

ЗМІСТ

Передмова.	6
Лекція 1. Різноманітність органічного світу	7
1. Природна система органічного світу.	7
2. Структурні рівні організації живих організмів	11
3. Коротка історія рослинного світу	12
Лекція 2. Ботаніка як наука	16
1. Ботаніка — наука про рослини	16
2. Загальна характеристика рослин	17
3. Поширення рослин та їх значення у біосфері	22
Лекція 3. Молекулярний рівень організації живої матерії	25
1. Хімічні елементи, які входять до складу живих організмів.	25
2. Неорганічні сполуки: вода і мінеральні солі	26
3. Органічні сполуки: ліпіди	28
4. Органічні сполуки: вуглеводи	29
5. Органічні сполуки: білки.	31
6. Органічні сполуки: нуклеїнові кислоти.	33
Лекція 4. Клітинний рівень організації живої матерії	41
1. Цитологія — наука про будову та функції клітин. Історія вивчення клітин.	41
2. Методи цитологічних досліджень	42
3. Загальна будова та життєдіяльність клітин еукаріотів	45
4. Особливості будови та життєдіяльності клітини рослин.	59
Лекція 5. Тканинний рівень організації живої матерії. Рослинні тканини.	63
1. Поняття про тканини	63
2. Рослинні тканини.	63
Лекція 6. Органографія. Вегетативні органи рослинного організму. Корінь.	73
1. Органографія	73
2. Вегетативні органи рослинного організму	74
2.1. Корінь	74
2.1.1. Основні функції кореня.	74

2.1.2. Типи коренів і кореневих систем	74
2.1.3. Зони кореня	75
2.1.4. Первинна будова кореня	76
2.1.5. Вторинна будова кореня	78
2.1.6. Метаморфози кореня	78
2.1.7. Кореневе живлення рослин	79
2.1.8. Біологічна азотфіксація	83
Лекція 7. Вегетативний орган рослинного організму — пагін	88
1. Загальна будова та функції пагона	88
2. Класифікація пагонів	89
3. Брунька	90
4. Класифікація бруньок	91
5. Метаморфози пагона	92
Лекція 8. Стебло — осьова частина пагона	96
1. Стебло та його основні функції	96
2. Формування та морфологічна класифікація стебел	97
3. Первинна будова стебла	99
4. Вторинна будова стебла	100
5. Підйом води у стовбурах дерев	103
Лекція 9. Листок — бічний орган пагона	106
1. Загальна будова та функції листка	106
2. Розвиток листка	107
3. Класифікація листків	109
4. Листкорозташування	112
5. Анатомічна будова листка	113
6. Метаморфози листка	116
7. Способи вегетативного розмноження рослин та його біологічне значення	116
Лекція 10. Генеративні органи рослинного організму. Квітка. Суцвіття	121
1. Загальна будова та функції квітки	121
2. Класифікація квіток	123
3. Формули квіток	124
4. Утворення квітки	126
5. Суцвіття: біологічне значення, класифікація	127
6. Запилення та запліднення	130
Лекція 11. Генеративні органи рослинного організму. Насінина та плід	137
1. Насінина: загальна будова та функції	137
2. Особливості будови насінини однодольних та дводольних рослин	139

