони можуть бути як одно-, так і багатоклітинними, простими й розгалуженими;
- у мохів відсутня справжня провідна тканина; механічна тканина відсутня або розвинута дуже слабо;
- у сланевих форм клітини слабо диференційовані; у листостеблових форм наявні примітивні тканини;
- спорофіт мохів називається **спорогоном**; він росте безпосередньо на гаметофіті і веде паразитичний або напівпаразитичний спосіб життя;
- спорогон складається з **коробочки, ніжки та стопи (гаусторії)**, якою він прикріплюється до гаметофіту і поглинає поживні речовини;
- у коробочці з клітин археспорію після редуційного поділу (мейозу) формуються спори;
- спора проростає у ниткоподібну або пластинчасту **протонему**, на якій закладаються бруньки, що проростають у гаметофіти.

### **Життєвий цикл**

Для життєвого циклу мохів характерне чергування поколінь, при якому **домінує гаметофіт** – одно- або дводомний. На гаметофіті формуються багатоклітинні гаметангії – архегонії та антеридії. В архегоніях розвиваються яйцеклітини, в антеридіях – рухливі сперматозоїди з двома джгутиками, які здатні активно пересуватись до архегонію у водно-крапельному середовищі (за наявності дощу, роси).

Після запліднення яйцеклітини утворюється зигота, яка розвивається у **диплоїдний спорофіт (спорогон)**. Деякий час черевце архегонію ділиться разом із зиготою. Розрослий архегоній утворює **ковначок** або **каліптру**, яка у багатьох мохів захищає молодий спорогон від пересихання. Клітини молодих спорофітів, як правило, містять хлоропласти і здатні до фотосинтезу, але на час утворення спор хлорофіл у більшості мохоподібних зникає.

У коробочці з клітин археспорію після редуційного поділу формуються спори, які за допомогою різних пристосуваних механізмів

активно розкидаються у навколишнє середовище. Всі мохоподібні – *рівноспорові рослини*.

Після проростання спори утворюється *протонема*. Це особлива стадія у життєвому циклі мохів, яка представлена зеленою ниткою чи пластинкою, подібною до зелених водоростей. Пізніше на протонемі закладаються бруньки, з яких розвиваються гаметофіти. Якщо протонема існує одночасно з пагонами, на яких утворюються гаметангії, то ці пагони називають *гаметофорами*.

У сучасній флорі налічують близько 35 тисяч видів мохів. Їх поділяють на три класи: **Антоцеротовидні (*Anthocerotopsida*)**; **Печіночники (*Marchantiopsida*)**; **Листкостеблові мохи (*Bryopsida*)**.

**Система відділу Мохоподібні, або Бріофіти (*Bryophyta*):**

Підклас	Порядок	Родина	Рід	Вид
<b>Клас Антоцеротовидні (<i>Anthocerotopsida</i>)</b>				
	Антоцеротові ( <i>Anthocerotales</i> )	Антоцеротові ( <i>Anthocerotaceae</i> )	Антоцерос ( <i>Anthoceros</i> )	А. крапчастий ( <i>A. punctatus</i> )
			Феоцерос ( <i>Phaeoceros</i> )	Ф. гладенький ( <i>Ph. laevis</i> )
<b>Клас Печіночники (<i>Marchantiopsida</i>)</b>				
Маршанціди ( <i>Marchantiidae</i> )	Маршанцієві ( <i>Marchantiales</i> )	Річчієві ( <i>Ricciaceae</i> )	Річчія ( <i>Riccia</i> )	Р. водяна ( <i>R. fluitans</i> )
			Річчіокарп ( <i>Ricciocarpus</i> )	Р. плавучий ( <i>R. natans</i> )
		Маршанцієві ( <i>Marchantiaceae</i> )	Маршанція ( <i>Marchantia</i> )	М. поліморфна ( <i>M. polymorpha</i> )
Юнгерманіди ( <i>Jungermannii dae</i> )	Метцгерієві ( <i>Metzgeriales</i> )	Пелієві ( <i>Pelliaceae</i> )	Пелія ( <i>Pellia</i> )	П. налисткова ( <i>P. epiphylla</i> )
	Юнгерманієві ( <i>Jungermanniales</i> )	Радулові ( <i>Radulaceae</i> )	Радула ( <i>Radula</i> )	Р. сплющена ( <i>R. complanata</i> )
<b>Клас Листкостеблові мохи (<i>Bryopsida</i>)</b>				
Сфагніди ( <i>Sphagnidae</i> )	Сфагнові мохи ( <i>Sphagnales</i> )	Сфагнові ( <i>Sphagnaceae</i> )	Сфагнум ( <i>Sphagnum</i> )	С. болотний ( <i>S. palustre</i> )
				С. загострений ( <i>S. cuspidatum</i> )
				С. бурий ( <i>S. fuscum</i> )
Андреїди ( <i>Andreaeidae</i> )	Андреєві мохи ( <i>Andreaeales</i> )	Андреєві ( <i>Andreaeaceae</i> )	Андрея ( <i>Andreaea</i> )	А. скельна ( <i>A. rupestris</i> )
			А. альпійська ( <i>A. alpestris</i> )	А. альпійська ( <i>A. alpestris</i> )
Б ріди ( <i>Bryidae</i> )	Політрихові ( <i>Polytrichales</i> )	Політрихові ( <i>Polytrichaceae</i> )	Політрих, або Зозулин льон	З. л. звичайний ( <i>P. commune</i> )

			( <i>Polytrichum</i> )	З. л. ялівцеподібний ( <i>P. juniperinum</i> )
	Дикранові ( <i>Dicranales</i> )	Дикранові ( <i>Dicranaceae</i> )	Дикранум ( <i>Dicranum</i> )	Д. віничний ( <i>D. scoparium</i> )
	Брієві ( <i>Bryales</i> )	Брієві ( <i>Bryaceae</i> )	Бріум ( <i>Bryum</i> )	
		Мнієві ( <i>Mniaceae</i> )	Мніум ( <i>Mnium</i> )	
	Гіпнобрієві ( <i>Hypnobryales</i> )	Гіпнові ( <i>Hypnaceae</i> )	Гіпнум ( <i>Hypnum</i> )	
		Гілокомієві ( <i>Hylocomiaceae</i> )	Гілокоміум ( <i>Hylocomium</i> )	Г. блискучий ( <i>H. splendens</i> )

#### 4.1. КЛАС АНТОЦЕРОТОВИДНІ МОХИ або АНТОЦЕРОТОПСИДИ (ANTHOCEROTOPSIDA)

До цього класу належать найпримітивніші мохи. Відомо близько 300 видів Антоцеротовидних, які поширені переважно в тропіках і помірно теплих районах.

*Гаметофіт* має вигляд тонкого, пластинчастого талому у вигляді розеток діаметром 1 – 3 см або стрічок, що дихотомічно галузяться. Талом не диференційований на органи й тканини. З нижнього боку талому містяться численні *одноклітинні нерозгалужені ризоїди*.

*Анатомічна будова* талому дуже проста. Талом складається з однорідних паренхімних клітин. Епідерма не виражена. Клітини містять по одному *пластинчастому хлоропласту з піреноїдом*.

*Піреноїд* – це білкове тіло, утворене ферментом рибульозодифосфат карбоксилазою, яка контролює початкові етапи темної фази фотосинтезу. Піреноїди містяться у хлоропластах багатьох груп водоростей, а серед вищих рослин характерні тільки для класу Антоцеротовидних мохів, що є ще одним доказом спорідненості мохів та водоростей.

У таломі є слизові порожнини, що відкриваються назовні. На внутрішніх стінках порожнин містяться продиhi.

Гаметофіт антоцеротових однодомний, тобто на одному таломі розвиваються і антеридії і архегонії, які розміщуються ендогенно – всередині талому.

*Спорогон* має вигляд довгої стручкоподібної коробочки з бульбоподібною основою. Ніжка не розвинута. Коробочка має видовжену *центральну колонку*, оточену спорами й *елатерами* – гігроскопічними пружинистими утворами, які сприяють активному розкиданню спор. Коробочка розкривається двома повздовжніми щілинами.

Антоцеротові здатні до вегетативного розмноження за допомогою вивідкових бруньок, які утворюються з країв талому або з його нижнього боку.

Клас має один порядок Антоцеротові (*Anthocerotales*) з однією родиною Антоцеротові (*Anthocerotaceae*), яка об'єднує п'ять родів.

У флорі України є два види, що трапляються на вогких глинистих ґрунтах, у канавах, по схилах, біля доріг. Це – **антоцерос крапчастий** (*Anthoceros punctatus*) і **феоцерос гладенький** (*Phaeoceros laevis*).

Гаметофіт **феоцеросу гладенького** має вигляд розетки до 3 см у діаметрі, що складається з пластинок з розширеною роздвоєною верхівкою. Від основи розетки відростають одноклітинні нерозгалужені ризоїди. Спорогони – продовгуваті, стручкоподібні; розкриваються повздовжньою щілиною. Вид приурочений до вогких глинистих ґрунтів, канав, схилів.

**Антоцерос крапчастий** – подібний до попереднього виду, але відрізняється від нього наявністю чорних крапок на поверхні слані.

## **4.2. КЛАС ПЕЧИНОЧНИКИ або МАРШАНЦІЄВИДНІ МОХИ (MARCHANTIOPSIDA)**

**Гаметофіт** представлений сланевими або листостебловими рослинами, що мають переважно дорзовентральну будову. У листостеблових форм листки різноманітної форми, без середньої жилки, здебільшого одношарові; розміщені в 2 - 3 ряди. *Ризоїди* – одноклітинні, *нерозгалужені*. Гаметофіти – одно- чи дводомні.

Антеридії та архегонії в різних видів можуть розвиватись на поверхні слані або на різних виростах чи підставках, іноді заглиблені в талом.

**Спорогон** складається з гаусторії, більш-менш довгої ніжки і кулястої чи продовгуватої коробочки, яка здебільшого розтріскується повздовжніми щілинами на 4 і більше стулок. У коробочках, крім спор, розвиваються гігроскопічні пружинисті нитки – *елатери*, які сприяють розкиданню спор.

**Стадія протонемі** у представників класу слабо виражена.

Печіночні мохи поширені майже по всій Земній кулі; найбільше їх у вологих тропіках, де вони переважно ростуть як епіфіти. В районах з помірним і холодним кліматом серед печіночників рідко трапляються епіфіти. Це – переважно наземні рослини, які ростуть на сирих і вологих ґрунтах, у тінистих лісах.

У викопному стані печіночники відомі з верхнього карбону (350–280 млн. років тому). У сучасній флорі налічують близько 8,5 тисяч видів з понад 235 родів. В Україні налічують 165 видів печіночників.

Клас поділяють на два підкласи.

### **4.2.1. ПІДКЛАС МАРШАНЦІЄВІ (MARCHANTIIDAE)**

До підкласу відносять представників з вегетативним тілом у вигляді слані.

Порядок Маршанцієві (Marchantiales) включає 8 родин, 25 родів і близько 400 видів.

### **Родина Річчієві (*Ricciaceae*)**

*Характерні ознаки родини:*

- слань лінійна або клиноподібна, дихотомічно розгалужена, часто у вигляді розетки правильної форми, до 1 - 3 см у діаметрі;
- гаметангії та спорогони занурені в талом;
- ніжка у спорогону не розвивається;
- елатери у коробочках відсутні.

До родини належить два роди.

Рід **річчія (*Riccia*)** налічує 140 видів, більшість з яких поширені на вологих глинистих або заболочених ґрунтах, по берегах річок. Деякі види трапляються на сухих кам'янистих місцях.

В Україні поширений вид **річчія водяна (*Riccia fluitans*)**, яка має багаторазово дихотомічно розгалужений талом лінійної форми, кілька сантиметрів завдовжки і 1 – 2 мм завширшки. Вид трапляється у стоячих та слабо протічних водоймах. Рослини плавають на поверхні води, а при пересиханні водойми ростуть на вологому ґрунті.

Рід **річчіокарп (*Ricciocarpus*)** включає тільки один вид – **річчіокарп плаваючий (*Ricciocarpus natans*)**, який поширений у стоячих чи слабо протічних водоймах. Це маленька рослина, що плаває на поверхні води у непротічних водоймах або поселяється на замулі. Талом шкірястий, дихотомічно розгалужений, 5 – 10 мм завдовжки і 3 – 8 мм завширшки. З верхнього боку талому добре помітне серединне дихотомічно розгалужене заглиблення. З нижнього боку утворюються численні нерозгалужені ризоїди.

### **Родина Маршанцієві (*Marchantiaceae*)**

Об'єднує понад 200 видів мохів, поширених переважно у вологих тропічних лісах. Серед них є епіфіти, наземні та наскельні рослини.

*Характерні ознаки родини:*

- гаметофіти сланеві, переважно дводомні;
- з нижнього боку таломів наявні лусочки різної форми і два типи ризоїдів: прості, з гладенькими стінками та язичкові – з нерівномірно потовщеними;
- антеридії та архегонії розвиваються на спеціальних підставках, які відростають від поверхні талому;
- у внутрішній будові талому наявні добре виражені повітряні камери;
- спорогон складається з коробочки, ніжки й стопи;
- у коробочках більшості видів розвиваються елатери.

#### **Рід маршанція (*Marchantia*)**

Найбільш відомим представником не тільки роду, але й класу є **маршанція поліморфна (*Marchantia polymorpha*)**, яка часто трапляється в сирих місцях, на болотах, берегах річок, вогких скелях.

**Гаметофіт** маршанції дводомний, має вигляд дихотомічно розгалужених пластинок 5 – 20 см завдовжки і 1 - 2 см завширшки, що стеляться по землі. На верхівці талому міститься виїмка, у якій знаходиться точка росту, яка складається з меристематичних клітин.

Талом з верхнього боку гладенький, темно-зелений, з добре помітною заглибленою серединною жилкою. Нижній бік талому має бурувато-червоне забарвлення. Тут містяться численні прості та язичкові ризоїди і **лусочки-амфігастрії**, що мають вигляд одношарових темно-фіолетових пластинок. Вони мають здатність довго утримувати воду під час засухи.

**Анатомічна будова талому.** Зверху талом укритий одношаровою епідермою. Її пронизують особливі вентиляційні отвори (*дихальця*), відмежовані шістнадцятьма клітинами, розміщеними у чотири яруси – по 4 клітини у кожному. Замикаючі клітини відсутні. Під епідермою містяться повітряні камери — великі порожнини ромбічної або неправильної багатокутної форми. Дно камер вистилають хлорофілоносні клітини — *асимілятори*. Під ними залягає кількшарова паренхімна тканина талому, клітини якої не містять хлорофілу. У цих клітинах запасуються крохмаль та олія. Під паренхімою розташована нижня епідерма, від якої відходять ризоїди та амфігастрії.

**Гаметангії** розвиваються на особливих виростах талому — **підставках**. *Жіночі підставки* мають вигляд дев'ятипроменевого зірчастого диску на ніжці. *Архегонії* розміщуються групами з нижнього боку променів. Вони мають колбоподібну форму і повернуті шийками вниз. У черевці архегонію утворюється яйцеклітина.

**Чоловічі підставки** дископодібні, восьмилопатеві, на довгих тонких ніжках. *Антеридії* розвиваються в овальних порожнинах, з'єднаних з верхнім боком підставки каналцями. У кожній порожнині на короткій ніжці розвивається по одному антеридію овальної форми з одношаровою стінкою. В антеридіях утворюються дводжгутикові сперматозоїди, які вивільняються після розривання антеридію. За наявності краплинної води вони активно рухаються до архегоніїв, проникають через канал шийки у черевце і запліднюють яйцеклітину.

Зигота відразу ж починає мітотично ділитись, проростаючи у *спорогон*, який складається з короткої ніжки, стопи з гаусторією та кулястої коробочки. Спорогон довгий час розвивається в оболонці архегонію, тобто вкритий *ковпачком*. При дозріванні спор ковпачок розривається, а коробочка розкривається чотирма повздовжніми стулками.

*Спора*, потрапивши у сприятливе середовище, проростає у коротку нитку — *протонему*, яка відразу ж ділиться в різних напрямках, утворюючи пластинку, що розростається у талом гаметофіту.

**Вегетативне розмноження** маршанції поліморфної здійснюється вивідковими бруньками. Це дрібні, плескуваті, дволопатеві утворення, що складаються з кількох шарів клітин. Бруньки утворюються у великій



кількості у виводкових кошиках, які розвиваються на поверхні талому маршанції і мають вигляд невеликих келихоподібних виростів.

#### 4.2.2. ПІДКЛАС ЮНГЕРМАНІЄВИ (*JUNGERMANNIDAE*)

Підклас об'єднує сланеві або листостеблові рослини з дорзовентральним, рідше радіально-симетричним типом будови гаметофіту і дуже слабкою або відсутньою внутрішньою диференціацією тканин. Гаметофіт двостатевий або роздільностатевий, таломного типу чи листостебловий з 2 – 3 - рядним листорозміщенням. Антеридії й архегонії найчастіше розвиваються безпосередньо на таломі; у листостеблових форм – у пазухах листків або на стеблоподібних виростах. Підставки відсутні.

Спорогон має довгу ніжку, добре розвинуту стопу і коробочку, яка розкривається переважно чотирма стулками. У коробочці, крім спор, утворюються також елатери зі спіральними потовщеннями.

#### *Порядок Метцгерієві (Metzgeriales)*

##### *Родина Пелієві (Pelliaceae)*

Об'єднує сланеві форми з гаметангіями, що містяться у спеціальних заглибинах талому або оточені обгорткою.

##### *Рід пелія (Pellia)*

Найбільш поширеним представником у флорі України є **пелія налисткова (*Pellia epiphylla*)**, яка росте в затінених вологих місцях, ярах, по берегах річок, каналів, утворюючи суцільні темно-зелені дернини.

**Гаметофіт.** Слань представлена розеткою вузьких, плескуватих, стрічкоподібних, дихотомічно розгалужених пластинок до 1 см завширшки, з точками росту на кінцях. Пластинки світло-зеленого кольору, у центрі багаточарові, а по краях – одношарові. Від нижньої поверхні талому відростають численні прості ризоїди.

**Гаметангії** розміщені з верхнього боку талому. По центральній осі пластинки локалізовані численні камери червонуватого забарвлення. В кожній камері розвивається по одному антеридію, що мають вигляд кулястих тілець з одношаровою стінкою. В антеридіях утворюється велика кількість сперматозоїдів з двома джгутиками.

На кінцях пластинок, дещо нижче точки росту закладаються кишенькоподібні заглиблення, в яких розвиваються групи архегоніїв колбоподібної форми. Запліднення яйцеклітин сперматозоїдами відбувається у водно-крапельному середовищі. Зигота швидко починає ділитись і проростає у *спорогон*, який спочатку має коротеньку ніжку з гаусторією і заглиблений у слань. Спорогон вкритий видовженим ковпачком, який утворився з архегонію. Навесні ніжка швидко росте, а куляста коробочка прориває ковпачок. Після дозрівання спор коробочка розкривається чотирма стулками, і спори висипаються. Потрапивши у сприятливі умови, спора проростає у коротку протонему циліндричної форми, яка пізніше розростається у пластинчастий талом.

### **Порядок Юнгерманієві (*Jungermanniales*)**

Найчисленніший серед печіночників, об'єднує близько 5000 видів, поширених майже по всій земній кулі. До його складу входять 200 родів і 40 родин.

#### **Родина Радулові (*Radulaceae*)**

Представлена єдиним родом **радула (*Radula*)**, який налічує близько 250 видів, переважно тропічних.

##### **Характерні риси родини:**

- гаметофіт має листостеблову будову;
- стебло перистогіллясте, з дволопатовими листками; верхня лопать листка велика, округла, нижня — дрібна ромбічна або трапецієподібна, притиснута до верхньої;
- рослини утворюють плескуваті, здебільшого жовто-зелені, дернинки.

##### **Рід радула (*Radula*)**

**Радула сплющена (*Radula complanata*)** належить до епіфітів, що ростуть на корі багатьох листяних дерев; трапляється також і на скелях. Ареал виду охоплює майже всю північну півкулю; в Україні поширений майже в усіх районах.

**Гаметофіт.** Тіло окремої рослини складається з тонкого розгалуженого стебельця до 3 – 4 см завдовжки, густо вкритого двома рядами широких округлих листків, які тісно прилягають один до одного. Дорзовентральні пагони щільно притиснуті до кори дерев.

Листки плескуваті або опуклі, одношарові; кожний листок складається з двох лопатей. Верхня лопать більша, широка й округла, нижня – майже в 4 рази менша за верхню, неправильної ромбічної або прямокутної форми, притиснута до верхньої. Від основи нижньої лопаті листка відходять пучки ризоїдів, якими рослина прикріплюється до субстрату.

Радула — однодомна рослина. Архегонії звичайної будови, розвиваються групами на кінці стебла або гілочок. Антеридії формуються дещо нижче архегоніїв і розміщені кожен на довгій ніжці.

**Спорогон** верхівковий, складається з яйцеподібної коробочки і короткої ніжки з гаусторією; гаусторія здута і глибоко проникає у верхівку стебла. Коробочка розкривається чотирма стулками на верхівці. Спори проростають короткими пластинчастими протонемами.

### **4.3. КЛАС ЛИСТОСТЕБЛОВІ МОХИ (*BRYOPSIDA*)**

**Гаметофіт** завжди розчленований на стебло й листки. Внутрішня диференціація органів дуже проста. Стебло радіальної будови, здебільшого округле, рідше тригранне або багатогранне. Листки сидячі, розміщені тісною спіраллю. *Ризоїди багатоклітинні*. Антеридії та

архегонії переважно утворюються групами на верхівці стебла або на кінцях бічних гілочок.

**Спорогон** має гаусторію, ніжку і коробочку різної форми, переважно з кришечкою. В центрі коробочки розміщується **колонка**, по периметру якої формується археспоріальна тканина. *Елатери відсутні*. У коробочці більшості листостеблових мохів є спеціальний апарат, що сприяє розкиданню спор – **перистом**. У багатьох видів мохів коробочка вкрита ковпачком – **каліптрою**, утвореною зі стінок розрослого архегонію. Каліптра захищає молодий спорогон від пересихання. Після дозрівання спор вона скидається.

Листостеблові мохи поширені у всіх кліматичних зонах, переважно в лісах і на болотах. Відомо більше 14 тисяч видів цього класу, який поділяють на три підкласи.

#### 4.3.1. ПІДКЛАС СФАГНОВІ МОХИ (SPHAGNIDAE)

До підкласу відносять один порядок **Сфагнові** (*Sphagnales*) з однією родиною **Сфагнові** (*Sphagnaceae*) і одним родом **сфагнум** (*Sphagnum*), який налічує понад 350 видів. Сфагнові мохи поширені на болотах, які називають сфагновими або верховими, у заболочених лісах, переважно хвойних, високогір'ї. Найбільш широко сфагнові мохи розповсюджені в холодних та помірних областях північної півкулі. Вони ростуть щільними, густими дернинами, утворюючи суцільні покриви.

**Гаметофіт**. Стебла розгалужені, весь час наростають верхівкою, а знизу відмирають, накопичуючи торф. *Ризоїди відсутні*. Стебла несуть гілочки трьох типів. На верхівці стебла короткі гілочки зібрані в щільну голівку. Серединні гілочки довші, і розміщені горизонтально, нижні – ще довші, звисають вниз. Гілочки на стеблі зібрані пучками по 4 – 5 шт. Листки дрібні, одношарові, без жилок, ланцетної форми.

Гаметофіт дво- або одностатевий. Архегонії та антеридії утворюються на верхівці стебла, на різних коротких бічних гілочках. Гілочки, на яких містяться антеридії, як правило, трохи товстіші за вегетативні; листки їх інтенсивно забарвлені в жовтуватий або буруватий колір.

**Анатомічна будова**. Центральну частину стебла займає серцевина, утворена великими тонкостінними паренхімними клітинами. Її оточує кілька шарів вузьких видовжених прозенхімних клітин з потовщеними стінками, здебільшого забарвленими в бурий або червоний колір. Це так званий деревний циліндр — **склеродерма**. Зовні від циліндра розташована багатшарова епідерма – **гіалодерма** або **водоносна кора**. Вона складена з досить великих прозорих і порожніх (тобто мертвих) клітин. У стінках цих клітин є пори, а в деяких видів стінки ще мають характерні спіральні та кільчасті потовщення. Клітини гіалодерми завжди наповнені водою і розчиненими в ній поживними речовинами. Таким чином, гіалодерма виконує функцію провідної тканини.

Листки складаються з двох типів клітин: *хлорофілоносних* і *гіалінових*. Перші – живі, вузькі, видовжені, звивистої форми, містять хлоропласти. Другі – мертві, наповнені водою, широкі, ромбоподібної форми. Оболонки цих клітин здебільшого мають спіральні та кільчасті потовщення з порами. Кількість, тип і розміщення пор є стабільними видовими ознаками і служать для визначення видів сфагнових мохів.

**Спорофіт** складається з майже сидячої кулястої коробочки, що тримається на товстій гаусторії. Після запліднення гілочка, на якій міститься архегоній, витягується і виносить на собі коробочку. Отже, коробочка має несправжню ніжку, так званий *псевдоподій*.

Усередині коробочки є колонка, яка не доходить до її верхівки. Зверху над колонкою міститься куполоподібний споровий мішок, у якому утворюється велика кількість спор округло-тетраедричної форми. Коробочка має кришечку і кільце; *перистом відсутній*.

Зі спори сфагнового моху виростає спочатку коротка нитчаста *протонема*, яка через деякий час розвивається в пластинчасту одношарову протонему з багатоклітинними ризоїдами. На ній виникають бруньки, з яких розвиваються пагони гаметофітів.

В умовах надмірного зволоження й недостатнього доступу повітря нижні частини стебел сфагнових мохів поступово, дуже повільно, відмирають і частково розкладаються, утворюючи торф. При цьому утворюються специфічні органічні кислоти, які ще більше пригнічують бактеріальну мікрофлору і затримують розкладання торфу. Торф належить до корисних копалин. З хімічної точки зору, торф – це суміш целюлози, лігніну, смол, кислот, інших органічних та неорганічних речовин. Застосування торфу надзвичайно широке. Він використовується як добриво, паливо, будівельний матеріал, сировина для хімічної промисловості; застосовується у народній медицині як антисептичний, ранозагоювальний, гігроскопічний матеріал.

#### 4.3.2. ПІДКЛАС АНДРЕЄВИ МОХИ (*ANDREAEIDAE*)

До підкласу відносять невелику групу рослин, що займають проміжне місце між сфагновими і зеленими мохами.

До підкласу належить один порядок **Андреєві (*Andreaeales*)** з однією родиною **Андреєві (*Andreaeaceae*)** і двома родами. Один з них — **неуролома (*Neuroloma*)** має в своєму складі один вид, поширений на о. Вогняна Земля в Південній Америці та в Антарктиці, другий рід **андрея (*Andreaea*)** налічує понад 100 видів, розповсюджених в Арктиці й гірських регіонах північних та помірних областей обох півкуль, рідше в горах тропіків.

**Гаметофіт.** Стебла багаторазово, густо вилчасто галузисті, прикріплені до субстрату ризоїдами, звичайно товстими, нитчастими або пластинчастими. Листки вузькі, одношарові, іноді з серединною жилкою; розміщені густою спіраллю. Антеридії та архегонії містяться на верхівках різних гілочок, їх будова та розвиток такі, як у зелених мохів.

**Спорогон** андреевих подібний до спорогону сфагнових мохів. Ніжка відсутня; коробочка видовжено-яйцеподібна, з центральною колонкою, яка не доходить до верхівки коробочки, і куполоподібним спорангієм над нею. *Кришечка й перистом відсутні*. На час дозрівання спор верхівка гілочки, на якій розміщений спорогон, видовжується, утворюючи несправжню ніжку. На верхівці коробочки є маленький ковпачок, що рано відпадає. Коробочка розкривається поздовжніми щілинами на чотири стулки, з'єднані на верхівці, і спори висіваються назовні.

Протонема має вигляд багатоклітинної кульки. Вона утворюється вже всередині спори, а проростання спор відбувається тоді, коли вони висипаються з коробочки. Після виходу з оболонки спори протонема розростається, утворюючи дуже розгалужену сланку пластинку з ризоїдами, якими вона міцно прикріплюється до скель чи каменів. Пізніше на протонемі з бруньок розвиваються листостеблові пагони.

Види роду *Andreaea* утворюють на скелях і каменях невеликі бурі або темно-бурі щільні дернинки.

У флорі України, зокрема в Карпатах, на скелях і кам'яних брилах трапляються два види роду *Andreaea*. Більш поширеною є **а. скельна** (*A. rupestris*). Це невелика рослина, 1 – 2 см заввишки, з дихотомічно розгалуженими тонкими стеблами й дрібними, ланцетними, густо розміщеними листками. Утворює щільні дернинки бурого кольору.

**Андрея альпійська** (*A. alpestris*) подібна до попереднього виду, але має дернинки до 4 см заввишки; трапляється рідше.

Андрееві мохи мають важливе значення як піонери рослинності на скелях та кам'яних брилах, де вони ростуть. З часом, відмираючи, мохи утворюють тоненький первинний ґрунтовий шар, де вже можуть поселятись інші види рослин.

#### 4.3.3. ПІДКЛАС ЗЕЛЕНІ або БРІЄВІ МОХИ, БРІЇДИ (BRYIDAE)

Підклас об'єднує найбільш високоорганізованих представників мохів. Це найбільша за обсягом систематична група серед мохів, яка налічує понад 13,5 тис. видів. Вони поширені від тропіків до полярних широт, найчастіше зустрічаються в гірських районах, у лісах, на болотах. На відміну від печіночників, найбільша різноманітність брієвих мохів спостерігається в помірних і холодних областях обох півкуль; у тропіках поширені переважно в горах. Ростуть поодинокі, групами, подушками, дернинками чи суцільними заростями на різноманітних субстратах – ґрунті, корі дерев і гілок, гнилій деревині, на гірських породах, скелях. Часто утворюють суцільні покриви на великих площах, особливо на болотах, у лісах, в гірській місцевості. Багато видів є торфоутворювачами, переважно на низинних болотах.

У флорі України налічують близько 500 видів брієвих мохів.

За зовнішнім виглядом це найбільш поліморфний підклас серед мохів. Вони можуть бути багаторічними або однорічними; дуже

різноманітні за розмірами (від 1 мм до 50 см і більше) та будовою вегетативних і спороносних органів; переважно зелені, рідше бурі.

На відміну від попередніх підкласів листостеблових мохів, для зелених мохів характерна *добре розвинута нитчаста, зелена, сильно розгалужена протонема*. Розрізняють *первинну протонему*, яка розвивається зі спори, і *вторинну*, яка розвивається з будь-якої частини гаметофіту. На ній утворюються бруньки, з яких формуються листостеблові пагони. З появою їх протонема, звичайно, відмирає; але в деяких видів мохів вона залишається протягом усього життя рослини.

**Гаметофіт.** Листостебловий пагін переважно не галузиться або галузиться моноподіально, рідше дихотомічно. Стебла прямостоячі або лежачі. Листки мають вигляд одно- або багат шарових пластинок різної форми – округлої, яйцевидної, лінійної, ланцетної тощо, із серединною жилкою, що складається здебільшого з кількох шарів клітин, іноді її немає. До стебла листок прикріплюється своєю широкою основою. *Ризоїди – багатоклітинні*.

**Анатомічна будова.** Стебла зелених мохів мають порівняно складну внутрішню будову. Вони слабо диференційовані на епідерму, кору й основну тканину. В самому центрі стебла іноді міститься центральний тяж із видовжених мертвих клітин з тонкими поперечними і товстими повздовжніми стінками. Ці клітини забезпечують транспорт води та розчинених мінеральних сполук по висхідній течії. Навколо центрального тяжу містяться 1 - 2 шари паренхімних клітин, заповнених крохмальними зернами. Їх оточує кільце живих клітин видовженої форми з густою цитоплазмою. Вони забезпечують транспорт органічних сполук, тобто низхідну течію.

**Антеридії й архегонії** виникають на верхівках стебел або на кінцях бічних відгалужень, на одній або різних рослинах. У першому випадку гаметофіт двостатевий, у другому — одностатевий. Антеридії та архегонії розміщені, звичайно, групами й виникають з епідермальних клітин. Антеридії мають форму видовжених міхурців на коротких ніжках. Між ними часто розвиваються ниткоподібні або булавоподібні волоски, так звані *парафізи*, які виконують переважно захисну функцію.

Архегонії мають звичайну для мохоподібних будову, але на відміну від печіночників, у них шийки довші, а черевце має не одношарову, а багат шарову стінку. Після запліднення стінка черевця дуже розростається, утворюючи ковпачок (каліптру), який вкриває коробочку спорогону.

Якщо архегоній виникає на верхівці стебла, і спорогон, що розвивається з яйцеклітини після її запліднення, відповідно є верхівковим, то такі мохи називають *верхоплідними*, або *акрокарпними*. Якщо архегоній і спорогон містяться на верхівці бічного вкороченого пагона, то такі мохи називають *бокoplідними* або *плеврокарпними*. Такий поділ є зручним для визначення зелених мохів: систематичного значення йому тепер майже не надають.

**Спорогон** складається з ніжки, яка буває різної довжини, гаусторії та коробочки з **кришечкою** і, здебільшого, з **перистомом**.

Коробочка може бути округлою, овальною чи циліндричною; прямостоячою, відхиленою або звислою. Вона складається зі спороносною частини, або **урни**, і кришечки. В центрі урни завжди є колонка, оточена спорогенною тканиною. Стінки урни здебільшого багат шарові, часто з продихами. Кришечка конічна, опукла, пласка тощо, зверху вкрита ковпачком (каліптрою), котра є залишком архегонію.

Між кришечкою та краєм урни є пояс клітин із потовщеними стінками, який називається кільцем. При досяганні спорогону кришечка разом із ковпачком відокремлюється від урни і відпадає, а спори висипаються. *Елатери відсутні*.

У багатьох зелених мохів стінки коробочки містять продихи і асиміляційні клітини з хлоропластами. Таким чином, на відміну від інших мохів, наприклад печіночників, вони живляться частково самостійно.

Розсіювання спор з коробочки в більшості зелених мохів регулюється **перистомом** — одним або двома рядами зубців, розташованих по краю урни. Якщо зубці розміщені в один ряд, перистом називається *простим*, а якщо в два — *подвійним*.

### **Порядок Політрихові (*Polytrichales*)**

#### **Родина Політрихові (*Polytrichaceae*)**

Родина **Політрихові (*Polytrichaceae*)** об'єднує 19 родів. Одним з найбільших за кількістю видів є рід **зозулин льон**, або **політрих (*Polytrichum*)**, який охоплює 92 види, поширені в холодних та помірних областях обох півкуль. У флорі України представлено дев'ять видів.

Найбільш поширений вид — **зозулин льон (політрих) звичайний (*P. commune*)**. Він росте на вогких і сирих місцях у лісах, особливо хвойних, на луках і окраїнах боліт, утворюючи щільні дернини; поширений майже по всій Україні, особливо в лісових і гірських районах.

Стебло прямостояче, нерозгалужене, 20 – 40 см заввишки, густо вкрите цупкими лінійно-шилоподібними листками із загостреною верхівкою. У верхній та середній частинах стебла листки зелені, добре розвинуті, в нижній частині – дрібніші, бурі. Від нижньої частини стебла відростають численні багатоклітинні ризоїди бурого забарвлення.

Зозулин льон – дводомна рослина. На верхівках стебел чоловічих рослин утворюються групи антеридіїв, оточені верхівковими листочками. Антеридії мають мішкоподібну форму, одношарову оболонку і розміщені на коротких багатоклітинних ніжках. Поміж антеридіїв розвиваються *парафізи* – вирости стебла, які мають вигляд однорядних ниток або розширених на верхівці пластинок.

На верхівках жіночих рослин утворюються групи архегоніїв, оточені верхівковими листками, на вигляд дуже подібними до вегетативних стеблових листків.

Зрілий спорогон складається з коробочки, довгої ніжки й гаусторії з розширеною основою. Зверху коробочка вкрита великим ковпачком (каліптрою) із загостреною верхівкою, дещо подібною на пташиний дзьоб, звідки й походить назва роду. Після дозрівання спор ковпачок скидається.

Коробочка циліндрична, ребриста, складається з нижньої вузької частини – шийки (апофізи), розширеної середньої частини – урочки і кришечки. Колонка, що піднімається всередині урни, на верхівці розширена в дископодібну епіфрагму, яка закриває урну зверху. Навколо колонки розміщена спорогенна тканина, яка внаслідок редукційного поділу клітин утворює численні спори.

У верхній частині урочки міститься кільце, утворене кількома шарами дрібних клітин з нерівномірно потовщеними стінками. При підсиханні коробочки по кільцю відбувається відокремлення кришечки від урочки, вхід до якої закриває епіфрагма. Перистом однорядний, з короткими притупленими зубцями. Зубці дуже гігроскопічні. У вологу погоду вони набухають і повертаються всередину коробочки, притискаючись до епіфрагми і, таким чином, закриваючи вхід в урочку. В суху погоду зубці перистому втрачають вологу, розпрямляються і вивертаються назовні. Епіфрагма зсихається, і через утворені отвори спори висіваються назовні. Спора, потрапивши на вологий ґрунт, проростає у сильно розгалужену зелену протонему з безбарвними ризоїдами. На протонемі утворюються бруньки, які дають початок пагонам гаметофіту.

### Порядок **Фунарієві** (*Funariales*)

#### Родина **Фунарієві** (*Funariaceae*)

Родина об'єднує дев'ять родів і близько 250 видів. Представники родини – одно- або дворічні дрібні мохи – поширені на всіх континентах, головним чином на рівнинах.

Рід **фунарія** (*Funaria*) налічує близько 200 видів, в Україні — три. Серед них найбільш відома фунарія вологомірна (*F. hygrometrica*). Вид дуже поширений на болотах, у лісах, на згарищах, поблизу людських осель. Росте переважно на вологих ґрунтах, багатих азотом; часто утворює суцільні покриви на значних площах.

Стебла заввишки 1 – 3 см, розеткоподібно зібрані, зі спіралью розміщеними, м'якими, широкоовальними, одношаровими листками з серединною жилкою. Від нижньої частини стебла відходять численні багатоклітинні ризоїди.

Антеридії та архегонії типової будови зібрані групами на верхівках пагонів.



Спорогон складається з коробочки й ніжки з гаусторією. Верхня частина ніжки дугоподібно зігнута і коробочка звисає вниз. Коробочка косо-зігнута, асиметрична. Перистом – подвійний.

Видова назва фунарії гігроскопічної походить від гігроскопічних властивостей ніжки, яка в суху погоду спіральсно скручується, а у вологу – розкручується.

### **Порядок Дикранові (*Dicranales*)**

Одно- та багаторічні, переважно ґрунтові, скельні й епіфітні мохи, що ростуть групами або утворюють дернинки чи дернини.

#### **Родина Дикранові (*Dicranaceae*)**

Найбільша родина порядку, об'єднує близько 50 родів. Багато видів родини — відносно великі рослини із серпоподібними листками, що утворюють дернини на ґрунті.

Рід **дикран (*Dicranum*)** налічує понад 50 видів, поширених переважно у помірній та холодній зонах північної півкулі. Ростуть здебільшого на болотах, у хвойних лісах, у тундрі. У флорі України є 12 видів цього роду.

У хвойних і мішаних лісах, у вологих місцях досить звичайним є **дикран віничний (*D. scoparium*)**, який утворює великі, але не надто щільні дернинки.

Стебла прямі, до 10 см заввишки, зеленого або коричнево-зеленого кольору, листки серпоподібні, досить великі, на верхівці з пилчастими краями, повернуті в один бік. Ніжка спорогону довга, пряма; коробочка зігнута донизу.

### **Порядок Брієві (*Bryales*)**

Це різноманітні на зовнішній вигляд багаторічники. Перистом у них подвійний з 16 зубцями, рідше редукований.

У порядку брієвих 16 родин, 62 роди і близько 2000 видів. Переважно це – ґрунтові, лісові й болотні, рідше скельні мохи, але багато родин у південній півкулі повністю представлені епіфітами.

#### **Родина Брієві (*Bryaceae*)**

У межах порядку це найбагатша видами родина. Вона об'єднує 17 родів і близько 1300 видів. Більшість родів представлена на всіх континентах. Найбільший рід родини — **бріум (*Bryum*)**, який налічує близько 800 видів, у тому числі в Україні — близько 30.

Найчастіше бріуми ростуть на вогких пісках і мулистих місцях, на торфових болотах, заболочених луках і біля джерел, в лісах, на вогких гранітних та вапнякових скелях, на сухих неораних землях, згарищах, біля осель тощо. Мохи утворюють звичайно низенькі, більш або менш щільні дернинки, різноманітно забарвлені (залежно від виду), найчастіше в жовто- або коричнево-зелені тони. Часто утворюють суцільні зарості з густих світло-зелених дернин.

Стебельця окремих рослин тонкі й короткі, до 3 см заввишки, щільно вкриті листками, особливо у верхній частині. Коробочка на довгій зігнутій ніжці, звисла, косо-грушоподібна. Мішкоподібний спорангій, що міститься в коробочці, прикріплений нитчастим тяжем до її основи.

### **Родина Мнієві (*Mniaceae*)**

Об'єднує близько десяти родів, поширених головним чином у помірних широтах або гірських областях північної півкулі. Це досить великі за розмірами мохи, які утворюють дернинки у вологих місцях.

Рід **мніум (*Mnium*)** — найбільший за обсягом (близько 80 видів) у родині й дуже поширений, у тому числі і в Україні, де його представники (10 видів) зазвичай часто зустрічаються у затінених вогких місцях у лісах, на заболочених луках, болотах, у розколинах скель тощо.

## ***Розділ 5. СУДИННІ СПОРОВІ РОСЛИНИ***

До цієї групи відносять дуже давні рослини, які панували на Землі в пізньому палеозої, – відділи **Плауноподібні (*Lycopodiophyta*)**, **Хвощеподібні (*Equisetophyta*)**, **Папоротеподібні (*Polypodiophyta*)**, а також невелику сучасну групу – відділ **Псилотоподібні (*Psilotophyta*)**.

Риніофіти вважають вихідною предковою групою, від якої виникли всі три основні відділи судинних спорових рослин, як три основні лінії еволюції риніофітів. **Мікрофільна (дрібнолиста) лінія** призвела до утворення відділу Плауноподібні; **членистостеблова (клинолиста)** – відділу Хвощеподібні і **макрофільна (великолиста)** – відділу Папоротеподібні.

Більшість систематиків вважають, що невелика за чисельністю сучасна група судинних спорових рослин – відділ **Псилотоподібні (*Psilotophyta*)** теж виникла безпосередньо від риніофітів. Його вважають окремою бічною, тупиковою гілкою еволюції.

Згідно з **теломною теорією походження й еволюції спорофіту вищих рослин**, первинним вегетативним органом спорофіту вищих рослин було дихотомічно розгалужене стебло. Корені та листки у риніофітів були відсутні, вони у вищих рослин виникли пізніше. В результаті подальшої морфологічної диференціації телому з'явилися листки, що були спеціалізованими органами фотосинтезу.

Поява листків у процесі еволюції вищих рослин відбулась двома різними шляхами. У Плауноподібних листки утворились як поверхневі бічні вирости на осьових органах і мають, як показують дослідження, дуже просту будову. Їх називають **мікрофілами** або **енаціями**.

В інших систематичних груп вищих рослин листки виникли з плескуватих бічних гілочок, що, як правило, були не тільки фотосинтетичними, але й спороносними органами. У процесі подальшої еволюції відбувся розподіл цих функцій, в результаті чого у багатьох

груп рослин листки поділились на **трофофіли** (вегетативні фотосинтетичні листки) і **спорофіли** (спороносні листки). Такі листки називають **мегафілами**, і вони характерні для всіх вищих рослин, крім Мохоподібних та Плауноподібних.

*Для судинних спорових рослин характерний ряд спільних ознак:*

- у життєвому циклі домінує **спорофіт**, тіло якого диференційоване на органи (корінь, стебло, листки) й тканини;
- наявна **провідна тканина**; ксилема утворена *трахеїдами*, а флоема – *ситоподібними клітинами*;
- внутрішню опору створює механічна тканина;
- нестатеве розмноження здійснюється за допомогою *спор*, які формуються в *спорангіях*;
- більшість судинних спорових рослин **рівноспорові**;
- **гаметофіт** редукований, нестійкий до обезводнення, росте незалежно від спорофіту, його називають **заростком**;
- процес *запліднення* відбувається тільки у *водно-крапельному середовищі*.

У зв'язку з подібністю схеми життєвого циклу та особливостей розмноження, деякі систематики об'єднують всі судинні спорові рослини у один відділ: **Папоротепоподібні (*Pteridophyta*)**, виділяючи в ньому класи **Папоротевидні (*Pteridopsida*)**, **Плауновидні (*Lycopsidea*)** і **Клинолистевидні (*Sphenopsida*)**. Проте значні відмінності в анатомічній та морфологічній будові, а також те, що ці групи рослин є самостійними гілками еволюції, є підставою для віднесення їх до рангу відділу.

## ***Розділ 6. ВІДДІЛ ПЛАУНОПОДІБНІ (LYCOPODIOPHYTA або LYCOPHYTA)***

Це одні з найдавніших, з числа тих, що заселяють сьогодні нашу планету, рослин. Вони, імовірно, виникли в середині девонського періоду, відокремившись від давньої групи Зостерофілофітів. Найбільшого розвитку Плауноподібні досягали в пізньому палеозої, коли вони в числі інших деревоподібних та трав'яних спорових рослин панували на Землі.

На сьогодні це малочисельна, близько 1200 видів, група рослин. Всі сучасні представники відділу – багаторічні трав'яні рослини, переважно вічнозелені, зовні дещо подібні до зелених мохів. Плауноподібні поширені в лісах і гірських районах усюди Земної кулі.

### ***Характерні особливості Плауноподібних***

- Відділ представляє *мікрофільну (дрібнолисту) лінію еволюції риніофітів*.
- **Спорофіт** Плауноподібних диференційований на корені, стебло й листки.

- Корені і стебла галузяться дихотомічно. Дихотомія може бути рівна або нерівна.
- Наростання надземних і підземних осей відбувається за рахунок верхівкових меристем.
- Листки (*мікрофіли*) дрібні, прості, з єдиною центральною жилкою; розміщені спіралью, супротивно або кільчасто.
- *Спори* утворюються у *спорангіях*, які розвиваються на *спорофілах* (*спороносних листках*) або на стеблі у пазухах листків.
- *Спорофіли* за формою, розмірами і забарвленням можуть бути подібні до звичайних вегетативних листків або відрізнятися від них. Вони розміщуються між вегетативними листками на стеблі, утворюючи спороносні зони, або зібрані у *стробіли* (*шишки, спороносні колоски*), розташовані на кінцях гілок.
- Серед Плауноподібних є *рівноспорові* і *різноспорові* рослини.
- У деяких видів є підземні частини пагонів двох типів. Це може бути *кореневище* з видозміненими листками та додатковими коренями або *ризофор* – орган, що несе спіралью розміщені корені.
- У *рівноспорових* Плауноподібних гаметофіти двостатеві, підземні або напівпідземні, м'ясисті, довговічні, рідше надземні, недовговічні. У *різноспорових* – роздільностатеві, мікроскопічні, редуковані, недовговічні.

Відділ Плауноподібні поділяють на два класи: *Плауновидні (Lycopodiopsida)* і *Молодильниковидні (Isoetopsida)*.

Система відділу Плауноподібні (Lycopodiophyta):

Клас	Порядок	Родина	Рід	Вид
Плауновидні (Lycopodiopsida)	Астероксиллові (Asteroxylales)	Астероксиллові (Asteroxylaceae)	Астероксилон (Asteroxylon)	А. Маккі (A. mackiei)
	Плаунові (Lycopodiales)	Плаунові (Lycopodiaceae)	Плаун (Lycopodium)	П. булавовидний (L. clavatum)
				П. річний (L. annotinum)
			Лікоподіела (Lycopodiella)	Л. заплавна (L. inundata)
		Баранцеві (Huperziaceae)	Баранець (Huperzia)	Б. Звичайний (H. selago)
Протолепідо-дендрові (Protolepidodendrales)	Протолепідо-дендрові (Protolepidodendraceae)	Протолепідо-дендрон (Protolepidodendron)	Протолепідо-дендрон Шарі (Protolepidodendron scharianum)	
Молодильникові (Selaginellales)	Плаункові (Selaginellales)	Плаункові (Selaginellaceae)	Плаунок (Selaginella)	П. плауновидний (S. selaginoides)
				П. швейцарський (S. helvetica)

Лепідодендрові ( <i>Lepidodendrales</i> )	Лепідодендрові ( <i>Lepidodendraceae</i> )	Лепідодендрон ( <i>Lepidodendron</i> )	
	Сигілярієві ( <i>Sigillariaceae</i> )	Сигілярія ( <i>Sigillaria</i> )	
Молодильникові ( <i>Isoetales</i> )	Молодильникові ( <i>Isoetaceae</i> )	Молодильник ( <i>Isoetes</i> )	М. озерний ( <i>I. lacustris</i> )

### 6.1. КЛАС ПЛАУНОВИДНІ (*LYCOPODIOPSIDA*)

До цього класу відносять **рівноспорові рослини**, тобто всі спори цих Плауновидних однакові морфологічно та фізіологічно. *Гаметофіти* – двостатеві.

До класу належать три порядки: **Астероксиллові (*Asteroxylales*); Плаунові (*Lycopodiales*); Протолепідодендрові (*Protolepidodendrales*)**. З них перший і третій повністю вимерлі, а сучасні плаунові з порядку *Lycopodiales* об'єднують дві родини і близько 400 видів.

#### **Порядок Астероксиллові (*Asteroxylales*)**

Найбільш примітивна й давня група плауноподібних, яку до недавнього часу відносили до риніофітів. Проте через наявність сифоностели й листків та особливості будови цю групу викопних рослин віднесли до відділу Плауноподібних.

У межах порядку виділяють одну родину **Астероксиллові (*Asteroxylaceae*)** і два роди: **астероксилон (*Asteroxylon*)** і **схізоподіум (*Schizopodium*)**, які вимерли близько 400 млн. років тому.

Представники роду астероксилон були трав'яними рослинами з дуже чіткою диференціацією на підземну й надземну частини, а також на стебло й листки (*мікрофіли*). Надземна частина астероксилонів була представлена прямостоячими, зрідка вилчато розгалуженими стеблами до 1 м заввишки, бічні гілки яких багаторазово дихотомічно галузились. Дрібні шилоподібні листки з жилкою, що не доходила до верхівки, густо вкривали стебла, як у сучасних плаунів. За походженням листки були короткими виростами поверхневих тканин стебла.

*Продихи* розміщувались не лише на листках, а й на стеблі.

Підземна частина була представлена горизонтально розміщеним, дихотомічно розгалуженим *ризомоїдом*, позбавленим кореневих волосків.

Провідна система стебла представлена **актиностелою**. Ксилема на поперечному зрізі мала чітко виражену зірчасту форму і була оточена флоемою. З цим пов'язана наукова назва роду – астероксилон (гр. *aster* — зірка і *xylon* — дерево). Актиностела біля основи стебла переходила у сифоностелу зі слабо розвинутою серцевиною. Будова стели відрізняє астероксилон від риніофітів і зближує з плауноподібними.

Кора була досить потужною порівняно з діаметром стели. Вона поділялась на зовнішню та внутрішню частини. У внутрішній частині містились численні широкі повітряні камери, розділені перегородками з

паренхімних клітин. Ця ознака, на думку вчених, свідчить про земноводний або напівзанурений спосіб життя рослин.

Анатомічна будова ризомаїда була дуже примітивною і схожою зі структурою ризомаїда ринії. В корі як стебла, так і ризомаїда виявлені гіфи і спори грибів, з якими, очевидно, астероксилон перебував у симбіозі.

Представник: вид **а. Маккі** (*A. mackiei*).

### **Порядок Протолепідодендрові (*Protolepidodendrales*)**

До порядку належать викопні примітивні трав'яні рослини, відомі з відкладів верхнього силуру й нижнього та середнього девону.

У представників порядку дихотомічно розгалуженими були не тільки стебла, але й листки – як трофофіли так і спорофіли. **Протолепідодендрон Шарі** (*Protolepidodendron scharianum*), залишки якого виявлені у девонських відкладах Євразії, Сибіру та Китаю, мав горизонтально розміщений, дихотомічно розгалужений ризомаїд, від якого відходили вертикальні, дихотомічно розгалужені пагони 25 – 40 см заввишки. Листки дрібні, голчасті, на верхівці вилчато роздвоєні. Спорангії розміщувались з верхнього боку спорофілів, біля їх основи. Спорофіли морфологічно не відрізнялись від вегетативних листків та чергувались з ними. Стробіли не утворювались.

Назва роду пов'язана з тим, що при опаданні листків на стеблі залишались характерні сліди у вигляді подушечок, як у лепідодендронів.

### **Порядок Плаунові (*Lycopodiales*)**

До порядку належать багаторічні трав'яні рівноспорові рослини з дихотомічно розгалуженими стеблами, густо вкритими дрібними вузькими листками.

### **Родина Плаунові (*Lycopodiaceae*)**

До родини відносять близько 400 видів, поширених по всій Земній кулі, але більшість їх ростуть у тропічних лісах. Деякі види трапляються в регіонах з помірним і холодним кліматом.

Це невеликі трав'яні рослини, проте деякі види досягають 1 - 1,5 м заввишки, а стебла ліан – 9 – 10 м. Тропічні й субтропічні види плаунів є переважно епіфітами, а позатропічні — наземними рослинами.

Найбільше видове різноманіття плаунів спостерігається у Південній Америці, на Малих і Великих Антільських та Багамських островах, де вони ростуть у вологих тропічних лісах як епіфіти. В Євразії плауни поширені, головним чином, у хвойних лісах, по заплавах та берегах північних річок; окремі види заходять далеко на північ за Полярне коло і піднімаються високо в гори.

У флорі України налічують 8 видів, що належать до 3 родів.

*Спорофіт* є багаторічною трав'яною, вічнозеленою рослиною з висячим (у тропічних епіфітів), лежачим чи повзучим стеблом, від якого відходять вертикальні, дихотомічно розгалужені пагони. Стебла й пагони

густо вкриті дрібними лінійними, шилоподібними або ланцетними, спіралью розміщеними листками.

*Анатомічна будова стебла.* В центрі стебла міститься досить велика стела – *плектостела*, що складається із ксилеми, розділеної на окремі паралельні, сполучені між собою пластинки, розміщені у флоємі. Така стела належить до концентричного типу. Серцевина відсутня. У зв'язку з відсутністю камбію вторинне потовщення стебла плаунам невластиве. Центральний циліндр оточений перициклом та ендодермою з більш-менш потовщеними стінками. Назовні розміщена кора та епідерма з продихами.

Ксилема (*метаксилема*) складається з досить широких драбинчастих трахеїд. Ближче до периферії, у складі протоксилеми, трапляються також кільчасті та спіральні трахеїди. Проміжки між трахеїдами виповнені ксилемною паренхімою.

Флоєма представлена ситоподібними трубками та клітинами флоємною паренхіми.

Верхівковий ріст здійснюється внаслідок поділу клітин на верхівці стебла. Диференціація конусу наростання на корпус і туніку відсутня.

Листки зовні оточені епідермою, з продихами на обох поверхнях. Мезофіл складається з багатьох шарів хлорофілоносних клітин та міжклітинників.

Корені у плаунів відростають з нижнього боку лежачого стебла по всій його довжині або біля основи стебла; вони дихотомічно галузяться і вкриті попарно розміщеними кореневими волосками. Внутрішня будова коренів нагадує будову стебла. Корені належать до додаткових, оскільки виникають з клітин перициклу.

Спорангії утворюються на спорофілах з групи епідермальних клітин. Спорофіли, що зазвичай морфологічно відрізняються від вегетативних листків, зібрані у стробіли на верхівках гілок або, рідше, розміщені поміж трофофілами.

Спорангії товстостінні, здебільшого ниркоподібної або бобоподібної форми, сидять на ніжках; розкриваються тріщиною або невеликою щілиною.

Сформований спорангій має тришарову оболонку – зовнішня оболонка (*екзоспорій*) сітчаста з потовщеннями на гранях, внутрішня (*ендоспорій*) – тонка й еластична, третя оболонка (*тапетум*), яка вистилає спорангій зсередини, найчастіше майже повністю руйнується в процесі його дозрівання, вміст її клітин використовується на розвиток спор.

Під тришаровою оболонкою розміщений спорогенний шар – *археспорій*. Клітини археспорію діляться мітотично, утворюючи *материнські клітини спор*. У результаті *редукційного поділу* останніх утворюються тетради спор. Спори всі однакові, дрібні, округло-тетраедричної форми.

Потрапивши на поверхню ґрунту, спори потоками води та різноманітними безхребетними заносяться в тріщини, де на глибині кілька сантиметрів проростають у *гаметофіти*, які спочатку мають вигляд групи

клітин. Незабаром на гаметофіті утворюються ризоїди, через які всередину клітин проникають гіфи гриба.

*Гаметофіти* багатьох тропічних видів плаунів надземні або епіфітні, зелені, недовговічні. У більшості видів помірного клімату гаметофіти підземні, безхлорофільні, розвиваються дуже повільно, протягом 12 - 18 років. Живлення гаметофіту – сапротрофне, з участю міцелію гриба, що живе в його коровій паренхімі. У деяких видів гаметофіти напівзанурені в ґрунт, у верхній частині зелені, а нижче – безбарвні, з подвійним способом живлення.

Гаметофіти плаунів двостатеві, різноманітні за формою і способом життя. У верхній частині гаметофіту розвиваються гаметангії.

Антеридії більш-менш заглиблені в тканину гаметофіта. У них зі сперматогенних материнських клітин розвиваються дрібні дводжгутикові сперматозоїди. Архегонії типової будови черевцем заглиблені в тканину гаметофіта, а шийкою вивищуються над його поверхнею. У черевці розвивається яйцеклітина і черевцева каналцева клітина. Шийка представлена кількома, рідше однією, шийковими каналцевими клітинами.

Під час дозрівання архегонію каналцеві клітини руйнуються, відкриваючи доступ сперматозоїдам до яйцеклітини. *Зигота*, що утворилася внаслідок запліднення яйцеклітини, починає відразу ж ділитися, даючи початок *зародку*, останній деякий час перебуває в тканинах гаметофіту. Тіло зародка диференціюється на окремі зони, або сегменти, з яких послідовно розвиваються спочатку стебло, потім листки, а з основи стебла виникає перший корінь. Зародок поступово пробивається з-під землі, відокремлюється від гаметофіту і виростає в дорослу рослину (*спорофіт*).

*Вегетативне розмноження* властиве лише деяким, переважно тропічним плаунам; воно відбувається внаслідок утворення бруньок або бульбочок, які з'являються спонтанно по всьому стеблу.

Найбільш відомим у системі родини є рід **плаун** (*Lycopodium*), а найпоширенішим у холодній та помірній зонах північної півкулі видом роду є **плаун булавоподібний** (*L. clavatum*), який росте у хвойних, рідше мішаних та листопадних лісах і має великий ареал, що охоплює майже всю лісову зону Європи, Азії й Північної Америки. В Україні вид поширений у лісовій та лісостеповій зонах, а по долинах річок подекуди заходить і в степову зону.

Плаун булавоподібний — багаторічна вічнозелена рослина, з повзучим, довгим, дихотомічно розгалуженим стеблом. У результаті нерівної дихотомії від досить довгої головної осі пагона відгалужуються бічні лежачі гілки, переважно з обмеженим ростом, а також висхідні, теж вилчасто розгалужені пагони. Почергово розміщені листки густо вкривають стебла. Листки цілокраї, лінійні або лінійно-ланцетні, на верхівці загострені в білий крихкий волосок. Від основи лежачого стебла по всій його довжині відростають тонкі дихотомічно розгалужені корені.



Окремі висхідні пагони несуть на ніжках по 2 (рідше 1 - 3) циліндричні стробіли до 20 – 40 мм завдовжки, які утворюються всередині літа. Кожний стробіл складається з осі, вкритої лускуватими, дещо серцеподібними, буруватими, не здатними до фотосинтезу спорофілами з довгою витягнутою і трохи зазубреною верхівкою, які черепитчасто налягають один на одного. Біля основи спорофілів з верхнього боку на коротких ніжках містяться одногнізді спорангії ниркоподібної форми, що розкриваються стулками.

У спорангії утворюються тетрадами численні однакові золотисто-жовті спори кулясто-тетраедричної форми. Спори вкриті товстою сітчастою оболонкою, містять до 50 % жирної олії, не змочуються дощовою водою. Потрапивши з дощовою водою в ґрунт на глибину кілька сантиметрів, спора через 5 - 7 років проростає у гаметофіт, який має вигляд невеликої (2 – 3 мм завширшки) підземної білуватої бульбочки, що згодом набуває блюдцеподібної форми. Зверху в паренхімну тканину занурені антеридії й архегонії типової для плаунів будови. Знизу гаметофіт прикріплюється до субстрату ризоїдами; крізь ризоїди проникають гіфи гриба, локалізуючись переважно в коровій паренхімі гаметофіту. Статева зрілість гаметофіту настає через 12 – 15 років, повна тривалість його життя складає 18 – 20 років.

**Плаун річний або колючий (*L. annotinum*)** зрідка трапляється у хвойних та мішаних лісах Полісся й Карпат. Подібно до попереднього виду він має повзучі стебла з висхідними пагонами, густо вкритими листками. Проте листки мають вузькояйцеподібну форму, дрібнопилчасті краї та колючий гострячок на верхівці. Стробіли сидячі, утворюються по одному на кінцях висхідних пагонів.

Вид внесений до Червоної книги України.

Спори плаунів використовують у медицині як присипку в якості натурального тальку, для обсипання таблеток, а також у піротехніці та металургії. Використовують також відвар спор для лікування шкірних захворювань.

### Родина **Баранцеві (*Huperziaceae*)**

До родини належить один рід **баранець (*Huperzia*)**, який налічує понад 150 видів. Єдиний представник флори України **баранець звичайний (*H. selago*)** росте в хвойних, мішаних, рідше листяних лісах і високо в горах Голарктики; в Україні — переважно в Карпатах.

Стебло баранця звичайного пряме або злегка висхідне, 5 – 25 см заввишки, майже від основи дихотомічно розгалужене на гілки, які теж дихотомічно галузяться. Стебла густо вкриті дрібними, твердуватими, лінійно-ланцетними листками із загостреною верхівкою. Спорангії ниркоподібної форми поодинокі містяться на стеблах, у пазухах звичайних, переважно середніх, листків; спорофіли та стробіли відсутні. Спори проростають 3 - 8 років.

Гаметофіт напівпідземний, циліндричний, радіальної будови. Надземна верхівка гаметофіту зелена: її клітини містять хлоропласти. Живлення змішане: фототрофне та сапротрофне.

Баранець може розмножуватись за допомогою вивідкових бруньок, які утворюються на верхівках стебел у пазухах листків. Незважаючи на токсичність, баранець застосовують у народній, а останнім часом і науковій медицині, зокрема для лікування хронічного алкоголізму, порушень обміну речовин, туберкульозу легень.

Вид внесений до Червоної книги України (2009).

## **6.2. КЛАС МОЛОДИЛЬНИКОВИДНІ (*ISOETOPSIDA*)**

Клас об'єднує *різноспорові* багаторічні трав'яні рослини, гаметофіти яких *роздільностатеві* та *сильно редуковані*. До нього відносять три порядки, один з яких повністю вимер.

### **Порядок Плаункові (*Selaginellales*)**

Порядок включає дві родини, одна з яких (*Miadesmiaceae*) вимерла, а друга (*Selaginellaceae*) представлена в сучасній флорі одним родом і близько 700 видами.

### **Родина Плаункові (*Selaginellaceae*)**

До цієї родини належать два роди, з яких один (*Selaginellites*) вимерлий, відомий лише з карбону, і один сучасний (*Selaginella*), але теж давній – деякі представники роду відомі ще з верхнього карбону.

Рід **плаунок (*Selaginella*)** у сучасній флорі налічує близько 700 видів, поширених, головним чином, у вологих тропічних лісах. Тропічні види – переважно епіфіти, ліани чи наземні рослини різних розмірів: від 5 – 10 см до 2 – 3 м, а деякі ліани досягають 10 – 20 м завдовжки. Кілька видів є позатропічними і субарктичними, наземними; вони ростуть у мохових тундрах, на гірських луках і торфовищах.

У флорі України в Карпатах дуже рідко трапляються два види: **плаунок плауноподібний (*S. selaginoides*)** і **п. швейцарський (*S. helvetica*)**. Обидва види зникаючі, внесені до Червоної книги України.

**Спорофіт.** Стебла плаунків найчастіше лежачі (плагіотропні), рідше вертикальні, виткі (у ліан) чи висячі (в епіфітів), як правило, дихотомічно розгалужені, але внаслідок сильнішого розвитку однієї гілки дихотомічне галуження нагадує симподіальне.

**Анатомічна будова стебла.** Зовні стебло вкрите епідермою без продихів. Під епідермою лежить гіподерма, складена з механічних клітин, далі йде кора, побудована з паренхімних і видовжених хлорофілоносних клітин, між якими є великі повітряні порожнини. У центрі стебла міститься стела (*протостела*), оточена перициклом та ентодермою. В центрі стели міститься тяж ксилеми, побудованої з драбинчастих трахеїд, а іноді й трахей (у 2 видів). Ксилема оточена флоемою, складеною з

ситоподібних трубок і луб'яної паренхіми. Стела сполучена з корою особливими нитками, які складаються з одного шару зелених клітин.

Листки (*філоїди*) плаунків мають вигляд невеличких округлих або овальних лусок з однією жилкою. Біля основи листка міститься маленький півчастий виріст, який називається *язичком* або *лігулою*. Листок вкритий епідермою з продихами з нижнього боку; мезофіл представлений губчастою паренхімою з великими міжклітинниками. Клітини мезофілу містять по кілька *хлоропластів пластинчастої форми*.

Корені додаткові, дихотомічне розгалужені, виникають з нижнього боку або біля основи стебла на особливих органах, що мають вигляд тонких коренів, – *ризофорах* (*корененосцях*). Вони відрізняються від коренів екзогенним походженням та відсутністю кореневого чохла. На ризофорах спіральні розміщені корені, які виникають ендогенно (з пероциклу).

*Спорофіли* плаунків зовні подібні до вегетативних листків, з лігулою біля основи. Вони зібрані у чотиригранні стробіли, що розвиваються на кінцях пагонів. Спорофіли несуть у пазухах *мікро-* або *мегаспорангії*, у яких з клітин археспорію утворюються, відповідно, *мікро-* та *мегаспори*.

Стробіли двостатеві: мегаспорангії розміщуються, зазвичай, в нижній частині стробілу, мікроспорангії — у верхній. Спорангії переважно ниркоподібні або оберненояйцеподібні, розвиваються з групи епідермальних клітин, сидять на невеликих ніжках.

У *мікроспорангіях* утворюється велика кількість *мікроспор*; з мікроспори розвивається дуже редукований *чоловічий гаметофіт*, який не залишає оболонки спори і живиться її органічними сполуками. Він складається з маленької лінзоподібної ризоїдальної клітини, що є єдиною вегетативною клітиною чоловічого гаметофіту, і одного антеридію. В антеридії, стінка якого складається з 8 клітин, утворюється кілька сперматогенних клітин. У результаті поділу сперматогенних клітин утворюється велика кількість дводжгутикових сперматозоїдів.

У *мегаспорангії* міститься велика кількість материнських клітин, але розвивається тільки одна з них. У результаті редукційного поділу материнської клітини утворюється чотири мегаспори, решта клітин відмирає.

З мегаспор, які в більшості видів висіваються з мегаспорангію на поверхню ґрунту, розвиваються багатоклітинні *жіночі гаметофіти*, які не залишають оболонки мегаспори. На світлі жіночий гаметофіт набуває зеленого забарвлення, у нього відростають ризоїди, таким чином він може житись самостійно. У верхній частині гаметофіту розвивається кілька архегоніїв типової будови, які складаються з шийки та черевця з яйцеклітиною. Архегонії занурені в тканину гаметофіту.

Запліднення яйцеклітини відбувається за наявності краплинної води. В результаті мітотичного поділу *зиготи* розвивається *зародок*, який

спочатку перебуває всередині мегаспори, а потім виходить назовні, прориваючи жіночий гаметофіт.

Практичне значення плаунків, особливо тропічних видів, полягає у їх декоративності, їх часто культивують в оранжереях.

**Плаунок плауноподібний (*Selaginella selaginoides*)** – багаторічна трав'яна рослина з повзучими, дихотомічно розгалуженими пагонами. На округлому стеблі густо розміщені видовжено-яйцевидні тоненькі, загострені листки з зубчастими краями та лігулою біля основи. Корені розвиваються на ризофорах. Стробіли овально-циліндричні, близько 3 см завдовжки, розвиваються поодинокі на кінцях вертикальних відгалужень пагона. Спорофіли довші за вегетативні листки (до 5 мм завдовжки), з довгими зубчиками та лігулою. У верхній частині стробілу містяться дрібніші мікроспорофіли, у нижній частині – мегаспорофіли.

П. плауноподібний поширений на гірських луках, у мохових тундрах, на торфовищах, вогких скелях в обох півкулях. На території України зрідка трапляється у високогір'ї Карпат – на сирих скелях, по берегах струмків.

### **Порядок Лепідодендрові (*Lepidodendrales*)**

До порядку належать викопні різноспорові, переважно деревоподібні форми з листками мікрофільного типу, що жили з середини девону до кінця тріасу; максимального розквіту досягли в карбоні. Більшість видів мали камбій і були здатні до вторинного потовщення; спорофіли були зібрані у стробіли.

### **Родина Лепідодендрові (*Lepidodendraceae*)**

До родини відносять декілька родів, найкраще вивченим з яких є **лепідодендрон** або **лускате дерево (*Lepidodendron*)**, до якого належать понад 100 видів, описаних переважно з відкладів карбону. Зокрема, часто знаходять представників роду у вугільних пластах Донбасу.

Лепідодендрони здебільшого були високими деревами з прямими, до 30 – 40 м заввишки і до 1 – 2 м у діаметрі, стовбурами, що дихотомічно галузились. Кінцеві пагони були густо вкриті спіральні розміщеними вузькими лінійними або шилоподібними листками, довжина яких у різних видів становила від 1 до 50 см. Листки біля основи мали язички. Стовбури і старі гілки теж несли листки, які розміщувались правильними косими рядами і сиділи на ромбічних подушечках, витягнутих у вертикальному напрямку. Саме зі своєю зовнішньою будовою кори стовбура пов'язана родова назва цих рослин – *Lepidodendron*, яка перекладається як **лускате дерево**.

*Анатомічна будова стовбура.* Центральний циліндр був представлений *сифоностелою*. В центрі стебла містилась серцевина, оточена послідовно тяжем ксилеми з тонкими серцевинними променями,

кільцями камбію, флоєми та перициклу. Стела була малопотужною, близько 10 см у діаметрі.

Центральний циліндр був оточений потужною корою, яка ділилась на 2 частини. Внутрішня частина була представлена паренхімою, зовнішня складалася з товстостінних механічних клітин.

Кору оточував товстий шар перидерми, яка теж ділилась на дві частини. Внутрішня частина перидерми була дуже товстою і складалася з механічної тканини. Зовнішній шар містив як механічну, так і покривну тканини. Таким чином, механічна міцність стовбура забезпечувалась не ксилемою, як у сучасних дерев, а перидермою, що утворювалася в результаті поділу клітин фелогену. У зв'язку з цим лепідодендрони називають також *коровими деревами*.

Спорофіли з лігулами були зібрані на кінцях пагонів у двостатеві стробіли. Верхні спорофіли у стробілі несли переважно мікроспорангії, а нижні – мегаспорангії.

У нижній частині стовбур дихотомічно галузився, в результаті чого утворювались особливі органи прикріплення – *стигмарії*, які зовні мали вигляд товстих, дихотомічно розгалужених коренів. Справжні корені були тонкими, нерозгалуженими і виникали на кінцях стигмаріїв.

### Родина Сигілярієві (*Sigillariaceae*)

Вважають, що родина походить від давніших лепідодендрових. Вона відома переважно з карбону, особливо з середнього й верхнього. Головним родом є *сигілярія (Sigillaria)*, до якої відносять кілька видів.

Сигілярії — великі дерева з прямими колоноподібними, біля основи помітно конічно розширеними стовбурами. Вони були нерозгалуженими або дихотомічно галузились лише верхівкою. Стовбури сигілярій здебільшого були вкриті прямими рядами шестигранних залишків листків (рубців); листкові подушки були мало розвинуті; іноді й відсутні.

Верхівки стовбурів і гілок були вкриті довгими й вузькими мечоподібними листками.

Корені розвивались на дихотомічно розгалужених стигмаріях.

Спорофіли були зібрані в *одностатеві стробіли* до 15 см завдовжки. Мікростробіли несли мікроспрофіли з мікроспорангіями, у яких розвивались численні мікроспори; у мегаспорангіях утворювалось до 12 мегаспор.

Лепідодендрони, сигілярії та близькі до них роди в карбоні домінували в екваторіальних широтах земної кулі. На той час екватор проходив через Північну Америку, Північну Європу та Україну. Лепідодендрові формували обширні ліси на заболочених рівнинах. Потужні деревні рослини зі слабо розвинутими підземними органами часто вивертались та падали. Потрапивши у болотисті ґрунти, вони в умовах недостатності кисню захоронювались, не повністю розклавшись. Якщо в силу різних причин такі рослинні залишки перекривались осадовими геологічними пластами, то в умовах підвищеного тиску та

певного температурного режиму вони з часом пресувались та трансформувались у потужні поклади кам'яного вугілля.

### **Порядок Молодильникові (*Isoetales*)**

До порядку належить однойменна родина, деякі представники якої відомі ще з нижньої крейди.

### **Родина Молодильникові (*Isoetaceae*)**

До родини належить два роди: молодильник (*Isoetes*) та стилітес (*Stylites*). Другий рід представлений двома видами — с. андський (*S. andicola*) та с. бруньконосний (*S. gemmifera*), знайденими нещодавно на березі високогірного льодовикового озера в Центральноперауанських Андах. Це невеликі багаторічні трав'яні рослини з дволопатовим каудексом і довгасто-ланцетоподібними листками завдовжки до 5 см та м'ясистими контрактильними коренями.

Рід молодильник налічує близько 65 видів, поширених переважно в позатропічній частині північної півкулі, особливо в Північній Америці; лише окремі види ростуть у тропіках. Серед молодильників є рослини, що ведуть підводний спосіб життя на дні неглибоких водойм (*I. lacustris* і *I. echinospora*), а також земноводні та наземні вологолюбні рослини.

У флорі України є один вид – молодильник озерний (*I. lacustris*), який зрідка трапляється в озерах північної частини України. Це реліктовий вид, внесений до Червоної книги України (2009).

Молодильник озерний — невеличка підводна рослина, 5 – 20 см заввишки, з укороченим бульбоподібним стеблом, що має камбій і здатне до вторинного потовщення. В нижній частині стебла міститься 2 - 3-лопатовий ризофор, від якого униз відходить пучок тонких, дихотомічно розгалужених корінців.

На стеблі дорослої рослини розвивається розетка почергових, тісно розташованих, однакових за формою листків — вегетативних (трофофілів) і спороносних (спорофілів). Кожен листок має одну жилку й чотири повітроносні канали. Внизу листки дуже розширені і з внутрішнього боку мають заглибину, де містяться мега- або мікроспорангії; над краєм заглибини кріпиться язичок. Угорі листки звужені в довге шилоподібне вістря.

Листки в розетці зменшуються у розмірах у напрямку до центру стебла і розміщені з певною закономірністю. Зовні звичайно розташовані мегаспорофіли, що несуть мегаспорангії, далі йдуть мікроспорофіли з мікроспорангіями, а всередині розміщені вегетативні листки. В центрі стебла знаходяться листові зачатки, які будуть вегетувати наступного року, й точка росту.

Восени листки зі спорангіями опадають у воду, а вегетативні листки зберігаються на стеблі і наступного року стають спорофілами.

Стінки спорангіїв у воді через деякий час руйнуються, а спори звільняються і проростають. З мікроспори, вкритої тонкою гладенькою

оболонкою, розвивається дуже редукований **чоловічий гаметофіт**, який складається з ризоїдальної клітини й антеридію, що має 4-клітинну оболонку. Всередині антеридію утворюються дві великі сперматогенні клітини трикутної форми; з кожної з них в результаті мітотичного поділу виникає по два спіральні скручених **багатоджгутикових сперматозоїди**.

**Мегаспори** тетраедричної форми зовні вкриті товстою бурою оболонкою. Проростаючи, мегаспора дає початок багатоклітинному **жіночому гаметофіту**, який виходить з мегаспори тільки верхівкою. На ньому зазвичай утворюється один архегоній.

Після запліднення яйцеклітини із **зиготи** розвивається **зародок** спорофіту, який складається з ніжки, зародкових стебельця й листочка та зародкового корінця. Розростаючись, зародок руйнує оболонку мегаспори і випадає назовні. Потрапивши на субстрат, рослина вкорінюється і переходить до самостійного життя.

### **Розділ 7. ВІДДІЛ ПСИЛОТОПОДІБНІ, АБО ПСИЛОТОФІТИ (PSILOTOPHYTA)**

Відділ представлений невеличкою групою трав'яних рослин (епіфітів або наземних форм), яка у сучасній флорі налічує 12 видів, поширених у вологих тропіках і субтропіках обох півкуль. Види об'єднують у 2 роди — **псилот (*Psilotum*)** і **тмезиптерис (*Tmesipteris*)**.

Псилотофіти побудовані дуже просто, за своєю структурою подібні до риніофітів, зокрема, відсутністю кореня, дихотомічним галузненням, примітивною анатомічною будовою. У зв'язку з цим, псилотофіти у багатьох сучасних системах розглядаються як прямі нащадки ринієподібних.

#### **Характерні особливості відділу Псилотоподібні:**

- **Спорофіт** представлений порівняно невеликими (від 5 см до 1 м заввишки) трав'яними епіфітними або наземними рослинами.
- Стебла зелені, здатні до фотосинтезу, галузяться дихотомічно.
- Листки **енаційні, мікрофільного типу**, дрібні, прості, без жилки або з єдиною центральною жилкою; утворюються як поверхневі вирости стебла.
- Корені відсутні: при формуванні зародка спорофіту корені не закладаються.
- Нижня частина стебла представлена кореневищеподібним, дихотомічно розгалуженим ризомоїдом, від якого відростають численні ризоїди.
- У периферійних клітинах кори ризомоїда присутні ендомікоризизні сумчасті гриби з відділу Зигомікотові (*Zygomycota*).

- Провідна система ризомоїда представлена *протостелою*, а стебла – *актиностелою* чи *сифоностелою*.
- Псилотоподібні – *рівноспорові рослини*. Спори утворюються у товстостінних спорангіях, що по 2 - 3 зливаються у *синангії*. Зрілі спорангії розкриваються щілиною.
- Спорангії закладаються з верхнього боку дрібних, вилчато розгалужених спорофілів.
- **Гаметофіти** двостатеві, підземні, бурі, циліндричні, дихотомічно розгалужені, до 18 мм завдовжки та до 1,5 мм у діаметрі; з ризоїдами.
- Гаметангії розсіяні по всій поверхні тіла гаметофіту. Архегонії черевцем занурені у тканину гаметофіту. Антеридії поверхневі, з **багатоджгутиковими сперматозоїдами**.
- Гаметофіти живуть у ґрунті, на стовбурах дерев, в тріщинах скель, співіснують з гіфами гриба.

Система відділу Псилотоподібні (*Psilotophyta*):

Клас	Порядок	Родина	Рід	Вид
Псилотовидні ( <i>Psilotopsida</i> )	Псилотові ( <i>Psilotales</i> )	Псилотові ( <i>Psilotaceae</i> )	Псилот ( <i>Psilotum</i> )	П. голий ( <i>P. nudum</i> )
			Тмезиптерис ( <i>Tmesipteris</i> )	Т. новозеландський ( <i>T. tannensis</i> )

Рід **псилот** (*Psilotum*) включає 2 види, широко розповсюджені в тропіках та, подекуди, в субтропіках обох півкуль. Стебла рівномірно дихотомічно розгалужені, завдовжки до 10 - 100 см. У верхній частині стебел розвиваються дрібні лускоподібні придатки без продохів та жилок, розміщені без певного порядку. Підземні органи представлені довгим, дихотомічно розгалуженим кореневищеподібним ризомоїдом з численними ризоїдами. Клітини епідерми ризомоїда й ризоїди вкриті кутикулою.

Спорофіли дрібні, вилчато розгалужені, розміщені на кінцях коротких бічних гілочок. З верхнього боку спорофілів утворюються товстостінні спорангії, що зливаються у *тригнізді синангії*. Зрілі спорангії розкриваються щілиною, спори висипаються назовні та проростають у двостатеві гаметофіти.

*Анатомічна будова.* Провідна система ризомоїда представлена протостелою. Центральна частина стебла псилотів зайнята актиностелою з 5 - 10-променевою ксилемою, що складається з драбинчастих трахеїд; у центрі ксилемного пучка міститься склеренхіма. Ксилема оточена флоемою. Навколо центрального циліндра розміщена ендодерма та відносно товста кора, вкрита епідермою з кутикулою. Під епідермою містяться кілька шарів асиміляційних клітин з хлоропластами. На стеблі,



переважно у повздовжніх борозенках, є продихи примітивної будови, подібні до продихів ринії.

Рід **тмезиптерис** (*Tmesipteris*) об'єднує 10 видів, поширених в Австралії, на о. Тасманія, Нова Зеландія, Нова Каледонія, островах Полінезії тощо. Це переважно епіфіти з нерозгалуженими або слабо розгалуженими стеблами. Листкові придатки розвинуті краще, ніж у псилотів: у нижній частині стебла – лускоподібні, вище – ланцетні або еліптичні, зелені, шкірясті, з жилкою та продихами.

У представників роду тмезиптерис внутрішня будова стебла подібна до псилотів, але центр провідного пучка зайнятий серцевиною, тобто, центральний циліндр належить до типу сифоностели. Синангії діаметром 2 – 4 мм утворюються двома спорангіями.

Найбільш поширеним є епіфіт **тмезиптерис новозеландський** (*Tmesipteris tannensis*).

Псилотові не відіграють помітної ролі в рослинному покриві. Практичне значення обмежується культивуванням деяких видів, зокрема псилота голого (*Psilotum nudum*), як оригінальних декоративних рослин. Разом з тим, ця невеличка група рослин з низкою архаїчних ознак має вкрай важливе значення для розуміння еволюції судинних спорових рослин.

## **Розділ 8. ВІДДІЛ ХВОЩЕПОДІБНІ (EQUISETOPHYTA або SPHENOPHYTA)**

Хвощеподібні відомі з девонського періоду, але найбільшої різноманітності та чисельності вони досягли в карбоні, коли вони були представлені як трав'яними, так і деревними рослинами до 15 м заввишки й понад 0,5 м у діаметрі. Більшість видів вимерли на початку мезозою, а в наші дні відділ представлений єдиним трав'яним родом **хвощ** (*Equisetum*), який включає близько 30 видів, поширених майже по всій земній кулі, крім Австралії й Нової Зеландії. Найчастіше хвощі ростуть на вологих та заболочених місцях, по берегах водойм, на узліссях.

### **Характерні особливості відділу Хвощеподібні.**

- Відділ репрезентує **лінію еволюції клинолистих або членистостеблових форм**, що виникли безпосередньо від риніофітів.
- **Спорофіт** – багаторічна трав'яна рослина з пагонами метамерної членистої будови, які складаються з чітко виражених вузлів і повздовжньо ребристих міжвузлів.
- Листки – дрібні, лускоподібні, простої будови, але за походженням вони вже є редукованими мегафілами; розміщені кільчасто.

- Галуження стебла, за його наявності, – кільчасте; гілки відходять від вузлів, чергуючись з листками.
- Переважна більшість хвощеподібних — рівноспорові рослини, лише деякі викопні таксони — різноспорові.
- Спорангії утворюються на *спорангієфорах*, які дещо відрізняються своєю будовою від спорофілів. Спорангієфори розміщуються кільцями, утворюючи *стробіли* або спороносні зони на стеблі, що чергуються зі звичайними вегетативними листками.
- Гаметофіт представлений одно- або двостатевими недовговічними, дуже маленькими зеленими рослинами розміром кілька міліметрів.
- На гаметофітах утворюються антеридії з *багатоджгутиковими сперматозоїдами* й архегонії з яйцеклітинами.
- Запліднення відбувається за наявності краплинної води; із зиготи без періоду спокою виростає нове нестатеве покоління — спорофіт.

Відділ Хвощеподібні поділяють на три класи, два з яких повністю вимерли, а третій у сучасній флорі представлений одним родом.

*Система відділу Хвощеподібні (Equisetophyta):*

Порядок	Родина	Рід	Вид
<b>Клас Гієнієвидні (Hyeniosida)</b>			
Гієнієві (Hyeniales)	Гієнієві (Hyeniaceae)	Гієнія ( <i>Hyenia</i> )	Г. струнка ( <i>H. elegans</i> )
	Каламофітові (Calamophytaceae)	Каламофіт ( <i>Calamophyton</i> )	
<b>Клас Клинолистевидні (Sphenophyllopsida)</b>			
Клинолистові (Sphenophyllales)	Клинолистові (Sphenophyllaceae)	Клинолист ( <i>Sphenophyllum</i> )	К. великий ( <i>S. majus</i> )
			К. Доусона ( <i>S. dawsonii</i> )
<b>Клас Хвощевидні (Equisetopsida)</b>			
Каламітові (Calamitales)	Каламітові (Calamitaceae)	Каламостахіс ( <i>Calamostachys</i> )	
Хвощеві (Equisetales)	Хвощеві (Equisetaceae)	Хвощ ( <i>Equisetum</i> )	Х. польовий ( <i>E. arvense</i> )
			Х. болотний ( <i>E. palustre</i> )
			Х. лісовий ( <i>E. sylvatica</i> )
			Х. великий ( <i>E. telmateia</i> )

**8.1. КЛАС ГІЄНІЄВИДНІ, АБО ГІЄНІОПСИДИ (HYENIOPSISIDA)**

Це в повному обсязі вимерлі рослини невеликих розмірів, відомі з нижнього та середнього девону (415-370 млн. років тому).

До класу відносять найбільш примітивних представників хвощеподібних, ознаки яких мають проміжний характер між риніофітами й іншими, власне членистостебловими, хвощеподібними.

#### ***Архаїчні риси організації Гієнієвидних:***

- слабка почленованість стебел;
- дихотомічне галуження пагонів та листових органів (вилчасте галуження листків є підтвердженням їх гілкового походження);
- спорангієфори мали вигляд дихотомічно розгалужених спорофілів;
- спорангії в кількості 1 - 3 розвивались на кінцях спорангієфорів.

До класу відносять порядок **Гієнієві (*Hyeniales*)** з двома родинами.