3. Плід та його біологічне значення.	140
4. Класифікація плодів.	141
5. Способи поширення плодів і насіння	144
Лекція 12. Систематика рослин. Нижчі рослини — Водорості (Algae).	147
1. Загальна характеристика нижчих рослин	147
2. Загальна характеристика водоростей.	147
3. Біохімічна різноманітність водоростей	149
4. Морфологічна різноманітність водоростей	149
5. Розмноження водоростей.	150
6. Життєві цикли водоростей.	154
7. Систематичні групи водоростей	155
8. Екологічні групи водоростей.	157
9. Значення водоростей у природі та житті людини	157
Лекція 13. Вищі рослини. Вищі спорові рослини	162
1. Загальна характеристика вищих рослин	162
2. Вищі спорові рослини	164
2.1. Відділ Мохоподібні, або Мохи (Bryophyta)	164
2.2. Відділ Плауноподібні, або Плауни (Lycopodiophyta)	165
2.3. Відділ Хвощоподібні, або Хвощі (Equisetophyta)	166
2.4. Відділ Папоротеподібні, або Папороті (Polypodiophyta).	168
3. Порівняльна характеристика вищих спорових рослин	170
Лекція 14. Насінні рослини	174
1. Загальна характеристика насінних рослин	174
2. Загальна характеристика відділу Голонасінні (Pinophyta)	174
3. Значення голонасінних у природі та житті людини.	176
4. Загальна характеристика відділу Покритонасінні, або Квіткові (Magnoliophyta).	177
5. Значення покритонасінних у природі та житті людини.	181
Лекція 15. Рослинність України та її охорона	190
1. Поняття про рослинність	190
2. Класифікація рослин за життєвими формами і за тривалістю життя	191
3. Охорона рослинного світу України	192
Словник ботанічних термінів	195
Список використаних джерел	216

Передмова

Запропонований Вашій увазі навчальний посібник побудований з урахуванням завдань програми навчального курсу «Ботаніка», передбачених для студентів вищої педагогічної школи.

Завдання курсу полягає в тому, щоб ознайомити студентів з різноманітністю рослинних форм, розкрити взаємозв'язки між рослинами і навколишнім середовищем, вивчити процеси, які проходять в органах рослин, показати господарське значення та необхідність раціонального використання і охорони рослинних ресурсів.

Загальною метою курсу «Ботаніка» є розкриття закономірностей внутрішньої та зовнішньої будови рослинного організму. Довести, що рослина є цілісним організмом, що сформувався поступово під час онтогенезу та філогенезу. Розкрити родинні зв'язки рослин. Розглянути принципи та основні положення міжнародного кодексу ботанічної номенклатури.

За структурою навчальний посібник становить курс лекцій. Практика показала, що це сприяє ефективнішій підготовці до семінарських і практичних занять, полегшує опрацювання навчального матеріалу для самостійного вивчення. Після викладу навчального матеріалу в посібнику вміщено запитання для самоперевірки знань студентів.

Створюючи навчальний посібник для майбутніх спеціалістів, автори включили у його текст науково-популярну інформацію під рубриками «З історії науки», «З історії народів», «Еволюційний процес», «Зі світу науки», «Цікаво знати», «Важливо знати», «Для допитливих».

Наполегливе вивчення курсу «Ботаніка» забезпечить студентів необхідним об'ємом теоретичних знань, практичних умінь та навичок, що дають змогу молодому спеціалісту викладати у відповідності з сучасними вимогами та на належному рівні.

З повагою і побажанням успіхів автори

ЛЕКЦІЯ 1

РІЗНОМАНІТНІСТЬ ОРГАНІЧНОГО СВІТУ

План

1. Природна система органічного світу.
2. Структурні рівні організації живих організмів.
3. Коротка історія рослинного світу.

Основні поняття: природна система, прокаріоти, еукаріоти, систематика, таксони, таксономічні категорії (таксономічні одиниці), структурні рівні організації живої матерії, геологічна ера, період, епоха.

1. Природна система органічного світу

Увесь сучасний органічний світ прийнято поділяти на дві імперії. Імперія неклітинних (Noncellulata) складається тільки з одного царства **Віруси** (Vira), але на думку багатьох вчених, віруси — не справжні організми, тому що не здатні до самостійного обміну речовин. Імперія клітинних (Cellulata) поділяється на два надцарства: без'ядерні (або прокаріоти (від лат. *pro* — перед, до; *karion* — ядро)) та ядерні (або еукаріоти (від грецьк. *eu* — повністю, *karion* — ядро)).

За палеонтологічними даними, прокаріоти на нашій планеті виникли біля 3,2 млрд. років тому, тоді як еукаріоти є набагато молодшими — їх вік складає лише біля 1,6 млрд. років.

Прокаріотичні клітини за розмірами значно менші від еукаріотичних — їх середній діаметр становить біля 0,5-2 мкм, тоді як у еукаріот — 5-20 мкм.

Клітини прокаріот та еукаріот на фенотипічному рівні **подібні** за наявністю ДНК (деоксирибонуклеїнова кислота) та білок-синтезуючого апарату, представленого рибосомами, за наявністю зовнішньої мембрани (плазмалемі), ферментних комплексів. До складу клітин прокаріот та еукаріот входять білки, жири, вуглеводи, нуклеїнові кислоти, мінеральні сполуки та вода.

Прокаріоти не мають спеціалізованих фотосинтетичних органел. Представники еукаріотів мають спеціалізовані органели — хлоропласти, де і зосереджено весь пігментний комплекс.

Відміни між прокаріотами та еукаріотами на геномному рівні полягають у тому, що прокаріотична клітина є системою, яка містить лише один геном, зосереджений у нуклеоїді, тобто є моногеномною. Еукаріотична клітина є системою з кількома (двома, трьома або навіть чотирма) неспорідненими геномами, тобто є полігеномною.

Прокаріоти не здатні до фаго- та піноцитозу, не мають морфологічно оформленого ядра, мітохондрій, пластид, ендоплазматичної сітки,

комплексу Гольджі, лізосом, а також органел, що побудовані з мікротрубочок — джгутиків, базальних тіл джгутиків, клітинного центру з центріолями. У прокаріот відсутні мітоз, мейоз, статевий процес, а обмін генетичною інформацією здійснюється парасексуально — шляхом трансформацій та кон'югацій. Прокаріоти, на відміну від еукаріотів, здатні дуже швидко розмножуватися.

Прокаріоти складають два царства: **Архебактерії** (Archaeobacteria) і **Бактерії** (Eubacteria). Різниця між якими полягає у відсутності двошарової ліпідної мембрани у архебактерій та її наявності у бактерій.

Еукаріоти розділяють на три царства: **Рослини** (Plantae, або Vegetabilia), **Гриби** (Fungi), **Тварини** (Animalia) (табл. 1).

Таблиця 1

СИСТЕМА ОРГАНІЧНОГО СВІТУ

ІМПЕРІЯ					
КЛІТИННІ				НЕКЛІТИННІ	
НАДЦАРСТВО				ВІРУСИ	
ПРОКАРІОТИ		ЕУКАРІОТИ			
ЦАРСТВО	ДРОБ'ЯНКИ	РОСЛИНИ	ГРИБИ		ТВАРИНИ
ПІДЦАРСТВО	БАКТЕРІЇ	ВИЩІ РОСЛИНИ	ВИЩІ ГРИБИ		ОДНОКЛІТИННІ
	ЦІАНО-БАКТЕРІЇ	НИЖЧІ РОСЛИНИ	НИЖЧІ ГРИБИ		БАГАТО-КЛІТИННІ

За самими обережними оцінками сьогодні на нашій планеті зареєстровано біля 1,8 млн. видів живих організмів. З них понад 1000 видів вірусів, близько 4500 видів дроб'янок, біля 500 тис. видів — це рослини, біля 100 тис. видів — гриби, біля 1,5 млн. видів — тварини (з них понад 1 млн. — комахи). Це різноманіття виникло внаслідок тривалого процесу еволюції, під час якого одні види давали початок іншим, деякі зникли. Види, що утворилися від спільного предка, зберігають чимало ознак схожості. Чим віддаленішим є історичний зв'язок між видами, тим суттєвішими є відміни між ними. Таким чином, усі види, що населяють нашу планету, пов'язані між собою родинними зв'язками, тобто утворюють *природну систему*. Дослідженням цієї системи і спробами відтворити її, тобто спробами відобразити послідовність еволюційних подій на планеті займається **систематика**.

Систематика (від грецьк. *systematikos* — впорядкований) — наука, що вивчає різноманітність живих організмів, встановлює філогенетичні зв'язки між ними та іншими таксономічними категоріями органічного світу і розробляє природну класифікацію. Відтворення природної системи (частіше називають розробкою або побудовою природної систе-

ми) є одним з найскладніших і найважливіших наукових завдань, що стоять перед біологією. Значні теоретичні узагальнення біології XIX та XX ст. — еволюційна теорія Дарвіна та ендосимбіотична теорія Мережковського-Маргеліс — були прямо пов'язані з розробкою природної системи.