Родина **Гієнієві (*Hyeniaceae*)** відзначалася більш примітивними ознаками. Представники роду **гієнія (*Hyenia*)** зовні нагадували псилофіти. Вони мали вигляд невеличких кущиків до кількох десятків сантиметрів заввишки з дихотомічно розгалуженими пагонами без виразної членистої будови. Дрібні, двічі-тричі дихотомічно розгалужені листки у верхніх частинах гілок розміщувались кільцями, а в нижніх – спіралью. Спорофіли, що ще не мали вигляду спорангієфорів, містилися на кінцях особливих плідних гілочок і теж мали дихотомічне галуження. На кінцях спорофілів розвивалось по три спрямовані донизу спорангії.

Найкраще вивчена **гієнія струнка (*Hyenia elegans*)**, яка мала кореневище, від якого відходили вертикальні, дихотомічно розгалужені пагони без чіткої почленованості.

Родина **Каламофітові (*Calamophytaceae*)** відрізняється від попередньої більш вираженою членистістю стебла і меншою розгалуженістю листків.

У роду **каламофіт (*Calamophyton*)** стебла також дихотомічно галузились, але вони були вже правильно почленовані на вузли і короткі міжвузля. Листки завдовжки близько 1 см в нижній частині пагона розміщувались почергово, у верхній – кільчасто. Вони вилчасто розгалузились лише верхівкою.

Кільця спорофілів були зібрані в негусті колоски. На своїх розгалуженнях вони несли по одному спорангію.

Побутує думка, що гієнієві імовірно походять від псилофітів, на що вказують особливості будови вегетативних та спороносних органів.

## **8.2. КЛАС КЛИНОЛИСТОВИДНІ (*SPHENOPHYLLOPSIDA*)**

До класу належать вимерлі рослини, що існували з пізнього девону до пермського періоду (близько 380 – 240 млн. р. тому).

#### ***Характерні ознаки класу Клинолистовидних:***

- стебла були тонкими й ребристими, правильно почленованими на вузли та міжвузля;
- стебла відзначались здатністю до вторинного росту;
- листки були сидячими, добре розвинутими, різноманітної форми, але з клиноподібною основою; розміщувались кільчасто (переважно по 6 - 18);
- деякі види були *гетерофільними*; мали як клиноподібні листки з широкою пластинкою, так і вузькі, розсічені на ниткоподібні частки;
- більшість клинолистових були рівноспоровими, але виявлені також різноспорові види;
- спорофіли були розміщені кільцями, утворюючи стробіли різноманітної будови;
- спорофіл звичайно складався з двох сегментів: верхнього, що ніс спорангії, і нижнього — стерильного;
- спорангії розміщувались, як правило, на ніжках, по одному або попарно.

Клас включає **порядок Клинолистові (*Sphenophyllales*)** з родиною **Клинолистові (*Sphenophyllaceae*)**. Найкраще вивченим таксоном родини є великий за кількістю видів рід **клинолист (*Sphenophyllum*)**, що був поширений у палеозої від верхнього девону до початку тріасу. Клинолисти росли в заболочених лісах, утворюючи густі зарості.

Стебла були почленованими з ребристою поверхнею. На відміну від хвощів, ребра переходили з одного міжвузля на інше, не чергуючись. Довжина стебел сягала одного-кількох метрів при діаметрі від кількох міліметрів до 1,5 см. Вважають, що клинолисти були лазячими ліанами, які чіплялись за інші рослини.

Листки клиноподібні або вузькі, дихотомічно розсічені; розміщувались кільчасто, переважно по 6 - 9. Багатьом представникам роду була властива гетерофілія. Багато ботаніків вважають, що розсічені ниткоподібні листки з'являлись на нижніх частинах пагонів, у зв'язку з частим zalиванням водою місцезростань клинолистів.

*Анатомічна будова.* У центрі стебла розміщувалась первинна ксилема, що мала на поперечному зрізі трикутну форму. Навколо неї відкладалось кільце вторинної ксилеми, оточеної камбієм. Назовні камбій формував вторинну флоему, оточену корою. У зовнішніх шарах кори містився фелоген, який утворював шар корку.

У більшості клинолистів на верхівках гілочок закладались стробіли завдовжки до 10 см при діаметрі до 1 - 1,5 см. На осі стробіла кільцями розміщувались спорофіли, які складались з 2 частин – нижньої стерильної та верхньої спороносною. Будова стробілів та форма спорофілів клинолистів були дуже різноманітними. Наприклад, у клинолиста Доусона (*S. dawsonii*) стерильні частини спорофілів зростались по всій довжині, у чашоподібний утвір; у клинолиста великого (*S. majus*)

спорофіли дихотомічно галузились і різко відрізнялись за формою від вегетативних листків. Спороносна частина спорофілів складалась з 4 спорангіїв.

### **8.3. КЛАС ХВОЩЕВИДНІ (*EQUISETOPSIDA*)**

До цього класу відносять два порядки, один з яких (*Calamitales*) повністю вимер, а другий (*Equisetales*) включає і викопні і сучасні таксони. Найбільш давні представники класу відомі з верхнього девону, а розквіт припадає на карбон.

#### **Порядок Каламітові (*Calamitales*)**

До порядку відносять викопні рослини, які виникли у верхньому девоні, найбільшого розвитку досягли в карбоні, а в юрському періоді повністю вимерли. Каламітові були деревними рослинами заввишки до 10 – 20 м, зовні подібними до хвощів.

Каламітові мали членисті ребристі стебла; на сусідніх міжвузлях ребра у багатьох представників чергувались, як і у хвощів. Листкорозміщення було кільчасте. Спорофіли мали вже будову типових спорангієфорів: вони були щиткоподібними, несли по 4 спорангії. Спорангієфори розміщувались кільчасто, утворюючи стробіли. Кільця спорангієфорів у стробілах чергувались з кільцями неплідних листків, які своїми верхівками загиналися вгору, оточуючи стробіл. Більшість каламітових були різноспоровими, але відомі й рівноспорові види.

Листки каламітових, як правило, були вільними біля основи й тільки в деяких видів зростались основами.

У зв'язку з наявністю камбію для каламітових було характерне вторинне потовщення стебла.

Порядок Каламітові поділяють на дві родини.

#### **Родина Астерокаламітові (*Asterocalamitaceae*)**

Родина включає більш давні й примітивні рослини, які жили в період від верхнього девону до нижнього карбону.

Це були деревні рослини з членистими й ребристими стеблами; ребра в сусідніх міжвузлях не чергувались. Листки завдовжки до 5 см були вільними, вузькими і багаторазово дихотомічно галузились на ниткоподібні частки. Стробіли складались зі спорангієфорів, які мали щиткоподібну форму, несли по 4 спорангії і були по 8 - 10 зібрані в кільця. З ними чергувались кільця неплідних листків.

Найбільш відомим представником родини був рід **астерокаламіт** (*Asterocalamites*). Це були деревні рослини, поширені в нижньому карбоні.

#### **Родина Каламітові (*Calamitaceae*)**

Каламітові були більш прогресивною та численною групою, яка з'явилася в нижньому карбоні, досягла найбільшого розвитку в

середньому та верхньому карбоні і вимерла переважно в пермському періоді.

*Морфологічна будова.* Каламітові були високими деревами, росли на болотах і мали довгі горизонтальні кореневища, від яких відростали вертикальні пагони діаметром до 0,5 м і заввишки до 20 м. Стебла були галузистими, членистими й ребристими, ребра суміжних міжвузлів чергувалися.

На вузлах стебла були розміщені кільцями вегетативні листки завдовжки від 0,2 до 7 (рідко 20) см. Вони були простими, цілісними, лінійної форми, з однією жилкою. Клітини листків містили хлоропласти і, на відміну від листків сучасних хвощів, виконували функцію фотосинтезу.

*Анатомічна будова стебла.* Центральна частина стебла була зайнята серцевиною, яка у дорослих рослин руйнувалась, і стебло ставало порожнистим. Серцевина була оточена досить потужним (до 12 см) кільцем вторинної ксилеми з серцевинними променями. Ближче до периферії розміщувалось кільце камбію, клітини якого відкладали назовні вторинну флоему. Кора була досить товстою, містила перидерму з механічними елементами.

*Спориби* каламітів були різноманітними за будовою, досягали іноді довжини 12 см при діаметрі 4 см. Кільця спорангієфорів чергувалися з кільцями стерильних листків, краї яких були загорнуті вгору. Спорангієфори мали щиткоподібну форму й несли по чотири спорангії.

Серед каламітових були рівно- та різноспорові рослини.

Найбільш типовим родом родини каламітові був **каламїт** (*Calamites*).

### **Порядок Хвощеві (*Equisetales*)**

Хвощеві виникли наприкінці карбону (рід **еквізетітес** (*Equisetites*)). Сучасні хвощі відомі з крейдового періоду. Вважають, що хвощеві походять від давніх, менш спеціалізованих, форм палеозойських каламітів.

На відміну від інших представників відділу, викопні та сучасні представники порядку – невеликі трав'яні рослини.

Порядок включає одну родину **Хвощеві** (*Equisetaceae*) з двома родами. Рід **хвощ** (*Equisetum*) представлений у сучасній флорі Земної кулі 29 видами, які поширених майже на всіх материках, крім Австралії та Нової Зеландії. Другий рід **еквізетітес** (*Equisetites*) – повністю вимер.

Хвощі переважно зустрічаються на болотах, заболочених луках, по берегах річок, озер і ставків, рідше в лісах, на суходільних луках і на полях.

*Морфологічна будова.* Хвощі – невисокі багаторічні трав'яні рослини заввишки переважно від 5 - 10 до 80 – 100 см. Лише деякі тропічні види мають більші розміри. Наприклад, **хвощ велетенський**

(*E. giganteum*) має чіпкі стебла завдовжки до 10 – 12 м, а **хвощ багатощетинковий** (*E. myrichaetum*) – до 9 м при діаметрі 0,5 - 2 м.

Хвощі мають добре розвинуте підземне горизонтальне *кореневище*, від якого у вузлах відростають тонкі корені та надземні *стебла*: членисті, поздовжньорребрісті, нерозгалужені або кільчасто-розгалужені. Ребра та борозенки сусідніх міжвузлів чергуються. Надземні пагони більшості видів хвощів однорічні, на зиму відмирають; тільки в деяких тропічних видів і в **хвоща зимуючого** (*E. hyemale*), що росте у помірних областях, вони багаторічні. Стебла переважно зелені, фотосинтетичні.

У залежності від будови наземних пагонів хвощі поділяються на дві групи. У одних видів всі пагони одного типу – зелені, з верхівковими стробілами. У видів другої групи є два види пагонів. Одні – спороносні, буруваті або зелені, інші – вегетативні, зелені.

*Листки* дрібні, лускоподібні, не зелені, розміщені на вузлах кільчасто; у сучасних видів зрослі у трубчасті чи дзвоникоподібні піхви із зубцями на верхівці.

*Анатомічна будова стебла*. У зоні міжвузля центральна частина стебла порожниста, а у вузлах виповнена паренхімою. Характерною особливістю стебел хвощів є наявність трьох типів порожнин – *валекулярних, каринальних та центральних*.

Зовні стебло вкрите одношаровою епідермою, клітинні оболонки якої, крім целюлози, містять кремнезем, що надає стеблам міцності і твердості. Епідерма містить продихи, які зосереджені у борозенках або на бічних поверхнях ребер. Продиховий апарат складається з 2 пар клітин, розміщених у два ряди. Верхні клітини називаються побічними. Вони не здатні змінювати свою форму у зв'язку з тим, що їхні оболонки просочені кремнеземом. Побічні клітини мають на внутрішніх стінках замкові механізми, які можуть щільно закривати продихову щілину. Під ними розміщена пара замикаючих клітин з еластичними оболонками.

Під епідермою міститься кора, яка у своїй периферійній частині містить ділянки механічної та асиміляційної тканин. Механічна тканина представлена розміщеними вздовж стебла видовженими вузькими живими клітинами, з кремнеземом в оболонках. Особливо чітко пучки механічної тканини виражені у стеблових ребрах. Асиміляційна тканина зосереджена переважно біля борозенок між ребрами.

Внутрішню частину первинної кори утворює основна паренхіма з тонкостінних, пухко розміщених округлих клітин. В цій частині кори напроти борозенок містяться *валекулярні порожнини*, заповнені спочатку водою, а пізніше – повітрям.

Провідна система хвощів представлена *артростелою*. Кільце провідних пучків відмежоване одним-двома шарами ендодерми та перициклом; іноді кожен пучок оточений ендодермою. Провідні пучки закриті, колатерального типу; розміщені завжди напроти ребер стебла.

Периферійна частина провідного пучка зайнята флоемою, яка складається із ситоподібних трубок і паренхімних клітин. З боків флоєми

зазвичай містяться групи бічної ксилеми. До флоєми (в бік до центру стебла) прилягає порожнина, яка утворилась на місці зруйнованої протоксилеми. Порожнина проводить воду і називається *каринальним каналом*. До нього прилягають елементи метаксилеми та залишки протоксилеми, представлені трахеїдами.

Наявність трьох центрів закладання ксилеми (каринального та двох бічних) суттєво відрізняє провідні пучки хвощів від пучків інших систематичних груп вищих рослин.

У більшості хвощів паренхімні клітини серцевини в центрі міжвузля при рості стебла розходяться, утворюючи *центральну порожнину*, яка спочатку заповнена водою, а пізніше – повітрям.

Валекулярні та центральні порожнини сусідніх меживузль у вузлах розмежовані перегородками. У перегородках між центральними порожнинами у молодій рослині є перфорації. У вузлах порожнини виповнені паренхімними клітинами. Тут значно збільшується об'єм метаксилеми, яка складається з коротких або майже ізодіаметричних трахеїд.

*Стробіли* утворюються на верхівках, а іноді й бічних гілках вегетативних або плідних (спороносних) пагонів. Кожен стробіл складається з осі, на якій розміщені кільця *спорангієфорів*. Спорангієфори складаються з ніжки та шестикутного щитка, до якого з нижнього боку, навколо ніжки, прикріплені 5-12 спорангіїв мішкоподібної форми. У зрілому стані спорангії мають одношарову оболонку, розкриваються повздовжньою тріщиною.

У спорангіях утворюється велика кількість морфологічно однакових спор (ізоспор). Кожна спора одягнена трьома оболонками. Внутрішня оболонка (*ендоспорій*) оточена *екзоспорієм*. Зовні від екзоспорію розміщується *епіспорій*, який складається з двох спіральних закручених стрічок з лопаткоподібно розширеними кінцями – *елатер*. Елатери гігроскопічні; у вологу погоду вони закручені навколо спори, а в суху розкручуються, поширюючи групи спор. Потрапивши на поверхню ґрунту, спори проростають з утворенням *гаметофітів*.

Для багатьох видів хвощів характерна *фізіологічна різноспоровість*, тобто частина спор проростає у дрібніші чоловічі гаметофіти з антеридіями, інша частина – в дещо більші жіночі гаметофіти з архегоніями. Таким чином, *гаметофіти* хвощів здебільшого *роздільностатеві*.

*Гаметофіти* мають вигляд зелених багаторазово розсічених пластинок з ризоїдами. Заростки досягають розмірів 1 – 9 мм і стають статевозрілими через 2 – 5 тижнів. На *жіночих гаметофітах*, що відзначаються більшою розсіченістю і дещо більшими розмірами, утворюються архегонії колбоподібної форми з яйцеклітиною у черевці. На *чоловічих гаметофітах* закладаються групи антеридіїв з *багатоджгутиковими сперматозоїдами*.



У деяких видів одночасно розвиваються двостатевими і чоловічі гаметофіти. На двостатевих гаметофітах архегонії дозрівають швидше від антеридіїв, що сприяє перехресному заплідненню.

Запліднення відбувається при наявності краплинної води. На одному гаметофіті можуть бути запліднені одночасно кілька яйцеклітин. Із зиготи без періоду спокою розвиваються молоді спорофіти.

У флорі України налічується дев'ять видів хвощів. Одним з найбільш поширених є **хвощ польовий** (*E. arvense*), який часто трапляється на луках, сільськогосподарських угіддях, по берегах річок. Це багаторічна трав'яна рослина із підземним розгалуженим кореневищем, за допомогою якого здійснюється вегетативне розмноження. Бічні короткі пагони його кореневищ часто потовщуються, перетворюючись на бульби, в яких накопичуються поживні речовини. Ці бульби зимують, даючи наступного року початок новим рослинам.

Спороносні й вегетативні пагони хвоща польового різняться між собою й розвиваються неодноразово. Рано навесні з'являються рожево-буруваті нерозгалужені спороносні (плідні) пагони з яйцеподібно-циліндричним стробілом на верхівці. Після висипання спор вони швидко відмирають, після чого розвиваються кільчасто розгалужені, зелені, асиміляційні неплідні (вегетативні) пагони заввишки до 30 – 40 см з циліндричними піхвами, що мають 6 - 19 темно-бурих зубців з вузькою білою облямівкою. Зубці по 2 - 3 зростаються між собою.

Бічні гілочки нерозгалужені, спрямовані косо догори, мають гострі ребра і глибокі борозенки.

Хвощ польовий – цінна лікарська рослина, відвар трави використовується при набряках, деяких захворюваннях нирок та сечовидільних шляхів. Вид зустрічається здебільшого на кислих ґрунтах, тому його відносять до групи рослин - індикаторів.

Плідні й неплідні пагони розвиваються також у **хвоща лісового** (*E. sylvaticum*), який часто трапляється у лісах, на узліссях, по чагарниках. Спорозносні пагони з'являються дещо раніше від вегетативних. На відміну від попереднього виду, після дозрівання спор пагони не відмирають, а зеленіють і починають галузитись.

Вегетативні пагони заввишки до 50 см, яскраво-зелені, кільчасто розгалужені. Стебла з 10 - 18 тупуватими ребрами і циліндрично-бокальчастими, притиснутими піхвами з 20 - 40 гострими світло-бурими зубцями. Бічні гілочки тонкі, дугоподібно відхилені донизу, розгалужені.

Рідкісним у флорі України є реліктовий вид **хвощ великий** (*E. telmateia*), висота якого досягає 80 - 100 см. Він поширений у тінистих лісах Карпат і Криму; у рівнинній частині України трапляється дуже рідко. Спорозносні пагони хвоща великого до 50 см заввишки з'являються навесні. Вони мають товсті, жовтуваті-білі стебла зі зближеними вузлами і тупий колосок. Після висипання спор зі спорангіїв пагони швидко відмирають, після чого з'являються зелені розгалужені вегетативні пагони

заввишки до 60 – 100 см з білувати міжвузлями і 20 - 40 плескуватими реберцями. Піхви циліндричні, притиснуті, мають 20 - 40 зубців, на верхівках гострих, тонких, з майже волосоподібним вістрям.

Для багатьох інших видів хвощів поділ на вегетативні та спороносні пагони не властивий.

**Хвощ болотний (*E. palustre*)** часто трапляється на болотах та вогких луках, по берегах водойм у Карпатах та Прикарпатті, на Поліссі, в Лісостеповій зоні.

Вегетативно-спороносні пагони цього виду зелені, нерозгалужені або малорозгалужені, заввишки 15 – 50 см, із яйцеподібними стробілами на верхівці стебла, або й на кінцях гілочок. Стебла глибоко борозенчасті, із загостреними ребрами і вузькою центральною порожниною. Піхви циліндрично-дзвоникуваті, широкі, з 6 - 10 чорно-коричневими трикутно-ланцетними зубцями. Бічні гілочки дугоподібні, спрямовані догори, переважно з 5 реберцями.

**Хвощ річковий (*E. fluviatile*)** поширений на болотах, по берегах водойм. Його надземні пагони сірувато-зелені, не розгалужені або мало розгалужені, заввишки до 50 – 150 см. Стебла товсті, м'які, з ледь опуклими гладенькими ребрами і неглибокими борозенками; на верхівці несуть по одному стробілу. Центральна порожнина стебла досить широка. Піхви зелені, блискучі, циліндричні, притиснуті до стебла, з 10 - 20 ланцетно-шилоподібними зубцями. На нижніх вузлах зубці чорні, зближені, на верхніх – віддалені, зелені, з вузькою білою облямівкою. Бічні гілочки – нечисленні, прямі, короткі.

Хвощі болотний та річковий – отруйні рослини.

**Хвощ зимуючий (*E. hyemale*)** має товстуваті сіро-зелені, зимуючі, зовсім не розгалужені, шорсткі стебла 60 – 120 см заввишки, на верхівках яких навесні утворюються стробіли із загостреною верхівкою. Вид трапляється в лісах, по узліссях, в ярах, біля водойм.

Цупкі, шорсткі стебла хвоща зимуючого часом використовують для чищення кухонного посуду, полірування різних дерев'яних і металевих виробів тощо.

## **Розділ 9. ВІДДІЛ ПАПОРОТЕПОДІБНІ (*POLYPODIOPHYTA*, *PTERIDOPHYTA* або *PTEROPHYTA*)**

До відділу відносять викопні й сучасні трав'яні, а в тропіках і деревні рослини; здебільшого наземні або епіфіти, рідше водяні. Вони належать до найбільш давніх груп вищих рослин. Перші папоротеподібні виявили у відкладах верхнього девону, але найбільшого розвитку вони досягають, починаючи з карбону. На відміну від інших груп вищих спорових рослин, папоротеподібні відіграють досить важливу роль у рослинному покриві планети і в наші дні, налічуючи близько 300 родів і понад 12 тис. видів.

Папороті поширені по всій Земній кулі, зустрічаються в найрізноманітніших місцезростаннях, від пустель до боліт, озер та інших водоймам. Проте найбільшого різноманіття вони досягають у вологих тропічних лісах, де представлені не тільки наземними, але й великою кількістю епіфітних форм. У тропіках росте близько двох третин сучасних видів відділу. Тут збереглися також деревоподібні представники папоротеподібних до 20 – 25 м заввишки та з діаметром до 50 – 60 см. Серед представників відділу є й види, пристосовані до життя у водному середовищі.

З відмінностями в умовах зростання пов'язане значне різноманіття життєвих форм, морфологічної та анатомічної будови, фізіологічних особливостей папоротеподібних. За своїми розмірами папороті варіюють від тропічних деревоподібних форм до дрібненьких рослин завдовжки лише кілька міліметрів.

### ***Характерні особливості відділу Папоротеподібні.***

- Папоротеподібні представляють *макрофільну (великолисту) гілку еволюції*, що взяла початок від риніофітів (порядку псилофітові).
- У життєвому циклі панівним є *нестатеве покоління (спорофіт)*.
- *Спорофіт* – багаторічна, рідше однорічна, трав'яна чи деревоподібна рослина. Переважають багаторічні трав'яні рослини з підземним кореневищем.
- Стебло більшості видів представлене кореневищем зі слабо вираженими міжвузлями; у деревоподібних видів – колоноподібним стовбуром; в однорічних рослин – горизонтальним стеблом.
- Корені здебільшого додаткові, відростають від кореневищ біля основи листків.
- У більшості видів листки великі, перистоскладні, мегафіли за походженням; відзначаються верхівковим ростом; їх називають *вайями*.
- У місці відходження судинних пучків зі стебла в листки виникають *лишкові прориви (лакуни)*.
- Майже у всіх сучасних папоротеподібних молоді вайї равликоподібно скручені.
- Більшість видів – *рівноспорові* рослини, тільки деякі водні папороті – *різноспорові*.
- *Спори* утворюються у спорангіях, які розміщуються з нижнього боку вегетативних листків або на видозмінених вайях вільно чи купками (*сорусами*), або зростаються між собою в *синангії*.
- У більшості видів кожен сорус вкритий особливим виростом листка – *покривальцем*, або *індузієм*, який захищає спорангії, що розвиваються.
- У різноспорових представників спори утворюються в спеціальних закритих утворах — *спорокарпіях*.

- Спори проростають у статеве покоління – *гаметофіт* пластинчастої, бульбо- або стопоподібної форми.
- У більшості папоротеподібних гаметофіти двостатеві, у різноспорових водяних видів – роздільностатеві та дуже редуковані.
- З нижнього боку двостатевих гаметофітів формуються ризоїди та гаметангії.
- Антеридії, в яких утворюються *багатоджгутикові сперматозоїди*, закладаються між ризоїдами і дозрівають швидше від архегоніїв.
- Архегонії колбоподібної форми розвиваються пізніше біля виїмки на передньому кінці гаметофіту.
- Запліднення можливе при наявності краплинної води: дощу, роси тощо.

Відділ Папоротеподібні поділяють на 7 класів, з яких 4 – повністю вимерлі, а три інші класи більшою чи меншою мірою представлені в сучасній флорі.

**Система відділу Папоротеподібні (*Polypodiophyta*):**

Порядок	Родина	Рід	Вид
<b>Клас Аневрофітопсида (<i>Aneurophytopsida</i>)</b>			
Аневрофітові ( <i>Aneurophytales</i> )	Аневрофітові ( <i>Aneurophytaceae</i> )	Птилофітон ( <i>Ptilophyton</i> ) або Протоптеридіум ( <i>Protopteridium</i> )	
		Аневрофітон ( <i>Aneurophyton</i> )	А. німецький ( <i>A. germanicum</i> )
<b>Клас Археоптеридопсида (<i>Archaeopteridopsida</i>)</b>			
Археоптерисові ( <i>Archaeopteridales</i> )	Археоптерисові ( <i>Archaeopteridaceae</i> )	Археоптерис ( <i>Archaeopteris</i> )	
<b>Клас Кладоксилопсида (<i>Cladoxylopsida</i>)</b>			
Кладоксиллові ( <i>Cladoxylales</i> )	Кладоксиллові ( <i>Cladoxylaceae</i> )	Кладоксилон ( <i>Cladoxylon</i> )	К. шишкуватий ( <i>C. nodosus</i> )
<b>Клас Зигоптеридопсида (<i>Zygopteridopsida</i>)</b>			
Зигоптерисові ( <i>Zygopteridales</i> )	Зигоптерисові ( <i>Zygopteridaceae</i> )	Зигоптерис ( <i>Zygopteris</i> )	
	Ставроптерисові ( <i>Stauropteridaceae</i> )	Ставроптерис ( <i>Stauropteris</i> )	
<b>Клас Вужачкові (<i>Ophioglossopsida</i>)</b>			
Вужачкові ( <i>Ophioglossales</i> )	Вужачкові ( <i>Ophioglossaceae</i> )	Вужачка ( <i>Ophioglossum</i> )	В. звичайна ( <i>O. vulgatum</i> )
		Гронянка ( <i>Botrychium</i> )	Г. півмісяцева, ключ- трава ( <i>B. lunaria</i> )
<b>Клас Маратієвидні, або Маратіопсида (<i>Marattiopsida</i>)</b>			
Маратієві ( <i>Marattiales</i> )	Маратієві ( <i>Marattiaceae</i> )	Маратія ( <i>Marattia</i> )	
		Ангіоптерис ( <i>Angiopteris</i> )	
<b>Клас Папоротевидні, або Поліподіопсида (<i>Polypodiopsida</i>)</b>			
<u>Підклас Поліподіїди (<i>Polypodiidae</i>)</u>			
Осмундові, або Чистоустові ( <i>Osmundales</i> )	Осмундові ( <i>Osmundaceae</i> )	Чистоуст ( <i>Osmunda</i> )	Ч. королівський ( <i>O. regalis</i> )
Багатоніжкові ( <i>Polypodiales</i> )	Багатоніжкові ( <i>Polypodiaceae</i> )	Багатоніжка ( <i>Polypodium</i> )	Б. звичайна ( <i>P. vulgare</i> )
Ціатеєві ( <i>Cyatheales</i> )	Ціатейні ( <i>Cyatheaceae</i> )	Ціатея ( <i>Cyathea</i> )	
	Аспленієві ( <i>Aspleniaceae</i> )	Листовик ( <i>Asplenium</i> )	Л. сколопендровий ( <i>A. scolopendrium</i> )
	Аспідієві ( <i>Aspidiaceae</i> )	Щитник ( <i>Dryopteris</i> )	Щ. чоловічий або Чоловіча папороть ( <i>D. filix-mas</i> )

	Безщитникові ( <i>Athyriaceae</i> )	Безщитник ( <i>Athyrium</i> )	Б. жіночий або Жіноча папороть ( <i>A. filix-femina</i> )
	Гіполепісові ( <i>Hypolepidaceae</i> )	Орляк ( <i>Pteridium</i> )	О. звичайний ( <i>P. aquilinum</i> )
	Оноклесві ( <i>Onocleaceae</i> )	Страусове перо ( <i>Matteuccia</i> )	С. п. звичайне ( <i>M. struttiopteris</i> )
<u>Підклас Марсилеїди (<i>Marsileidae</i>)</u>			
Марсилієві ( <i>Marsileales</i> )	Марсилієві ( <i>Marsileaceae</i> )	Марсилія ( <i>Marsilia</i> )	М. чотирилиста ( <i>M. quadrifolia</i> )
		Пілюльниця ( <i>Pilularia</i> )	П. куленосна ( <i>P. globulifera</i> )
<u>Підклас Сальвініїди (<i>Salvinidae</i>)</u>			
Сальвінієві ( <i>Salviniales</i> )	Сальвінієві ( <i>Salviniaceae</i> )	Сальвінія ( <i>Salvinia</i> )	С. плаваюча ( <i>S. natans</i> )
	Азолові ( <i>Azollaceae</i> )	Азола ( <i>Azolla</i> )	А. папоротеподібна ( <i>A. filiculoides</i> )

### **9.1. КЛАС АНЕВРОФІТОПСИДИ (*ANEUROPHYTOPSIDA*)**

Це дуже давня група, геологічна історія якої обмежується другою половиною девонського періоду (400 – 375 млн. років тому). Найбільш примітивні представники класу, що належать до роду птилофіт (*Ptilophyton*) або **протоптеридій (*Protopteridium*)**, мають багато спільних рис з риніофітами. Їх вважають перехідною ланкою між риніофітами, а саме порядком псилофітові, від якого, імовірно, вони походять, та папоротеподібними.

#### *Характерні ознаки класу Аневрофітопсиди:*

- стебла прямостоячі, з дихотомічно розгалуженими гілками;
- справжні листки були відсутні;
- у птилофітона були сплюснені, листкоподібні кінцеві гілочки (плоскогілки), з яких пізніше у процесі еволюції виникли справжні плескуваті дорзовентральні листки (макрофіли);
  - кінцеві гілочки аневрофітопсид, подібно до листків сучасних папоротей, були в молодому віці равликподібно закручені;
  - внутрішня будова стебел всіх представників була примітивною, представлена *протостелою*;
  - у переважної більшості представників класу спостерігалось утворення *вторинної ксилеми*, у деяких видів – також складно побудованої *вторинної флоєми*;
  - *спорангії* були відносно великими, поодинокими або зібраними в пучки, закладались на верхівках окремих гілок;
  - рослини були *рівноспоровими*.

Відомим представником відділу є **аневрофітон німецький** (*Aneurophyton germanicum*).

Побутує думка, що саме від аневрофітопсид походить сучасний клас Вужачковидні.

## **9.2. КЛАС АРХЕОПТЕРИДОПСИДИ (ARCHAEOPTERIDOPSIDA)**

Представники класу відомі з відкладів другої половини девону — початку карбону (390 – 360 млн. р. тому). Деякі систематики об'єднують цей клас з попереднім, проте вони відрізняються між собою суттєвими рисами будови.

*Характерні особливості класу Археоптеридопсиди:*

- наявні *справжні листки* з цілісною, вилчасто-, пальчасто- або перисто-розсіченою пластинкою;
- у ранньому віці листки *не були равликopodobно закручені*, цим вони нагадують листки сучасних вужачкових (Ophioglossopsida);
- провідна система представлена *сифностелою*, розвивалась потужна *вторинна деревина*;
- це були *деревоподібні рослини*, на вигляд подібні до хвойних;
- *спорангії* великі, розвивались одним або двома рядами *на окремих перисторозсічених спорофілах*, які чергувались з вегетативними листками;
- серед представників класу відомі *рівно-* та *різноспорові рослини*.

До класу відносять один порядок – **Археоптерисові** (*Archaeopteridales*). Порівняно добре вивчений рід **археоптерис** (*Archaeopteris*), який включав *деревоподібні рослини* з прямими стовбурами заввишки до 30 м і розлогою кроною, утвореною бічними гілками, на яких розвивались перисті листки.

## **9.3. КЛАС КЛАДОКСИЛОПСИДИ (CLADOXYLOPSIDA)**

Представники класу жили від середини девону до раннього карбону. Вони, імовірно, були сліпою гілкою еволюції.

*Характерні особливості класу Кладоксилонсиди:*

- переважна більшість видів були *недеревними рослинами*; камбій та вторинна деревина, скоріш за все, були відсутні;
- листки *галузились дихотомічно*;
- провідна система була представлена *актиностелою*;
- *спорангії* були *верхівковими без спеціальних пристосувань для розкривання*;
- це були *рівноспорові рослини*.

До класу відносять порядок **Кладоксилові** (*Cladoxylales*). Представники роду **кладоксилон** (*Cladoxylon*) були невисокими розгалуженими кущами заввишки до 25 см. Дихотомічно розгалужені пагони досягали 4–6 см у діаметрі. На стеблі та гілках групами розвивалися дихотомічно розгалужені листки. У верхній частині гілок містилися групи дихотомічно розгалужених спорофілів. На верхівці кожної частки спорофілів розвивалось по одному спорангію.

Один з видів роду – **кладоксилон шишкуватий** (*Cladoxylon nodosus*) мав вигляд маленького деревця.

#### **9.4. КЛАС ЗИГОПТЕРИДОПСИДИ (ZYGOPTERIDOPSIDA)**

У порівнянні з трьома попередніми класами Зигоптеридопсиди представлені пізнішою і прогресивнішою в еволюційному відношенні групою викопних рослин. Їх геологічна історія розпочинається в пізньому девоні й закінчується в пермському періоді, але найбільшого розквіту Зигоптеридопсиди досягли в карбоні. Як і представники трьох попередніх класів, вони ще помітно відрізнялись за своїм зовнішнім виглядом від сучасних папоротей, але деякими своїми рисами все ж дещо наближались до них.

##### **Характерні ознаки класу Зигоптеридопсиди:**

- більшість видів були невеликими рослинами, але траплялись і деревоподібні форми;
- *галуження* було переважно *дихотомічним*, причому одна гілка дихотомії ставала листком, а інша продовжувала рости як стебло;
- у найбільш примітивних представників не було чітко виявленої різниці між листком і стеблом; органи, що виконували функції листків, були представлені обмеженими в рості, сильно розгалуженими, радіально симетричними, іноді в молодому віці равликоподібно закрученими гілками;
- у більш прогресивних видів (починаючи з пізнього карбону) з'явилися плескуваті дорзовентральні листові органи;
- провідна система була представлена *протостелою*, рідше — *сифностелою*;
- *спорангії* були верхівковими, досить великими, поодинокими або в примітивних верхівкових сорусах чи синангіях;
- спорангії розкривались порою або поздовжньою тріщиною за допомогою примітивного кільця;
- більшість видів були *рівноспоровими*, проте виявлені також *різноспорові* представники.

До класу входить порядок **Зигоптерисові** (*Zygopteridales*), який об'єднує кілька родин. До родини **Зигоптерисові** (*Zygopteridaceae*)



належить рід **зигоптерис** (*Zygopteris*), відомий з кам'яновугільного періоду. Представники роду на вигляд були подібними до типових папоротей. Стебла товщиною до 1,5 см були оточені основами “листоків”. Досить великі листкоподібні гілки складались з головного черешка (рахіса), на якому попарно в два ряди (справа і зліва) містились бічні відгалуження. З кожної пари одна гілочка була тоншою за іншу. Гілочки, в свою чергу, теж галузились і на кінцевих розгалуженнях несли дрібні плескуваті листочки. Спорангії були зібрані групами, які виникали в результаті вкорочення гілок, що їх несли. Кожен спорангій містився на товстій ніжці, мав двошарову стінку з вертикально розміщеним кільцем. У спорангіях утворювались однакові спори.

До родини **Ставроптерисові** (*Stauropteridaceae*) відносять різноспорові рослини, зокрема рід **ставроптерис** (*Stauropteris*), відомий з карбону. Його представники мали спорангії без кільця, які відкривались щілиною на верхівці.

На думку багатьох дослідників, від Зигоптеридопсид беруть початок багато типових викопних та сучасних папоротей.

Всі чотири вимерлі класи папоротеподібних (Аневрофітопсиди, Археоптеридопсиди, Кладоксилопсиди й Зиготперидопсиди) походять від спільної предкової групи. Найімовірніше, це був порядок псилофітові з відділу риніофіти.

### **9.5. КЛАС ВУЖАЧКОВИДНІ (OPHIOGLOSSOPSIDA)**

До класу належать сучасні папороті з досить примітивними рисами будови, які походять, очевидно, безпосередньо від рівноспорових палеозойських аневрофітопсид. За зовнішнім виглядом, внутрішньою будовою, деякими особливостями біології вужачкові помітно відрізняються від інших папоротеподібних, тобто займають досить ізольоване положення у системі відділу. Викопні представники класу відомі тільки з початку третинного періоду, але, без сумніву, це найпримітивніша група серед сучасних папоротей.

#### **Характерні особливості класу Вужачковидні:**

- невеликі або середніх розмірів багаторічні рослини, звичайно наземні, рідко епіфіти зі звисаючими листками до 1,5 - 2,5 м завдовжки (деякі тропічні види вужачки — *Ophioglossum*);
- вегетативні органи *спорофітів* більш-менш м'ясисті, позбавлені механічних тканин;
- кореневище переважно коротке, нерозгалужене (у деяких випадках спостерігається дихотомічне галуження), без листових лусочок, з досить товстими коренями;

- *листки* м'які та м'ясисті, у молодому віці равликоподібно не закручуються; у деяких видів листки дихотомічно галузяться;
- листки мають різну форму та будову, але завжди *диморфні*, розчленовані на дві частини — вегетативну (стерильну) та спороносну (плідну);
- розвиток листків відбувається дуже повільно, вони з'являються на поверхні землі тільки через чотири - п'ять років;
- біля основи листків є тонкі піхвові прилистки;
- провідна система кореневища представлена *сифоностелою* або *диктіостелою*; у деяких видів молоде кореневище містить *протостелу*;
- у більших за розміром вужачкових (рід *Botrychium*) у кореневищі активно функціонує *камбій*, і наявна *вторинна ксилема*;
- рослини *рівноспорові*;
- *спорангії* великі, кулясті, з масивними багат шаровими стінками та продихами; без кільця, розкриваються верхівковою щілиною;
- у видів роду *Botrychium* спорангії розміщуються не тільки з боків розгалужених бічних гілочок, а й на їх верхівці, що є дуже архаїчною ознакою;
- *спори* численні, спочатку тетраедричні, пізніше майже кулясті;
- *гаметофіти* великі (до 5 – 6 см завдовжки і 0,5 - 1,5 см у діаметрі), м'ясисті, безбарвні, двостатеві, мікоризні;
- розвиток гаметофітів відбувається під землею, на глибині кількох сантиметрів, дуже повільно (впродовж 1 – 20 років);
- будова гаметофітів радіальна, форма – циліндрична або бульбоподібна, іноді вони дихотомічно або неправильно розгалужені;
- *антеридії та архегонії* типової будови; вони більш-менш заглиблені в тіло гаметофіту; *сперматозоїди* з численними *джгутиками* на передньому кінці клітини;
- після запліднення із зиготи виникає зародок, який розвивається дуже повільно – впродовж 5 – 10 років; спочатку зародок розвивається у тканинах гаметофіту, за рахунок його поживних речовин, пізніше розвивається стебло, що переходить в нижній частині у корінець з чохликом; повний розвиток листка триває до 5 – 6 років.

До класу належить один порядок — **Вужачкові (*Ophioglossales*)** з однією родиною **Вужачкові (*Opioglossaceae*)**. До неї відносять три сучасні роди, один з яких – **гельмінтостахіс (*Helminthostachys*)** має лише один вид (г. **цейлонський** — *H. zeylanica*), що трапляється в лісах тропічної Азії й Австралії.

Рід **вужачка (*Ophioglossum*)** об'єднує близько 45 видів, поширених майже по всій земній кулі, особливо в тропіках. У флорі України є один вид — **в. звичайна (*O. vulgatum*)**.

До роду **гронянка (*Botrychium*)** відносять з 36 видів, характерних для помірної смуги північної півкулі. У флорі України наявні чотири

види, з яких найчастіше трапляються г. віргіська (*B. virginianum*) та г. півмісяцева, або ключ-трава (*B. lunaria*).

Майже всі наземні вужачкові ростуть на вологих пухких ґрунтах у лісах і на луках.

У видів роду *Ophioglossum* спороносна й вегетативна частини листка цілісні або злегка лопатеві. У роду *Helminthostachys* та більшості видів роду *Botrychium* вони майже завжди багаторазово перисторозсічені або перистонадрізані.

Найбільш характерним представником вужачкових у флорі України є **вужачка звичайна**, яка росте на вологих луках, узліссях і серед кущів майже по всій лісовій зоні. Це невеличка рослина, 5 – 10 см заввишки, з коротким косим або майже прямим кореневищем і довгими товстуватими корінцями. Неплідна частина листка має вигляд овальної або довгастої, тупої і дещо м'ясистої пластинки; плідна (спороносна) — стеблоподібна, перевищує неплідну пластинку, на її верхівці у вигляді колоска двоядно розміщені сидячі, ледь заглиблені у вісь колоска, спорангії. Спорангії кожного ряду зростаються між собою, утворюючи синангії.

**Гронянка півмісяцева, або ключ-трава**, поширена по всій Євразії та Північній Америці; в Україні росте на луках, у світлих лісах і серед чагарників на Поліссі, в Карпатах, Лісостепу та в Гірському Криму. Разом з тим, по всьому своєму ареалу вид трапляється дуже рідко.

Це багаторічна рослина, 5 - 25 (30) см заввишки. Неплідна частина листка перисторозсічена, верхні сегменти клиноподібні, а нижні мають вигляд півмісяця із цілим або зазубреним краєм. Плідна (спороносна) частина листка розгалужена, волотеподібна, на її розгалуженнях сидять спорангії на коротких ніжках.

Гронянка півмісяцева – рідкісна рослина, внесена до Червоної книги України.

Родова назва рослини (гронянка) пов'язана з волотеподібною формою спороносної частини листка, а видова назва (*півмісяцева*) – з формою нижніх сегментів неплідної частини. Народну назву – ключ-трава – рослина отримала через форму неплідної частини листка, яка нагадує стародавній ключ, а також через магичні властивості, які приписували рослині численні народні повір'я. Згідно з легендами різних народів світу, ключ-трава може відкрити будь-які двері, її власник зможе відшукати сховані скарби, а також зможе осягнути таємниці магії. Якщо вставити ключ-траву у шпарину замка, то мури будь-якої фортеці розірвуться на шматки. У зв'язку з цим рослину називали також розрив-травою.

Тривалий час гронянка півмісяцева була панацеєю алхіміків, які вважали, що за її допомогою можна перетворити ртуть на справжнє срібло.

## 9.6. КЛАС МАРАТІЄВИДНІ (*MARATTIOPSIDA*)

До класу відносять сучасні та викопні папороті, відомі з карбону й перму, коли маратієві були дуже поширеними і відігравали помітну роль у рослинному покриві Землі. Вони, імовірно, походять безпосередньо від зигоптеридопсид та відзначаються рядом примітивних рис організації. У кам'яновугільному та пермському періодах маратієві були представлені численними родами та видами, місцями вони домінували у рослинному покриві.

До наших днів дожили близько 200 видів, що об'єднані в шість родів і одну родину **Маратієві** (*Marattiaceae*) з порядку **Маратієві** (*Marattiales*). Вони поширені тільки в тропіках і субтропіках Старого та Нового світу.