Природна система має як наукове, так і прикладне значення. Наукова цінність природної системи полягає в тому, що при її побудові необхідними є синтез та узагальнення знання з усіх галузей біології — біохімії, біофізики, генетики, молекулярної біології, цитології, екології. Таким чином, у природній системі в концентрованому вигляді представлені здобутки сучасної біології у цілому. Прикладне значення природної системи полягає в її прогностичності. Знання ступеню спорідненості об'єктів дозволяє за методом аналогій прогнозувати властивості інших об'єктів. Ця риса природної системи у надзвичайному ступені виявилась корисною для сучасної біотехнології, особливо тоді, коли проводиться пошук нових біотехнологічних об'єктів.

Наука систематика оперує двома основними поняттями: *таксонами* та *систематичними* одиницями (категоріями).

Таксон (від грецьк. *taxis* — розміщення, порядок) — це група дискретних (відособлених) організмів, споріднених між собою спільністю ознак і властивостей, завдяки чому їм можна присвоїти систематичну одиницю (таксономічну категорію).

Систематична одиниця, на відміну від таксону, є поняттям логічним, і відображає не реальні організми, а певний ранг або рівень класифікації, до якого може бути віднесений певний таксон на основі комплексу встановлених таксономічних ознак.

Основні таксономічні категорії у *систематиці рослин, грибів і тварин* подано в таблиці 2.

Таблиця 2

ОСНОВНІ ТАКСОНОМІЧНІ КАТЕГОРІЇ У СИСТЕМАТИЦІ РОСЛИН, ГРИБІВ І ТВАРИН

Основні таксономічні категорії	
у систематиці рослин, грибів	у систематиці тварин
Царство (Regnum)	
Відділ (Divisio)	Тип (Phylum)
Клас (Classis)	
Порядок (Ordo)	Ряд (Ordo)
Родина (Familia)	
Рід (Genus)	
Вид (Species)	

Отже, вишня звичайна — являє собою таксон, а вид, рід, родина і т.д. не є таксонами, а є таксономічними категоріями, або таксономічними одиницями. Крім основних таксономічних категорій існують також допоміжні: надцарство, підвідділ, надклас, підклас, підпорядок, підродина.

Кожний таксон, у відповідності з тим, до якої таксономічної категорії він відноситься, має власну унікальну назву. Порядок надання таксонам правильних та законних назв регламентується Міжнародним кодексом ботанічної номенклатури (МКБН). Згідно з МКБН, правильною науковою назвою таксону є латинська назва. Причому для таксонів рангу від відділу до родини встановлюються спеціальні закінчення, які вказують, до якої таксономічної категорії відноситься даний таксон (табл. 3).

Таблиця 3

**СПЕЦІАЛЬНІ ЗАКІНЧЕННЯ ТАКСОНІВ, ЩО НАЛЕЖАТЬ
ДО РІЗНИХ ОСНОВНИХ ТАКСОНОМІЧНИХ КАТЕГОРІЙ**

Таксономічна категорія	Водорості	Вищі рослини	Приклади таксонів
Відділ(Divisio)	-phyta		Chlorophyta — зелені водорості Magnoliophyta — покритонасінні
Клас (Classis)	-phyceae	-opsida	Trebouxioiphyceae — требуксієфіїєві Magnoliopsida — дводольні
Порядок (Ordo)	-ales		Chlorellales — хлореллальні Fagales — букоцвітні
Родина (Familia)	-aceae		Chlorellaceae — хлорелові Fagaceae — букові
Рід (Genus)	іменник однини без спеціального закінчення		Chlorella — хлорела Quercus — дуб
Вид (Species)	біномен з назви роду та видового епітету без спеціальних закінчень		Chlorella vulgaris — хлорела звичайна Quercus robur — дуб черешчатий

Родова назва представляє собою іменник без спеціального закінчення, написаний з великої літери. Видова назва є біноміальною, тобто складається з двох слів, з яких перше є назвою роду, а друге — видовим епітетом. Правила написання назв царств та надцарств окремо в МКБН не оговорені.

Розгляньмо таксономічні категорії одного з видів рослин:

- вид — Вишня звичайна (*Cerasus vulgaris*);
- рід — Вишня (*Cerasus*);
- родина — Розові (*Rosaceae*);
- порядок — Розоцвіті (*Rosales*);
- клас — Дводольні (*Magnoliopsida*);
- відділ — Покритонасінні, або Квіткові (*Magnoliophyta*);
- царство — Рослини (*Plantae*).

2. Структурні рівні організації живих організмів

Рівні організації живих організмів — це відносно гомогенні біологічні системи, для яких характерний певний тип взаємодії елементів, просторовий і часовий масштаби процесів. Розрізняють такі рівні організації живої матерії: молекулярний, клітинний, тканинний, органний, організмений, біологічних угруповань (від елементарних біогеоценозів до біосфери загалом).

З ускладненням організації нижчий рівень входить до складу наступного, вищого рівня, останній — до складу ще вищого і т.д. Так здійснюється принцип ієрархії (ступінчастого підпорядкування), властивий живій матерії. Рівень організації є одним з фундаментальних у вивченні біологічних об'єктів, які існують завдяки зв'язкам, що поєднують їхні елементи в єдине ціле. Ідея рівнів організації живого дає змогу пояснити цілісність і якісну своєрідність біологічних систем.

Молекулярний рівень організації живої матерії є предметом вивчення молекулярної біології, яка вивчає будову молекул білків, нуклеїнових кислот, жирів та інших речовин і їхню роль у життєдіяльності клітини. На цьому рівні досягнуто великих практичних успіхів у галузі біотехнології і генної інженерії.

Особливий рівень організації живої матерії — **клітинний**; біологія клітини — один з основних розділів сучасної біології, включає проблеми морфологічної організації клітини, спеціалізації клітин у ході розвитку, функцій клітинної мембрани, механізмів і регулювання поділу клітин. **Спеціалізація** (від франц. *specialisation*, від лат. *specialis* — особливий) — набуття клітинами спеціальних ознак для виконання певних функцій.

На **тканинному і органному рівні** основні проблеми полягають у вивченні відповідно особливостей будови і функцій окремих органів та тканин, з яких побудовані органи.

На **організмовому рівні** досліджують організм як єдине ціле, елементарну одиницю життя, оскільки поза ними в природі життя не існує. При цьому вивчають характерні ознаки будови організму, фізіологічні процеси та нейрогуморальну регуляцію їх, механізми забезпечення гомеостазу та адаптації.

На **популяційно-видовому рівні** вивчаються фактори, що впливають на чисельність популяцій, проблеми збереження зникаючих видів, динаміку генетичного складу популяцій, дію факторів мікроеволюції.

На **біоценотичному і біогеоценотичному рівнях** провідними є проблеми взаємовідносин організмів у біоценозах, умови, які визначають їх чисельність і продуктивність біоценозів, стійкість останніх і роль впливу людини на збереження біоценозів та їхніх комплексів.

На **біосферному рівні** сучасна біологія вирішує глобальні проблеми, наприклад визначення інтенсивності утворення вільного кисню рослининим покривом Землі або зміни концентрації вуглекислого газу в атмосфері, пов'язаної з діяльністю людини.

Поділ живої матерії і проблем біології за рівнями організації хоча й відображає об'єктивну реальність, але водночас є умовним, бо майже всі конкретні завдання біології стосуються одночасно кількох рівнів або й усіх разом. Наприклад, проблеми еволюції, або онтогенезу, не можна розглядати тільки на рівні організму, тобто без молекулярного, клітинного, органно-тканинного, а також популяційно-видового і біоценотичного рівнів, проблема регулювання чисельності спирається на молекулярний рівень, але стосується також усіх вищих, включаючи аспекти біосферного рівня (наприклад, забруднення середовища).

3. Коротка історія рослинного світу

Подамо коротку історію рослинного світу в табл. 4.