### **Характерні особливості класу Маратієвидні:**

- багаторічні наземні рослини вологих тропічних лісів, різні за розмірами – від кількох сантиметрів до кількох метрів заввишки;
- *стебла* здебільшого товсті, м'ясисті; представлені дорзовентральними підземними кореневищами або надземними чи напівпідземними стовбурами – товстими бульбоподібними або прямими й короткими;
- *листки* розміщені почергово (у прямостоячих форм) або майже двома рядами; здебільшого великі (в деяких форм до 3 – 5 м); перисті, рідше пальчасті або цілісні; довгочерешкові, з двома м'ясистими прилистками, з'єднаними між собою поперечною перетяжкою (*комісурою*);
- *молоді листки* завжди *спіральні* закручені;
- *корені* дуже товсті, додаткові, виникають на стеблі, утворюють мікоризу;
- *провідна система* молодого стебла представлена *протостелою*, дорослого – *сифностелою* або *диктіостелою*; провідні елементи – драбинчасті трахеїди;
- у вегетативних органах завжди наявні великі *лізигенні слизові ходи*;
- це *рівноспорові рослини*; *спори* тетраедричні або білатеральні;
- *спорангії* виникають не з однієї епідермальної клітини як у типових папоротей, а з кількох клітин епідерми і субепідерми;
- спорангії досить великі, товстостінні, з продихами; без кілець або із примітивними кільцями, відкриваються порами або щілинами; розміщені з нижнього боку зелених вегетативних листків уздовж жилок;
- у більшості видів спорангії зростаються між собою, утворюючи *синангії*; у більш примітивних представників спорангії не зростаються й утворюють *соруси*; *покривальця (індузії)* відсутні;
- *гаметофіти* двостатеві, наземні, темно-зелені, за формою й будовою подібні до гаметофітів типових папоротей, але зазвичай більші (до 2 – 3 см у діаметрі), товстіші й довговічні (живуть по кілька років);

- *антеридії й архегонії* за будовою і розвитком близькі до вужачкових; *сперматозоїди* з багатьма джгутиками.

Вимерлі види маратієвих з кам'яновугільного періоду були, переважно, деревоподібними рослинами зі струнками колоноподібними стовбурами до 10 – 15 м заввишки. Верхівки стовбурів несли крону з великих перистих листків. Ареал маратієвих був значно ширший. Наприклад, скам'янілі залишки стовбурів видів роду **псароніус** (*Psaronius*) виявлені у кам'яновугільних відкладах всіх континентів аж до 70° пн. ш., далеко за межами сучасного ареалу маратієвих.

Високий конічний стовбур псароніуса заввишки до 10 м був, на перший погляд, подібний до стовбурів деревних рослин, проте мав дуже своєрідну будову. Власне стебло біля основи мало діаметр кілька міліметрів, до верхівки воно поступово потовщувалось і досягало товщини 20 см. У прямостоячому положенні стебло утримувалось додатковими коренями, які утворювали щільний покрив навколо стебла. Біля основи стебла покрив з додаткових коренів був особливо товстим, у напрямку до верхівки він поступово ставав все тоншим. У результаті, зовні стовбур мав правильну конічну форму. На верхівці стовбура розвивалась крона з великих перистих листків до 3 м завдовжки.

Найбільшим за обсягом у сучасній флорі є рід **ангіоптерис** (*Angiopteris*), який налічує понад 100 видів, поширених переважно у тропічних лісах Південно-Східної Азії, Австралії й Полінезії. Ангіоптериси ростуть вздовж доріг, серед бамбукових заростей, по крутих берегах річок. Стебло кулястої форми наполовину занурене в ґрунт, вкрите основами старих листків і чисельними м'ясистими прилистками. На стеблі спіральні розміщені величезні, до 4 – 6 м завдовжки, переважно двічі-перисті, листки з черешками до 10 – 15 см у діаметрі. Головний і вторинні черешки листків мають потовщення в місцях численних з'єднань, через що черешок нагадує бамбукове стебло.

З нижнього боку листків на бічних жилках, ближче до краю листка, закладаються соруси еліптичної форми, які містять до 20 вільних спорангіїв, розташованих у 2 ряди. Спорангії розкриваються завдяки наявності на їх верхівці смужки клітин з потовщеними стінками.

Гаметофіти до 1 – 3 см у діаметрі мають темно-зелене забарвлення і зовні подібні на таломи печіночників. Форма гаметофітів серцевидна або округла. Вони досить товсті, особливо в центральній частині. З нижнього боку центральної частини гаметофіту закладаються масивні занурені антеридії, а пізніше – архегонії. У тканині гаметофіту присутній ендотрофний гриб. Тривалість життя гаметофітів – кілька років.

Рід **маратія** (*Marattia*) налічує близько 60 видів, поширених у вологих тропічних лісах обох півкуль. Види маратії на зовнішній вигляд подібні до ангіоптерисів, але дещо нижчі, переважно заввишки до 1 – 2 м, рідше – до 3 м; діаметр стебла досягає 20 см. Спорангії, які розміщені вздовж жилок з нижнього боку листків, зростаються в лінійні синангії.

До роду **данея** (*Danaea*) відносять близько 30 видів, поширених винятково у тропіках західної півкулі, – в теплих, постійно зволжених і, зазвичай, затінених місцях. Листки данеї перисті, рідше цілісні. Листки поділяють на плідні (спороносні) і вегетативні. Плідні листки відрізняються довшими черешками і вужчими сегментами. Спорангії зростаються у синангії видовженої або округлої форми (до 3 см завдовжки).

*Практичне значення маратієвих.* В окремих видів стебла і прилистки багаті на крохмаль, і їх іноді вживають в їжу. Слиз із прилисток застосовують як лікувальний засіб. Деякі види родів *Marattia* і *Angiopteris* культивують в оранжереях в якості декоративних рослин.

### **9.7. КЛАС ПАПОРОТЕВИДНІ (POLYPODIOPSIDA)**

До класу належить переважна більшість сучасних представників папоротеподібних (більше 11 тисяч видів). Це відносно молода група рослин, геологічна історія яких сягає карбону; походять вони, імовірно, безпосередньо від зигоптеридопсид.

Папоротевидні поширені по всій Земній кулі, але особливого видового розмаїття досягають у тропіках, де відіграють важливу роль у структурі рослинного покриву, особливо вологих тропічних і субтропічних лісів. Тут вони представлені як наземними, так і епіфітними формами; лише в тропіках поширені деревоподібні папороті. В помірних широтах видове різноманіття папоротей значно менше, хоча вони й тут є типовими наземними або наскельними рослинами затінених лісів, боліт, гірських ущелин.

#### *Характерні особливості класу Папоротевидні:*

- це переважно багаторічні, дуже рідко однорічні рослини розміром від кількох міліметрів до кількох десятків метрів;
- *стебла* перетворені на *кореневища* або представлені *пряmostоячими стовбурами*, що досягають іноді значної висоти у деревоподібних форм;
- *листки* різні як за розмірами, так і за формою, жилкуванням та щільністю; молоді листки *спіральньо закручені*;
- *провідна система* – від *протостели* до спеціалізованих типів *диктіостели*; трахеїди драбинчасті, зрідка трапляються судини;
- *спорангії* розвиваються з однієї поверхневої клітини листка і мають одношарову стінку без продихів;
- *спорангії* здебільшого зібрані в різноманітні *соруси* з *покривальцем (індузієм)* або без нього;
- *спорангій* відкривається за допомогою *кільця*, яке характеризується великою різноманітністю й досягає високої спеціалізації;

- це – *рівноспорові* або рідше *різноспорові* рослини;
- *гаметофіти* у рівноспорових рослин – зелені, наземні, двостатеві; у різноспорових – роздільностатеві, дуже редуковані;
- *антеридії* більш-менш виступають над поверхнею гаметофіту, дрібніші ніж у попередніх класів; *архегонії* типової будови.

Переважає більшість папоротевидних – *рівноспорові* рослини, проте серед них є також *різноспорові*. За цією ознакою клас поділяють на три підкласи. Підклас **Поліподіїди** (*Polypodiidae*) об'єднує рівноспорових наземних представників; підкласи **Марсилеїди** (*Marsileidae*) і **Сальвініїди** (*Salviniidae*) – різноспорові, водні та болотні види.

### 9.7.1. ПІДКЛАС ПОЛІПОДІЇДИ (*POLYPODIIDAE*)

Об'єднує *рівноспорові* наземні та епіфітні види папоротевидних – багаторічні трав'яні зі стеблом, видозміненим у кореневище, або деревоподібні.

#### Порядок Осмундові (*Osmundales*)

Один з найдавніших порядків серед сучасних папоротей, що у викопному стані відомий з кам'яновугільного та пермського періодів; періодом розквіту була мезозойська ера, проте вже з кінця крейдового періоду вони трапляються рідше. До нього відносять родину **Осмундові**, або **Чистоустові** (*Osmundaceae*), яка представлена у сучасній флорі 3 родами і близько 20 видами. Представники родини поширені в помірних, субтропічних і тропічних областях обох півкуль, переважно у заболочених або вогких місцях. У флорі України відсутні.

Майже всі чистоустові — великі багаторічні рослини, з масивними і зазвичай короткими прямостоячими стеблами, з пучком великих листків на верхівці; в помірних широтах стебла майже підземні. У тропіках трапляються й деревовидні представники. Стебла осмундових вкриті чохлам товщиною до 5 см, утвореним черешками опалих листків та численними коренями. У молодій рослині провідна система представлена протостелою, пізніше, після розвитку листків, закладається серцевина. Зовні від центрального циліндра наявна товста кора.

Листки великі, у деяких видів до 2 – 3 м завдовжки, перисті; часто частково або повністю диморфні. Біля основи черешків розвиваються утвори, подібні до прилистків.

Спорангії не зібрані у соруси. Вони відносно великі, поодинокі, містяться по краях або з нижнього боку листків. Кільце відсутнє, спорангії розкриваються двома стулками.

Найбільший за обсягом рід **осмунда**, або **чистоуст** (*Osmunda*) об'єднує 13 видів, що ростуть у вологих лісах, на болотах і мокрих луках, у тропіках і помірних широтах, переважно в приокеанічних районах.

Найбільш відомим видом є **о. королівська (*O. regalis*)** — рідкісний, дуже декоративний вид з досить широким, але розірваним ареалом. Він поширений в Західній Європі, на Закавказзі, в Північній та Південній Америці, Південно-Західній Індії. Віддає перевагу заболоченим лісам. Кореневище стовбуроподібне, підземне, іноді частково надземне, з лійкоподібним пучком великих (до 2 м завдовжки) листків. Верхні частини листків цього виду спороносні, бурі, а нижні — вегетативні, зелені.

Рід **тодея (*Todea*)** включає один вид — **т. варварську (*T. barbara*)**, що поширена у вологих субтропічних лісах Південної Африки та Австралії. Це невисока деревоподібна рослина до 1,5 м заввишки з товстим стовбуром до 60 см у діаметрі. Листки шкірясті, двічі перисті, завдовжки до 2,5 м. Тодєя належить до довговічних рослин, вік окремих особин досягає одну, або й дві тисячі років.

### **Порядок Багатоніжкові, або Поліподієві (*Polypodiales*)**

Наземні або епіфітні рослини, рівнинні чи гірські. Спорангії тонкостінні, зібрані у соруси на вегетативних листках. У порядку виділяють від 5 до 14 родин, близько 2100 видів.

Родина **Багатоніжкові (*Polypodiaceae*)** — одна з найбільших родин серед типових папоротей. До її складу входить близько 50 родів і понад 1000 видів, поширених по всій Земній кулі, особливо в тропіках і субтропіках Старого Світу. У вологих тропічних лісах більшість багатоніжкових — епіфіти, але трапляються також наскельні та наземні рослини. Серед позатропічних видів епіфіти відсутні, вони ростуть переважно у вологих і тінистих лісах, на скелях та заболочених місцях. Деякі представники пристосувалися до сухих місцезростань.

Всі багатоніжкові — трав'яні багаторічники. Для більшості видів характерні добре розвинуті повзучі або висхідні, рідше прямі, м'ясисті кореневища, вкриті лусками чи волосками. Листки розміщені двома рядами з верхнього боку кореневища. Вони відзначаються великою різноманітністю за формою та розмірами. Листки переважно перистоскладні, рідше цілісні, у деяких епіфітів — з чітко вираженою гетерофілією.

Характерною особливістю родини є наявність округлих або еліптичних сорусів, переважно без покривалець, з нижнього боку або з країв пластинки листків. По периферії соруси оточені лусочками й волосками. Спорангії більш-менш сплюснені, розміщені на тонких ніжках. Розкривання спорангіїв здійснюється за допомогою вертикально розташованого кільця, що утворене потовщеними клітинами.

Гаметофіт сланкий, здебільшого серцеподібний.

Рід **Багатоніжка (*Polypodium*)** налічує близько 75 видів, поширених переважно в тропіках. Більшість видів належать до епіфітів, що ростуть на стовбурах і гілках дерев у тропічних лісах. Деякі види — наскельні або наземні, що ростуть у вогких затінених місцях.



Для представників роду характерне товстувате, розгалужене кореневище, вкрите бурими клиноподібними лусками. Назва роду – багатоніжка – пов'язана з тим, що листки відходять від кореневища рядами. Листки перисторозсічені, шкірясті або перетинчасті. Соруси округлі або овальні, розміщуються з нижнього боку листкової пластинки – в центрі або біля країв сегментів.

У флорі України наявні два види, з яких більш поширена **б. звичайна** (*P. vulgare*), що росте в тінистих місцях, по схилах ярів і в розщелинах скель. Це невеличка папороть, 20 – 30 см заввишки, з перистороздільними зимуючими листками, зеленими черешками і відкритими округлими сорусами з нижнього боку листків.

Багатоніжку звичайну, як декоративну рослину, часто культивують в оранжереях та у відкритому ґрунті. Відомі численні садові форми цього виду.

### **Порядок Ціатеєві (*Cyatheales*)**

Найчисленніший порядок серед сучасних папоротеподібних, який об'єднує близько 6 тис. видів, поширених переважно у тропіках, хоча наявна також досить значна кількість позатропічних представників. До ціатеєвих належать деревоподібні та багаторічні трав'яні рослини, висота яких коливається від 3 – 4 м до 20 м. У межах порядку виділяють чотири - десять родин.

#### **Родина Ціатейні (*Cyatheaceae*)**

Об'єднує понад 1000, переважно тропічних видів, більше половини з яких є деревоподібними папоротями. Це давня група рослин, представники якої поєднують у своїй морфологічній будові риси примітивної та високої організації. Провідна система варіює від протостели до складної диктіостели, розміщення сорусів – від краєвого до дорзального (на жилках). Спорангії переважно великі, з кільцем потовщених клітин, розміщеним косо. Гаметофіти двостатеві, зелені, серцеподібної форми, потовщені в центральній частині.

Найбільший рід **ціатея** (*Cyathea*) включає близько 600 видів, характерних для вологих тропічних лісів обох півкуль. Особливою різноманітністю рід відзначається у відносно холодних і постійно вологих гірських тропічних районах. Тут серед них є велика кількість ендемічних видів. Деякі види заходять у субтропіки.

Стовбури ціатей досягають висоти 10 м, рідше 20 м і більше. Вони мають особливу, характерну лише для деревоподібних папоротей будову. У зв'язку з відсутністю камбію ціатеї не здатні до вторинного потовщення стебел, і вони досягають стійкості за рахунок розвитку густого сплетіння з жорстких додаткових коренів, які формують суцільне покриття стовбура, особливо в нижній його частині. Міцності стовбуру додають також тверді

основи черешків опалого листа. Провідна система стовбурів представлена диктіостелою складної будови.

Серед ціатеї є також види з укороченими або повзучими стеблами.

Листки великі, до 6 м завдовжки, двічі-, тричіперисто-розсічені, на довгих черешках.

З нижнього боку листків на жилках розміщені соруси, які складаються зі спорангіїв та волосоподібних парафізів. У більшості ціатеї є покривальця (індузії) різної форми.

Деякі види ціатеї, особливо австралійські та новозеландські є декоративними екзотичними рослинами і часто культивуються. Популярними видами є **ціатея південна** (*Cyathea australis*), **ц. білувата** (*C. dealbata*) та ін.

### Родина **Аспленієві** (*Aspleniaceae*)

Об'єднує наземні та епіфітні папороті, поширені по всій Земній кулі, особливо в тропіках. Це переважно вологолюбні рослини, дуже різноманітні на зовнішній вигляд. В помірних широтах аспленієві представлені невисокими наскельними рослинками до 10 – 15 (30) см заввишки; в тропіках трапляються великі папороті з щільними листками до 2 м завдовжки.

Кореневища аспленієвих завжди вкриті лусками. Соруси видовжені або лінійні, розміщені з нижнього боку листка, мають справжні покривальця (індузії), які повторюють форму сорусів.

Найбільший у цій родині **рід аспленій** (*Asplenium*), який об'єднує близько 700 видів, поширених по всій земній кулі, особливо у тропіках, де більшість видів є епіфітами.

У флорі України налічується сім видів аспленію. Усі види нашої флори — невеликі рослини, 10 – 30 см заввишки, з мережаними перистими або дихотомічно роздільними листками й довгастими або лінійними сорусами. Кореневище, як правило, коротке, повзуче, часто розгалужене, вкрите густою сіткою коренів, які проникають в тріщини та розщелини субстрату і міцно утримують рослину.

Ростуть види аспленію здебільшого на кам'яних брилах, у розщелинах скель, тріщинах старих мурів, на виступах вапнякових, гіпсових, гранітних порід.

**Аспленій муровий** (*A. ruta muraria*) поширений по всій Європі, Північній Америці та в більшій частині Азії на вапнякових скелях, старих стінах. Це маленька папороть з коротким повзучим кореневищем і двічі-, тричіперистими черешковими листками 3 – 15 см завдовжки.

**Аспленій волосоподібний** (*A. trichomanes*). Поширений в Європі, Азії, Північній Америці та Африці на затінених скелях, вапнякових та гіпсових виходах гірських порід. Для нього характерне коротке кореневище і перисті, довгі (до 10 – 20 см), звужені до верхівки листки з округлими листовими сегментами.

Рід **листовик** (*Phyllitis*) у систематичному відношенні дуже близький до попереднього роду, тому їх іноді об'єднують. Він налічує близько десяти видів, у флорі України – один вид – **листовик сколопендровий** (*Phyllitis scolopendrium*). Це тіневитривала рослина, яка трапляється на вологих затінених скелях, кам'янистих місцях, сирих ґрунтах, на вапняках, гіпсах. В Україні вид поширений у Карпатах і Передкарпатті, рідше в Західному Поліссі й Лісостепу.

Від повзучих кореневищ відростають великі, до 60 см завдовжки, цілісні, шкірясті, яскраво-зелені, блискучі, довгасто-ланцетні листки на коротких черешках. З нижнього боку листків двома косими рядами розміщені лінійні соруси.

Листовик сколопендровий – рідкісний реліктовий вид. Він відзначається високими декоративними якостями і часто культивується у відкритому ґрунті.

Листки листовика сколопендрового застосовують у народній медицині як відкашлювальний, кровоспинний засіб, при захворюваннях легень, нирок, органів травної системи.

Родина **Аспідієві** (*Aspidiaceae*) або **Щитникові** (*Dryopteridaceae*) Об'єднує рослини з потовщеними короткими кореневищами або сланкими, тонкими, вкритими матовими лусками стеблами. Листки двічі-, тричіперисторозсічені, трав'янисті або шкірясті, зимуючі або відмираючі в кінці вегетаційного сезону. Соруси з нижнього боку листка з щитко- чи підковоподібним індузієм або без нього.

Родина налічує близько 500 видів, поширених у лісових та гірських регіонах по всій Земній кулі, але більшість видів приурочена до помірних широт. У флорі України наявні 22 види аспідієвих.

Рід **щитник** (*Dryopteris*) налічує близько 150 наземних видів, поширених майже в усіх областях світу, особливо в зонах із помірним кліматом. Близько двох третин видів цього роду зосереджені в Гімалаях і Східній Азії. Високі залишки найбільш давніх видів щитника виявляли в крейдових відкладах, але його розвиток відбувався переважно в третинному періоді.

В Україні росте 6 видів роду. Найбільш поширеним та відомим є **щитник чоловічий, або чоловіча папороть** (*D. filix-mas*), ареал якого охоплює всю Європу та Північну Америку та більшу частину Азії. Найбільш типовими місцями зростання виду є листяні, хвойні та мішані ліси, чагарники, високогір'я, кам'янисті місця. В Україні поширений майже по всій її території.

Щитник чоловічий – багаторічна рослина з товстим дерев'янистим темно-бурим кореневищем, розміщеним горизонтально або дещо косо. Воно вкрите широкими м'якими лусками і залишками листків і несе пучок великих (до 80 – 100 см) листків з двічіперистою пластинкою, які на зиму відмирають. На сегментах пластинки з нижнього боку розташовані у два ряди округлі соруси, вкриті ниркоподібними індузіями.

Листки розвиваються повільно. Першого року на верхівці кореневища, навколо точки росту, з'являються листові зачатки, які на другий рік набувають равликоподібної форми і розміщуються в центральній частині листового пучка біля поверхні ґрунту. Молоді листки густо вкриті бурими лусками, які захищають їх від пошкоджень та пересихання. І вже весною третього року молоді листки розгортаються і досягають повного розвитку, утворюючи спори.

Гаметофіт має вигляд серцеподібної пластинки 2 – 3 мм у діаметрі, зелений, з ризоїдами; антеридії та архегонії звичайної будови.

Чоловіча папороть — цінна лікарська рослина, відома ще з античних часів. Її кореневище здавна використовують в офіційній і народній медицині як глистогінний засіб, особливо проти стьожкових червів, у яких препарат викликає параліч м'язів. У народній медицині препарати з щитника чоловічого застосовуються також як болетамувальні та ранозагоювальні засоби. Проте, у зв'язку з **отруйністю** кореневища та препаратів з нього, **самолікування недопустиме (!)**.

Рід **багаторядник** (*Polystichum*) об'єднує понад 200 видів, найбільше представлених у помірних широтах, особливо в Китаї, але поширених також і в тропіках. Серед представників роду є значна кількість гірських та альпійських видів.

Багаторядники – наземні папороті з короткими повзучими або висхідними кореневищами, густо вкритими різними за формою та розмірами лусками. Листки переважно щільні, шкірясті, вузькі, з пилчастими або зубчастими краями. Зубці, як правило, закінчуються щетинкою. Черешки листків переважно з диморфними лусками – широкими зубчастими або бахромчастими і вузькими волосоподібними. Соруси, прикриті щиткоподібними індузіями, розміщені одним або двома правильними рядами вздовж жилки листового сегмента. Звідси походить назва роду – багаторядник.

У флорі України налічується 4 види багаторядників, один з яких – лише в південному Криму.

**Багаторядник шипуватий** (*P. aculeatum*) – рідкісна реліктова рослина; трапляється в Карпатах та Передкарпатті, а також, значно рідше, – в Лісостепу та Гірському Криму. Місцями зростання є хвойні та листяні ліси, скелі. Листки великі, двічі-перисті, шкірясті, зимуючі, сизуваті. Сегменти листків ланцетні, серпоподібно зігнуті, поступово загострені; сегменти другого порядку – гострозубчасті, на верхівці з тонким міцним шипом.

### Родина Безщитникові (*Athyriaceae*)

Представлена багаторічними трав'яними рослинами, в яких кореневища вкриті темно-червоними лусками. Біля основи черешків наявні два судинні пучки, які вище з'єднуються. Спори бобоподібні. Родина об'єднує чотири-п'ять родів і близько 600 видів, поширених по всій Земній кулі. У флорі України представлено вісім видів.

Одним з найчисленніших у цій родині є рід **безщитник** (*Athyrium*), який налічує близько 200 наземних видів, поширених майже по всій земній кулі; у флорі України є два види.

**Безщитник жіночий**, або **жіноча папороть** (*A. filix-femina*) є типовою рослиною тінистих вологих лісів, ярів та чагарників; поширеною майже по всій Україні, крім південних степових районів. Загальний ареал виду охоплює всю лісову зону Євразії та Північної Америки.

Це багаторічна трав'яна рослина з коротким товстим, майже вертикальним кореневищем, густо вкритим темно-бурими рештками листкових черешків та лусками. Листки великі, 30 – 100 см заввишки, з коротким черешком, вкритим рідкими вузьколанцетними буруватими плівчастими лусочками. Листкова пластинка двічі-периста, світло-зелена, в обрисі ланцетна, до основи та верхівки звужена. Листкові сегменти тонкі, ніжні, мережані. Соруси довгасті або підковоподібні, з видовженим індузієм, розміщені рядами з двох боків від середньої жилки.

Це декоративна рослина, що часто вирощується у відкритому ґрунті. У культурі відома велика кількість штучно виведених форм безщитника жіночого.

Рід **пухирник** (*Cystopteris*) налічує лише близько 10 видів, але деякі з них мають дуже широкий ареал. Зокрема, **пухирник ламкий** (*C. fragilis*) поширений в арктичних та лісових районах Євразії та Північної Америки, в помірній та холодній зонах південної Америки, в горах Західної Африки, у Новій Зеландії. Типовими місцями зростання виду є виходи корінних гірських порід (вапняки, гіпси, мергелі), розщелини скель, береги річок, схили ярів, тіністі хвойні ліси. В горах заходить в альпійський пояс. В Україні пухирник ламкий зрідка трапляється майже по всій території.

Це невелика тіневитривала рослина з тонким коротким кореневищем, вкритим чорнуватими залишками старих черешків та лусочками. Листки завдовжки 10 – 15 см з тонкими, ламкими, коротшими за пластинку черешками і двічі-, тричі-перистою вузькою пластинкою. Соруси округлі, прикриті мішкоподібними, дещо здутими покривальцями, які у зрілих сорусів відгортаються.

### Родина **Оноклеєві** (*Onocleaceae*)

Об'єднує 3 роди і 10 видів, поширених у північній півкулі; Характерною особливістю родини є *диморфність листків*. Спорозні листки (спорофілі) різко відрізняються за розміром та формою від стерильних листків (трофофілів).

В Європі та Україні поширений 1 вид з диз'юнктивним ареалом – **страусове перо звичайне** (*Matteuccia struthiopteris*). Вид приурочений до вогких тінистих, переважно вільхових, лісів в Карпатах, Поліссі, Розточчі-Опіллі, зрідка в Лісостепу.

Весною від вкороченого кореневища відростає розетка двічі-перистих зелених вегетативних листків, до 1 м завдовжки. Влітку з того ж

кореневища виростають бурі спороносні листки (спорофіли). Вони значно коротші від вегетативних листків, одноразово-перисті. Частки листка згортаються, прикриваючи соруси округлої форми, розміщені на потовщеннях жилок. На зиму листки відмирають.

Це декоративна рослина, яку культивують у садах та парках біля водойм; отруйна, має лікувальні (глистогінні) та інсектицидні властивості.

#### Родина Гіполепісові або Невиразнолускові (*Hypolepidaceae*)

Налічує 6 – 8 родів та близько 250 видів, поширених по всій Земній кулі. Рід **орляк** (*Pteridium*) налічує 6 видів, з яких в Європі часто трапляється вид **о. звичайний** (*P. aquilinum*). Це дуже поліморфний космополіт, який включає ряд підвидів, які іноді розглядаються як окремі види. Орляк звичайний поширений майже в усіх регіонах із помірним і тропічним кліматом. В Україні росте здебільшого в соснових та мішаних лісах на кислих ґрунтах, на узліссях, по чагарниках, на вирубках і трав'янистих схилах.

Орляк звичайний – багаторічна трав'яна рослина з довгим, тонким, дерев'янистим, розгалуженим кореневищем, яке містить до 46 % крохмалю й сапоніни. Від кореневища відростає один довгочерешковий, шкірястий, яйцевидно-трикутний, тричі-перистий листок, до 1 - 1,5 м завдовжки. Листки на зиму відмирають. З нижнього боку листка вздовж краю його сегментів розміщуються безперервною лінією довгасті або лінійні соруси, прикриті лінійним індузієм і загорнутими краями листка.

Орляк звичайний – декоративна, лікарська рослина зі своєрідним запахом, який відлякує комах. Рослина отруйна, проте молоді черешки та кореневища їстівні.

#### 9.7.2. ПІДКЛАС МАРСИЛЕЇДИ (*MARSILEIDAE*)

(!) До підкласу відносять *різноспорові* рослини. *Мікро- та мегаспорангії* утворюються в особливих замкнутих органах – *спорокарпіїх*. У представників цього підкласу мікро- та мегаспорангії утворюються в *одному спорокарпії*.

Підклас представлений одним порядком **Марсилієві** (*Marsileales*) з однією родиною **Марсилієві** (*Marsileaceae*), яка об'єднує три роди. Найчисленнішим з них є **марсилія** (*Marsilea*), що налічує близько 70 видів, у тому числі 10 викопних. Сучасні види марсилії поширені майже по всій Земній кулі, особливо в Австралії та Південній Африці. У флорі України є один вид цього роду.

Рід **пілюльниця** (*Pilularia*) налічує шість видів, один з яких трапляється в Україні. Рід **регнелідій** (*Regnellidium*) представлений одним видом, характерним для флори Бразилії – **р. дволистим** (*R. diphyllum*).

Майже всі марсилієві – водні або земноводні рослини, хоча серед них є й наземні представники.

Марсилієві – невеликі трав'яні рослини з більш-менш довгими, розгалуженими, горизонтальними, сланкими, вкритими волосинками кореневищами, які або стеляться по поверхні ґрунту або дещо занурені в болотистий субстрат. Від кореневища вниз відходять численні тонкі корені, а вгору — листки на довгих тонких черешках, розміщені звичайно в два ряди. Листки в різних родів різної форми: у пілюльниць шилоподібні, в регнелідію дволопатевої, а у марсилій чотирилопатевої. У представників усіх родів листки у молодому віці равликоподібно закручені.

На черешках листків, біля їх основи, утворюються *спорокарпії*, вкриті зовні товстою і дуже міцною оболонкою. Всередині, вздовж випуклої стінки спорокарпії розміщене кільце з *хрящуватої тканини*, до якого прикріплені соруси. Кожний сорус зовні вкритий двошаровим індузієм. Всередині сорусу на внутрішній стінці міститься *плацента*, на верхівці якої одночасно розміщені дрібні мікроспорангії та великі мегаспорангії. Спорангії мають тонку стінку без кільця.

У *мегаспорангії* закладається велика кількість *мегаспор*, але пізніше більшість з них гинуть, і залишається лише одна велика мегаспора. У *мікроспорангії* формується багато дрібних *мікроспор*.

Зрілий спорокарпій опадає на поверхню ґрунту; вода проникає всередину, в результаті чого *хрящувате кільце* набрякає, збільшується в розмірі і чинить тиск на стінку спорокарпії, розкриваючи його на черевному боці. Кільце з двома рядами сорусів розгортається і опиняється на зовнішньому боці спорокарпії.

Мікро- та мегаспори після руйнування індузію та стінок спорангії повинні потрапити у воду, де починають проростати. Повний розвиток гаметофітів триває добу.

Мікроспора проростає у дуже редукований *чоловічий гаметофіт*, який розвивається в її оболонці. Спочатку утворюються дві клітини – *проталіальна (ризоїдальна)* і *бічна*. З бічної клітини в результаті її поділу утворюються дві *антеридіальні клітини*. Кожна з них утворює по одному дуже редукованому *антеридію*, що складається з двох клітин стінки і однієї сперматогенної клітини, яка поділяючись, дає початок 6-8 *багатоджгутикових сперматозоїдам*.

Мегаспора проростає всередині мегаспорангії, утворюючи *жіночий гаметофіт*. Проростання починається у верхній частині мегаспори, де утворюється невелике вип'ячення, заповнене цитоплазмою. Сюди переміщується ядро мегаспори, інша її частина виповнена поживними речовинами. Ядро ділиться, і незабаром утворюється перетинка, яка відокремлює новоутворену клітину від мегаспори. Верхівкова клітина поділяється далі, в результаті чого утворюється єдиний маленький *архегоній*, який складається з яйцеклітини, однієї черевної каналцевої і однієї шийкової каналцевої клітин. Зовні архегоній одягнений стінкою з невеликої кількості клітин.

Архегоній росте, розриває оболонку мегаспори і ледь підноситься над її поверхнею. Зрілий архегоній розкривається верхівкою. Сперматозоїд проникає всередину архегонію і зливається з яйцеклітиною.

*Зигота* швидко починає ділитися, даючи початок зародку майбутнього спорофіту. Спочатку його розвиток здійснюється за рахунок поживних речовин мегаспори, які всмоктуються за допомогою ніжки зародка. Пізніше розвиваються корінець, стебельце і листок.

Рід марсилія в Україні представлена одним видом – **м. чотирилистою (*M. quadrifolia*)**, яка зрідка трапляється на мілководдях водойм й на замулених берегах у низинах Дністра та Дунаю, в Закарпатті й на Західному Поліссі; надає перевагу водоймам з чистою стоячою або слабо протічною водою.

М. чотирилиста внесена до Червоної книги України як зникаючий реліктовий вид. Загальний ареал виду охоплює Приатлантичну, Центральну та Південну Європу, Південну й Східну Азію, південні райони Північної Америки.

М. чотирилиста – багаторічна трав'яна рослина 8 – 20 см завдовжки, з повзучим поверхневим нитковидним кореневищем і двома рядами довгочерешкових листків з пластинкою, яка складається з 4 клиноподібно-обернено-яйцеподібних часток. На зовнішній вигляд марсилія дещо нагадує чотирилисту конюшину. Від вузлів кореневища відростають додаткові корінці. Спорокарпії бобоподібні, шкірясті, на ніжках, зібрані по 2 - 3 біля основи черешка.

Розмноження марсилії здійснюється переважно спорами, але можливе й вегетативне розмноження за рахунок фрагментації кореневища.

**Пілюльниця куленосна (*Pilularia globulifera*)** – європейський болотний вид. На Україні зустрічається дуже рідко – по берегах водойм і на мілководдях в Одеській області. Це багаторічна рослина з повзучим кореневищем, яке у вузлах вкорінюється. Листки вузьколінійно-шилоподібні, завдовжки 1 – 10 см, з равликopodobно закрученою верхівкою. Розміщені біля основи листків спорокарпії кулясті, густо опушені бурими волосками. Вид внесений до Червоної книги України.

### 9.7.3. ПІДКЛАС САЛЬВІНІЇДИ (*SALVINIIDAЕ*)

(!) До підкласу відносять один порядок **Сальвінієві (*Salviniales*)** з *різноспоровими* водними, прибережними або болотними рослинами. *Спорокарпії* роздільностатеві; мікроспорангії зібрані в сорус у *мікроспорокарпії*, а мегаспорангії – в *мегаспорокарпії*. *Гаметофіти* дуже редуковані, роздільностатеві.

З *мікроспори* розвивається редукований чоловічий гаметофіт з антеридієм, з *мегаспори* – жіночий з архегоніями.

Порядок об'єднує дві родини: **сальвінієві** та **азолові**.



## Родина Сальвінієві (*Salviniaceae*)

До родини відносять один рід **сальвінія** (*Salvinia*) з десятьма видами. Представники роду поширені в тропічних регіонах та в помірних областях обох півкуль.

У флорі України рід представлений одним видом – **с. плаваючою** (*S. natans*). Це невеличка однорічна рослина, що плаває на поверхні води; трапляється у водоймах зі стоячою водою або з повільною течією. Загальний ареал охоплює південь Європи, Кавказ та Далекий Схід. В Україні трапляється в басейнах Дністра, Дніпра та інших великих річок. Це релікт третинного періоду, внесений до Червоної книги України.

Стебло сальвінії тонке, плаваюче, горизонтальне, розгалужене, несе у вузлах по три кільчасто розміщені листки, два з яких плавають на поверхні води. Вони розміщені з боків стебла, третій листок – підводний.

Плаваючі листки асимілятивні, зелені, з овальними або яйцеподібними пластинками й дуже короткими черешками. Підводні листки дуже схожі на корені, вони бурого кольору, розсічені на довгі ниткоподібні частки, густо вкриті короткими волосками. Біля основи підводних листків групами розміщені кулясті *спорокарпії* з подвійними оболонками на коротких ніжках.

Соруси мікро- і мегаспорангіїв містяться у різних спорокарпях (відповідно, в мікро- та мегаспорокарпях).

*Мікроспорангії* кулястої форми, тонкостінні, без кільця, мають довгу ніжку, якою прикріплюються до плаценти. У кожному мікроспорангії розвивається по 64 мікроспори, які виникають з клітин археспорію.

*Мікроспори* проростають усередині мікроспорангію. Дуже редукований *чоловічий гаметофіт* теж частково залишається в оболонці спори, його вегетативна частина складається лише з двох клітин, що містяться в нижній частині гаметофіту. Верхня його частина утворена антеридієм з двома сперматогенними клітинами, кожна з яких дає по 4 багатоджгутикових сперматозоїди.

*Мегаспорангії* великі, овальної форми, без кільця. У кожному з них розвивається одна *мегаспора* з товстою оболонкою. Проросла мегаспора дає початок багатоклітинному *жіночому гаметофіту*, який не виходить з оболонки мегаспори. Він має вигляд трикутної пластинки, на поверхні якої виникає кілька архегоніїв; запліднення звичайно відбувається тільки в одному з них.

Із *зиготи* розвивається зародок спорофіту сідлоподібної форми. Він складається з ніжки, зародкового листка, бруньки, ризоїдів і крилоподібних лопатей (залишків жіночого гаметофіту). Перший листок має щиткоподібну форму і дуже відрізняється від листків дорослої рослини.

Сальвінія плаваюча легко розмножується вегетативно, оскільки її тендітні стебельця навіть при малому русі води легко розпадаються на окремі фрагменти, з яких швидко розвиваються нові рослини.

Спори сальвінії проростають навесні. Процеси проростання спор, запліднення і розвитку заростку в сальвінії відбуваються у воді.

#### Родина Азолові (*Azollaceae*)

Включає один рід **азола** (*Azolla*), в якому налічують шість видів, поширених переважно по всій Земній кулі в регіонах із тропічним і помірним кліматом. Представники роду належать до рослин, що плавають на поверхні стоячих чи слабо протічних водойм.

Стебло видозмінене у плавуче розгалужене кореневище завдовжки до 25 см, від якого відростають довгі додаткові корені. З верхнього боку кореневища у два ряди щільно розміщені дуже дрібні лускоподібні листки завдовжки 0,5 – 1 мм. Кожний листок утворений двома лопатями. Верхня лопать виступає над водою, зелена, складається з кількох шарів клітин. З обох боків листка наявні продихи. З нижнього боку сегмента, ближче до його основи, міститься порожнина, в якій завжди присутня симбіотична прокаріотична водорість з відділу Синьо-зелені водорості (*Cyanophyta*) – анабена азоли (*Anabaena azollae*), здатна фіксувати азот.

Нижня лопать листка занурена у воду. На нижніх лопатях перших листків бічних гілочок розвиваються 2, рідше 4 спорокарпії.

*Мікроспорокарпії* – більші за розміром, містять від 7 до 100 *мікроспорангіїв* на тонких ніжках. У кожному мікроспорангію розвивається по 64 *мікроспори*. Мікроспора проростає у дуже редукований *чоловічий гаметофіт*, що складається з одного 5-клітинного антеридію та двох вегетативних клітин.

*Мегаспорокарпії* – дрібніші; у кожному з них формується по одному *мегаспорангію* з однією *мегаспорою*, яка проростає у *жіночий гаметофіт* з одним архегонієм.

Розмножуються азоли також вегетативним шляхом – бічними пагонами, що легко відламуються від головного кореневища.

Практичне значення азол, головним чином, пов'язане з використанням їх як зеленого добрива на рисових полях.

В Україні, у водоймах дельти Дунаю, поширені два адвентивні види азоли: **а. папоротеподібна** (*A. filiculoides*) та **а. каролінська** (*A. caroliniana*), які походять з Америки. Азолу каролінську та деякі інші види часто розводять серед акваріумних рослин.

## **РОЗДІЛ 10. НАСІННІ РОСЛИНИ**

До насінних рослин відносять два відділи – Голонасінні (*Pinophyta*) і Покритонасінні (*Magnoliophyta*). Більшість систематиків вважають, що насінні рослини походять від давньої гілки різноспорових папоротеподібних. Найбільш давня викопна насінина була знайдена Д. Петитом і Ч. Беком у відкладах верхнього девону. Імовірно, що саме

тоді й з'явилися перші голонасінні; в юрському періоді мезозойської ери від них відокремилися покритонасінні рослини.

### *Характерні особливості насінних рослин.*

- У життєвому циклі переважає спорофіт, який у більшості насінних рослин має риси вищої організації у порівнянні зі споровими рослинами. Разом з прогресивним розвитком спорофіту відбулась значна редукація гаметофіту, особливо у покритонасінних.

- Всі насінні рослини – *різноспорові*. У них утворюються *мегаспори*, які проростають у жіночі гаметофіти, і *мікроспори*, які проростають у чоловічі гаметофіти.

- На *мегаспорофілі*, який зазвичай є більш-менш видозміненим, формується *мегаспороангія* з 3 - 5 зрелих *мегаспороангіїв*, який у насінних рослин перетворився на *насінний зачаток*. Центральний плідний (фертильний) мегаспороангія видозмінився на *нуцелус*; бічні мегаспороангії, зливаючись, утворюють покрити – *інтегументи*. До материнського спорофіту насінний зачаток прикріплений *халазою*, через яку він отримує всі необхідні речовини. На протилежному полюсі, на верхівці насінного зачатку, інтегументи не зростаються, утворюючи *пилковхід* або *мікропіле*.

- У результаті редукаційного поділу однієї з диплоїдних клітин нуцелусу – *материнської* – утворюються чотири гаплоїдні клітини; три з них гинуть, а четверта збільшується у розмірах і перетворюється на *мегаспору*.

- *Мегаспора* проростає у *жіночий гаметофіт*, який розвивається всередині нуцелусу насінного зачатку – за рахунок його поживних речовин. У більшості голонасінних жіночий гаметофіт має архегонії з яйцеклітинами, а у покритонасінних архегонії відсутні, і жіночий гаметофіт складається лише з восьми (пізніше з семи) клітин, одна з яких – *яйцеклітина*.

- На *мікроспорофілі* утворюються мікроспороангії, в яких у результаті редукаційного поділу клітин археспорію утворюються гаплоїдні *мікроспори*. Сформована мікроспора насінних рослин називається *пилковим зерном (пилком)*, а мікроспороангія – *пилковим гніздом* або *пилковою камерою*.

- Пилкове зерно проростає у дуже редукований *чоловічий гаметофіт* без антеридіїв. У переважній більшості насінних рослин, за винятком деяких голонасінних, чоловічі гамети нерухомі, без джгутиків, і називаються *сперміями*. Повністю розвинутий чоловічий гаметофіт – це проросле пилкове зерно, у більшості насінних рослин з пилковою трубкою, яка через мікропіле проникає до жіночого гаметофіту.

- У насінних рослин *запліднення внутрішнє* і, у зв'язку з цим, відпадає необхідність у наявності краплинної води для розмноження. Перед заплідненням відбувається процес *запилення* – перенесення пилку на насінний зачаток (у голонасінних) або на приймочку маточки (у

покритонасінних) У процесі еволюції насінних рослин виробились різноманітні пристосувні механізми для запилення.