Таблиця 4

КОРОТКА ІСТОРІЯ РОСЛИННОГО СВІТУ

Ера та її вік (у млн. років)	Період та його вік (у млн. років)	Епоха та її вік (у млн. років)	Форми життя
Докембрій (3500)			Виникнення прокаріот (3,5 млрд. років тому), одноклітинних еукаріот (біля 1,5 млрд. років тому), багатоклітинних еукаріот (біля 700 млн. років тому): зелених водоростей.
Палеозой (330)	<i>Кембрійський (70)</i>		Виникнення червоних водоростей.
	<i>Ордовіцький (60)</i>		Можливий вихід рослин на суходіл. Перші гриби.
	<i>Силурійський (30)</i>		Розквіт риніофітів, плауноподібних.
	<i>Девонський (50-70)</i>		Формування лісів із вищих спорових рослин.
	<i>Кам'яновугільний (55-75)</i>		Розквіт деревоподібних папоротей, хвощів, плаунів. Поява перших голонасінних.
	<i>Пермський (45)</i>		Розквіт голонасінних (хвойні, гікгові, саговники). Вимерли деревоподібні папороті, хвощі, плауни (клімат став сухішим і холоднішим).
Мезозой (173)	<i>Тріасовий (45)</i>		Панування голонасінних рослин.
	<i>Юрський (58)</i>		Розквіт голонасінних.
	<i>Крейдяний (70)</i>		Поява та домінування покритонасінних (квіткових) рослин.

Ера та її вік (у млн. років)	Період та його вік (у млн. років)	Епоха та її вік (у млн. років)	Форми життя
Кайнозой (60-70)	Палеоген (40)	Палеоцен (8)	Виникають бурі водорості.
		Еоцен (20)	
		Олігоцен (12)	Виникла більшість сучасних родів рослин.
	Неоген (23)	Міоцен (15)	Виникли перші людиноподібні мавпи.
		Пліоцен (8)	Формування фауни і флори, що загалом нагадують сучасні.
	Антропоген (2)	Плейстоцен(2)	Виникла людина прямоходяча.
		Голоцен (0,01)	Поява сучасної людини. Її активна господарська діяльність визначила сучасний вигляд планети Земля.

Питання для самоперевірки

1. Зробіть порівняльний аналіз еукаріотів і прокаріотів.
2. Як називається наука, що займається класифікацією живого? Що Вам про неї відомо?
3. Поясніть, що таке таксон.
4. Назвіть основні таксономічні категорії у систематиці рослин і тварин.
5. Які розрізняють структурні рівні організації живих організмів? Дайте їхнє означення.
6. Дайте характеристику еволюційних подій, що відбулися у ту чи іншу геологічну еру (період, епоху).

Важливо знати, що

➤ Життя зародилось в океані, однак сьогодні більшість організмів живе на суші. Кількість видів наземних рослин складає 92%, а водних — лише 8%. Наведені цифри свідчать про те, що можливості для видоутворення на суші більш сприятливі, ніж у водному середовищі.

Цікаво знати, що

➤ Щорічно лісові масиви виробляють 55 млрд. т кисню. Він використовується живими організмами для дихання і бере участь в окисних реакціях в атмосфері, літосфері, гідросфері. Циркулюючи через біосферу, кисень перетворюється то на органічну речовину, то на воду, то на молекулярний кисень. Весь кисень атмосфери за кожні 2 тис. років проходить через живу речовину біосфери.

З історії науки

➤ Початок вчення про біосферу ((гр. *bios* — життя, + *sphaira* — куля) — область поширення на Землі організмів та продуктів їх життєдіяльності) пов'язують з іменем відомого французького натураліста Ж. Б. Ламарка (1802), який запропонував термін «біологія» для всіх живих організмів, що населяють Землю. Визначення біосфери як особливої оболонки Землі та її назва були запропоновані відомим австрійським геологом Е. Зюссом у його праці з геології Альп. Окремі факти і положення про біосферу знаходимо у працях А. Гумбольдта, В. Докучаєва, Я. Моєшотта та інших дослідників. Детально розробив вчення про біосферу український вчений В.І. Вернадський — перший президент Української Академії наук.

➤ Голландський торговець полотном Антоній Левенгук (1632-1723) у вільний від роботи час він шліфував лінзи, виготовляв з них лупи, які давали збільшення в 300 разів. Годинами просиджуючи зі своїми лупами та розглядаючи все, що потрапляло під руки, Левенгук вперше описав еритроцити, сперматозоїди, будову м'язів, замалював справжніх живих мікробів, їх основні форми. Ці чудові відкриття природознавця послужили тим зародком, з якого пізніше виросла й сформувалася наука мікробіологія.

Еволюційний процес

➤ Донині точно не встановлено, коли саме з'явилися перші рослини організми на Землі і якими вони були, проте більшість палеонтологів і біологів вважає, що це були автотрофні форми, здатні жити самостійно. Зрозуміло, що найдавніші первісні форми, які були родоначальниками рослин і тварин, не збереглися: вони зникли безслідно. Тільки з кінця архею відомі вже палеонтологічні знахідки у вигляді особливих інкрустованих трубочок, які одні вчені вважають рештками залізобактерій, інші — синьозелених водоростей. Подальший розвиток рослинного світу можна простежити на фоні історії розвитку Землі, яку представляють звичайно у вигляді послідовних геологічних ер. Оглядаючись на минуле рослинного світу, можна накреслити такі основні етапи його розвитку, відповідно до геохронологічних ер Землі:

час водоростей — кінець архею, протерозой, особливо палеозой і пізніші періоди:

час риніофітів — кінець силуру, особливо девон, початок карбону;

час плауноподібних, хвощеподібних та папоротеподібних — девон, особливо карбон і пізніші періоди;

час голонасінних — карбон, особливо мезозой і пізніші періоди;

час покритонасінних, або квіткових, — з кінця юри (можливо, і значно раніше), крейдяний, третинний і особливо четвертинний періоди.

Рекомендована література

1. Бровдій В.М., Ільєнко К.П., Пархоменко О.В. Проблеми еволюції організмів / За ред. В.М. Бровдія. — К.: НПУ імені М.П. Драгоманова, 2004. — 96 с.
2. Дербенева А.Г., Шаламов Р.В. Общая биология / Под ред. П.А. Калимана. — Х.: Мир детства, 1997. — 280 с.
3. Зеров Д.К. Очерк филогении бессосудистых растений. — К.: Наукова думка, 1972. — 315 с.
4. Маруненко І.М., Неведомська Є.О., Бобрицька В.І. Анатомія і вікова фізіологія з основами шкільної гігієни: Курс лекцій для студ. небіол. спец. вищ. пед. навч. закл. — К.: Професіонал, 2006. — 480 с.
5. Майр Э. Принципы зоологической систематики. — М.: Мир, 1971. — 454 с.
6. Мир дикой природы: В 16-ти томах. — М.: Росмэн, 1997.
7. Мир живой природы. — М.: Мир, 1984. — 264 с.
8. Охорона природи / В.М. Бровдій, Н.В. Вадзюк, А.Д. Гончар та ін.; За ред. В.М. Бровдія. — К.: Генеза, 1997. — 152 с.
9. Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника: В 2-х т. — М.: Мир, 1990.

ЛЕКЦІЯ 2

БОТАНІКА ЯК НАУКА

План

1. Ботаніка — наука про рослини.
2. Загальна характеристика рослин.
3. Поширення рослин та їх значення у біосфері.

Основні поняття: ботаніка, автотрофи, живлення, дихання, фотосинтез, ріст, розвиток, фітогормони, ростові рухи, значення рослин.

1. Ботаніка — наука про рослини

Ботаніка — це наука про рослини, їх будову, життєдіяльність, поширення і походження. Цей термін походить від грецького слова «botane», що означає «трава», «рослина», «овоч», «зелень».

Ботаніка досліджує біологічну різноманітність світу рослин, систематизує і класифікує рослини, досліджує їх будову, географічне поширення, еволюцію, історичний розвиток, біосферну роль, корисні властивості, вишукує раціональні шляхи збереження та охорони флори. Та основна мета ботаніки як науки — одержання та узагальнення нових знань про світ рослин у всіх проявах його існування.