- *Найголовнішою ознакою насінних рослин є розмноження насінням. Насінина розвивається з насінного зачатка після запліднення яйцеклітини. Насінину, на загал, можна охарактеризувати як маленьку рослину в зародковому стані, що вже має зачатки всіх головних вегетативних органів і запас поживних речовин. Вона надійно захищена власною оболонкою, що дозволяє більш-менш довго переживати несприятливі умови. У більшості насінних рослин розвиток зародка насінина із зиготи, формування і дозрівання насінина відбувається без розриву зв'язку з материнським спорофітом.*

## ***Розділ 11. ВІДДІЛ СОСНОПОДІБНІ або ГОЛОНАСІННІ (PINOPHYTA або GYMNOSPERMAE)***

Відділ об'єднує вимерлі і сучасні форми, що належать до шести класів, чотири з яких існує тепер. Це переважно дерева і чагарники, рідше ліани, що розмножуються насінням. Голонасінні відомі з палеозою, панували у флорі Земної кулі в першій половині мезозою. В сучасних умовах поширені по всій Землі, але здебільшого у помірному і холодному кліматі. Найбільша різноманітність голонасінних спостерігається по периметру Тихого океану, в Австралії та на прилеглих островах. У сучасній флорі Земної кулі відділ представлений близько 700 видами.

### ***Характерні особливості відділу Голонасінні.***

- Голонасінні — винятково деревні форми (дерева, кущі, рідше ліани). Трав'яні рослини серед них відсутні. Серед голонасінних відомо також два види паразитів.

- *Галуження пагонів* моноподіальне.
- *Коренева система* стрижнева.
- *Листки* відзначаються різноманітністю – дрібні лускоподібні чи голчасті або великі, перисті чи цілісні.

- *Наявні камбій та вторинна деревина* з трахеїд, рідше із судин.
- Вперше в процесі еволюції виникають *насінний зачаток і насінина із зародком*.

- Це винятково *різноспорові рослини*; однодомні, рідше дводомні.
- У більшості голонасінних (крім насінних папоротей) на одній, рідше на різних рослинах, утворюються *мега- та мікростробіли* (відповідно, *жіночі та чоловічі шишки*). Тільки у частини бенетитових стробіли були двостатевими.

- Мегастробіл складається з осі та *мегаспорофілів*, у більш примітивних видів – великих та перистих, а у більшості голонасінних – дрібних та цілісних. Мегаспорофіли хвойних називають *насінними лусочками*.

- На мегаспорофілах відкрито сидять *насінні зачатки*, кожен з яких є видозміненою у процесі еволюції *групою мегаспорангіїв*, аналогічною до синангію папороті.
- Центральний мегаспорангій залишився плідним (фертильним) і перетворився на *нуцелус* насінного зачатка, а бічні стали стерильними і перетворились на його *інтегументи (покриви)*.
- У центральній частині нуцелусу в результаті редуційного поділу материнської археспоріальної клітини утворюється *мегаспора*.
- *Мікроспорофіли* голонасінних – великі перисті, або дрібні цілісні. У більшості видів, крім насінних папоротей, мікроспорофіли зібрані у *мікростробіли*.
- На мікроспорофілах розвиваються пилкові гнізда (пилкові камери), що є видозміненими в процесі еволюції *мікроспорангіями*. Мікроспорангії всіх голонасінних мають спеціальний механізм для розкривання.
- У пилкових гніздах (мікроспорангіях) у результаті редуційного поділу (мейозу) з клітин археспоріальної тканини утворюються численні гаплоїдні одноядерні *мікроспори*.
- Мікроспори в процесі дозрівання перетворюються на *пилки*.
- Пилкове зерно вкрите двома оболонками: внутрішня оболонка (інтина) – тонка, еластична; зовнішня (екзина) – товста, з нерівною поверхнею. Всередині пилкове зерно виповнене в'язкою цитоплазмою та має одне ядро.
- *Гаметофіти* роздільностатеві та дуже редуковані, розвиваються за рахунок поживних речовин спорофіту.
- Розвиток *чоловічого гаметофіту* розпочинається ще всередині мікроспорангію, де у більшості голонасінних ядро мітотично ділиться, утворюючи 2 ядра – одне *вегетативне* або *сифоногенне*, друге – *генеративне* або *сперматогенне*. Генеративне ядро ділиться ще раз, в результаті чого утворюються безджгутикові *спермії* (у гінкгових та саговникових – *сперматозоїди* з джгутиками). Повного розвитку чоловічий гаметофіт досягає на мегаспорангії, паразитуючи на ньому. Будова чоловічого гаметофіту, тобто пророслого пилкового зерна, дещо відрізняється у різних класів голонасінних.
- Жіночий гаметофіт розвивається в результаті проростання мегаспори всередині мегаспорангію, тобто нуцелусу насінного зачатка. Жіночий гаметофіт голонасінних ще називають *первинним гаплоїдним ендоспермом*. Жіночий гаметофіт більшості голонасінних (крім деяких гнетових) містить *архегонії* дещо спрощеної будови з яйцеклітиною у черевці.
- Процес запліднення внутрішній, проходить усередині насінного зачатку в результаті виростання пилкової трубки зі спеціальної сифоногенної (вегетативної) клітини пилкового зерна. Початкові стадії розвитку зародка теж проходять всередині насінного зачатку.

- З насінного зачатку формується насінина із зародком. Зародок насінини, який складається із зародкового корінця, зародкової брунечки та 2-15 сім'ядоль, розвивається в результаті мітотичного поділу зиготи. Запас поживних речовин формується з гаплоїдного ендосперму і, частково, з нуцелусу. З інтегументів утворюється оболонка насінини.

(!) Отже, голонасінні належать до архегоніат, але на відміну від попередніх груп вищих рослин характеризуються наявністю насінних зачатків, з яких утворюється насіння із зародком. Голонасінні розмножуються не спорами, а насінням. Назва відділу походить від того, що насінні зачатки і насіння лежать на насінних лусках (мегаспорофілах) відкрито. На відміну від покритонасінних, для голонасінних не властиві квітка та плід.

У голонасінних, порівняно з попередніми відділами вищих рослин, спостерігається прогресивний розвиток спорофіту і подальша редуція статевого покоління (гаметофіту).

Відділ Голонасінні поділяють на шість класів, з яких 2 – повністю вимерли.

### Система відділу Голонасінні (*Pinophyta*):

Порядок	Родина	Рід	Вид
<b>Клас I. Насінні папороті (<i>Pteridospermae</i>, або <i>Lyginopteridopsida</i>)</b>			
Лігіноптерисові ( <i>Lyginopteridales</i> )	Лігіноптерисові ( <i>Lyginopteridaceae</i> )	Калімамотека ( <i>Calymmatotheca</i> )	К. Генінггауза ( <i>C. hoeninghausii</i> )
<b>Клас II. Саговниковидні (<i>Cycadopsida</i>)</b>			
Саговникові ( <i>Cycadales</i> )	Саговникові ( <i>Cycadaceae</i> )	Саговник ( <i>Cycas</i> )	С. звичайний ( <i>C. revoluta</i> )
		Цератозамія ( <i>Ceratozamia</i> )	Ц. мексиканська ( <i>C. mexicana</i> )
<b>Клас III. Бенетитовидні (<i>Bennettitopsida</i>)</b>			
Бенетитові ( <i>Bennettitales</i> )	Вільямсонієві ( <i>Williamsoniaceae</i> )	Вільямсонія ( <i>Williamsonia</i> )	В. велика ( <i>W. gigas</i> )
	Бенетитові ( <i>Bennettitaceae</i> )	Цикадеоїдея ( <i>Cycadeoidea</i> )	Ц. етрусків ( <i>C. etrusca</i> )
<b>Клас IV. Гнетовидні (<i>Gnetopsida</i>)</b>			
Ефедрові ( <i>Ephedrales</i> )	Ефедрові ( <i>Ephedraceae</i> )	Ефедра ( <i>Ephedra</i> )	Е. двоколоскова ( <i>E. distachya</i> )
Гнетові ( <i>Gnetales</i> )	Гнетові ( <i>Gnetaceae</i> )	Гнетум ( <i>Gnetum</i> )	Г. гнемон ( <i>G. gnemon</i> )
Вельвічієві ( <i>Welwitschiales</i> )	Вельвічієві ( <i>Welwitschiaceae</i> )	Вельвічія ( <i>Welwitschia</i> )	В. дивовижна ( <i>W. mirabilis</i> )
<b>Клас V. Гінкговидні (<i>Ginkgopsida</i>)</b>			
Гінкгові ( <i>Ginkgoales</i> )	Гінкгові ( <i>Ginkgoaceae</i> )	Гінкго ( <i>Ginkgo</i> )	Г. дволопатевий ( <i>G. biloba</i> )
<b>Клас VI. Сосновидні (<i>Pinopsida</i>), Підклас Кордаїтиди (<i>Cordaitidae</i>)</b>			
Кордаїтові ( <i>Cordaitales</i> )	Кордаїтові ( <i>Cordaitaceae</i> )	Кордаїт ( <i>Cordaites</i> )	

<b>Клас VI. Сосновидні (<i>Pinopsida</i>), Підклас Хвойні, або Пініди (<i>Pinidae</i>)</b>			
Вольцієві ( <i>Voltziales</i> )	Вольцієві ( <i>Voltziaceae</i> )	Вольція ( <i>Voltzia</i> )	
Араукарієві ( <i>Araucariales</i> )	Араукарієві ( <i>Araucariaceae</i> )	Араукарія ( <i>Araucaria</i> )	А. висока ( <i>A. exelsa</i> ) А. чилійська ( <i>A. araucana</i> )
Соснові ( <i>Pinales</i> )	Соснові ( <i>Pinaceae</i> )	Сосна ( <i>Pinus</i> )	С. звичайна ( <i>P. sylvestris</i> )
			С. гірська або жереп ( <i>P. mugo</i> )
			С. кедрова європейська ( <i>P. cembra</i> )
			С. Веймутова або біла ( <i>P. strobus</i> )
		Модрина ( <i>Larix</i> )	М. європейська ( <i>L. decidua</i> )
			М. польська ( <i>L. polonica</i> )
Ялина або смерека ( <i>Picea</i> )	Я. звичайна ( <i>P. abies</i> )		
Кипарисові ( <i>Cupressales</i> )	Таксодієві ( <i>Taxodiaceae</i> )	Секвойядендрон ( <i>Sequoiadendron</i> )	Секвойядендрон велетенський або мамонтове дерево ( <i>S. giganteum</i> )
		Метасеквойя ( <i>Metasequoia</i> )	М. китайська ( <i>M. glyptostoboides</i> )
	Кипарисові ( <i>Cupressaceae</i> )	Кипарис ( <i>Cupressus</i> )	К. вічнозелений ( <i>C. sempervirens</i> )
		Яловець ( <i>Juniperus</i> )	Я. звичайний ( <i>J. communis</i> )
			Я. сибірський ( <i>J. sibirica</i> )
			Я. козацький ( <i>J. sabina</i> )
	Туя ( <i>Thuja</i> )	Т. західна ( <i>Th. occidentalis</i> )	
Подокарпові або Ногоплідникові ( <i>Podocarpaceae</i> )	Подокарпові ( <i>Podocarpaceae</i> )	Подокарп ( <i>Podocarpus</i> )	П. великолистковий ( <i>P. macrophyllus</i> )
Тисові ( <i>Taxales</i> )	Тисові ( <i>Taxaceae</i> )	Тис ( <i>Taxus</i> )	Тис ягідний або негній- дерево ( <i>T. baccata</i> )

### **11.1. КЛАС НАСІННІ ПАПОРОТІ або ЛІГІНОПТЕРИДОПСИДИ (*LYGINOPTERIDOPSIDA* або *PTERIDOSPERMAE*)**

Насінні папороті — винятково викопні палеозойські й частково мезозойські рослини, що жили з початку верхнього девону до кінця тріасу, а найбільшого видового різноманіття досягли в кам'яновугільному та пермському періодах. За сукупністю ознак їх вважають перехідною групою рослин між папоротеподібними та голонасінними, проте вони вже мали справжні насінні зачатки та розмножувались насінням. Разом з тим,

деякі систематики вважають, що папоротеподібні й насінні папороті виникли від далеких предків та еволюціонували паралельно.

### ***Характерні особливості відділу Насінні папороті.***

- Це були деревовидні, ліаноподібні та трав'яні рослини з простими або дихотомічно чи моноподіально розгалуженими стеблами та переважно спіральні розміщеними листками.

- Листки були досить великі, різної форми. У більш примітивних видів листки за будовою та зовнішнім виглядом були подібні до листків папоротеподібних – двічі- або тричі-перисті, іноді дихотомічно галузились. У більш високоорганізованих представників листки були цілісні.

- Стебла й корені містили камбіальне кільце і досить потужну вторинну деревину, що складалась з трахеїд. Провідна система була представлена протостелою або сифоностелою з добре розвинутою серцевиною. За рисами анатомічної будови стебла й коренів насінні папороті близькі до примітивних голонасінних, зокрема, саговників.

- На верхівках або з країв листків, іноді з боків жилок містились насінні зачатки. Вони могли бути поодинокими або численними, 3,5 – 7 мм завдовжки.

- У більшості насінних папоротей насінний зачаток був оточений особливим покривальцем – *купулою*, яка утворювалась із сегментів листка, що оточували насінний зачаток.

- Покриви насінних зачатків (*інтегументи*) у процесі еволюції виникли з кільчасто розміщених спорангіїв, які втратили фертильність (здатність до утворення спор) і зросли між собою, забезпечуючи центральному спороносному спорангію захист від пересихання та інших несприятливих чинників. Таким чином насінний зачаток – видозмінений у процесі еволюції синангій. У найбільш примітивних за будовою насінних зачатках виявлені ознаки синангіальної структури.

- *Нуцелус* – видозмінений мегаспорангій – у центральній частині містив велику мегаспору, яка всередині проростала жіночим гаметофітом з архегоніями. У багатьох насінних папоротей у верхній частині нуцелусу розміщувалась *пилкова камера*, в якій проростав пилкок.

- *Мікроспорангії* розміщувались з країв листка; вони могли бути поодинокими або зростались у мікросинангії.

- Мікроспори були різноманітними за будовою та розмірами. Повний розвиток чоловічого гаметофіту відбувався в пилковій камері насінного зачатку.

- Розмноження здійснювалось за допомогою насіння, у якого не виявлені зародки. Це, скоріш за все, пояснюється тим, що розвиток зародка відбувався після опадання насінних зачатків з материнської рослини на поверхню ґрунту, як це часто відбувається у сучасного виду гінкго дволопатевого.



На сьогодні описано кілька сотень видів, які об'єднують у чотири основні порядки, в межах яких виділяють близько десяти родин. Розглянемо один порядок.

### Порядок Лігіноптерисові (*Lyginopteridales*)

#### Родина Лігіноптерисові (*Lyginopteridaceae*)

Об'єднує насінні папороті з примітивними рисами організації. Це були рослини з довгими але тонкими (до 4 см у діаметрі) лазячими стеблами і великими, до 50 см завдовжки, двічі-, тричі-перистими листками. Головний черешок листків дихотомічно галузився, а кінцеві листочки були дрібно-лопатовими, клиноподібними. Молоді листки були равликоподібно скручені.

Типовим, добре вивченим, представником є рід **каліматотека** (*Calymmatotheca*).

*Анатомічна будова стебла* була досить складною. У центрі містилась добре розвинута серцевина, оточена кільцем колатеральних пучків, зовні до якого прилягала вторинна деревина, що складалась з трахеїд з облямованими порами.

Зовні від шару камбію містилась вторинна флоема з елементами первинної флоєми по периферії. Центральний циліндр оточували перицикл і потужна кора з добре розвинутими механічними елементами. На зрізі стебла добре помітні серцевинні промені, які, розширюючись у напрямку до кори, розбивали центральний циліндр на радіальні ділянки.

*Мікроспорофіли* теж були перистими й диференційованими на стерильну та спороносну частини. Стерильна частина містила перисторозсічені листкоподібні пластинки, а спороносні сегменти мали вигляд щитків і несли по 6 - 7 двогніздох мікроспорангіїв з нижнього боку.

*Мікроспори* були великих розмірів. Вони проростали у чоловічі гаметофіти, які склалися з великої кількості клітин, у пилковій камері насінного зачатку. Пилкові трубки не утворювались.

*Мегаспорофіли* з нижнього боку на ніжках або по краях листочків особливої форми несли насінні зачатки завдовжки близько 5,5 мм, дуже подібні до насінних зачатків саговникових.

*Насінний зачаток* зовні був оточений особливим покривом – лопатевою плюскою, але не зростався з нею. Нуцелус був майже повністю вкритий інтегументом, який зростався з нуцелусом всюди, за винятком верхівки, де утворювалось мікропіле. Нуцелус на верхівці мав конусоподібний виріст, навколо якого містилась *пилкова камера*.

У нуцелусі утворювалась одна велика *мегаспора*, яка проростала у жіночий гаметофіт (ендосперм) з архегоніями у верхній частині.

## 11.2. КЛАС САГОВНИКОВИДНІ (CYCADOPSIDA)

Саговниковидні виникли у пізньому карбоні, особливого поширення набули в мезозої; а найбільший їх розквіт припадає на юрський період. Впродовж мезозою саговники були великою, широко розповсюдженою групою, однією з панівних на Земній кулі. Проте вони відомі не тільки у викопному стані, але й у сучасній флорі – у тропіках і субтропіках Південно-Східної Азії, Африки, Америки та Австралії. На сьогодні збереглося близько 100 видів, що належать до десяти родів і однієї родини **Саговникові (Cycadaceae)** порядку **Саговникові (Cycadales)**.

### *Характерні особливості класу Саговниковидні:*

- Саговникові – деревоподібні рослини. *Стовбур* колоноподібний нерозгалужений або мало розгалужений до 6–8 м (іноді до 20 м) заввишки або короткий, бульбо- чи редькоподібний; частково або повністю заглиблений у ґрунт.

- *Коренева система* стрижнева, з довгим головним коренем і великою кількістю бічних коренів, у тканинах яких поселяються гриби, азотофіксуювальні бактерії, а пізніше й **анабена (Anabaena)** з відділу Синьо-зелені водорості (*Cyanophyta*). Кінці коренів, розростаючись, набувають коралоподібного вигляду.

- *Листки* великі, жорсткі, шкірясті, вічнозелені, у більшості видів двичі-, тричі-перисті, до 2–4 м завдовжки, у молодому віці равликоподібно скручені; зібрані у крону на верхівці стовбура.

- *Анатомічна будова* стовбура складна. У центрі міститься добре розвинута серцевина, клітини якої багаті на крохмаль. Деревина мало розвинута і складається з трахеїд. Центральний циліндр представлений евстелою з відкритими колатеральними пучками; рослини здатні до вторинного потовщення. Кора добре розвинута, товста. В серцевині та корі наявні слизові канали.

- Саговникові – дводомні рослини; чоловічі та жіночі спорофіли утворюються на різних особинах. У більшості саговникових спорофіли зібрані у жіночі та чоловічі стробіли. Будова й форма спорофілів, наявність стробілів, типи жилкування листків відзначаються різноманітністю і є таксономічними ознаками, за якими родину Саговникові поділяють на три підродини: **Саговникові** або **Цикадові**, **Замієві** та **Стангерієві**. Ці підродини деякі систематики розглядають як окремі родини.

- Саговникові відзначаються низкою *архаїчних ознак, що зближують їх з насінними папоротями:*

- наявність великих багатоджгутикових сперматозоїдів;
- розвиток клітин - гаусторій при проростанні пилкового зерна;
- наявність пилкової камери в насінному зачатку;

- дозрівання великих насінних зачатків ще до запилення;
- розвиток зародка після опадання насіння;
- проростання насіння без періоду спокою тощо.

Підродина **Саговникові** або **Цикадові** (*Cycadoideae*) включає один рід – **саговник** (*Cycas*), що налічує 15 видів, поширених у тропіках і субтропіках Африки, Азії, Австралії та Полінезії.

Для представників роду характерною є відсутність мегастробілів. *Мегаспорофіли* вільні, розвиваються на верхівці стовбура. На вигляд вони подібні до звичайних перистих вегетативних листків, але значно дрібніші, без хлорофілу, жовтуватого кольору. В нижній частині, з боків, мегаспорофіли несуть від двох до восьми *насінних зачатків*. Сегменти листків мають по одній жилці.

*Мікроспорофіли* зібрані у *мікростробіли* або чоловічі шишки, які розміщуються на верхівці стовбура. Мікростробіл складається з осі та мікроспорофілів, з нижнього боку яких утворюються численні *мікросоруси*, кожен з яких складається з 2 - 4 *мікроспорангіїв*.

Одним із типових представників роду є **саговник звичайний** (*Cycas revoluta*), який природно зростає у Південно-Східній Азії. Його іноді культивують в оранжереях і відкритому ґрунті на Чорноморському узбережжі Криму. Це деревце з невисоким (до 2 – 4 м заввишки), досить товстим (до 1 м у діаметрі) колоноподібним стовбуром, який закінчується на верхівці кроною шкірястих перистих листків до 1 – 2 м завдовжки.

На верхівці стовбура жіночих рослин, чергуючись з вегетативними листками, розвиваються мегаспорофіли жовтуватого кольору; вони менші за розміром від вегетативних листків і несуть з боків у нижній частині по кілька насінних зачатків завдовжки до 5 – 6 см.

Зовнішній покрив насінного зачатку утворені товстим інтегументом, який складається з трьох шарів: зовнішнього – соковитого, середнього – кам'янистого і внутрішнього – соковитого. Інтегумент щільно зростається з нуцелусом, а на верхівці він витягнутий у трубочку, утворюючи мікропіле (пилковхід). Під мікропілем у нуцелусі міститься невелика порожнина з цукристою рідиною – пилкова камера.

У результаті редукційного поділу материнської клітини спор у нуцелусі утворюється мегаспора. Вона проростає в жіночий гаметофіт (первинний ендосперм), який складається з великої кількості тонкостінних клітин. У верхній частині ендосперму утворюються 2 архегонії. Архегоній містить з велику яйцеклітину, черевну та 2 шийкові каналцеві клітини.

Жіночий гаметофіт розвивається всередині мегаспорангії, проте має деякі риси, що зближують його із заростком папоротей. Зокрема, клітини ендосперму містять лейкопласти, які після штучного його видалення з насінного зачатка зеленіють, перетворюючись на хлоропласти.

*Мікроспорофіли* розміщені на верхівці стовбурів чоловічих особин і зібрані в компактні *мікростробіли* або чоловічі шишки до 50 – 70 см завдовжки. Кожний мікроспорофіл має вигляд невеликої, трикутної в обрисі пластинки, на якій з нижнього боку розміщені численні соруси, кожен з яких складається з 2 - 4 мікроспорангіїв. Мікроспорангії прикріплюються товстою ніжкою і вдягнені оболонкою, яка складається з клітин з нерівномірно потовщеними стінками. Спорангій відкривається повздовжньою щілиною.

*Мікроспори (пилкові зерна)* дрібні, численні, еліпсоїдні, з двома оболонками: зовнішньою товстостінною — екзиною і внутрішньою тонкостінною — інтиною. Повітряні мішки у пилку відсутні. В середині мікроспори міститься щільна цитоплазма та ядро.

Проростання пилкового зерна розпочинається ще всередині мікроспорангію. У результаті першого поділу утворюються дві клітини, одна з яких – *проталіальна*. Це рудимент стерильної частини чоловічого гаметофіту. Друга клітина поділяється ще раз, у результаті чого утворюються дві клітини – *антеридіальна* і *вегетативна*. У 3-клітинному стані пилки висівається з пилкового гнізда і розповсюджується вітром.

Подальший розвиток чоловічого гаметофіту відбувається при потраплянні пилкового зерна на верхівку насінного зачатку. Пилкове зерно через мікропіле потрапляє в пилкову камеру нуцелусу. Тут воно набрякає і починає проростати. Вегетативна клітина при цьому витягується в довгу трубку – *гаусторію*, яка проростає у тканину нуцелусу в горизонтальному напрямку. За допомогою гаусторії чоловічий гаметофіт отримує з нуцелусу поживні речовини, необхідні для подальшого розвитку.

Антеридіальна клітина ділиться на двоє, утворюючи *генеративну (сперматогенну)* клітину і *клітину-ніжку* (залишок антеридію). Генеративна клітина, поділяючись у свою чергу, дає початок двом великим сперматозоїдам із численними спірально розташованими джгутиками. Розміри сперматозоїдів значно перевищують мікроспору. Поступово наростаючи, чоловічий гаметофіт на передньому кінці утворює пилкову трубку, яка проростає в тканину ендосперму. При цьому стінки клітини-ніжки і проталіальної клітини лізують (розпливаються), а їхні ядра розміщуються разом зі сперматозоїдами у спільній плазмі.

Пізніше верхівка пилкової трубки руйнується, а її вміст вивільняється. Звільнені сперматозоїди деякий час активно плавають, після чого один з них прямує до архегонію і зливається з яйцеклітиною. Другий сперматозоїд гине.

- Таким чином, чоловічий гаметофіт (проросле пилкове зерно) саговникових складається з проталіальної, генеративної й вегетативної клітин та клітини-ніжки, яка є залишком антеридію.

Зигота поділяється, утворюючи велику кількість клітин, які розташовуються в нижній частині архегонію. Нижні клітини дають початок зародку насінини, а верхні витягуються в підвісок, функція якого

полягає у просуванні зародка у все нові шари ендосперму, за рахунок якого й відбувається розвиток зародка. Насінний зачаток розростається, зовнішній шар його інтегументу стає соковитим і забарвлюється у червоний колір. Середній шар перетворюється у щільну кам'янисту оболонку, а внутрішній шар поступово руйнується, використовуючись клітинами ендосперму.

У такому вигляді насінний зачаток відокремлюється від материнської рослини і опадає на поверхню ґрунту. Дозрівання зародка і формування насінини відбувається вже після опадання насінного зачатку.

Зрілий зародок насінини має зародковий корінець, зародкове стебельце, представлене підсім'ядольним коліном, 2 сім'ядолі та зародкову брунечку. Зародок оточений ендоспермом, який пізніше використовується проростком. При проростанні насінини сім'ядолі зародка залишаються всередині насінини і слугують для всмоктування поживних речовин.

Підродина **Замієві** (*Zamioideae*) характеризується наявністю кількох паралельних жилок на сегментах листків. Мегаспорофіли зібрані у стробіли, які в окремих родів досягають досить великих розмірів, до 1 м завдовжки. Мегаспорофіли дрібні, мають форму щитків з ніжками, якими прикріплюються до осі стробілу. З боків щитка вниз звисають два насінних зачатки, мікропіле яких також спрямовані донизу.

Мікростробіли, як правило, довші, але тонші від мегастробілів; складаються з осі та мікроспорофілів з групами мікроспорангіїв.

До складу цієї підродини входять вісім родів і понад 80 видів, більшість з яких поширені в тропіках і субтропіках Північної, Центральної та Південної Америки.

Найбільшим за обсягом є рід *Zamia*, який налічує близько 35 видів; решта родів мають від 6 до 15 видів.

Рослини роду замія невисокі, з підземним або напівпідземним ріпчастим, бульбоподібним або веретеноподібним стеблом і верхівковою кроною з нечисленних перистих листків до 60 см завдовжки. Листки розгортаються послідовно, один за одним. Мегаспорофіли щиткоподібні, на ніжках, розміщуються на осі стробілу вертикальними рядами, що робить мегастробіли замій зовні подібними до стробілів хвощів. На кожному щитку міститься по 2 насінних зачатки, що звисають вниз.

**Замія широколиста** (*Z. latifolia*) поширена в Мексиці. Це невелика рослина з ріпчастим напівпідземним стеблом і перистими листками. Найдрібнішим представником замієвих є **замія карликова** (*Z. rugmaea*), що є ендеміком Куби. Вид зрідка трапляється на затінених схилах. Стебло повністю підземне, товщиною 2 – 3 см і завдовжки до 20 – 25 см. Листки перисті, 6 – 50 см завдовжки. Найменшими, у порівнянні з іншими саговниками, є також стробіли – довжина мікростробілів не перевищує 2 см, а мегастробілів – 5 см. Насіння теж найдрібніше серед саговникових – до 5 – 7 мм завдовжки.

Підродина **Стангерієві** (*Stangerioideae*) представлена одним родом **стангерія** (*Stangeria*) з одним видом — **с. шерстиста** (*S. eriopus*). Це ендемік прибережної зони Південно-Східної Африки, де трапляється в степах (вельдах) та під пологом лісу. Стангерія має вигляд багаторічної трав'яної рослини. Морквоподібний корінь переходить у підземний ріпчастий каудекс діаметром до 10 см. Над поверхнею ґрунту видно лише 1 - 2 перисті листки, які разом з черешками досягають довжини 2 м. Сегменти листків довгі та широкі (до 6 см), розміщені супротивно.

У зв'язку з різноманітністю екологічних умов зростання, стангерія відзначається поліморфністю. Для лісових рослин характерні великі листки з широкими тонкими сегментами, а у рослин, що зростають у вельдах, сегменти листків дрібні, щільні, і вся рослина вдвічі менша.

Характерною особливістю, яка вирізняє стангерію з-поміж інших саговників, є наявність на сегментах листків частих паралельних жилок, що відходять від головної жилки. Мегаспорофіли, як і в замієвих, зібрані в шишки.

### ***11.3. КЛАС БЕНЕТИТОВИДНІ (BENNETTITOPSIDA)***

Бенетитовидні — повністю вимерла група мезозойських рослин, що існували з тріасу до крейди. Максимального розвитку вони досягли в юрський період і на початку крейди. На той час це була велика група рослин (до 30 – 40 тис. видів), поширених майже по всій Земній кулі. В середині крейдового періоду кількість бенетитових різко скоротилась, і до кінця крейди вони повністю вимерли.

За своїм зовнішнім виглядом та будовою вегетативних органів бенетитові були дуже подібними до вимерлих і сучасних саговникових, а подекуди й до насінних папоротей.

*Характерні особливості класу Бенетитовидні.*

- *Стебла* більшості бенетитових були простими або слабо розгалуженими; у одних представників (рід *Cycadeoidea*) – приземистими, товстими, бульбоподібними, в інших (рід *Williamsonia*) – високими і тонкими. У роду *Williamsoniella* тонкі стебла дихазіально галузились, що є дуже рідкісним явищем серед голонасінних.

- За *анатомічною будовою стебла* бенетитові теж були подібні до саговників і насінних папоротей. У центрі стебла була добре розвинута серцевина, часто зі смоляними каналами, оточена порівняно вузьким кільцем провідних тканин і товстою корою. Внутрішня частина деревини була представлена кільцем пучків первинної ксилеми, її оточувало майже суцільне кільце вторинної ксилеми, яка складалася переважно з драбинчастих трахеїд. Деревину пронизували вузькі серцевинні промені. Між ксилемою і флоемою містилось камбіальне кільце. Провідна система належала до типу *евстели*.

- *Листки* бенетитових теж були схожі з листками саговників. Вони були перистими, рідше простими, шкірястими, жорсткими, ксероморфної структури. Проте за будовою епідерми листків і, особливо, за будовою продихового апарату, між саговниковими і бенетитовими є суттєві відмінності.

- Стробіли більшості бенетитових двостатеві, рідше роздільностатеві, переважно пазушні. У роздільностатевих видів мегаспорофіли були зібрані у мегастробіл з м'якою м'ясистою віссю конічної або булавоподібної форми. Мегаспорофіли були редукованими і мали вигляд коротких ніжок, на яких містились насінні зачатки, оточені зі всіх боків міжнасінними лусочками. Верхівки насінних зачатків були витягнуті у більш-менш довгі мікропілярні трубки. Від основи стробілу відростали спіральні розміщені покривні листочки, часто густо опушені. Вони, як і міжнасінні луски, виконували захисну функцію, аналогічну до чашолистків квіткових рослин.

- *Мікроспорофіли* були здебільшого перистої будови. На їх сегментах у два ряди розміщувалися мікроспорангії, які утворювали синангії у вигляді камер, які відкривалась щілиною на нижньому кінці. У кожній камері утворювалась велика кількість мікроспор без повітряних мішків. У деяких представників, наприклад у роду *Williamsoniella*, мікроспорофіли цілісні, листкоподібні.

- *Двостатеві стробіли* теж були зовні вкриті густо опушеними покривними лусочками. У центральній частині стробілу закладалися мегаспорофіли та неплідні міжнасінні луски, часто з розширеними у вигляді щитка верхівками; їх оточували мікроспорофіли складної будови.

- *Стробіли* більшості бенетитових були *ентомофільними*, тобто пилок переносився комахами.

- В одному стробілі утворювалося до кількох сотень дрібних *насінин*, розміром як рисове зерно. У більшості бенетитових, на відміну від саговникових та насінних папоротей, насіння повністю дозрівало на материнській рослині. На момент відокремлення насінини *зародок* в ній був *повністю розвинутий*. Він заповнював майже всю насінину. Характерною особливістю зародка була наявність двох великих м'ясистих сім'ядолей, в яких відкладався запас поживних речовин. Така будова насінини не властива іншим голонасінним, але характерна деяким дводольним покритонасінним.

Бенетитові поділяють на дві групи, які розглядаються як дві родини: Вільямсонієві та Бенетитові.

#### Родина **Вільямсонієві** (*Williamsoniaceae*)

Досить різноманітна за будовою вегетативних та репродуктивних органів група рослин, які були широко розповсюджені на території майже всіх континентів, особливо в областях з жарким кліматом, але існували також в помірно теплих зонах.

Найбільшим за кількістю видів був рід (*Williamsonia*), що отримав назву на честь відомих англійських дослідників – батька й сина Вільямсонів, які внесли значний вклад у вивчення бенетитових. Рід вільямсонія був широко розповсюджений на Земній кулі в період від тріасу до ранньої крейди та представлений багатьма видами.

Рід об'єднує деревовидні рослини з нерозгалуженими колоноподібними, досить високими стовбурами і складно-перистими листками. Стробіли вільямсоній були одностатевими. Мегастробіли були досить великими – до 8 см у діаметрі, мали типову для бенетитових будову. Мікростробіли мали вигляд великої чаші заввишки до 7–8 см, краї якої надрізані на численні клиновидні сегменти. На внутрішньому боці цих сегментів містились короткі вирости зі синангіями, що склалися з двох рядів зрослих мікроспорангіїв. У базальній частині мікростробілу виявлені секреторні утвори, що, мабуть, виконували функцію нектарників і служили для приваблення комах.

Першою з вивчених видів роду була вільямсонія гігантська (*W. gigas*). Це була деревоподібна рослина з нерозгалуженим прямим стовбуром до 2 м заввишки і кроною великих перистих листків на верхівці. На стовбурі залишались рубці від опалих листків. На верхівці стовбура, між листками, формувались мікро- та мегастробіли.

Рід *Williamsoniella* був представлений чагарниковими рослинами з рясно розгалуженими майже від самої основи стеблами. Найкраще вивченим видом роду є **вільямсоніела увінчана** (*W. coronata*). На її тонких, дихотомічно розгалужених гілках спіралью розміщувались цілісні лінійні листки завдовжки близько 10 см. Стробіли були двостатевими, дрібними, до 2 см у діаметрі, сиділи на довгих ніжках. На тонкій конусоподібній осі стробілу утворювалося понад 300 дрібних насінних зачатків і близько 1200 міжнасінних лусочок. Стерильна верхівка стробілу мала вигляд корони, з чим і пов'язана видова назва. Від основи стробілу відростало кільце з 12–14 незрослих мікроспорофілів. Вони були м'ясистими, за формою подібними до дольки мандарину. В центрі мікроспорофілу містились 2 (рідше 3) пари виростів із синангіями. Зовні стробіл був захищений кількома рядами покривних листків, густо вкритих волосками. Під час запилення покривні листки розкривались, а пізніше опадали. Вільямсоніели, скоріш за все, були ентомофільними рослинами.

#### Родина Бенетитові (*Bennettitaceae*)

Це була більш монолітна, у порівнянні з вільямсоновими, група рослин, ареал яких охоплював лише області з жарким посушливим кліматом.

Бенетитові мали товсті короткі нерозгалужені бульбоподібні стовбури заввишки до 1 м, з кроною великих перистих листків, які були спіралью закручені у молодому віці.



Стробіли були двостатевими, дрібними; утворювались на бічних поверхнях стовбура і були захищені основами черешків відмерлих листків. На одній рослині закладалось до 600 стробілів. Оскільки серед величезної кількості скам'янілих решток стовбурів зі стробілами (понад тисячу), не виявлено жодного стробілу з відкритими покривними листками, то скоріш за все бенетитові були samozапильними рослинами. Але вони могли запилюватись також комахами (скоріш за все жуками), які часто пошкоджували покриви стробілів.

Найбільшим та широко розповсюдженим родом бенетитових була цикадеоідея (*Cycadeoidea*). Скам'янілі стовбури цикадеоідей часто знаходять в Північній Америці, Західній Європі, Монголії, Індії, Японії. Один з таких добре збережених скам'янілих стовбурів був виявлений в Італії у стародавньому етрусському некрополі, куди вид був перенесений етрусками понад 4 тис. років тому в якості надмогильного пам'ятника. Археологи виявили його під час розкопок у другій половині XIX сторіччя і передали ботанікам, які й дали назву цьому виду – **цикадеоідея етрусків** (*Cycadeoidea etrusca*).

(!) Після відкриття бенетитових їх стробіл почали розглядати як прототип квітки покритонасінних. Особливо ці погляди були розвинуті англійськими палеоботаніками Арбером і Паркіном, що запропонували *стробілярну гіпотезу походження квітки*.

Автори гіпотези приймали за найбільш архаїчну квітку магнолієвих, у зв'язку з тим, що двостатева шишка бенетитових зовні дуже подібна до квітки магнолії. Проте у примітивних квіток покритонасінних тичинки розміщені спіральсно, а у бенетитових кільчасто. Крім того, насінина бенетитових побудована значно складніше, ніж насінина примітивних покритонасінних. Ці та інші ознаки дають підставу вважати, що бенетитові не були безпосередніми предками покритонасінних. Скоріш за все, обидві групи рослин походять від примітивних форм насінних папоротей.

#### **11.4. КЛАС ГНЕТОВИДНІ або ОБОЛОНКОНАСІННІ (*GNETOPSIDA* або *CHLAMYDOSPERMATOPSIDA*)**

Клас об'єднує близько 70 сучасних видів; викопні представники невідомі, лише пилок ефедри знайдений у третинних відкладах Євразії. Проте клас, без сумніву, дуже давній. У межах класу виділяють три порядки – Ефедрові, Гнетові й Вельвічієві, кожен з яких включає по одній родині та одному роду, а до вельвічієвих належить лише один сучасний вид. Ареали цих трьох порядків дуже віддалені один від одного. Зокрема, ефедрові поширені переважно в північній півкулі, гнетові – в тропіках південної півкулі, а вельвічієві трапляються тільки в деяких пустелях Африки. Не викликає сумніву, що в минулому представники класу мали значно більше поширення і були більш численними, ніж тепер.

Між порядками класу гнетовидні існує велика кількість суттєвих відмінностей, але вони мають *ряд важливих спільних ознак*:

- дихазіальне галуження зібрань стробілів;
- наявність схожого з оцвітиною покриву з лусочок навколо стробілів;
- наявність у мікростробілах редукованих насінних зачатків, які найкраще збереглися у вельвічії; таким чином, стробіли гнетовидних імовірно утворились від двостатевих стробілів;
- утворення інтегументом насінного зачатка довгої мікропілярної трубки;
- наявність у вторинній деревині стебла справжніх судин та відсутність смоляних ходів;
- наявність у зародку насінини двох сім'ядоль.

Вказані ознаки сильно відрізняють гнетовидні від інших голонасінних і в деякій мірі зближують їх з покритонасінними. Деякі систематики вважають їх проміжною ланкою між голонасінними та покритонасінними.

• Питання щодо походження гнетовидних залишається дискусійним. А. Л. Тахтаджян, проаналізувавши будову стробілів гнетовидних, прийшов до висновку, що їхніми попередниками були бенетитові або спільні з бенетитовими, більш примітивні предки (двостатеві стробіли, які були попередниками стробілів гнетовидних, були характерними лише для бенетитових). Зближує ці два класи також будова насінних зачатків, двосім'ядольність зародків, наявність мікропілярної трубки тощо. Разом з тим, відсутність палеонтологічних даних не дозволяє достовірно встановити походження гнетовидних.

### ***Порядок Ефедрові (Ephedrales)***

До порядку відносять одну родину **Ефедрові (*Ephedraceae*)** з одним родом **ефедра (*Ephedra*)**, що об'єднує близько 40 видів, поширених у посушливих областях північної півкулі, головним чином у Середземномор'ї, Азії, Західній частині Північної Америки. Окремі види ростуть у Південній Америці. Це ксерофільні та напівксерофільні рослини пустель, напівпустель, степів, рідколісся, піщаних та кам'янистих місцезростань.

У флорі України наявні два види.

#### ***Характерні особливості родини Ефедрові:***

- Ефедрові — невисокі, звичайно дуже галузисті кущі, напівкущі, рідше деревоподібні рослини заввишки до 6 – 8 м з членистими ребристими пагонами, які нагадують хвощі. Молоді ребристі стебла зелені і виконують функцію фотосинтезу. Листки редуковані, дрібні, лускоподібні, супротивні або в кільцях по 3 – 4, рано опадають.

- *Стробіли* різностатеві; рослини зазвичай дводомні. У деяких видів виявлені атавістичні двостатеві стробіли.

- *Зібрання мікростробілів* сидять супротивно або кільчасто по 3 - 4 у пазухах звичайних листків на вузлах дрібних зелених гілок і часто дихазіально галузяться. Кожне таке зібрання складається з осі, яка несе по 2 – 8 пар супротивних лускоподібних покривних листків. Одна - дві нижні пари стерильні, а в пазухах верхніх покривних листків розміщено по одному мікростробілу дуже простої будови. Весь *мікростробіл* складається з покриву і двох зрослих мікроспорофілів, які видозмінились у *колонку* з 2 – 8 мікросинангіями на верхівці. *Покрив* утворений двома тонкими супротивними листками, що зрослись своїми основами. *Мікросинангії* переважно мають по 2, рідше 3 – 4 гнізда, які відкриваються овальними щілинами.

- *Зібрання мегастробілів* у кількості 2 - 4 теж сидять у пазухах листків, на вузлах дрібних зелених гілочок. У кожному зібранні на короткій осі міститься кілька пар стерильних лускоподібних листків і один, рідше два-три дуже редукованих мегастробіли, що сидять у пазухах покривних лусок. Кожен мегастробіл складається з одного насінного зачатка з витягнутим у мікропілярну трубку інтегументом, оточеного товстим м'ясистим покривом, що має форму мішечка.

- *Проростання мікроспори* відбувається у кілька стадій і має свої особливості:

- 1) у результаті першого поділу утворюються *перша проталіальна і антеридіальна клітини*;

- 2) *ядро антеридіальної клітини* ділиться, в результаті чого утворюється *ядро другої проталіальної клітини*, проте сама клітина не відокремлюється, оскільки не утворюється клітинна перетинка; тобто два ядра (проталіальної та антеридіальної клітин) містяться в одній спільній цитоплазмі;

- 3) у результаті поділу *ядра антеридіальної клітини* утворюються два ядра – *генеративної та вегетативної (сифоногенної) клітин* (клітинні перетинки знову не утворюються);

- 4) *ядро генеративної клітини* ділиться, утворюючи *ядро клітини-ніжки* і *ядро сперматогенної клітини*;

- 5) *ядро сперматогенної клітини* ділиться, утворюючи *два спермії*.

- У нуцелусі насінного зачатка *ядро мегаспори* багаторазово ділиться, пізніше утворюються клітинні перетинки, і в результаті формується масивний жіночий гаметофіт із двома архегоніями.

- *Перенесення пилку на насінні зачатки* здійснюється вітром, а іноді й комахами. Пилкове зерно через мікропілярну трубку потрапляє в лійкоподібну пилкову камеру, де воно проростає з утворенням пилкової трубки.

- Після запліднення з насінного зачатка розвивається насінина, що має здебільшого вигляд соковитої ягоди, оскільки чотири верхні

лускоподібні покривні листки стають м'ясистими і набувають червоного або оранжевого забарвлення, слугуючи для приваблення птахів. У деяких пустельних видів ефедри, насіння яких розповсюджується вітром, зовнішній покрив, розростаючись, стає сухим.

У степовій зоні Європи та Азії росте **ефедра двоколоскова** (*E. distachya*) — низький (до 5 – 15 см заввишки), сильно розгалужений чагарничок з тонкоробристими зеленувато-жовтими пагонами. Насіння ефедри їстівне, має вигляд яскравочервоної ягоди. Їх охоче поїдають птахи.

В Україні ефедра двоколоскова росте на кам'янистих місцях, пісках, степових схилах на півдні лісостепу, в степу та в Криму. У тріщинах скель та на кам'янистих осипах прибережних гірських схилів південного берегу Криму трапляється **ефедра деревна** (*E. arborea*) – невеликий чагарник заввишки близько 50 см, з сірувато-зеленими прямими стеблами.

Молоді пагони багатьох видів ефедри містять алкалоїд ефедрин, який застосовується в медицині як серцевий і протиастматичний засіб.

### ***Порядок Вельвічієві (Welwitschiales)***

У сучасній флорі Земної кулі відомий єдиний вид порядку – **вельвічія дивовижна** (*Welwitschia mirabilis*), що належить до роду **вельвічія** (*Welwitschia*) з родини **Вельвічієві** (*Welwitschiaceae*). Вид зберігся лише в прибережних безплідних кам'янистих пустелях Південно-Західної тропічної Африки, головним чином, у пустелі Наміб. Характерними місцезростаннями є кам'янисті рівнини або сухі русла тимчасових водотоків, з порівняно неглибоким рівнем ґрунтових вод.

### ***Характерні особливості родини Вельвічієві:***

- Вельвічія відзначається чітко вираженими ксероморфними рисами будови. Це деревоподібна рослина з коротким, товстим (до 1 м у діаметрі), схожим на пень, майже повністю заглибленим у землю стовбуром. Висота надземної його частини не перевищує 50 см. Донизу стовбур конусоподібно звужується, а вгорі він більш-менш сідлоподібно-дволопатекий. Від країв кожної лопаті відростає по одному гігантському стрічкоподібному листку. Ріст цих двох супротивних шкірястих листків триває впродовж всього життя рослини (до 2 тис. років, а можливо й більше). Листки необмежено довго нарастають своїми основами зі швидкістю 8 – 15 см за рік і досягають довжини 2 – 3 м і більше; вони розірвані на стрічки і на кінцях поступово відмирають. Коренева система стрижнева, з головним коренем завдовжки до 3 м.

- За особливостями морфологічної та анатомічної будови вегетативне тіло вельвічії є “дорослим проростком”, тобто видозміненою ранньою стадією розвитку деревоподібної рослини. Надсім'ядольна частина вельвічії недорозвинута, а більша частина бульбоподібного

стовбура морфологічно відповідає гіпокотиллю з двома першими листками.

- Стовбур вкритий потужним шаром перидерми завтовшки 2 см. Розміщення провідних пучків у стовбурі неправильне. На поперечному розрізі стовбура видно концентричні кільця приросту, але вони не є річними кільцями. Кожне з них має свою ксилему й флоему, тобто провідна система полікамбіальна. Вторинна деревина складається з трахеїд і справжніх судин. Ситоподібні елементи флоєми містять ядра навіть у дорослому стані. Листки різко вираженої ксероморфної будови з дуже великою кількістю продихів з обох боків листка, подібних за будовою до продихів бенетитових. Їхня функція полягає у поглинанні вологи, яка конденсується на листках. Це пристосування дозволяє вельвічії вижити у практично безводній пустелі, де майже єдиним джерелом вологи є густий туман, що спричинюється близькістю океану.

- Вельвічія — дводомна рослина. Мікро- та мегастробіли закладаються на різних рослинах у складних зібраннях, що дихазіально галузяться, безпосередньо над основами листків (у листових пазухах). Кожна гілка цих зібрань нагадує шишку з навхрест розміщених покривних лусок, у пазухах яких є по одному мікро- або мегастробілу.

- *Мікροстробіл* складається з двох пар супротивно розміщених покривних листків, шести мікроспорофілів, що зростаються основами в трубку, та рудиментарного насінного зачатка в центрі. На верхівці мікроспорофіли несуть по одному тригнізному синангію. Наявність рудиментарного насінного зачатка є важливим свідченням того, що предками вельвічієвих були рослини з двостатевими стробілами. У мікроспорангіях розвиваються численні мікроспори еліпсоїдної форми з однією борозною і дрібними повздовжніми складками на поверхні.

- Зібрання мегастробілів значно більші за розмірами ніж зібрання мікροстробілів. Кожна окрема гілка такого зібрання подібна до шишки. Вона складається з розміщених навхрест супротивних пар покривних лусок, спочатку зелених, а пізніше яскраво-червоних. *Мегастробіл* складається з однієї пари покривних листків, які оточують насінний зачаток з витягнутим у довгу трубку інтегументом. Покривні листки більші ніж у мікροстробілах, вони пізніше утворюють крилоподібні вирости насінини, за допомогою яких насіння розповсюджується вітром.

- При проростанні мікроспори в результаті поділу ядра утворюються ядра *проталіальної* та *антеридіальної клітин*, не розділених клітинною перетинкою. Антеридіальне ядро ділиться, утворюючи *генеративне ядро* і *ядро сифоногенної клітини*. У такому триядерному стані пилок переноситься вітром на насінний зачаток. Коли пилова трубка досягає нуцелуса, генеративне ядро ділиться, утворюючи два ядра *спермій*, які знаходяться в спільній цитоплазмі. Одне з цих ядер більше і розміщується попереду. Друге ядро часто руйнується. До цього часу зникає також ядро сифоногенної клітини.

- У нуцелусі внаслідок поділу мегаспори утворюється багатоядерний жіночий гаметофіт без архегоніїв та клітинних перегородок. Вільні ядра рівномірно розташовані по всій плазмі гаметофіту. Далі жіночий гаметофіт диференціюється на верхню *фертильну* та нижню *стерильну частину*. Згодом в обох частинах гаметофіту з'являються клітинні перетинки, які оточують по кілька ядер – у верхній частині – по 2 - 3, а в нижній, стерильній – по 10 - 12 і більше ядер. Ядра в кожній клітині зливаються в одне велике ядро. Клітини мікропілярної частини нуцелусу за рахунок збільшення розмірів вакуолей витягуються в проталіальні трубки і ростуть вгору, проникають через оболонку мегаспори і вростають у стінку мегаспорангію. У проталіальних трубках міститься багато ядер. Деякі систематики вважають проталіальні трубки багатоядерними яйцеклітинами. Як правило, у процесі росту проталіальна трубка перетинається з пилковою; у місці їх дотику клітинні оболонки трубок руйнуються, одне з ядер проталіальної трубки переходить у цитоплазму пилкової трубки і зливається з одним із спермійів. Цей процес відрізняє вельвічію від інших насінних рослин. Зигота з пилкової трубки переходить в проталіальну, а потім – у тканину жіночого гаметофіту.

- Зародок насінини має 2 сім'ядолі, гіпокотиль (підсім'ядольне коліно), довгий зародковий корінець і ніжку (гаусторію), якою висмоктує вміст ендосперму під час проростання насінини. Стигла насінини із сухим покривом поширюється вітром. Проросток зберігає сім'ядолі ще 2 – 3 роки, після чого вони опадають. У пазусі кожної сім'ядолі закладається по одній бруньці. Вони ростуть у ширину, доки не перетнуться, утворивши суцільний покрив. Під ним схована верхівка стебла, що зупиняється в рості.

Будова дорослої рослини вельвічії, наявність у мікростробілі рудементарного насінного зачатку, незвичайний шлях розвитку мегаспори, особливий процес запліднення та розвитку проростка, а також інші риси організації, дійсно роблять її “найдивовижнішою в світі рослиною”, “парадоксом пустелі Наміб”.

### ***Порядок Гнетові (Gnetales)***

Порядок включає одну родину **Гнетові (*Gnetaceae*)** з одним родом **гнетум (*Gnetum*)**, що об'єднує близько 30 видів, поширених в тропіках Азії та Малайзії, а також Південної Америки та Західної Африки. У західній та східній півкулях немає жодного спільного виду гнетумів.

#### ***Характерні особливості родини Гнетові:***

- Гнетові — здебільшого деревоподібні ліани вологотропічних лісів, рідше кущі; два види представлені деревними рослинами з прямим стовбуром, зокрема **гнетум гнемон (*G. gnemon*)**.

- Стебла членисті і часто здуті у вузлах. Листки здебільшого цілісні, великі, з широкою пластинкою, шкірясті, з перисто-сітчастим жилкуванням, зовні схожі на листки багатьох тропічних дводольних рослин. Листкорозміщення супротивне; листки сидять на коротких черешках.

- Провідна система стебла – евстела з добре розвинутими пучками, широкими серцевинними променями, товстою корою. У гнетових наявний камбій і вторинне потовщення осьових органів. Протоксилема складається з трахеїд зі спіральними потовщеннями; вторинна ксилема – з трахеїд і більш широких (у 4 - 5 разів) *судин* з простою перфорацією. *Судини гнетових* дуже подібні до судин еволюційно розвинутих покритонасінних але мають інше походження. У флоемі деяких видів утворюються клітини, аналогічні до клітин-супутників покринасінних, але виникають вони іншим шляхом.

- Гнетуми – дводомні рослини. Зібрання стробілів прості у вигляді колосків, або біля їх основи виникають вторинні бічні гілочки, які, в свою чергу, теж можуть галузитись. Тонка вісь кожного колоска несе супротивно розміщені покривні луски, що попарно чашоподібно зрослись. У пазухах покривних лусок розвиваються стробіли та численні волоски.

- *Зібрання мікростробілів* має вигляд колосків з короткими міжвузлями, що не галузяться або зрідка мають біля основи бічні гілочки. У пазухах покривних лусок кільчасто, в кілька рядів розміщується велика кількість мікростробілів. Кожен *мікростробіл* має один цілісний мікроспорофіл з двома бічними мікроспорангіями на верхівці та трубчастий покрив із двох зрослих покривних листків. Пилкові зерна кулясті, з дрібношипуватою поверхнею; переносяться комахами на краплину рідини, що виділяється мікропілярною трубкою.

- *Зібрання мегастробілів* теж мають вигляд колосків, але з довшими міжвузлями. У пазухах покривних лусок містяться однорядні кільця з 3 - 8 мегастробілів. Кожен мегастробіл складається з одного насінного зачатку, інтегумент якого витягується в мікропілярну трубку, та двох покривів, що утворились у результаті зростання двох пар покривних листків. Зовнішній покрив стробілу стає пізніше соковитим, яскраво забарвленим, а внутрішній — твердим, кам'янистим. Інтегумент насінного зачатку в зрілій насініні перетворюється в тонку плівчасту внутрішню оболонку.

- При проростанні *мікроспори* її вміст поділяється на маленьку *проталіальну клітину* і велику *антеридіальну*. Ядро останньої ділиться на два ядра: ядро *сифоногенної клітини* і ядро *генеративної клітини*. Під час розвитку пилкової трубки ядро генеративної клітини ділиться, утворюючи два неоднакові спермії, менший з яких, імовірно, дегенерує.

- Проростання мегаспори розпочинається з послідовного ряду вільних ядерних поділів. Пізніше в нижній частині жіночого гаметофіту

утворюються клітинні перетинки, а в мікропілярній частині вільноядерний стан зберігається до моменту запліднення. У складі жіночого гаметофіту гнетових архегонії відсутні. Після зіткнення пилкової трубки з жіночим гаметофітом 1 - 3 ядра у верхній частині ендосперму відособлюються від інших ядер, навколо них формується шар цитоплазми, і вони перетворюються на яйцеклітини. Кінцева частина пилкової трубки руйнується, обидва спермії, а також ядро сифоногенної клітини виливаються в плазму жіночого заростка. Один зі сперміїв запліднює яйцеклітину, після чого верхня частина жіночого гаметофіту теж набуває клітинної будови.

- Із зиготи формується зародок насінини, який має сильно розвинуту ніжку (гаусторію), довгий гіпокотиль (підсім'ядольне коліно), зародкову брунечку і 2 сім'ядолі. Насінина більшості видів зовні вкрита м'ясистою оболонкою, яка розвивається з покривних листків. Насіння окремих видів гнетума їстівне, розповсюджується птахами.

У деяких тропічних країнах види гнетумів знайшли різноманітне застосування. Зокрема, **гнетум гнемон**, **гнетум широколистий** (*G. latifolium*) та деякі інші види дуже ціняться в Південно-Східній Азії через свою кору, з якої виробляють міцне волокно. Листки, стробіли і насінні зачатки деяких видів гнетумів використовують в їжу, і з цією метою їх культивують у Південно-Східній Азії.

### **11.5. КЛАС ГІНКГОВИДНІ (GINKGOPSIDA)**

Походження класу датується пізнім палеозоєм, коли він разом з класом Пінопсиди відокремився від насінних папоротей. Мезозойська ера, особливо юрський період, відзначалися розквітом гінкговидних, які були поширені, переважно, у Північній півкулі і представлені, щонайменше, 17 родами. Вимирання класу розпочалося з крейдового періоду. До наших днів зберігся єдиний вид – **гінкго дволопатевий** (*Ginkgo biloba*). У природному стані вид трапляється в гірських районах Східного Китаю (у горах Дянь Му-Шань), де він разом з хвойними та широколистяними видами дерев утворює ліси. Проте гінкго з давніх часів введений в культуру (щонайменше XI сторіччя). На початку XVIII сторіччя гінкго був вивезений в Європу, де культивувався в ботанічних садах та парках. В Україні дерева ростуть у багатьох містах.

Рід **гінкго** (*Ginkgo*) належить до родини **Гінкгові** (*Ginkgoaceae*) та порядку **Гінкгові** (*Gingales*).

#### **Характерні ознаки будови, розмноження та життєвого циклу гінкго дволопатевого**

- Гінкго – високе листопадне дерево до 30 – 40 м заввишки, з пірамідальною, а в старшому віці розлогою кроною і гладенькою темно-сірою корою. Діаметр стовбура може досягати 3 – 4 м. Пагони двох типів



– видовжені та короткі. На видовжених пагонах листки розміщені розсіяно, а на кінцях укорочених пагонів зібрані пучками по 3 - 5. Листки гінґо з довгими черешками, віялоподібною пластинкою і численними дихотомічно розгалуженими жилками. Листкова пластинка у листків укорочених пагонів більш-менш цілісна, а у листків видовжених пагонів – дволопатева.

- *Анатомічна будова стебла* гінґо дуже подібна до хвойних. Центральну частину займає слабкорозвинута серцевина, оточена потужним кільцем вторинної деревини, утвореної трахеїдами з округлими облямованими порами на радіальних стінках. Деревина, що становить основну масу стебла, складається з добре виражених річних кілець і пронизана серцевинними променями. Далі, до периферії, розміщені камбій, флоема і кора. *Провідна система* представлена евстелою. Видовжені та вкорочені пагони дуже різняться за анатомічною будовою. У видовжених пагонів деревина твердіша, серцевина й кора мало розвинуті, в укорочених – навпаки.

- *Анатомічна будова кореня* дуже схожа на будову стебла. У різних частинах стебла, кореня і в листках гінґо є, як і в хвойних, численні секреторні клітини і смоляні канали та порожнини, але вони лізигенні, тобто утворені внаслідок розчинення маси клітин.

- Гінґо – дводомна рослина. *Чоловічі стробіли* мають вигляд звислих сережок. Вони складаються з осі, на якій розміщені мікроспорофіли. Кожний *мікроспорофіл* складається з розширеної нитки, яка з нижнього боку несе 2 (іноді 3 - 7) мікроспорангії, виповнені мікроспорами без повітряних мішків. Мікроспорофіли іноді називають тичинками. *Мікроспори* (пилки) у гінґо еліптичної форми, укриті двома оболонками, з яких внутрішня (інтина) тонша, а зовнішня (екзина) товстіша.

- *Проростання спор* починається, як і в саговників, усередині мікроспорангію. При цьому спочатку від'єднується маленька *проталіальна клітина*, яка незабаром руйнується. Потім відчленовується *друга проталіальна клітина*. Після цього ядро мікроспори ділиться ще раз, у результаті чого утворюються дві клітини – велика *антеридіальна* і *вегетативна (гаусторіальна)*, що гомологічна сифоногенній клітині. В такому триклітинному стані пилкові зерна після розкривання спорангію висипаються назовні і переносяться вітром на насінні зачатки, де відбувається подальший розвиток чоловічого гаметофіту.

- *Мегастробіли* теж виникають на верхівках укорочених пагонів у пазухах зелених листків. Мегастробіл має вигляд дихотомічно розгалуженої гілочки з насінними зачатками на верхівках відгалужень. Кожен насінний зачаток оточений біля основи кільцевим валиком (комірцем), який є редукованим мегаспорофілом. *Будова насінного зачатка* така ж, як і в саговника. Він оточений товстим інтегументом, з мікропіле на верхівці. Центральну частину насінного зачатка займає

нуцелус з пилковою камерою на верхівці, яка утворюється в результаті руйнування верхніх клітин нуцелусу. Дещо нижче в нуцелусі виникає материнська клітина мегаспор, яка в результаті редукційного поділу дає чотири гаплоїдні клітини. Три верхні з них незабаром гинуть, а нижня перетворюється на *мегаспору* і починає ділитись. При цьому спочатку утворюється велика кількість ядер (до 8 тисяч), а пізніше з'являються клітинні перетинки, в результаті чого утворюється багатоклітинний масивний *жіночий гаметофіт (первинний ендосперм)*. У верхній частині ендосперму зазвичай утворюється два архегонії. *Архегоній* має яйцеклітину, черевну каналцеву клітину і клітини шийки.

- *Пилок* крізь мікропіле потрапляє в пилкову камеру і починає розвиватися. *Гаусторіальна клітина* росте і утворює коротку *гаусторію*, яка своїми тонкими відростками занурюється в нуцелус. Функція гаусторії полягає у забезпеченні чоловічого гаметофіту поживними речовинами. *Антеридіальна клітина* ділиться на дві клітини: *клітинуніжку* і *сперматогенну клітину*, яка сильно збільшується в розмірах і, в свою чергу, ділиться, утворюючи два великі *багатоджгутикові сперматозоїди*. *Гаусторія (пилкова трубка)* розростається і її нижній кінець спрямовується до архегоніїв. У цей час проталіальна клітина і клітина-ніжка лізують, і у цитоплазмі гаустрії залишаються ядра цих клітин, а також два сперматозоїди. Кінець пилкової трубки руйнується, і її вміст потрапляє в заглибину на верхівці ендосперму. Тут сперматозоїди деякий час вільно плавають, після чого один з них прямує до архегонію і запліднює яйцеклітину.

- *Зигота* починає ділитись, утворюючи велику кількість ядер, що розміщуються у спільній плазмі. Потім між ядрами формуються перетинки і розвивається багатоклітинна тканина *зародка*. З нижніх клітин цієї тканини виникають корінець, стебельце і сім'ядолі зародка, а верхні клітини, витягуючись, утворюють підвісок.

- Насінний зачаток перетворюється на *насінину*. Ще до запліднення інтегумент насінного зачатка диференціюється на три шари: зовнішній – м'ясистий, середній – твердий і внутрішній – тонкий. Таким чином, насінна оболонка складається з трьох шарів. Зовнішня частина стає соковитою, під нею розміщена тверда кам'яниста оболонка, а внутрішній шар має вигляд тонкої плівки. Всередині насінини міститься досить великий зародок із двома сім'ядолями, оточений масивним ендоспермом, клітини якого виповнені крохмалем. Насіння гінкго їстівне, але зовнішній м'ясистий шар оболонки містить олію та ароматичні речовини і часто має неприємний запах згірклої олії.

Гінкго викликає до себе великий науковий інтерес як релікт мезозойської ери. Цей вид і подібні до нього форми жили у верхньому тріасі, максимуму свого розвитку досягли в юрі. Ще впродовж третинного періоду гінкго був поширений майже по всій північній півкулі, проте з

настанням льодовикового періоду ареал його почав помітно скорочуватись.

Для гінкго дволопатевого властивий *ряд архаїчних ознак* (деякі з них характерні й для саговникових):

- дихотомічне жилкування листків;
- наявність багатоджгутикових сперматозоїдів і пилкової камери у складі насінного зачатка;
- розвиток гаусторії при проростанні пилкового зерна;
- розвиток зародка, а часом і запліднення, після опадання з дерева насінних зачатків;
- проростання насіння без періоду спокою тощо.

Вирощування гінкго у культурі відоме з прадавніх часів, зокрема у Китаї. Тут, як і в інших країнах Східної Азії, його часто висаджували біля храмів як священне дерево. У країнах Західної Європи гінкго, як декоративну та реліктову рослину, розводять в ботанічних садах і парках з початку XVIII ст.

Гінкго добре розмножується насінням та живцями; рослини стійкі до промислового забруднення повітря, до грибкових та вірусних захворювань, рідко вражаються комахами. Гінкго належить до довговічних дерев. У Китаї, Японії, Кореї відомо багато дерев, вік яких перевищує тисячу років.

Насіння гінкго здавна використовувалось у китайській медицині. Тепер насіння та біологічно активні речовини листя входять до складу медичних препаратів, що стимулюють кровообіг і мозкову діяльність: меплоплат, танакан тощо. У країнах Східної Азії насіння гінкго здавна вживали в їжу у вареному та смаженому вигляді.

## ***11.6. КЛАС СОСНОПОДІБНІ або ХВОЙНІ (PINOPSIDA)***

Це найбільш численна група серед сучасних голонасінних, геологічна історія яких сягає верхнього девону. Клас поділяють на два підкласи, з яких один повністю вимерлий (Кордаїтиди) і один сучасний (Хвойні).

### ***11.6.1. ПІДКЛАС КОРДАЇТИДИ (CORDAITIDAE)***

Це повністю вимерла група голонасінних, що існували переважно в палеозої, а до початку тріасового періоду повністю вимерли. Максимального розквіту вони досягли в карбоні - пермі, утворюючи густі ліси, подібні до сучасних хвойних, як в північній, так і в південній півкулях. Залишки кордаїтових сформували потужні пласти кам'яного вугілля.

### ***Характерні особливості підкласу Кордаїтиди.***

- Кордаїтиди були стрункими високими деревами до 20 – 30 м заввишки і до 1 м завтовшки в поперечнику. Стовбури на верхівці галузились, утворюючи густу крону з гілок, на яких спіралью розміщувались прості цілокраї шкірясті листки з майже паралельним, нечітко дихотомічним жилкуванням. Продихи містилися з нижнього боку листків. У деяких видів листки були лінійними, стрічкоподібними або лінійно-ланцетними, завдовжки до 0,5 – 1 м при ширині 10 – 20 см; у інших видів були листки дрібними – до 1 – 4 см завдовжки. Після опадання листків на пагонах залишався помітний рубець із подушечкою під ним.

- *Анатомічна будова.* У центрі *стовбура* містилась добре розвинута серцевина, розділена по вертикалі поперечними тріщинами. Серцевина була оточена тонким шаром первинної деревини та потужним циліндром вторинної деревини, яка складала основну масу стовбура. Далі до периферії розміщувалися камбій, флоема й товста кора. Первинна деревина (ксилема) складалася зі спіральних, кільчастих і драбинчастих трахеїд, вторинна — із трахеїд з облямованими порами. Однак між первинною і вторинною деревиною не було різкої межі. Річні кільця в кордаїтів майже не виявлені. Провідна система – *евстела*. За анатомічною будовою стовбурів кордаїти споріднені, з одного боку, до саговників, а з іншого – до араукарієвих. *Листки* мали потовщену епідерму й досить товстий шар гіподерми, що свідчить про їх добре виражену ксероморфну структуру.

- Кордаїти були *різноспоровими* рослинами: одно- або дводомними. Мікро- та мегаспорофіли були зібрані в окремі стробіли (шишки), а останні — у сережки або нещільні зібрання, завдовжки до 30 см, що розміщувалися на гілках між листками.

- *Мікροстробіли* були зібрані в тісні сережкоподібні зібрання. На осі шишки спіралью розміщувалися стерильні лусочки й мікроспорофіли з 1 - 6 мікроспорангіями на верхівці.

- *Мікроспори* розміром до 0,5 мм у діаметрі мали один повітряний мішок, що оточував всю мікроспору. У пророслих мікроспорах знаходять велику кількість клітин, імовірно проталіальних. Таким чином, чоловічий гаметофіт був менш редукованим ніж сучасні голонасінні.

- *Мегастробіли* зовні були подібні до чоловічих шишок, але мали складнішу будову. На осі жіночої шишки спіралью розміщувалися лускоподібні листки і впереміжку з ними короткі гілочки. Біля основи кожної гілочки містилися 1 - 2 листки, а на верхівці – один насінний зачаток.

- *Насінний зачаток* зовні мав товстий покрив з пилковходом угорі. Під мікропіле, на верхівці нуцелусу містилася пилкова камера, в яку потрапляли мікроспори. В середині нуцелусу розміщувався ендосперм з архегоніями у верхній частині. Запліднення, мабуть, здійснювалося

рухливими сперматозоїдами, хоча вони не виявлені, так як і пилкова трубка. Не виявлений також і зародок насінини. Можливо розвиток зародка відбувався вже після опадання насінного зачатку. Таким чином, насінний зачаток був побудований за типом саговників і гінкго. Насінні зачатки й насіння мали білатерально-симетричну будову, тобто були сплюсненими і з країв крилатими. У давніших форм насіння мало широкі крила, у пізніших — вузькі. Воно було схожим на насіння насінних папоротей.

У підкласі виділяють порядок **Кордаїтові** (*Cordaitales*) з родиною **Кордаїтові** (*Cordaitaceae*). Найбільш вивченими є роди **кордаїт** (*Cordaites*) і **кордаїтантус** (*Cordaianthus*) – високі стрункі дерева.

Щодо походження та філогенетичних зв'язків кордаїтових єдиної думки немає. Кордаїти вважаються можливими предками сучасних хвойних або, скоріш, мають з ними спільне походження. Деякі систематики вважають, що кардаїтові дали початок також і гінкговим.

#### 11.6.2. ПІДКЛАС ХВОЙНІ, АБО ПІНІДИ (*PINIDAE*)

Хвойні – найчисленніша та найбільш поширена група серед сучасних голонасінних. Вона об'єднує майже 600 видів, що входять до складу 55 родів і 7 родин.

Хвойні відіграють дуже важливу роль у рослинному покриві Земної кулі: майже 95 % лісів землі складаються або лише з хвойних, або за їх участі. У північній півкулі на величезних просторах ростуть хвойні ліси, що складаються з різних видів **сосни** (*Pinus*), **ялиці** (*Abies*), **смереки** (*Picea*), **модрини** (*Larix*) тощо; досить часто такі ліси є монодомінантними угрупованнями одного виду. У помірних широтах південної півкулі, особливо в гірських районах, значні площі займають ліси з **араукарій** (*Araucaria*), **агатисів** (*Agathis*), **подокарпів** (*Podocarpus*), **дакридіумів** (*Dacrydium*) та ін.

У викопному стані хвойні відомі з верхнього карбону (близько 370 млн. р. тому). Починаючи з тріасового періоду, вони почали відігравати важливу роль у рослинному покриві північної півкулі, а найбільшої різноманітності досягли в юрському періоді. У мезозої утворились два центри поширення хвойних: у південній півкулі – **араукарієві** (*Araucariaceae*) й **подокарпові** (*Podocarpaceae*), у північній – **соснові** (*Pinaceae*), **таксодієві** (*Taxodiaceae*), **тисові** (*Taxaceae*) та **кипарисові** (*Cupressaceae*).

Впродовж третинного періоду хвойні були представлені майже всіма сучасними родами і дуже поширені як у південній, так і в північній півкулях, заходячи значно далі на північ, ніж тепер. В Антарктиці хвойні були ще на початку четвертинного періоду. Проте різка зміна клімату в четвертинному періоді призвела до помітного скорочення ареалів багатьох із них. Значна частина хвойних загинула впродовж льодовикової епохи, особливо в Європі. Разом з тим, у Північній Америці та Східній

Азії збереглося значно більше родів і видів хвойних, оскільки там немає широтних гірських хребтів, і шляхи до відступу на південь були відкритими.

На сьогодні роди **сосна** (*Pinus*), **ялина** або **смерека** (*Picea*), **модрина** (*Larix*), **ялиця** (*Abies*), **яловець** (*Juniperus*), **тис** (*Taxus*) найчисленніші серед хвойних за кількістю видів, а також мають дуже широкі географічні ареали. Для родів **псевдотсуга** (*Pseudotsuga*), **тсуга** (*Tsuga*), **кипарисовик** (*Chamaecyparis*), **туя** (*Thuja*), **кедр** (*Cedrus*) характерні значно вужчі ареали. А найменшими за площею географічними ареалами відзначаються ендемічні, як правило реліктові, роди: **секвойядендрон** (*Sequoiadendron*), **метасеквойя** (*Metasequoia*), **сціадопітис** (*Sciadopitys*), **криптомерія** (*Cryptomeria*), **тайванія** (*Taiwania*), **кунінгамія** (*Cunningamia*), **туйовик** (*Thujopsis*), **річковий кедр** (*Libocedrus*) тощо. Більшість ендемічних і реліктових родів та видів хвойних зосереджені по периметру Тихого океану, в районах, які зазнали найменших кліматичних змін з кінця мезозою, коли хвойні були панівною групою.

*Практичне значення* сучасних хвойних дуже велике. Вони дають цінну деревину, що має широке й різноманітне застосування. Деревина хвойних — цінна сировина для хімічної промисловості. З неї добувають скипидар, метиловий та етиловий спирти, оцтову кислоту, дубильні речовини, камфору, ацетон і багато інших продуктів, що йдуть на виготовлення різних предметів господарського, культурного й побутового призначення. Більшість хвойних є також високодекоративними рослинами, що використовуються в парковому будівництві, для озеленення населених пунктів.

Серед хвойних є велетенські дерева, наприклад **секвойя вічнозелена** (*Sequoia sempervirens*), **секвойядендрон гігантський** або **мамонтове дерево** (*Sequoiadendron giganteum*), висота яких нерідко перевищує 100 – 110 метрів, а діаметр стовбура становить 10 – 16 м. Деякі особини цих видів, зокрема мамонтового дерева, досягають віку понад 3 тис. років, а рекордсменом серед довгожителів є північноамериканський вид – **сосна довговічна** (*Pinus longaeva*). Зокрема, виявлено особину віком приблизно 4,9 тис. років.

До найменших представників підкласу хвойних належить вид **дакридій крихколистий** (*Dacrydium laxifolium*) з родини **Подокарпові** (*Podocarpaceae*). Це карликові рослини зі сланкими тонкими стеблами, що утворюють суцільні зарості у високогір'ї Нової Зеландії.

### *Характерні ознаки підкласу Хвойні*

- Усі сучасні хвойні – дерева, рідше кущі; трав'яні форми відсутні. Серед хвойних відомі велетенські дерева заввишки понад 100 м і карликові форми, представлені сланкими чагарниками. Відомий один вид, що належить до паразитів – **паразитаксус обпалений** (*Parasitaxus ustus*) з Нової Каледонії.

- *Галуження* більшості хвойних *моноподіальне* і, як виняток, *симподіальне*. *Крона* молодих дерев має здебільшого правильну пірамідальну форму і тільки в старшому віці в деяких родів стає розлогою. У деяких родів гілки розташовані стиснутими спіралями, близькими до кілець, причому щороку утворюється, як правило, одне кільце; це дає змогу легко визначити вік дерева.

- У деяких родів хвойних (сосна, модрина, кедр тощо), крім *видовжених пагонів*, що мають необмежений ріст, є ще *вкорочені пагони* з обмеженим ростом.

- У хвойних, що ростуть у регіонах з помірно холодним і холодним кліматом, брунька захищена щільно розміщеними покривними лусками, вкритими шаром смоли або густим опушенням. У дерев південних широт брунькові луски не розвиваються.

- *Анатомічна будова стебла*. Хвойні мають здатність до вторинного потовщення. У центрі стовбура розміщена слабо розвинута серцевина; у старих стовбурах вона ледь помітна. Серцевину оточує масивний циліндр деревини, складеної на 90 – 95 % з трахеїд, які мають спіральні потовщення та облямовані пори. Справжні судини відсутні. Деревина пронизана численними серцевинними променями. У багатьох хвойних у деревині містяться смоляні канали з ефірними оліями, смолами й бальзамами. Паренхімних клітин дуже мало. У більшості видів добре виражені річні кільця, утворені шаром весняної ксилеми з ширших тонкостінних трахеїд і осінньої – з вузьких і товстостінних. *Кора* відносно тонка, гладенька або вкрита зверху лускуватою кіркою і глибоко тріщинувата. *Провідна система* — евстела.

- *Коренева система* переважно стрижнева, у деяких видів, наприклад сосни, головний корінь недорозвинутий і замінюється бічними. На бічних, сильно розгалужених корінцях часто розвивається ендотрофна або ектотрофна мікориза. *Кореневі волоски* займають дуже вузьку зону на верхівках корінців. Анатомічна будова кореня схожа на будову стебла.

- *Листки* переважно дрібні, майже завжди цілісні. Лише у деяких **модрин** (*Larix*) на верхівках листків є виїмка – залишок давньої дихотомії. У деяких **араукарій** (*Araucaria*) та **подокарпів** (*Podocarpus*) листки досить великі: у **подокарпа найбільшого** (*Podocarpus maximus*) вони можуть досягати 35 см завдовжки і 9 см завширшки. У багатьох хвойних є два типи листків – зелені фотосинтетичні та бурі лускоподібні. Звичайно листки сидячі, рідше короткочерешкові, лінійні, голчасті, лускуваті і дуже рідко еліптичні або ланцетні. *Листкорозміщення* спіральне, супротивне (перехреснопарне) або кільчасте.

- За винятком кількох листопадних або гілкопадних родів – **модрина** (*Larix*), **таксодіум** (*Taxodium*), **метасеквойя** (*Metasequoia*), *листки* більшості хвойних чітко ксероморфного типу: вічнозелені, цупкі, шкірясті. Зовні листки вкриті товстостінною епідермою і більш-менш товстим шаром кутикули. Під епідермою міститься добре розвинута

гіподерма з товстостінних клітин. Продихи глибоко занурені у мезофіл. Мезофіл листка зазвичай слабо диференційований на губчасту і стовпчасту паренхіму.

- *Стробіли (шишки)* одностатеві, розвиваються, переважно, на одній особині, тобто більшість хвойних – однодомні рослини. У багатьох видів хвойних стробіли утворюють зібрання.

- *Мікростробіли (чоловічі шишки)* виникають на пагонах у пазухах лусок. Вони складаються із вкороченої осі, на якій густо, переважно спіралью, розташовані сильно редуковані мікроспорофіли. Кількість та форма мікроспорофілів дуже різноманітні, але можна виділити два основні типи будови – дорзовентральний, у вигляді дрібних плескуватих лусочок (сосна) і радіально-симетричний у вигляді стовпчика чи щитка (тис).

- На кожному мікроспорофілі, здебільшого з нижнього боку, розвивається 2 - 7 або й більше (до 15) *мікроспорангіїв*, які розкриваються поздовжньою щілиною. Стінка мікроспорангії складається з одного або кількох шарів клітин. У мікроспорангії утворюється *спорогенна тканина*, оточена *тапетумом*, клітини якого живлять материнські клітини мікроспор і самі мікроспори. Кожна материнська клітина в результаті редукційного поділу дає початок чотирьом мікроспорам. *Мікроспор* утворюється дуже багато; вони надзвичайно легкі і можуть легко переноситися вітром. У деяких груп цьому сприяє також наявність у них повітряних мішків.

- *Мікроспора (пилкове зерно)* зовні вкрита двома оболонками. Внутрішня оболонка (*інтина*) переважно тонка та еластична, а зовнішня (*екзина*) – товста з більш-менш складним орнаментом. У багатьох видів хвойних мікроспори мають з боків два або більше міхурців, наповнених повітрям. Їхня функція – сприяння перенесення пилку вітром.

- *Мегастробіли (жіночі шишки)* хвойних здебільшого мають вісь, до якої радіально прикріплені луски двох типів: покривні і плідні або насінні (*мегаспорофіли*). На *мегаспорофілах*, що містяться в пазухах покривних лусок, з верхнього боку, біля основи, розміщені насінні зачатки – видозмінені групи *мегаспорангіїв*. Покривні луски згодом стають дерев'янистими (у соснових, араукарієвих, таксодієвих і деяких кипарисових), м'ясистими (в ялівців і деяких подокарпових) або шкірястими (в туї, річкового кедра). У тису жіноча шишка складається з одного насінного зачатку, який міститься на кінці пагона.

- *Насінний зачаток* хвойних складається з багатоклітинного нуцелусу, вкритого покривом (інтегументом). У нижній частині інтегумент зростається з нуцелусом, а на верхівці утворює пилковхід (мікропіле). *Пилкові камери відсутні*.

- У результаті редукційного поділу *материнської клітини мегаспор (мегаспороциту)* у нуцелусі виникають чотири клітини з гаплоїдним набором хромосом. Три з них гинуть, а одна – збільшується в



розмірах і перетворюється на *мегаспору*, з якої розвивається багатоклітинний *жіночий гаметофіт* або *первинний ендосперм*. У всіх хвойних проростання жіночого гаметофіту розпочинається з вільного поділу ядер, а клітинні перетинки утворюються пізніше. У верхній частині ендосперму з периферійних клітин розвиваються два чи кілька архегоніїв. Кожен архегоній має досить велику каналцеву клітину, що рано зникає, і 2 - 12, зрідка більше, клітин шийки. Канальцеві клітини шийки відсутні. У черевці архегонію утворюється велика *яйцеклітина*.

- *Мікроспора* одноядерна, при проростанні утворює *чоловічий гаметофіт*. Повністю сформований чоловічий гаметофіт – це проросле пилокве зерно. У більшості хвойних розвиток чоловічого гаметофіту розпочинається ще всередині мікроспорангію. На противагу цьому, у більшості тисових та кипарисових мікроспори переносяться в одноядерному стані і їх розвиток розпочинається вже на насінних зачатках.

- У соснових у пилковому зерні внаслідок дворазового мітотичного поділу протопласту утворюються дві *проталіальні клітини* і одна *антеридіальна*. *Проталіальні клітини* у більшості хвойних незабаром відмирають, але у араукарієвих та у більшості подокарпових вони не відмирають, а кількаразово діляться, в результаті чого утворюється від 8 (у подокарпа індійського) до 40 (в араукарієвих) клітин. У тисових, таксодієвих, кипарисових проталіальні клітини не розвиваються взагалі. *Антеридіальна клітина* (а якщо проталіальні клітини не утворюються, то весь протопласт мікроспори) ділиться на маленьку *генеративну* і більшу *сифоногенну* клітини. Під час проростання пилкового зерна із сифоногенної клітини утворюється пилоква трубка. Вона вростає в тканину нуцелусу й ендосперму і переносить нерухомі чоловічі гамети до архегонію, після чого кінець трубки руйнується.

- Генеративна клітина поділяється на стерильну *клітину-ніжку* і *сперматогенну клітину*, яка дає початок двом *сперміям* у пилковій трубці безпосередньо перед процесом запліднення. Функція клітини-ніжки полягає у сприянні звільненню сперміїв із пилкової трубки. Клітина-ніжка набрякає і розривається, сприяючи, таким чином, також розриву трубки. Спермії позбавлені джгутиків, але здатні до слабких амебоїдних рухів.

- **Запліднення.** У більшості хвойних процес запліднення відбувається незабаром після запилення, проте у видів сосни (*Pinus*) між запиленням і заплідненням проходить 12 – 14 місяців. Запліднення розпочинається з утворення пилкової трубки, яка активно проростає крізь тканину нуцелусу до архегонію, а далі – між шийковими клітинами архегонію, і досягає яйцеклітини. Тут кінець трубки розривається, і спермії вивільняються. Один із сперміїв (звичайно більший) входить у яйцеклітину, після чого дуже повільно відбувається злиття двох ядер.

- **Розвиток зародка та насінини.** Із зиготи розвивається *первинний зародок (proembryo)*. У результаті інтенсивних мітотичних

поділів диплоїдного ядра утворюється група вільних ядер, які розміщуються в нижній частині зиготи. Пізніше формуються клітинні перетинки і утворюється група клітин. Деякі клітини видовжуються, утворюючи довгий підвісок. Після цього розпочинається розвиток власне зародка. Підвісок, розростаючись, втягує зародок у тканину первинного ендосперму насінного зачатка і слугує гаусторіальним органом для живлення зародка. Тут зародок остаточно формується. Сформований зародок, крім підвіска, має первинний корінець, стебельце і 2 - 18 сім'ядоль. Підвісок може мати різну довжину та форму. Сім'ядолі довгі, вузькі, відзначаються поліморфністю. Часто виникає кілька зародків. Це явище називається поліембріонією і є досить поширеним у хвойних.

Насінний зачаток у процесі розвитку й формування зародка перетворюється на *насінину*. Розміри та форма насіння хвойних сильно різняться. Оболонка насіння буває різною: дерев'янистою, шкірястою або перетинчастою з крилоподібним придатком або двома-трьома перетинчастими крильцями чи без них. У деяких хвойних (тис, торея) насінина оточена м'ясистим яскраво забарвленим принасіником (*арилусом*). Іноді м'ясистою стає насінна луска або верхівка пагона, що несе насінний зачаток. Усе це є пристосуванням для кращого розповсюдження насіння хвойних вітром чи птахами.

### 11.6.3. СИСТЕМАТИКА ПІДКЛАСУ ХВОЙНІ (*PINIDAE*)

До підкласу відносять 2 повністю вимерлі і 5 сучасних порядків.

#### *Порядок Вольцієві (Voltziales)*

Найдавніші хвойні, найпримітивніші представники яких мали багато спільних ознак з кордаїтовими. Геологічна історія вольцієвих розпочалася з пізнього карбону і завершилася у ранній крейді.

За своєю будовою вольцієві були близькими до кордаїтових, особливо за типом провідної системи, будовою пилку тощо. Вони мали ряд спільних рис також із сучасними араукарієвими. Це були дерева без смоляних ходів, з почерговими, часто диморфними листками, що відрзнялись формою на головній та бічних осях пагона. Вони могли бути суцільними голчастими й вилчастими, іноді з розширеною основою. Жилкування було представлене однією простою жилкою, у вилчастих листків – роздвоєною.

*Мікростробіли* розвивалися на верхівках бічних гілочок. Вони склалися з осі та спіральних розміщених на ній плескуватих дорзовентральних мікроспорофілів. З нижнього боку мікроспорофілів містилось по два мікроспорангії. Пилкові зерна, як у кордаїтових, несли по одному суцільному повітряному мішку.

*Мегастробіли* у більш примітивних представників (родина **Вальхієві - *Walchiaceae***) мали архаїчну будову, подібну до кордаїтових, у більш високоорганізованих (родина **Вольцієві - *Voltziaceae***)

мегаспорофіли були плескуватими, подібними до насінних лусочок сучасних хвойних.

Вольцієві, як вважають, дали початок хвойним, зокрема араукарієвим та сосновим.

### ***Порядок Подозамітові (Podozamitales)***

Представники порядку з'явилися у пізньому тріасі та існували до кінця крейди. Це були деревні рослини з почерговими великими, овальними, ланцетними або лінійно-ланцетними листками. Верхівки листків інколи були роздвоєними, а жилкування листкових пластинок – вилчастим.

*Мегастробіли* були утворені нездерев'янілими листкоподібними покривними лусками і невеликими вільними, роздвоєними, три- або чотири-роздільними насінними лусками. Біля основи насінних лусок містились 2 - 4 насінні зачатки.

У порядку виділяють одну родину **Подозамітові (Podozamitaceae)**.

Порядок подозамітові, імовірно, взяв початок від тріасових вольцієвих, і представляв бічну гілку еволюції хвойних.

### ***Порядок Араукарієві (Araucariales)***

Араукарієві є давньою групою серед сучасних хвойних (імовірно, відомі з тріасу) і мають ряд архаїчних ознак. Зокрема, за анатомічною будовою деревини вони дещо подібні до палеозойських кордаїтів, хоча мають також ряд ознак вищої організації.

*Анатомічна будова.* У стовбурі товщиною близько 20 см наявна добре виражена серцевина діаметром близько 2 см. Її оточує деревина зі слабо вираженими річними кільцями. Вторинна деревина складається з довгих (до 10 – 12 см) трахеїд.

Характерною особливістю деревини араукарієвих є *араукароїдна поровість* – каймісті пори на стінках трахеїд розміщені скупчено, а іноді й зливаються. За допомогою цієї діагностичної ознаки деревину араукарієвих можна легко відрізнити від інших сучасних хвойних. Деревинна паренхіма слабо розвинута або відсутня, проте наявні одно- чи дворядні серцевинні промені, що складаються лише з паренхімних клітин. Смоляні ходи у деревині та серцевині відсутні, але наявні у корі.

Це дводомні, рідше однодомні деревні рослини з високо піднятими парасолькоподібними кронами. *Листки* переважно почергові, досить великі, плескуваті, широколанцетні, яйцеподібні, а іноді майже округлі чи шилоподібні. *Жилкування* зазвичай дихотомічне або паралельне. Шилоподібні листки мають одну жилку.

*Мегастробіли (жіночі шишки)* звичайно округлі, досить великі, до 30 см завдовжки. Шишка складається з великої кількості лусок, що утворилися у результаті повного або майже повного зростання насінних і покривних лусок. Кожна луска несе один насінний зачаток. Зародок насінини має 2 (рідше 4) сім'ядолі. Насіння їстівне.

*Мікростробіли (чоловічі шишки)* теж великі – до 25 см завдовжки, складаються з численних мікроспорофілів, розміщених спіралью. Мікроспорофіли з нижнього боку несуть 5 - 20 незрослих мікроспорангіїв. Пилкові зерна без повітряних міхурців.

Для *чоловічого гаметофіту* характерна наявність великої кількості (13 - 40) проталіальних клітин.

Порядок містить одну родину **Араукарієві (*Araucariaceae*)**, яка об'єднує два роди і близько 40 видів, поширених майже винятково в південній півкулі. У зв'язку з цим, араукарієві часто називають південними хвойними. Тільки окремі види перейшли у північну півкулю і досягають Філіпін.

Рід **Араукарія (*Araucaria*)** отримав свою назву від найменування провінції Арауко в південній частині Чилі. Рід має розірваний ареал. Він налічує близько 20 видів, поширених у Південній Америці, Австралії та на прилеглих до неї островах.

Араукарії – могутні дерева до 50 – 75 м заввишки, з діаметром стовбура біля основи до 2,5 м, переважно дводомні. У деяких видів, наприклад араукарії чилійської (*A. araucana*), жіночі особини (30 – 60 м заввишки) значно вищі за чоловічі (15 – 20 м заввишки). Зрілого віку араукарії досягають не раніше 300 років, доживаючи іноді й до 2 тис. років.

У молодих дерев гілки розміщені на стовбурі рівномірно, майже від самої основи. Пізніше у більшості видів формуються сплюснені парасолькоподібні крони з майже правильним кільчастим галузженням. Поверхня гілок і стовбурів молодих дерев вкрита, як панцирем, виступаючими основами відпалих листків. У дорослих дерев кора товста, смолиста, борозенчаста. Характерною особливістю зрілих дерев араукарії є наявність поперечних кільцевих потовщень на стовбурі, які залишилися від кільчасто розміщених гілок.

*Листки* розміщені густою спіраллю; плескуваті, шилоподібні, яйцеподібні або лінійно-ланцетні, часто кілюваті, шкірясті, великі – до 4 – 10 см завдовжки. У гетерофільних видів, наприклад **араукарії різнолистої (*A. heterophylla*)** листки молодих особин голчасті, завдовжки 1 - 2 см, а у дорослих – лускоподібні, дрібні, завдовжки 3 - 5 мм.

*Мікростробіли* більшості видів великі (найбільші з усіх хвойних), 20 – 25 см завдовжки і 4 - 5 см у діаметрі, циліндричної форми. Вони розміщені у пазухах пагонів або по одному на верхівках пагонів.

*Шишки (мегастробіли)* кулясті або еліпсоїдні, у діаметрі 7 - 20 см або й більші. У більшості видів насінні луски по всій довжині зростаються з покривними. Насіння повністю занурене у луски і після дозрівання опадає разом з ними. Зріле насіння з'являється у араукарій на 40 - 50 році життя. У деяких видів (араукарії чилійська, бразильська і Бідвіла) насіння велике, горіхоподібне, до 5 см завдовжки, використовується в їжу. У

інших видів – дрібне, до 1,5 см завдовжки, з двома бічними крилатими виростами.

Деякі види араукарії є типовими лісоутворювачами південної півкулі, особливо в гірській місцевості Південної Америки. Зокрема, **араукарія чилійська** (*A. araucana*) формує чисті або змішані (з південним буком – *Nothofagus*) світлі ліси аж до верхньої межі лісу на території Чилі.

Це дуже могутні дерева, особливо жіночі особини. Вони досягають висоти 60 м при діаметрі стовбура до 1,5 м. Крона у молодих дерев широкопірамідальна, у дорослих – верхівкова, плоско-парасольковидна. Галуження кільчасте; кора смолиста, товста, повздовжньо-тріщинувата.

*Листки* тверді, колючі, темно-зелені, яйцеподібні, з гострою верхівкою. Розміщені вони дуже тісною спіраллю. Довжина листків 2,5 - 4 см, ширина – 1,5 - 2,5 см. Тривалість життя окремих листків – до 40 років.

Араукарія чилійська – цінне лісопромислове та декоративне дерево.

**Араукарія бразильська** або **вужколиста** (*A. angustifolia*) росте в горах Південно-Східної Бразилії і Північно-Східної Аргентини, утворюючи досить великий масив чистих араукарієвих лісів на висоті 500 - 2000 м над р. м., трапляється також і в інших типах лісу. Це дуже цінний і важливий лісопромисловий вид у Бразилії. Деревину араукарії використовують як будівельний матеріал, для виробництва меблів, паперової промисловості тощо.

На сході Австралії поширена **араукарія Бідвіла** (*A. bidwillii*) – дводомна рослина з шкірястими, ланцетними або широкояйцеподібними, великими, 4 - 10 см завдовжки, листками. Листки з верхнього боку блискучі, з багатьма майже паралельними жилками.

Жіночі особини араукарії Бідвіла досягають 40 - 50-метрової висоти, з діаметром стовбура до 125 см. Кора темна, смолиста, товста. Галуження кільчасте, крона розлога. На кінцях коротких бічних гілок утворюються широкоеліптичні або кулясто-яйцеподібні шишки діаметром до 35 см і масою до 3 кг. Насіння досягає довжини 5,5 см при діаметрі 3 см. З-поміж араукарій саме цей вид має найбільші шишки й насіння.

Деякі види араукарій як декоративні дерева культивують у садах і парках багатьох країн світу.

Рід **Агатис** (*Agathis*) налічує близько 20 видів, що ростуть в Австралії (штат Квінсленд), Південно-Східній Азії (півострів Малакка) та на прилеглих островах, утворюючи ліси, іноді на великих площах, переважно в гірській місцевості (до 2100 м над р. м.).

Це високі дерева заввишки до 70 м, з колоноподібними стрункими стовбурами товщиною до 2 - 3 м і більше. Лише два види мають значно менші розміри. Наприклад, **агатис яйцеподібний** (*A. ovata*) з Нової Каледонії досягає лише 9 м заввишки. Галуження кільчасте; крона велика, розлога.

*Листки* шкірясті, плескуваті, ланцетні або яйцеподібно-еліптичні, досить великі. На вертикальних пагонах вони розміщені спіралью, на бічних – у два ряди. У деяких видів, наприклад **агатису великолистого** (*A. macrophylla*) листки досягають довжини 15 - 18 см і ширини 6 см. Листки довговічні – зберігаються на пагонах до 15 – 20 років. Жилки на листовій пластинці численні, паралельні, біля основи пластинки дихотомічно галузяться.

Деревина має цінні технічні властивості й використовується на будівництво та різні вироби. Смола агатисів або копал, використовується при виготовленні високоякісних лаків. Раніше її добували шляхом підсочки дерев, проте тепер цей спосіб заборонений. Ведеться заготівля лише поверхневих напливів, а також викопної смоли.

Найвідомішим представником роду є **агатис південний** або **каури** (*A. australis*) з Нової Зеландії. Це величне дерево до 60 м заввишки, з колоноподібними гладенькими сірими стовбурами понад 3 м у діаметрі. Іноді трапляються дерева товщиною до 7 і навіть 10 м. Дерева стають дорослими у 150 - 200-річному віці.

Листки, порівняно з іншими видами агатисів, дрібні – 3 - 7 см завдовжки і до 1 см завширшки; товстуваті, з тупою верхівкою і звужені до основи.

До середини XIX сторіччя ліси з каури займали у Новій Зеландії великі площі, проте зараз там збереглися тільки три невеликі резервати. Для промислових потреб агатис південний вирощують на плантаціях.

### **Порядок Соснові (Pinales)**

Єдиною родиною порядку є родина **Соснові (Pinaceae)**, яка об'єднує 10 - 11 родів і близько 250 видів, поширених майже винятково в північній півкулі. Єдиним видом південної півкулі є **сосна Меркуза (Pinus merkusii)**.

Низка видів є дуже важливими лісоутворювальними деревами, які формують чисті або мішані ліси на величезних просторах Євразії та Північної Америки. Деякі види заходять за полярне коло і піднімаються високо в гори.

Соснові – *однодомні*, рідше *дводомні* дерева, іноді прямостоячі або сланкі куші; переважно вічнозелені, зрідка листопадні. Деревні рослини досягають, як правило, значних розмірів – до 40 - 50 м заввишки і 0,5 - 1,2 м у діаметрі. Деякі види є значно могутнішими деревами, наприклад у штаті Вашингтон відома особина **псевдотсуґи Мензиса** або **дугласії (Pseudotsuga menziesii)** заввишки 99 м.

Більшість соснових ростуть досить швидко, іноді досягають значного віку. У високогір'ї Каліфорнії була виявлена особина **сосни довговічної (P. longaeva)** віком 4850 років.

Соснові, як правило, мають потужну стрижневу кореневу систему. Крім первинних бічних коренів, розвиваються також численні короткі

дрібні, сильно розгалужені корінці, що виконують поглинальну функцію. На таких коренях у багатьох видів розвивається мікориза.

*Пагони* можуть бути одного типу – *видовжені* (ялиця, смерека, тсуга, псевдотсуга), або двох типів – *видовжені та вкорочені* (сосна, модрина, кедр тощо).

*Листки (хвоя)* голчасті або лінійні, лускоподібні, рідше вузьколанцетні, цупкі або м'які. За розмірами листки змінюються від зовсім дрібних (кілька мм) до досить видовжених – 30 см (**сосна канарська – *P. canariensis***) або й 45 см (**сосна болотна – *P. palustris***).

У видів з одним типом пагонів листкорозміщення спіральне; у видів з двома типами пагонів листки сидять на коротких бічних пагонах поодинокі або пучками – по 2 - 50 у кожному. Довгі пагони у такому випадку вкриті численними лускоподібними листочками, що швидко всихають. Саме у пазухах цих листочків розвиваються вкорочені пагони. У деяких родів (модрина, кедр) зелені листки є на обох типах пагонів.

У більшості родів соснових листки довговічні, живуть по 3 - 12 років, у модрини і псевдомодрини щороку опадають. Відпадаючи, листки можуть залишати на пагоні рубець (у ялиці) або подушечку (у ялини).

*Мікростробіли* поодинокі, рідше зібрані в густі колосоподібні групи. *Мікроспорофіли* сидять на осі тісною спіраллю. Вони плескуваті, лускоподібні, із загнутим угору півчастим кінцем. З нижнього боку кожного мікроспорофілу міститься по два мікроспорангії. Пилкові зерна більшості видів (крім модрини, тсуги і псевдотсуги) мають по два повітряними мішечки, які є пристосуванням для перенесення пилку вітром. Пилок багатьох соснових знаходили на висоті до 3 тис. м над землею поверхнею і над океаном – на відстані до 2 тис. км від суходолу.

*Мегастробіли* мають вигляд компактних шишок, які складаються з центральної осі та двох типів лусок. Покривні луски розміщуються густою спіраллю і несуть у пазухах насінні (плідні) луски. У більшості видів спочатку покривні луски непомітні і менші за насінні. Проте пізніше вони розростаються і стають дерев'янистими або шкірястими. Біля основи насінних лусок, з верхнього боку, закладається по два *насінних зачатки*.

Проміжок часу між запиленням і заплідненням досить довгий, наприклад, у більшості сосен він триває 13 місяців; у деяких інших родів – до 6 місяців. Дозрівання шишок триває у різних видів 1 - 3 роки. Розміри шишок варіюють від 2,5 – 3 см у **модрини Лайєла (*Larix lyallii*)** і **псевдотсуги японської (*Pseudotsuga japonica*)** до 40 – 50 см – у **сосен Култера (*P. coulteri*)** і **Ламберта (*P. lambertiana*)**.

*Насіння* багатьох видів має півчасте *крило*, що сприяє перенесенню його вітром. Зародок насінини містить від двох до 18 сім'ядоль.

Родину Соснові поділяють на три підродини, в залежності від наявності (**Соснові – *Pinoideae***; **Модринові – *Laricoideae***) чи відсутності (**Ялицеві – *Abietoideae***) вкорочених пагонів, а також за наявністю на видовжених пагонах звичайних зелених листків (Модринові).

## 1. Підродина Соснові (*Pinoideae*).

До неї належить 2 роди, головним з яких є рід **Сосна** – *Pinus*.

Рід **Сосна** (*Pinus*) – найбільший у родині і один з найбільших серед хвойних. Він об'єднує близько 100 видів, у флорі України наявні 6. Крім того, у культурі в Україні вирощують близько 35 видів сосни.

Більшість видів – стрункі вічнозелені дерева, що досягають у висоту 50, а іноді й 75 м, а в діаметрі – до 2 – 4 м (**сосна жовта** – *P. cooperi*). Деякі види є прямостоячими або сланкими чагарниками (**сосна гірська** – *P. mugo*). Молоді дерева мають, здебільшого, конічну крону, а дорослі – розлогу, парасолькоподібну.

*Видовжені пагони* сосен укриті бурими лускоподібними листочками, в пазухах яких розвиваються сильно *вкочені пагони*, які несуть пучки зелених листків (хвоїнок). Пучки містять по 2, 3 або 5 (рідше 4 чи 8) зелених або сизуватих листків з гострою верхівкою. Відповідно до цього, сосни поділяють на 2-, 3- і 5-хвойні види. Хвоя на поперечному розрізі може мати плоско-випуклу або тригранну форму. Довжина листків у різних видів варіює від 2 до 30 (45) см при діаметрі 1 - 2 мм.

*Мікростробіли* розвиваються на верхівках минулорічних гілок. Вони складаються з численних мікроспорофілів, сильно відхилених від осі стробіла. З нижнього боку кожного мікроспорофіла розміщується пара пиляків, які розкриваються повздовжньою тріщиною.

*Мегастробіли* розміщуються групами або поодиноці неподалік від кінців пагонів. Вони спочатку прямостоячі, пізніше стають майже горизонтальними або звислими. Шишки дозрівають впродовж 2 - 3 років і опадають, не розсипаючись. Насіння, що дозріває на другий рік, може бути майже безкрилим або з довгим прозорим крилом, що оточує насінину з двох боків.

Майже всі види сосни досить світлолюбні, швидкорослі, невибагливі до ґрунту. Вони утворюють ліси на великих площах – чисті (бори) або в суміші з дубом (субори) та іншими породами. Деревина багатьох видів сосни високо ціниться, її широко застосовують на різні потреби.

### Двохвойні види сосни.

**Сосна звичайна** (*P. sylvestris*) — дерево до 20 – 40 м заввишки, з прямим стовбуром, червонуватою корою і розлогою кроною. Листки досить короткі, зібрані в пучки по два. Шишки невеликі, до 3 – 7 см завдовжки і 2 – 3 см у діаметрі, дозрівають на другий рік.

Вид поширений у Європі й Північній Азії, де утворює ліси на значних просторах. В Україні росте на Поліссі, у північній частині Лісостепу. По піщаних терасах річок заходить також у Степ.

**С. гірська** або **жереп** (*P. mugo*) — довговічне невисоке деревце або сланкий кущ до 3 – 6 (10) м заввишки, з темно-сірою корою. Це реліктовий вид, поширений у субальпійському поясі гірських систем



Західної та Центральної Європи. В Карпатах місцями трапляється вище поясу ялинових лісів, утворюючи майже непрохідні зарості.

Хвоя коротка, 2 – 5 см завдовжки, товста, жорстка, темно-зелена, з тупою верхівкою. Шишки світло-коричневі, яйцеподібні, дрібні – 2 – 5 см завдовжки при діаметрі до 2 см. Насіння темно-коричневе, 3–4 мм завдовжки, з коротким крилом.

**Сосна Палласова, або кримська (*P. pallasiana*)** поширена на південному схилі Кримських гір та в північно-західній частині Кавказу. Це струнке дерево, 25–30 м заввишки, з темно-сірою корою. У молодих дерев крона широко-яйцеподібна, у дорослих – парасолькоподібна, з горизонтальними гілками. Хвоя темно-зелена, до 8–18 см завдовжки, жорстка, колюча. Шишки яйцеподібно-конічні, коричневі, блискучі, майже сидячі, завдовжки 5–10 см і діаметром 4–5 см.

### ***Трихвойні види сосни.***

Такі види сосни у природній флорі в Україні не представлені, але трапляються у культурі.

**Сосна жовта (*P. ponderosa*)** родом з північно-східної частини Північної Америки. Це величне дерево 50–70 м заввишки і до 1,5–3,5 м у діаметрі. Крона широко-пірамідальна; кора темно-бура, тріщинувата, до 10 см завтовщини, відшаровується пластинами. Хвоя колюча, жорстка, гостра, темно-зелена, до 20–30 см завдовжки, зібрана у пучках по три. Шишки овальні, червоно-коричневі, розміром 7–20 x 5–6 см. Насінини овально-загострені, 7–10 см завдовжки, бурі, з крилом до 3 см завдовжки.

**Сосна жорстка (*P. rigida*)** з Північної Америки досягає висоти 15–20, іноді 30 м. Крона пірамідальна, з віком стоє кулястою. Кора товста, темна, борозенчаста. Хвоя темно-зелена, 6–12 см завдовжки, зібрана на вкорочених пагонах по три у пучки. Шишки яйцеподібні, коричневі, блискучі, зібрані по 3–5 і більше штук, 4–9 см завдовжки. Насіння дрібне, до 4 мм завдовжки та з крилом довжиною до 1,5 см.

### ***П'ятихвойні види сосни.***

**Сосна кедрова європейська (*P. cembra*)** – високе дерево, до 25–30 м заввишки. Крона густа, розлога,галуження строго кільчасте. Кора у молодих дерев світло-сіра, тонка, згодом стає сіро-бурою, тріщинуватою, відшаровується пластинками. Річні пагони товсті, з густим рудим опушенням. Хвоя жорстка, зазубрена, тригранна, темно-зелена з голубуватими смужками, 6–9 см завдовжки, зібрана по 5 у пучки. Шишки яйцеподібні, до 5–8 см завдовжки, прямостоячі, фіолетово-коричневі; дозрівають і опадають восени наступного року після запилення. Насіння овальне, 6–10 см завдовжки, коричневе, без крила, їстівне. Вид у природному стані зрідка трапляється у поясі ялинових лісів Карпат – у Горганах, Чорногорі. Це реліктовий вид, внесений до Червоної книги України.

**Сосна Веймута (*P. strobus*)** – досить поширене в культурі дерево до 40 – 50 м заввишки і з діаметром стовбура 1,5 м. Крона пірамідальна, з віком стає розлогою. Кора у молодому віці гладенька, світло-сіра, згодом – тріщинувата. Пагони буро-зеленуваті, дещо опушені. Кінці пагінців спрямовані донизу.

Хвоя зібрана по 5 штук у пучки, 6 – 14 см завдовжки, сизо-зелена, м'яка, тонка, тригранна, дрібно зазубрена. Опадає через 2 - 3 роки.

Стигли шишки вузькоциліндрично-конічні, повислі, 12 – 25 см завдовжки і до 4 см у діаметрі. Дозрівають на початку осені, відразу ж розкриваються. Насіння коричневе, яйцеподібне, 5 – 7 мм завдовжки, з довгим крилом. Сосна Веймута походить зі східної частини Північної Америки. Швидко росте, декоративна, широко використовується в озелененні, а іноді і в лісівництві.

## **2. Підродина Модринові (*Laricoideae*) об'єднує три роди – Модрина (*Larix*), Псевдомодрина (*Pseudolarix*) і Кедр (*Cedrus*).**

Для Модринових характерна *наявність видовжених та вкорочених пагонів*. Обидва типи пагонів несуть асиміляційну хвою. На видовжених пагонах вона розміщена поодинокі, а на вкорочених – зібрана у пучки по 30 - 50 шт. У модрин та псевдомодрин хвоя опадає щорічно, у кедрів живе по 2 - 3 роки. Насіння модрин дозріває у рік запилення, а у кедрів – на 2 - 3 рік.

Рід **Модрина (*Larix*)** налічує близько 20 видів, поширених у помірному та субарктичному поясах Євразії та Північної Америки. У природній флорі України є два види, і близько десяти видів культивують.

Це великі дерева до 35 – 50 м заввишки, але у високогір'ї та на північній межі поширення вони набувають сланкої форми.

*Листки (хвоя)* на вкорочених пагонах зібрані по 20 – 40 (60) у пучках, м'які, щорічно опадають. На видовжених пагонах хвоя розміщена спіралью, поодинокі.

Модрини переважно однодомні рослини, зрілими стають на 15 - 20 році життя.

*Мікростробіли* 5 – 10 см завдовжки, розвиваються на безлистих вкорочених пагонах. Вони мають овальну чи округлу форму й жовте забарвлення. Пилок без повітряних мішечків, переноситься вітром.

*Мегастробіли* яйцеподібні, зеленуваті або червонуваті, 10 – 20 мм завдовжки, розвиваються на вкорочених пагонах, вкритих хвоєю. Шишки округлі або овальні. дрібні, 1 – 4 см завдовжки, складаються з 3 - 8 рядів коричневих насінних лусок. Шишки дозрівають впродовж одного року, тримаються на дереві кілька років, не розсіпаються. Насіння 3 – 6 мм завдовжки, дозріває у вересні-жовтні, дрібне, жовто-буре, з крилом.

Модрини досить світлолюбні, одні з найбільш швидкорослих хвойних порід, вибагливі до ґрунту, чутливі до сухості повітря. Оскільки модрини досить димо- та газостійкі, вони є цінними озеленювачами населених пунктів та промислових зон.

Деревина важка, не тоне у воді, тверда, міцна, довговічна, з високими технічними показниками. Стійкість деревини модрин до гниття та здатність довго зберігатись у воді, дозволяє використовувати її у гідротехнічному будівництві, при будівництві мостів, кораблів, шпал, паркету тощо. У Венеції будинки зведені на сваях з модрини, які простояли вже понад 500 років. Модрини важливі лісоутворювачі, які формують чисті світлохвойні ліси (модринники), або ростуть разом із сосною та іншими деревами в Євразії та Північній Америці. Вони мають важливе водоохоронне та протиерозійне значення.

**Модрина європейська (*L. decidua*)** поширена у горах Європи – Альпах, Карпатах, на висоті 1000 – 2500 м над р. м., досягає субальпійського поясу, росте разом зі смерекою та ялицею білою. Це дерево 30 – 40 (до 50) м заввишки, з діаметром стовбура до 1,5 м. Модрина довговічна, доживає до 500 років. Коренева система – стрижнева; бічні корені мають довжину до 10 – 12 м.

**Хвоя** м'яка, до 3 см завдовжки, світло-зелена, восени – світло-жовта, опадає на початку листопада. На вкорочених пагонах хвоя розміщена у пучках по 30 - 60, на видовжених – поодинокі. Чоловічі стробіли кулясті, жовті; жіночі – червонуваті, у вигляді шишечок.

**Зрілі шишки** довгасто-яйцеподібні, 3 – 4 (6) см завдовжки, бурі. Насіння світло-жовтобуре, округло-трикутне, 3 – 5 мм завдовжки, з блискучим крилом. Насіння дозріває наприкінці осені, а опадає навесні або у першій половині літа наступного року. Вид широко культивується серед лісових насаджень та у населених пунктах. Відомі також декоративні форми модрини – ‘Плауча’, ‘Колоноподібна’.

**Модрина польська (*L. polonica*)** – дерево заввишки до 30 – 35 м, з розлогою кроною і тонкими пониклими гілками. За багатьма ознаками модрина польська близька до попереднього виду, і тому деякі систематики вважають її підвидом (*L. decidua var. polonica*). Відрізняється від попереднього виду неправильною формою крони, шаблеподібно зігнутих стовбуром. Шишки дрібні, 15 – 25 мм завдовжки, яйцеподібні, майже кулясті, з 4 - 5 рядів зімкнутих опуклих насінних лусочок з округлими верхівками. Насіння дрібне, з крилом. Це швидкоросла та довговічна рослина.

У природній флорі зрідка трапляється в лісовому поясі Українських Карпат та у Західній Польщі на висоті до 1500 - 1600 м над р. м. Найбільшим осередком модрини польської в Україні є ботанічний заказник загальнодержавного значення “Скит Манявський”, розташований біля с. Манява Богородчанського району (Івано-Франківська область). Вид внесений до Червоної книги України.

Значним поширенням в Азії відзначаються **модрини сибірська (*L. sibirica*)** і **даурська (*L. dahurica*)**, - цінні лісоутворювальні та технічні породи.

Рід **Кедр (*Cedrus*)** – один з найдавніших у родині Соснових. Знахідки деревини кедрів датуються кінцем крейдового періоду

(100 - 67 млн. р. тому), а пилок знайдено у відкладах верхньо-пермського періоду (250 млн. р. тому). На сьогодні збереглося лише 4 види з невеликими роз'єднаними ареалами.

Це могутні вічнозелені дерева 25 – 50 м заввишки, з розлогою кроною і горизонтальними гілками. На видовжених пагонах хвоя росте поодинокі, спіральні, а на вкорочених – у пучках по 30 - 40 штук. Хвоя 3 - 4-гранна, жорстка, колюча, 15 – 50 см завдовжки, від темно-зеленої (у кедрі ліванського) до сріблясто-сірої з голубуватим відтінком (у кедрі гімалайського). Тривалість життя хвої – 3 - 6 років.

Кедри – однодомні дерева. *Мікро-* та *мегастробіли* циліндричні, 3 – 7 см завдовжки, розвиваються поодинокі. *Шишки* яйцеподібні, 5 – 15 см завдовжки і 4 – 6 см у діаметрі, темно-коричневі, ростуть догори. При дозріванні шишки розсіпаються. Насіння дозріває через 2 - 3 роки після запилення. *Насіння* обернено-яйцеподібне, світло-коричневе, тригранне, 10 – 12 (20) мм завдовжки з блискучим крилом до 2 см завдовжки.

Особливостями деревини кедрів є приємний запах, подібний до ялівцевого, і стійкість щодо гниття. Відомі археологічні знахідки виробів з деревини кедрі, переважно ліванського, віком понад 3 тисячі років, що збереглися у відмінному стані, наприклад дерев'яні деталі саркофагу фараона Тутанхамона (XIV сторіччя до н.е.).

Використання деревини кедрів тепер обмежене, всі види перебувають на своїй батьківщині під охороною. Кедри культивують як декоративні види та при формуванні лісових насаджень. Вони теплолюбні, посухостійкі та морозостійкі, добре витримують короткочасні морози (до мінус 30°C), але не переносять затяжних низьких температур. У зв'язку з цим, інтродукція кедрів можлива тільки у південних районах, наприклад у Криму, Закавказзі.

**Кедр гімалайський** або **деодар** (*C. deodara*) росте у Західних Гімалаях на висоті 1300 – 3500 м над р. м. Це величне дерево до 40 – 50 м заввишки, з діаметром до 2 – 3 м. Відрізняється від інших видів кедрів темно-зеленою хвоєю до 3 – 5 см завдовжки й більшими шишками – 7 – 12 см завдовжки. У нього значно довша хвоя й більші шишки, ніж в інших кедрів. Насіння теж має більші розміри – до 2 см завдовжки, з крилом до 2,5 см завдовжки.

**Кедр атласький** (*C. atlantica*) поширений у Північній Африці – в Марокко та Алжирі. Вид трапляється в горах на висоті до 2000 м над р. м. Це дерево до 35 – 40 м заввишки і з діаметром стовбура до 1,5 м; з конусоподібною кроною і сріблясто-зеленою хвоєю до 15 – 20 мм завдовжки. Шишки яйцеподібні, світло-коричневі, блискучі, до 5 – 8 см завдовжки. Близькими до цього виду є **кедр ліванський** (*C. libani*), поширений на Близькому Сході (Лівія, Сирія), і **кедр кіпрський або короткохвойний** (*C. brevifolia*), що природно росте в горах на острові Кипр.

**Підродина Ялицеві – Abietoideae** відзначається наявністю лише *видовжених пагонів і спіральним розташуванням* поодиноких хвоїнок. Насіння дозріває в рік запилення. Підродина об'єднує роди **ялина** або **смерека (*Picea*)**, **ялиця (*Abies*)**, **тсуга (*Tsuga*)**, **псевдотсуга (*Pseudotsuga*)** та деякі інші.

Рід **ялина** або **смерека (*Picea*)** об'єднує 40 – 45 видів, поширених у зонах із холодним та помірним кліматом північної півкулі. У природній флорі України є два види цього роду.

Ялини — високі дерева до 50 м заввишки, а іноді й до 80 м, з діаметром стовбура до 1,5 – 2 м. Тривалість життя – до 300 – 500 (600) років.

Стовбур прямий; кора гладка, сіра, у старшому віці нерівномірно відшаровується пластинками. Крона вузькоконусоподібна, низькоопущена. Нижні гілки часто лежать на поверхні ґрунту, а іноді й укорінюються.

*Хвоя* жорстка, колюча, до 4 см завдовжки, в розрізі чотиригранна, сидить на пагонах на спіральні розміщених листових подушечках, які залишаються після опадання хвої. Наявність листових подушечок добре відрізняє безлисті пагони ялини від ялиці. Хвоя живе по 6 – 9 років і більше.

*Мікростробіли* утворюються на минулорічних пагонах, у пазухах листків. *Мегастробіли* зосереджені, головним чином, у верхній частині крони. Запилення відбувається одночасно з розпусканням ростових бруньок. Спочатку мегастробіли розміщуються вертикально, пізніше звисають.

*Дозрілі шишки* циліндричні, звислі, 3 – 15 см завдовжки. Вони дозрівають восени першого року, не розсипаючись. Краї насінних лусок розходяться, вивільняючи дрібне насіння (до 0,5 см) із загостреною верхівкою та оберненояцеподібним крилом, яке легко відокремлюється. Після висипання насіння шишки опадають.

Ялини тіневитривалі, вибагливі до вологості ґрунту та повітря, здебільшого досить холодостійкі. Утворюють чисті ялинові ліси або мішані з ялицею, дубом, буком тощо. Деревина ялини високо ціниться – вона м'яка й легка, використовується у паперовій промисловості, будівництві, для виготовлення пиломатеріалів, меблів, музичних інструментів. Кора містить до 10 % танінів і використовується для виготовлення дубильних речовин. Із хвої добувають вітамін С та інші медичні препарати, а також хвойно-вітамінне борошно, яке застосовується як добавка до корму худобі. Деякі види ялини використовуються для озеленення населених пунктів, особливо газо- та димостійкі (ялина колюча, ялина біла тощо).

В Україні культивують близько 20 видів ялин і низку їх садових форм.

**Ялина звичайна або європейська (*P. abies*)** – дерево до 40 – 45 м заввишки та 1,5 м у діаметрі, зі струнким стовбуром та пірамідальною кроною. Кора коричнево-бура, тонка.

**Хвоя** 4-гранна, колюча, темно-зелена, до 3 см завдовжки, розташована спіралью. Тривалість життя хвої 8 – 12 років.

**Мікростробіли** формуються на минулорічних пагонах з бічних генеративних бруньок у вигляді яйцеподібних жовто-червоних колосків завдовжки 15 мм. Пилок з двома повітряними мішечками розноситься вітром.

**Мегастробіли** теж формуються на минулорічних пагонах з бічних генеративних бруньок і мають вигляд вертикальних, циліндричних рожевих колосків завдовжки до 5 см. Дозрілі **шишки** червонувато-бурі, циліндричні, 6 – 16 см завдовжки, 3 – 4 см у діаметрі, дозрівають у вересні-жовтні. Луски шишок жорстко-шкірясті, ромбічні, з зазубреним верхнім краєм. Насіння яйцеподібне, із загостреною верхівкою, крило оберненойцеподібне, легко відокремлюється від насінини. Розкриття шишок і розсіювання насіння відбувається з січня до квітня. Насіння зберігає схожість кілька років.

Вид поширений майже по всій Європі. Південна межа поширення визначається високою вимогливістю виду до вологості повітря та ґрунту. В Україні вид широко розповсюджений у Карпатах, до висоти 1200 м над р. м. Ялина росте разом з ялицею білою та буком лісовим, а вище утворює чисті насадження, іноді з участю сосни кедрової європейської. Ялинові ліси трапляються також у Поліссі.

**Ялина сибірська (*P. obovata*)** – струнке дерево до 30 м заввишки, з конусоподібною кроною і дрібною хвоєю, 0,7 – 2 см завдовжки. Вид поширений у лісах Сибіру. Він відзначається більшою морозо- та посухостійкістю, у порівнянні з ялиною звичайною, дуже тіневитривалий, декоративний.

**Ялина колюча (*P. pungens*)** – декоративне дерево заввишки до 45 м та з діаметром стовбура до 1 м. Живе до 500 років. Кора сіро-коричнева, крона росте від самої землі. Хвоя жорстка, товста, колюча, сріблясто-зелена, сизувато-голуба, рідше золотиста, 2 – 3 см завдовжки. Шишки овально-циліндричні, світло-коричневі, 5 – 10 см завдовжки. Походить з Північної Америки. Це зимостійкий, не вибагливий до родючості ґрунту, витривалий до заморозків, посухо-, димо- та газостійкий вид. Ці властивості виду, разом з його декоративністю стали причиною його широкого використання в озелененні населених пунктів.

Рід **Ялиця (*Abies*)** налічує близько 45 видів, поширених, головним чином, в Євразії та Північній Америці. У природній флорі України рід представлений одним видом. Крім того, близько 20 видів культивують, як декоративні рослини.

**Ялиці** — стрункі дерева до 60 – 90 м заввишки та діаметром понад 2 м. Кора, переважно, тонка, гладенька, з небагатьма тріщинами. Крона густа, конічна, розміщена майже до низу стовбура. Хвоя плескувата, до

2 мм завширшки, м'яка, темно-зелена, з краями, загнутими донизу. З нижнього боку листка наявні дві білі смужечки, на яких розташовані продихи. На генеративних пагонах хвоя чотиригранна, при основі звужена. Вік життя хвої 7 – 10 років.

*Мікро-* та *мегастробіли* розвиваються у верхній частині крони, мікростробіли – у пазухах хвої, біля верхівкової бруньки.

*Мегастробіли* закладаються на кінцях минулорічних пагонів. Зрілі шишки циліндричні, 5 – 12 (20) см завдовжки, ростуть вертикально вгору (не звисають), дозрівають за один рік; після дозрівання насіння, пізно восени або взимку, розсипаються на окремі луски. Покривні луски плівчасті, а насінні – шкірясто-дерев'янисті, щільно налягають одна на одну. Луски вкриті смолою. Насіння велике, до 1 – 2 см завдовжки, з довгим крилом.

Ялиці – повільнорослі, довговічні дерева. **Ялиця кавказька** (*A. nordmanniana*) може досягати віку 800 років, **ялиця біла** (*A. alba*) – 400 років.

Це тіневитривалі, вологолюбні, не стійкі до забруднення повітря, рослини. Деревина в них м'яка й легка, без смоляних ходів, використовується у будівництві, для виробництва паперу та віскози. З живиці ялиць отримують скипидар та ялицевий бальзам, що використовується в медицині та оптиці. З листя екстрагують ефірну олію, яка теж використовується в медицині, а також для виробництва камфори. З насіння отримують олію, яка йде на виробництво високоякісних лаків. Ялиці дуже декоративні рослин, завдяки темно-зеленій або сизій конічній кроні, але вони погано переносять забруднення довкілля.

**Ялиця біла** (*A. alba*) – струнке дерево заввишки 30 – 65 м, з діаметром стовбура погад 1,5 м. Крона гостро-пірамідальна; кора світло-сіра, у молодому віці гладка, пізніше – пластинчаста. Молоді пагони опушені, сірувато-бурі. Хвоя темно-зелена, із заокругленою верхівкою, 2 – 3 см завдовжки та 2 – 3 мм завширшки. Знизу чітко видно дві білі смужки.

*Мікростробіли* циліндричні, у вигляді жовтих колосків.

*Мегастробіли* дрібні, мають вигляд маленьких зелених шишок. *Зрілі шишки* прямостоячі, циліндричні, 9 – 16 см завдовжки. Гострі та вузькі покривні луски виступають над насінними. *Насіння* велике, до 7 – 9 мм завдовжки, з довгим крилом.

Вид поширений у горах Центральної та Західної Європи, в Україні – в Карпатах, зрідка – у Передкарпатті та Західному Поділлі. Ялиця утворює зрідка чисті деревостани, частіше – змішані з буком лісовим та ялиною європейською.

**Ялиця кавказька** (*A. nordmanniana*) – могутнє дерево до 40 – 50 (70) м заввишки і з діаметром стовбура – до 1,5 – 2 м. Крона низько опущена, конусоподібна. Молоді пагони опушені, жовто-зелені, пізніше – бурі, неопушені. Довжина хвої становить 2 – 4 см при ширині 1,5 – 2 см. Зверху вона темно-зелена, блискуча, знизу з двома білими смужками.

Тривалість життя хвої – 9 – 13 років. Шишки прямостоячі, великі – до 20 см завдовжки і діаметром – 4 – 5 см. Насіння коричнеє, блискуче, 8 – 12 мм завдовжки, з довгим жовто-коричневим крилом.

Природний ареал охоплює гірські райони Західного Кавказу та Південно-Східної Туреччини. Вид формує чисті або змішані з буком східним і ялиною східною насадження до висоти 1200 – 1750 м над р. м., а іноді й вище.

Це тіневитривалі, тепло- та вологолюбні, вибагливі до родючості ґрунту рослини. Завдяки високим декоративним якостям, широко використовуються у садово-парковому будівництві. Деревина дуже цінна, зокрема її застосовують для виготовлення музичних інструментів.

**Ялиця сибірська (*A. sibirica*)** – струнке дерево до 30 м заввишки, з вузькопірамідальною кроною. Кора гладка, темно-сіра. Хвоя м'яка, знизу матово-зелена, до 1,5 – 3 см завдовжки, ароматна. Шишки завдовжки 6 – 10 см, до 3 – 4 см у діаметрі; насіння дрібне. Природний ареал охоплює Урал, Західний та, частково, Східний Сибір, північну частину Монголії та Китаю.

Рід **Псевдотсуга (*Pseudotsuga*)** налічує 7 – 18 видів. Це вічнозелені дерева, що формують темнохвойні ліси. За зовнішніми ознаками псевдотсуги дещо подібні до ялин. Вони мають тріщинувату, пластинчасту кору, жорстку, загострену хвою та повислі шишки, що не розпадаються. Відрізняються псевдотсуги довгими веретеноподібними гострими бруньками, плоскою, спрямованою в усі боки хвою, довгими покривними лусками шишок. Висота дерев 25 – 50 (до 100) м. Вони мають потужну стрижневу кореневу систему.

Характерна особливість будови деревини – наявність смоляних ходів і спіральне потовщення трахеїд. За технічними характеристиками деревина псевдотсуг переважає ялинову та ялицеву і наближається до модринової. Її використовують у кораблебудуванні, будівництві, виготовленні шпал, свай, фанери, целюлози тощо.

**Псевдотсуга Мензиса або дугласія (*Pseudotsuga menziesii*)** природно поширена в Північній Америці вздовж берегів Тихого океану. Спочатку вид був описаний під назвою ялиця Дугласа, пізніше, в середині XIX сторіччя після виділення роду Псевдотсуга, була перейменована на честь корабельного хірурга А. Мензиса, який її відкрив.

Це могутнє дерево до 50 – 75 (115) м заввишки, з діаметром стовбура до 1,5 – 2 (4) м. У молодому віці кора гладка, тонка, сіра, у старшому віці – товста. Крона пірамідальна, з повислими гілками. Хвоя плескувата, тонка, світло-зелена, 1,5 – 3 см завдовжки, розміщена неправильно гребінчасто. З нижнього боку хвої видно дві білі смуги. Бруньки вкриті лусками, гострі, блискучі.

*Мікростробіли* мають вигляд жовтих колосків, *мегастробіли* – зелено-пурпурових шишечок. *Зрілі шишки* звислі, яйцеподібно-циліндричні, 7 – 12 см завдовжки. Шишки дозрівають у вересні першого року після запилення. Насінини ромбічної форми, до 7 мм завдовжки.



Це швидкоросла, світлолюбна, високопродуктивна лісова рослина, дуже перспективна для вирощування її у культурі.

### **Порядок Кипарисові (*Cupressales*)**

Порядок представлений двома родинами – **Таксодієві (*Taxodiaceae*)** і **Кипарисові (*Cupressaceae*)**.

Родина **Таксодієві (*Taxodiaceae*)** виникла понад 140 млн. років тому. Найдавніші знахідки датуються пізньоюрським періодом. Найбільшого розквіту родина досягла у третинному періоді, коли її численні представники були широко розповсюджені по всій північній півкулі, у тому числі в Україні. Вони були важливими компонентами лісових масивів Євразії та Північної Америки. На сьогодні збереглось десять родів і 14 видів таксодієвих. Їх ареал представлений невеликими острівками в Північній Америці та Східній Азії. Сучасні реліктові види таксодієвих є, по суті, «живими вкопними» рослинами.

У сучасній природній флорі України представники родини відсутні.

Завдяки декоративному вигляду та гарній міцній деревині більшість родів культивують у багатьох країнах. Близько половини видів родини вирощують в ботанічних садах і дендропарках України; найбільше їх представлено в Криму.

Таксодієві величні, часом велетенські, переважно вічнозелені рослини, швидкорослі, з міцною деревиною та чітко вираженими річними кільцями. Невеликими деревами є лише види роду **гліптостробус (*Glyptostrobus*)** – до 4,5 м заввишки.

Деякі роди мають лише видовжені пагони – **секвойя (*Sequoia*)**, **секвойядендрон (*Sequoiadendron*)**, **тайванія (*Taiwania*)**, **кунінгамія (*Cunninghamia*)**, інші – видовжені та вкорочені – **таксодій (*Taxodium*)**, **метасеквойя (*Metasequoia*)**, **гліптостробус (*Glyptostrobus*)**. В останніх трьох родів восени опадають не тільки листки, а й вкорочені пагони, на яких вони сидять.

*Листки* в таксодієвих різної форми: лінійні, вузьколанцетні, голчасті, лускуваті; вічнозелені або листопадні. *Листкорозміщення* переважно спіральне, лише у метасеквойї – несправжньосупротивне. Рослини однодомні. Порівняно дрібні *мікростробіли* розвиваються на верхівках пагонів або в пазухах листків, переважно поодинокі. *Мікроспорофіли* численні, дорзовентральні, несуть по 2 - 9 (найчастіше – по 3 - 4) вільних мікроспорангіїв, розміщених спіралью. *Мікроспори*, зазвичай, кулястої форми, без повітряних мішечків. *Чоловічий гаметофіт* редукований, без проталіальних клітин.

*Жіночі шишки* дрібні, поодинокі, верхівкові, з плескуватими або щиткоподібними лусочками, розміщеними спіралью, а у метасеквойї – супротивно. Покривні лусочки у більшості видів дрібні, повністю зростаються з насінними лусками. Останні сильно потовщені; несуть біля основи від двох до дев'яти насінних зачатків. Жіночий гаметофіт містить від 4 - 9 архегоніїв (у тайванії), до 60 – у секвойї.

У більшості родів *насіння* безкриле, з невеликим виростом інтегументу.

А. Л. Тахтаджян (1978) поділяє родину на 4 триби.

**Триба Секвойєвих (*Sequoieae*)** об'єднує три монотипних роди – Секвойя, Секвойядендрон і Метасеквойя, які відрізняються від інших родів розміщенням і кількістю насінних зачатків, а також формою лусочок шишок. Сучасний ареал двох перших родів обмежений західним узбережжям Північної Америки, а третього – невеликим районом у Центральному Китаї.

**Триба Таксодієвих (*Taxodieae*)** відзначається наявністю двох типів пагонів, подібною формою насінневих лусок, кількістю та розташуванням насінних зачатків. Сюди відносять північноамериканський рід Таксодій і монотипний китайський рід Гліптостробус.

**Триба Кунінгамієвих (*Cunninghamieae*)** відрізняється від інших груп переважанням покривної луски над насінневою. Триба об'єднує три японо-китайських роди – Криптомерію, Кунінгамію і Тайванію, а також єдиний рід, що росте в південній півкулі, на острові Тасманія – Атротаксис.

**Триба Сциадопітисові (*Sciadopityeae*)** має один рід, що зростає в Японії – Сциадопітіс з одним видом.

Найвідомішим представником родини є знаменитий **Секвойядендрон велетенський, або мамонтове дерево (*Sequoiadendron giganteum*)**. Родову назву вид отримав на честь вождя індіанського племені ірокезів Секвойя (*Sequoayah*), який винайшов індіанську писемність та очолив визвольну боротьбу проти колонізаторів. Другу назву – мамонтове дерево – вид отримав через загнуті вгору кінці гілок, які у старих дерев нагадують ікла мамонтів.

Це могутні дерева, що у дикорослому стані збереглись лише на західному схилі Сьєрра-Невади у горах Каліфорнії (США) – на висоті 1500 – 2000 м над р. м. Вони досягають 80 – 110 м заввишки зі стовбурами до 10 м у діаметрі. У деяких особин діаметр стовбурів біля основи сягає 11 м. Секвойядендрон живе понад 3 – 4 тис. років.

*Крона* ширококонічна, росте низько. Кора бура або червоно-коричнева, глибоко тріщинувата, до 60 см завтовшки, відшаровується пластинами. *Хвоя* сіро-зелена, дрібна (3 – 6 мм завдовжки), лускоподібна, жорстка, гостра, зі збіжною основою; притиснута до гілок, розміщена спіралью, на зиму не опадає.

*Мікростробіли* мають вигляд поодиноких колосків, *мегастробіли* – шишечок зі спіралью розміщеними лусками.

*Зрілі шишки* яйцеподібні, темно-бурі, 5 – 7 см завдовжки, з дерев'янистими лусками. Вони дозрівають на другий рік після запилення; не розсипаються. *Насіння* дрібне (3 – 5 мм), з тонкими крильцями. Деревина багата на смолисті речовини, легка, м'яка, міцна, декоративна, не гниє. Попит на цінну деревину у свій час призвів до знищення великої

кількості дерев. На сьогодні залишилось близько 500 старих дерев, які ретельно охороняються.

Секвойядендрон гігантський – швидкорослий, тепло- та світлолюбний, посухостійкий вид, що погано переносить заморозки. Товста кора поглинає воду, тому дерево не боїться пожеж.

В Європу вид завезений у 1853 році, в Крим (Нікітський ботанічний сад) – у 1858 році. Тепер в Україні секвойядендрон інтродукований в Криму, на Закарпатті та у Львові. Зокрема, в Криму висота деяких столітніх дерев перевищує 30 м при діаметрі стовбура понад 1 м.

**Секвойя вічнозелена** або **Червоне дерево** (*Sequoia sempervirens*). Вид був виділений в окремих рід австрійським ботаніком С. Ендліхером у 1847 році і названим на честь вождя племені ірокезів Секвойя. Це гігантське дерево до 80 – 100 (110) м заввишки і з діаметром стовбура понад 10 м. Вік окремих дерев перевищує 2000 років.

За будовою річних кілець у деревині секвойї вічнозеленої та мамонтового дерева здійснюється дослідження клімату останніх тисячоліть на Земній кулі. Зокрема, встановлено, що чергування сухих і вологих років має свою закономірність: інтервали між ними складають 32-33 роки.

*Стовбур* колоноподібний, з червоно-бурою товстою (до 80 см) корою. Крона вузькоконічна, росте низько. *Хвоя* до 15 мм завдовжки, поодинокі, лінійна, загострена, зверху темно-зелена, блискуча, знизу – з двома білуватими смугами.

Секвойя – однодомна рослина. *Мікро-* та *мегастробіли* дрібні. Запилення відбувається перед розпусканням молоді хвої. *Зрілі шишки* кулясті, до 3 см завдовжки, коричнево-червоні. *Насіння* буре, дрібне, до 4 – 5 мм завдовжки, з плоским крилоподібним виростом.

Секвоя формує лісові масиви на вузькій смузі Тихоокеанського узбережжя в Каліфорнії. Рослина тіневитривала, вибаглива до вологості та вмісту поживних речовин у ґрунті, теплолюбна. Росте швидко, розмножується насінням і пневною порослю.

Деревина секвойї надзвичайно цінна, легка, щільна, з червоним ядром (тому рослину називають ще червоним деревом), не гніє. Використовується в будівництві, для виготовлення меблів, шпал, телеграфних стовпів, черепиці тощо.

Через високі декоративні якості рослини використовуються в озелененні. В Криму, у Нікітському ботанічному саду вирощується з 1840 р.

Рід **Метасеквойя** (*Metasequoia*) вперше був описаний японським ботаніком Мікі в 1941 р. за викопними рештками - відбитками пагонів з листками й шишками. Назву метасеквойя рід отримав через подібність до секвойї. Деякий час рід вважався вимерлим, але через 5 років, під час експедиції в горах Центрального Китаю на висоті 700 – 1350 м над р. м. було виявлено близько тисячі дерев цього роду, окремі з яких досягли

600-річного віку. Вид було названо метасеквойєю китайською (*Metasequoia glyptostroboides*).

Це високе дерево до 50 м заввишки. *Стовбур* циліндричний, колоноподібний, до 2 м у діаметрі, з червонуватою корою, що відшаровується пластинами. *Крона* конусоподібна, гілки звисаючі. *Хвоя* пласка, 1 – 3 см завдовжки, розміщена на пагонах супротивно та дворядно. Восени вона опадає разом із вкороченими пагонами, на яких вона сидить. Шишки дрібні, світлокоричневі, звисають на довгих ніжках.

Розмноження метасеквойї здійснюється насінням, пневною порослю, живцями. Рослина невибаглива до родючості ґрунту, світлолюбна, морозостійка.

Деревина цінна, легка, за властивостями близька до деревини секвойї. Через високі декоративні якості та невибагливість до умов розмноження метасеквойєю використовують в озелененні, а також для створення штучних лісових насаджень у південних країнах.

Вид інтродукований багатьма ботанічними садами світу, росте також і в Україні – в Нікітському ботанічному саду, Києві, Львові, Кривому Розі тощо.

Рід **Таксодій** (*Taxodium*) об'єднує 3 види, що природно ростуть у Північній Америці та інтродуковані в багатьох країнах.

Найбільш відомим видом є **таксодій звичайний** або **болотний кипарис** (*Taxodium distichum*) — високе листко- та гілкопадне дерево до 30 – 40 м заввишки і з діаметром стовбура до 1 - 1,5 м. Кора тонка, червонувато-коричнева, відшаровується пластинами. *Крона* розлога. Крім довгих багаторічних пагонів утворюються також короткі однорічні, які разом з листками опадають на зиму. *Хвоя* тонка, жовтувато-зелена, до 2 см завдовжки, розташована на пагонах пірчасто.

*Мікростробіли* зібрані у звисаючі китиці до 10 – 14 см завдовжки, *мегастробіли* розвиваються по кілька штук на кінцях пагонів. *Шишки* округлі, до 2,5 см у діаметрі, зі щільно зімкнутими щиткоподібними, спочатку зеленими, а пізніше коричневими лусками. *Насіння* тригранне, коричневе, завдовжки до 1 см, з трьома невеликими вузькими крилами.

Дерева довговічні, доживають до 500 – 600 років.

Таксодій у природі поширений на болотах і по заболочених берегах річок у південно-східній приантлантичній частині Північної Америки. У вологих місцях стовбур біля основи має пляшкоподібне потовщення. Крім того, закладаються вертикальні дихальні корені з добре розвинутою повітронною тканиною.

Таксодій здавна вирощують у культурі як декоративне швидкоросле дерево, зокрема в Європі вид відомий з 1650 р. Культивують його також і в Україні та Білорусі.

### **Родина Кипарисові (Cupressaceae)**

Налічує 20 родів і близько 150 видів, поширених як у північній, так і південній півкулях. У флорі України є 7 видів роду Яловець, крім того культивують близько 40 видів з 7 родів.

У викопному стані кипарисові відомі з верхньої крейди; значного розвитку вони досягли у палеогені. Філогенетично родина близька до таксодієвих.

Кипарисові — однодомні, рідше дводомні, чагарники або дерева. Трапляються також сланкі форми, наприклад далекосхідна мікробіота. Хвоя дрібна, лускоподібна, рідше голчата, розміщена попарно-супротивно або по 3 (рідше по 4) у кільцях. У багатьох кипарисових листки диморфні. У молодих рослин хвоя лінійна або голчата, часто м'яка, порівняно велика; у дорослих рослин листки дрібніші, часто лускоподібні, налягають одні на одних.

*Мікростробіли* дрібні, закладаються зазвичай по одному на кінцях пагонів або в пазухах листків. *Мікроспорофіли* на коротких ніжках, розміщені супротивно або в кільцях по три; несуть по 3 - 6 мікроспорангіїв. Пилок без повітряних міхурців.

Насінні й покривні луски *мегастробілів* зростаються, утворюючи шишкові луски, які несуть по 1 - 2 або до 12 насінних зачатків. *Зрілі шишки* дерев'янисті, шкірясті або м'ясисті. *Насіння* дрібне, безкриле або зі слабо розвинутим крилом. Зародок з 2, рідше 5 – 6 сім'ядолями.

Родину поділяють на дві підродини. Підродина **Калітрисові (*Callitroideae*)**, яка містить 12 родів, поширена майже винятково в південній півкулі.

Підродина **Кипарисові (*Cupressoideae*)** об'єднує 7 родів, ареал яких припадає на північну півкулю.

Найбільшими за кількістю видів підродни є роди Кипарис і Яловець.

Рід **Кипарис (*Cupressus*)** об'єднує 15 – 20 видів, поширених у помірно-теплих районах Європи (Середземномор'я), Азії, Північної Америки, Африки. У сучасній природній флорі України види відсутні, але більшість видів ростуть у культурі – в Криму, зокрема в Нікітському ботанічному саду.

Це однодомні вічнозелені дерева з пірамідальною або розлогою кроною, рідше чагарники з густо розгалуженими гілками. Хвоя лускоподібна, більш-менш притиснута до пагона, розміщена попарно-супротивно. *Зрілі шишки* дерев'янисті, кулясті, з щиткоподібними лусками.

Найбільш відомим у культурі є середземноморський вид **кипарис вічнозелений (*C sempervirens*)**. Це струнке дерево 20 – 30 м заввишки і з діаметром стовбура до 0,7 м. Кора бурувато-сіра, волокниста. Пагони чотиригранні. Гілки першого порядку відходять від стовбура під гострим кутом і щільно притиснуті до нього; дрібні гілки з хвоєю розміщені в одній площині. Хвоя дрібна, до 1 мм завдовжки, супротивно розташована,

щільно притиснута до пагонів. У молодих рослин хвоя голчата, у дорослих – лускоподібна, ромбічна.

*Шишки* овально-кулясті, 2 – 3 см завдовжки, сірувато-бурі, на ніжках. Кожна шишка складається з 8 – 12 дерев'янистих багатокутних, загострених у центрі, щиткоподібних лусок. Шишки дозрівають на другий рік після запилення. Насіння темно-буре, блискуче, дрібне, близько 5 мм завдовжки, з вузьким крилом.

Кипарис перші роки росте повільно, пізніше досить швидко; живе до 1 – 2 тис. років. Має цінну щільну деревину, яка використовується для виготовлення меблів, будівництва підземних та підводних споруд. Це теплолюбний, посухостійкий, тіневитривалий, дуже декоративний вид, має кілька декоративних форм. Вид дуже поширений у культурі в середземноморських країнах, Закавказзі, Криму.

Рід **Яловець** (*Juniperus*) – найбільший у родині Кипарисових. Він налічує близько 70 видів, поширених у північній півкулі – від полярного кола до гір тропіків. У природі ялівці поширені здебільшого в гірських областях із сухим кліматом або піднімаються високо в гори й ростуть на верхній межі поширення деревної рослинності. У природній флорі України наявні 7 видів.

Це одно- чи дводомні вічнозелені дерева до 10 - 12 (рідше до 20 - 30) м заввишки, або сильнорозгалужені, іноді сланкі чагарники. Кора сіро-коричнева або червонувато-коричнева, тонка. *Листки* попарно-супротивні або по три в кільцях. У молодих особин *листки* завжди голчасті, у дорослих, в залежності від виду, – лускоподібні чи голчасті.

*Шишки* складаються з 3 - 6 м'ясистих, у зрілому стані зрослих, насінних лусок. Спочатку шишки зелені, пізніше – синьо-чорні, ягодоподібні, м'які, дозрівають у перший, другий, а іноді й третій рік після запилення. У різних видів ялівців у шишках може бути від 1 до 12 насінин, дозрівання яких, як правило, завершується до осені другого року. Зріле *насіння* тверде, коричневе, з міцною та щільною оболонкою, довго зберігає схожість. Соковиті й солодкі зрілі шишки ялівців приваблюють багатьох птахів та ссавців, які, поїдаючи їх, сприяють розповсюдженню насіння.

Усі ялівці світлолюбні, здебільшого посухостійкі, невибагливі до ґрунту, з поверхневим заляганням бічних коренів. Вони, як правило, ростуть на вільних від конкурентів ділянках. У місцях, де інші деревні рослини не ростуть (на кам'янистих або крутих схилах з бідним ґрунтовим покривом), ялівці формують свої угруповання. Завдяки потужній кореневій системі ростуть навіть в розщелинах скель або й на скелях. Багато видів є типовими високогірними рослинами, особливо сланкі форми.

Ялівці відзначаються довговічністю (до 1000 років) й дуже повільним ростом, навіть в оптимальних умовах існування.

У залежності від форми хвої та будови шишок, рід поділяють на два підроди.

Підрід **Яловець** (*Juniperus*) об'єднує види з колючою голчастою відстовбурченою хвоєю, зібраною по три у пучки. Він налічує 14 видів, з яких в Україні найпоширенішими є **яловець звичайний** (*J. communis*) та **яловець сибірський** (*J. sibirica*).

**Яловець звичайний** (*J. communis*) — дерево до 6 – 12 м заввишки, зрідка вище. У бідних едафічних умовах має форму чагарника до 3 м заввишки. Форма крони змінюється від кулястої до колоноподібної. Кора сіро-бура, пагони коричневі, ребристі. *Листки* зібрані по три в кільця, голчасті, колючі, жорсткі, сизо-зелені, відхилені від пагона. Хвоя живе 4 роки.

*Зрілі шишки* кулясті, 5 – 9 мм у діаметрі, смолисті, синьо-чорного кольору із сизуватим нальотом. Вони солодкуваті на смак, містять 1 – 3 насінини. Шишки дозрівають восени другого або третього року після запилення.

Яловець звичайний має величезний ареал, який охоплює майже всю лісову зону Європи, Азії та Північної Америки. Віддає перевагу сосновим лісам. В Україні поширений на Поліссі, півночі Лісостепу і в Карпатах. Звдяки декоративним якостям вид використовують у парковому будівництві.

**Яловець сибірський** (*J. sibirica*) – низький сланкий чагарник до 50 см заввишки, з товстими тригранними пагонами і вкороченими міжвузлями. Хвоя 4 – 8 мм завдовжки, голчаста, гостра, не дуже колюча, зі світлою смугою з верхнього боку. *Зрілі мегастробіли* майже кулясті або сплюснуті, 6 – 8 мм у діаметрі, чорні, із сизим нальотом.

Це повільнорослий, невибагливий до родючості ґрунту, морозостійкий, тіневитривалий вид. Ареал охоплює гірські райони Європи, зокрема субальпійський пояс Карпат, Сибір, Далекий Схід. Декоративний вид, який використовують також для закріплення гірських схилів. У верхньому гірському поясі Карпат та інших гірських систем він росте у вигляді низького сланкого куща

У нижньому поясі Кримських і Кавказьких гір серед скель і на кам'янистих ґрунтах росте **я. червоний** (*J. oxycedrus*) з червоно-бурими шишками.

Підрід **Сабіна** (*Sabina*) налічує близько 40 видів з повністю або частково лускоподібною хвоєю, притиснутою до пагона.

**Яловець козацький** (*J. sabina*) — низькорослий сланкий чагарник до 1 - 1,5 м заввишки. Кора гладенька, буро-червона. Пагони та хвоя мають сильний характерний запах. *Листки* на молодих рослинах колючі, голчасті, 2 – 4 мм завдовжки, а на дорослих – лускоподібні, дрібні (1 – 2 мм завдовжки), притиснуті до пагона.

Яловець козацький – дводомна рослина. *Дозрілі мегастробіли* темно-сизі, дрібні, 5 – 7 мм завдовжки, звисають на ніжках 2 – 6 мм завдовжки. Кожна шишка містить по 2 або й більше насінин. Розмноження

відбувається також вегетативно. Хвоя та шишки містять отруйні речовини.

Вид поширений у горах Європи, Кавказу, Уралу, на півдні Сибіру, в Монголії, по схилах степових балок. В Україні зберігся в Карпатському біосферному заповіднику (Закарпатська область), у степовій зоні та в Криму.

Ялівець козачий світлолюбний вид, відзначається стійкістю щодо морозів та загазованості повітря, невибагливістю до родючості та вологості ґрунту. Це декоративний вид, який культивується в садах і парках.

**Яловець високий (*J. excelsa*)** — дерево до 10 – 15 м заввишки з сірою чи бурою корою, червонувато-бурими дугоподібними пагонами й широкою, густою, пірамідальною кроною. Хвоя лускоподібна, овальна чи продовгувата, до 1 мм завдовжки, щільно притиснута до пагона. Зрілі шишки кулясті, до 10 мм у діаметрі, темно-сині з світло-сірим нальотом, дозрівають на другий рік після запилення. Шишка містить 4 - 7 видовжених тригранних насінин.

Вид невибагливий до родючості ґрунту, світло- та теплолюбний, посухостійкий; дуже декоративний. Природно зростає в горах Криму, Кавказу, в Малій Азії. Внесений до Червоної книги України.

Рід **Туя (*Thuja*)** представлений однодомними деревами й чагарниками з плескуватими пагонами та супротивно розміщеною хвоею. Середні листки із залозкою на спинці, бічні — кілюваті. Для молодих особин характерна голчата хвоя, яка згодом опадає.

*Мікростробіли* пазушні, майже сидячі, дрібні, кулясті, до 10 – 15 мм завдовжки. *Мегастробіли* формуються на верхівках пагонів. Зрілі шишки яйцеподібно-видовжені, складаються з 3 – 6 пар черепитчасто розташованих шкірясто-дерев'янистих лусок. Дозрівають шишки восени першого року після запилення. Насіння плоске, продовгувате, з двома крильцями.

Рід об'єднує 4 - 6 видів, поширених у Північній Америці й Східній Азії.

**Туя західна (*T. occidentalis*)** — однодомне, вічнозелене дерево до 15 – 20 м заввишки і з діаметром стовбура 50 - 80, зрідка до 150 см; іноді це чагарник. У молодому віці *крона* вузькопірамідальна, з віком набуває яйцеподібної форми. Кора у молодих рослин гладенька, сірувато-коричнева, з віком стає дрібнотріщинуватою, відшаровується вузькими пластинами.

Гілки розміщені у горизонтальній площині, дещо звислі, з дворядно розташованими плескуватими пагонами. Хвоя дрібна, лускоподібна, ромбічна, зверху темно-зелена, знизу світліша; розміщена на пагонах супротивно, у 4 ряди. Лусочки черепитчасто налягають одна на одну. Крайні луски яйцеподібні, середні – трикутні, з опуклою залозкою на



спинці. Взимку хвоя стає бурувато-зеленою. Живе хвоя 2 – 3 роки, після чого восени опадає разом з пагонами.

*Мікростробіли* кулясті, сидячі, розвиваються в пазухах листків. *Мегастробіли* мають вигляд дрібних шишечок з 3 – 5 парами лусочок, утворюються на вкорочених пагонах. *Зрілі шишки* яйцеподібні, до 10 – 15 мм завдовжки, із супротивно розташованими коричневими м'якими шкірястими лусками. *Насіння* дрібне, сплюснене, з двома бічними вузькими крильцями.

Туя західна походить зі східної частини Північної Америки. Це одне з перших дерев, яке потрапило до Європи з Америки на початку XVI ст.; в Україні з'явилося наприкінці XVIII ст. Це довговічна рослина, доживає до 1000 років; зимостійка, світлолюбна, тіневитривала, невибаглива до родючості ґрунту, димо- та газостійка. У зв'язку з цими особливостями, а також декоративними якостями, туя широко культивується майже в усіх країнах світу. Добре росте і в Україні (крім степової зони).

Рід **Широкогілочник або Біота (*Platycladus*)** іноді розглядають як підрід попереднього роду.

Вид **Широкогілочник східний (*Platycladus orientalis* або *Biota orientalis*)** — високий вічнозелений однодомний чагарник або дерево 15 - 20 м заввишки та з діаметром стовбура до 1 – 2 м. *Крона* сильно розгалужена, бічні гілки розташовані вертикально. *Хвоя* світліша і вужча ніж у попереднього виду, лускоподібна, яйцеподібно-ромбічна, зелена з двох боків. *Стробіли* закладаються у вересні, після закінчення росту пагонів, перезимовують і навесні після запліднення швидко ростуть. Дозрівають шишки наступного року. Таким чином, на одних гілках наявні шишки двох років. *Зрілі шишки* до 15 мм завдовжки, утворені 6 - 7 м'ясистими лусками, які завершуються у верхній частині відігнутих відростком. У недозрілих шишок луски сизо-зелені, стиглі – сухі, жорсткі, червоно-коричневі. *Насіння* дрібне, яйцеподібне, безкриле, з білою плямою.

Природний ареал виду охоплює гори Північно-Західного Китаю, де він росте на бідних кам'янистих схилах до 1350 м над р.м. Рослини живуть до 1000 років, ростуть повільно; належать до тепло- й світлолюбних, посухостійких. Біота погано переносить морози. Оскільки вид відзначається декоративністю, а також стійкістю щодо забруднення атмосферного повітря й ущільнення ґрунту, його широко використовують для озеленення населених пунктів. Хвоя цього виду, як і попереднього має фітонцидні властивості. В Україні культивується з 1809 року.

Назва роду біота (*Biota*) походить від давньогрецького “біос” – життя. Найменування пов'язане з тим, що в азійських країнах рослину висаджували як священне дерево біля храмів і називали “деревом життя”.

Рід **Річковий кедр (*Libocedrus*)** об'єднує 11 видів, поширених в обох півкулях, в областях з помірним і теплим кліматом. Це вічнозелені однодомні високі дерева, рідше чагарники з горизонтально розміщеними,

плескуватими або чотиригранними пагонами і лускоподібною хвоєю, розміщеною хрестоподібно.

*Мікростробіли* циліндричні або чотиригранні, розвиваються на кінцях пагонів. *Мегастробіли* продовгуватої форми, закладаються на верхівках інших пагонів. *Зрілі шишки* мають по 2 - 3 пари шкірясто-дерев'янистих лусок, що несуть по два насінних зачатки. *Насіння* дрібне, з двома несиметричними крильцями.

**Річковий кедр каліфорнійський (*L. decurrens*)** — високе вічнозелене дерево до 40 – 50 м заввишки та до 1 – 2 м у діаметрі; живе до 700 років. Кора червонувато-коричнева, відшаровується повздовжніми пластинами. Крона вузькопірамідальна, з віком стає широкопірамідальною. Хвоя лускоподібна, лінійна, світло-зелена, розташована навхрест. *Шишки* яйцеподібні, 2 – 3 см завдовжки, з трьома парами шкірястих лусок з гачкоподібними виростами при основі. Дозрівають в серпні-вересні, в рік запилення.

Річковий кедр походить із західної частини Північної Америки. Це швидкоросла, вибаглива до родючості ґрунту, світло-, тепло- й вологолюбна, тіневитривала, газостійка рослина. Завдяки високим декоративним якостям вид поширений у культурі, зокрема в Криму.

### ***Порядок Подокарпові (Podocarpaceae)***

Родина **Подокарпові** або **Ногоплідникові (*Podocarpaceae*)** одна з найбільших серед хвойних. Вона об'єднує вісім родів і близько 140 видів, поширених переважно в позатропічних областях південної півкулі. Там представники родини є одними з головних лісоутворювальних компонентів, особливо в горах. Деякі види заходять у північну півкулю, де в умовах теплого й вологого клімату ростуть в Індії та Східній Азії. У викопному стані подокарпові відомі з юри; наприкінці мезозою вони набули значного поширення, особливо в південній півкулі.

Подокарпові представлені як могутніми деревами, так і невеликими чагарниками, у тому числі й сланкими.

Деревина зі слабо вираженими річними кільцями. Смоляні ходи відсутні. *Листкорозміщення* переважно почергове, рідше супротивне.

*Листки* у різних родів та видів дуже різноманітні як за формою, так і за величиною. Найчастіше вони лінійні, продовговаті, лінійно-ланцетні з однією жилкою, іноді еліптичні з багатьма паралельними жилками, до 10 см завдовжки, або дрібні (1 – 2 мм завдовжки), лускоподібні чи голчасті. Дуже великі листки у **подокарпа найбільшого (*Podocarpus maximus*)** – 20 – 35 см завдовжки і 6 – 9 см завширшки. У деяких видів листки диморфні: у молодих рослин – лінійні, плескуваті, у дорослих – лускоподібні. У **філокладусів (*Phyllocladus*)** листки редуковані, лускоподібні, незелені. В їхніх пазухах розвиваються плескуваті зелені гілочки листкоподібної форми – *філокладії*, які виконують функцію фотосинтезу.

Подокарпові — дводомні, рідше однодомні рослини. *Мікростробіли* переважно поодинокі, верхівкові або пазушні, мають вигляд вузькоциліндричних шишок; рідше зібрані у сережкоподібні суцвіття. Біля основи мікростробіли зазвичай одягнені безплідними лусками. Мікроспорофіли плескуваті, дорзовентральні, несуть з нижнього боку по два мікроспорангії. Іноді мікроспорофіли подібні до вегетативних листків, але частіше від них відрізняються. *Мікроспори* здебільшого з двома повітряними мішечками, у деяких родів з 3 - 6, або без мішечків.

Характерною особливістю подокарпових є утворення двох *проталіальних клітин* при проростанні мікроспори, які нерідко діляться, в результаті чого кількість проталіальних клітин становить 4, рідше 6 - 8.

*Мегастробіл* складається з єдиного насінного зачатка, оточеного у більшості видів роду *Podocarpus* сильно видозміненою насінною лускою – *епіматієм*. У деяких видів епіматій редукований (*Phyllocladus*) або й зовсім відсутній (*Microstrobus*). Мегастробіли переважно розвиваються в пазухах покривних лусок, з якими іноді зростаються – частково або повністю. Мегастробіли можуть бути поодинокими або зібраними у колоски чи шишки. Але щільні шишки, характерні для інших хвойних, у подокарпових не утворюються.

В *ендоспермі насінного зачатка* розвиваються від 2 до 12 *архегоніїв*. При дозріванні насіння у деяких видів епіматій розростається і стає м'ясистим і яскраво забарвленим, у інших – сухим та шкірястим. Насіння переважно дрібне, 2 – 5 мм завдовжки, рідше до 3,5 см завдовжки, кістянкоподібне або горішкоподібне. Зародок, зазвичай, з двома сім'ядолями. Інтегумент часто диференційований на м'ясистий і шкірястий шари.

Кістянкоподібна насінина деяких видів подокарпу, що нагадує плід вишні, сидить на товстій м'ясистій ніжці (*рецептакулі*) червоного, пурпурового або синього кольору. Саме тому рід назвали ногоплідником або подокарпом.

Рід *подокарп (Podocarpus)* налічує понад 100 видів, поширених у субтропічних районах Австралії, Азії, Африки, Південної Америки. Це найбільший рід серед хвойних. Подокарпи, переважно, – дводомні дерева, іноді велетенські. Наприклад *подокарп узумбарський (P. usambarensis)* досягає 80 м заввишки при діаметрі стовбура до 2 м. Трапляються серед них також низькі дерева й чагарники.

*Листки* лінійні, продовгуваті або ланцетні, 1,2 – 10 см завдовжки, з однією жилкою. У деяких видів листки значно більші, еліптичні або яйцеподібні, з багатьма жилками, або ж дрібні, лускоподібні.

*Мікростробіли* циліндричні, 0,5 – 5 см завдовжки, розвиваються на верхівках пагонів або в пазухах листків. *Мегастробіли* переважно поодинокі, пазушні або верхівкові. Характерною особливістю роду є добре розвинутий епіматій, що зростається з інтегументом.

Рід *дакридіум (Dacrydium)* близький до подокарпа, налічує близько 20 видів. Це чагарники й дерева, поширені, головним чином, на островах,

що оточують Австралію, островах Малайського архіпелагу, в Східній Азії. У представників роду епіматій вільний, не зрослий з інтегументом.

Рід **філокладус** (*Phyllocladus*) об'єднує 5 – 6 видів, поширених у Східній Азії на Малайському архіпелазі, в Новій Зеландії й Тасманії. Це вічнозелені, дво- чи однодомні дерева до 30 м заввишки, з діаметром стовбура до 1 м, або чагарники.

Найбільш характерною особливістю роду є наявність *філокладіїв* – видозмінених фотосинтетичних пагонів, дуже подібних до листків не тільки морфологічно, але й навіть анатомічно. Зокрема, у них наявні добре виражені верхня й нижня епідерма з товстою кутикулою, продихи, фотосинтетична паренхіма, більш-менш диференційована на стовпчасту та губчасту паренхіму. Про стеблове походження філокладіїв свідчить будова провідної системи в зоні центральної жилки. Вона має вигляд центрального циліндру з кільцем колатеральних пучків. Листки редуковані до незелених лусочок, у пазухах яких розвиваються філокладії.

Епіматій розвинутий тільки біля основи насінного зачатка, має вигляд придатка – *арілюса*.

Рід **паразитакус** (*Parasitaxus*) має один вид – **паразитакус обпалений** (*P. ustus*). Це унікальна рослина, єдиний справжній паразит серед хвойних, що росте тільки на островах Нова Каледонія. Паразитакус – однодомний, сильно розгалужений чагарник до 25 см заввишки (іноді до 1 - 1,5 м). Трапляється в густих тінистих лісах на гірських схилах.

*Листки* дрібні, до 1 – 2 мм завдовжки, лускоподібні, дещо м'ясисті. *Насіння* дрібне, кулясте. Видова назва пов'язана з незвичайним забарвленням рослини – червонуватим, рудуватим або пурпуровим. Місцеве населення вважало паразитакус священним і наділяло його магичними властивостями.

Найбільше практичне значення мають деревоподібні представники родів *Podocarpus* і *Dacrydium*, які ростуть у гірських лісах тропіків і субтропіків та мають дуже щільну деревину.

Багато видів роду *Podocarpus* та інших родів культивують як декоративні рослини. Зокрема, в Криму ростуть **подокарп великолистковий** (*P. macrophyllus*) та **подокарп Нагі** (*P. nagei*), які походять зі Східної Азії.

### **Порядок Тисові (*Taxales*)**

Види порядку Тисових виникли в пізньому тріасі, ймовірно від Подокарпових, або їх найближчих предків. Деревина тисових характеризується відсутністю смоляних ходів. *Листки* лінійні чи ланцетні, розміщені почергово або супротивно. Пилок без повітряних мішечків.

*Мегастробіли* поодинокі; насіння Тисових оточене м'ясистим *епіматієм*, утвореним видозміненою насінною лускою. Зародок насінини з двома сім'ядолями.

До порядку належить дві родини.

Родина **Головчастотисові** (*Cephalotaxaceae*) включає один рід **головчастотис** (*Cephalotaxus*) і шість видів, поширених у гірських лісах Південно-Східної Азії.

Це вічнозелені дерева до 10 – 15 м заввишки або високі чагарники, переважно дводомні, з майже супротивними або кільчастими гілками. *Листки* шкірясті, вузьколінійні, зверху зелені, знизу з двома широкими білуватими смужками. На бічних пагонах листки розміщені дворядно, супротивно, на вертикальних – спіралью.

Особливістю представників родини є кулясті (головчасті) *зібрання мікростробілів*, що мають вигляд кулястої шишки. Саме вони й дали назву цим рослинам. У кожному зібранні по 6 – 11 мікростробілів. Вони розміщені в пазухах верхніх вегетативних листків минулорічних пагонів на коротких ніжках. Кожен мікростробіл має покривну луску і 7 - 12 радіально розміщених *мікроспорофілів*, на верхівках яких утворюються по 2 - 5 мікроспорангіїв. Пилок без повітряних мішків. *Чоловічий гаметофіт* сильно редукований, без проталіальних клітин.

*Жіночі шишки* дрібні, вони представлені зібранням редукованих *мегастробілів*. Шишки розвиваються при основі минулорічних пагонів, сидять на видовжених ніжках і головчасто потовщені на верхівці. На осі шишки хрестоподібно розміщені кілька пар (3 - 4) лусочок, у пазухах яких розвиваються *мегастробіли*. Кожен мегастробіл складається з 2 прямих *насінних зачатків*. Між ними закладається вісь другого порядку з потовщенням на верхівці. Кожен насінний зачаток біля основи має *епіматій* у вигляді комірця, який при дозріванні насіння розростається і утворює м'ясистий покрив зі смоляними каналцями. Він повністю зростається з *інтегументом*, який набуває кам'янистої консистенції. З усіх насінних зачатків шишки лиш один, зрідка два, перетворюються у насіння, інші відмирають.

*Насіння* велике, до 2 – 3 см завдовжки, з червонуватим або оливково-рудим покривом та двома сім'ядолями.

**Головчастотис Харингтона** (*C. harringtonia*) поширений у Центральному Китаї та Японії на гірських схилах – у нижньому ярусі листяних та хвойних лісів. Віддає перевагу районам, багатим на опади. Це деревна рослина до 15 м заввишки або чагарник з сіро-бурою корою. Листки на бічних пагонах розміщені дворядно, лінійні, загострені на верхівці, 2 - 4,5 см завдовжки і 2 - 3,5 см завширшки.

Головчастотис Харингтона широко використовується як декоративна рослина. В Європі введений в культуру у 1829 році, в Україні культивується в Криму.

Родина **Тисові** (*Taxaceae*) об'єднує 5 родів і 20 видів, поширених майже винятково в північній півкулі. Тисові — давня група рослин, відомих з юрського періоду. Тепер тисові відзначаються великим, але дуже розірваним ареалом.

Тисові – вічнозелені дерева або чагарники. Деревина відзначається наявністю більш-менш чітко виражених річних кілець і відсутністю смоляних каналів.

*Листкорозміщення* почергове або майже супротивне, дворядне. *Листки* лінійні або ланцетні, звужені до основи, іноді на коротких черешках. Зверху листки зелені, блискучі, з нижнього боку з країв мають по дві світлі смужки.

Тисові, переважно, – дводомні рослини.

*Мікростробіли* здебільшого поодинокі, але іноді об'єднані в сережкоподібні, колосоподібні або головчасті зібрання, розміщені в пазухах листків. *Мікроспорофіли* у тисів щиткоподібні, складаються з ніжки й щитка, до якого знизу прикріплені 5 - 9 мікроспорангіїв, зрослих між собою, а також з ніжкою. У представників інших родів будова мікроспорофілів може бути іншою. Мікроспори без повітряних мішечків. *Чоловічий гаметофіт* редукований, без проталіальних клітин.

*Мегастробіли* поодинокі, іноді об'єднані в зібрання, які мають вигляд маленьких шишок зі супротивно розміщеними парами мегастробілів. Вони розміщені біля верхівки пазушних пагонів. *Мегастробіл* складається з одного прямого *насінного зачатка*, оточеного вільним (незрослим) бокалоподібним *арілюсом*. Оболонка насінини, яка формується з інтегумента, стає кам'янистою. Арілюс (принасінник) розростається навколо насінини; спочатку він зелений, а згодом стає м'ясистим, яскраво-червоним (у тису) і набуває вигляду келиха, в який занурена насінини. Арілюс – це видозмінена насінна луска хвойних.

Рід **Тис (*Taxus*)** – найбільший в родині. Він налічує 8 видів, що ростуть майже винятково в північній півкулі. Це переважно дерева, іноді чагарники. Стовбури молодих дерев гладенькі, старих – повздовжньо борозенчасті. Кора червонувата або червонувато-коричнева.

*Листки* на пагонах, спрямованих догори, розміщені спіралью, на горизонтальних гілках – дворядно, майже гребінчасто. Форма листків лінійна, із загостреною верхівкою. Зверху листок зелений з повздовжньою жилкою, знизу – з двома жовтуватими-зеленими смужками. У тканинах листка повністю відсутні смоляні канали.

Тис – однодомна рослина. Мікро- та мегастробіли закладаються на різних гілках одного дерева.

*Мікростробіли* майже кулясті, з перехресно-парними плівчастими лусочками при основі, розвиваються з нижнього боку гілок між листками. Кожний стробіл складається з 6 - 14 зближених щиткоподібних *мікроспорофілів*. Мікроспорофіл має коротку ніжку і щиткоподібний диск, який з нижнього боку несе 5 - 9 кільчасто розміщених *мікроспорангіїв*. *Мікроспори* без повітряних мішечків. При проростанні мікроспор *проталіальні клітини* не утворюються.

*Мегастробіли* поодинокі, сильно редуковані, розвиваються на кінцях коротких пазушних пагонів, вісь яких укрита дрібними, спіралью

розміщеними лусочками. Найчастіше мегастробіл складається з одного насінного зачатку з *ариліосом* при основі; рідше насінних зачатків – 2 - 3.

*Насіння* овально-яйцеподібне, 5 – 8 мм завдовжки. М'ясистий червоний, рідше жовтий, *принасінник* (*ариліос*) сильно розростається і оточує насінину до верхівки або до половини, але не зростається з нею.

Принасінник приваблює птахів, які сприяють поширенню насіння. Всі частини рослини тисів, а особливо молоді листки та пагони дуже отруйні, але ариліос не містить токсичних речовин.

Інтегумент зрілої насінини стає дуже твердим. Зародок має дві сім'ядолі.

Тис – давній рід, що поступово вимирає. Впродовж третинного періоду види цього роду були широко розповсюджені по всій Євразії та Північній Америці. У льодовикову епоху ареал тисів значно скоротився. Причиною цього були також вирубки тисових лісів, оскільки відновлення популяції тисів відбувається дуже важко.

**Тис ягідний (*T. baccata*)** – найбільш поширений та відомий вид роду. Це вічнозелене дерево до 10 – 20 (30) м заввишки або великий розгалужений чагарник. Тис – тіневитривала, вибаглива до вологості ґрунту й повітря рослина, яка росте здебільшого під покривом бука, граба, ялиці. Тривалість життя тису ягідного дуже велика – 1500 років і більше; росте дуже повільно. Тис подекуди зберігся в лісах Прикарпаття (заповідний тисовий гай в урочищі Княж-двір Коломийського району Івано-Франківської області), у Карпатах і Гірському Криму. Через цінну деревину, яка має красиву текстуру й добре полірується, тис майже всюди було винищено ще в XVII—XVIII ст. Вид внесено до Червоної книги України, як третинний релікт, що перебуває на межі зникнення.

Молоді пагони й листки тиса отруйні для деяких тварин, бо містять алкалоїд таксин.

## ПЕРЕЛІК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Географія рослин з основами ботаніки: Навч. посібник / Б.К. Гришко-Богменко, С.С. Морозюк та ін..- К.: Вища шк., 1991.
2. Жизнь растений: в 6-ти томах - М.: Просвещение, 1974-1982.
3. Комарницкий Н.А., Кудряшов Л.В., Уранов А.А. Систематика растений.- М.- 1975.
4. Кучерява Л.Ф., Войтюк Ю.О., Нечитайло В.А. Систематика вищих рослин. I. Археγονіати.- к.: Фітосоціоцентр, 1997.
5. Мороз І.В., Гришко-Богменко Б.К. Ботаніка з основами екології: Навч. посібник.- К.: Вища шк., 1994.
6. Морозюк С., Кустовська А., Оляницька Л., та ін. Систематика вищих рослин. Лабораторні заняття.- Київ: Соціоцентр, 2001.
7. Нечитайло В.А. Систематика вищих рослин. II. Покритонасінні.- К.: Фітосоціоцентр, 1997.
8. Нечитайло В.А., Кучерява Л.Ф. Ботаніка. Вищі рослини. Видання II, випр. і доповн.. –Київ: Фітосоціоцентр, 2005. -431 с.
9. Нечитайло В.А., Кучерява Л.Ф., Погребенник В.П. Систематика вищих рослин. Лабораторний практикум.- Київ: Соціоцентр.- 2001.
10. Нечитайло В.А., Липа О.Л. Систематика вищих рослин: Підручник для вузів.- К.: Вища шк.- 1993.
11. Определитель высших растений Украины. - К.: Фітосоціоцентр, 1999. – 548 с.
12. Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника: в 2-х т. М.: Мир, 1990.
13. Словарь ботанических терминов/ Под общ. ред. Дудки И.А. – К.: Наук. думка, 1984.
14. Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов.- Л.: Наука.- 1987.