Ботаніка як наука сформувалася близько 2300 років тому. Перше письмове узагальнення знань про рослини, яке дійшло до нас, відоме лише з античної Греції (IV-III ст. до н.е.), а отже і виникнення ботаніки як науки датується саме цим часом. Теофраст (372-287 до н.е.), учень великого Арістотеля, вважається батьком ботаніки завдяки його письмовим працям «Природна історія рослин» в 10-и томах і письмовій роботі «Про причини рослин» в 8-и томах. У «Природній історії рослин» Теофраст згадує про 450 рослин і робить першу спробу їхньої наукової класифікації.

В першому столітті н.е. римські природодослідники Діоскорід і Пліній Старший доповнили ці відомості. Середньовічні вчені продовжили накопичення інформації, розпочате античними вченими. В епоху Відродження в зв'язку із збагаченням відомостей про рослини виникла потреба в систематизації рослинного світу. Великі заслуги в справі упорядкування ботанічних знань належать Карлу Ліннею, який в середині 18 століття запровадив бінарну номенклатуру рослин, першим зробив спробу класифікації рослинного світу та розробив штучну систему, розподіливши рослинний світ на 24 класи.

Нині ботаніка — багатогалузева наука, яка вивчає як окремі рослини, так і їх сукупності — рослинні угруповання, з яких формуються луки, степи, ліси.

У процесі розвитку ботаніка диференціювалася на ряд окремих наук, з яких найважливіші: морфологія рослин — наука про будову і розвиток основних органів рослин; з неї виділилися: анатомія (гістологія) рослин, що вивчає внутрішню будову рослинного організму; клітинна біологія рослин, що вивчає особливості будови рослинної клітини; ембріологія рослин, яка досліджує процеси запліднення і розвитку зародка у рослин; фізіологія рослин — наука про життєдіяльність рослинного організму, близько пов'язана з біохімією рослин — наукою про хімічні процеси в них; генетика рослин вивчає питання мінливості і спадковості рослин; палеоботаніка (фітопалеонтологія) вивчає викопні рослини і близько пов'язана з філогенією рослин, завданням якої є відтворення історичного розвитку рослинного світу; географія рослин (фітогеографія) — наука про закономірності поширення рослин на земній кулі; з неї виділились екологія рослин — наука про взаємовідношення рослинного організму і середовища — та фітоценологія (геоботаніка) — наука про рослинні угруповання.

Виділяють ще ряд спеціалізованих дисциплін, які вивчають окремі групи рослинного світу, наприклад альгологію — науку про водорості, ліхенологію — про лишайники, бріологію — про мохоподібні, дендрологію — науку про деревні породи, палінологію — про будову спор і пилку.

2. Загальна характеристика рослин

Усім рослинам притаманні спільні риси:

1. Рослинні організми складаються з клітин. **Клітина** (від грецьк. *kytos* — клітина) — основна структурна і функціональна одиниця всіх живих організмів, елементарна біологічна система, яка має всі ознаки живого, здатна до саморегуляції, самовідтворення і розвитку.

2. Рослини є **еукаріотами** (*евкаріотами*). **Еукаріоти** (**евкаріоти**) — організми, клітини яких мають ядро, принаймні на певних етапах їх клітинного циклу. Серед еукаріотів є одноклітинні, колоніальні та багатоклітинні організми.

3. Більшість рослинних організмів — **автотрофи**. **Автотрофи** (від грецьк. *autos* — сам, *trophe* — живлення) — організми, які самостійно виробляють органічні речовини з неорганічних сполук з використанням енергії сонячного світла або енергії хімічних процесів.

4. Клітини рослин містять **пластиди** (від грецьк. *plastos* — виліплений): **хлоропласти** (від грецьк. *chloros* — зелений і *plastos* — виліплений), **хромoplastи** (від грецьк. *chroma* — фарба і *plastos* — виліплений), **лейкопласти** (від грецьк. *leukos* — безбарвний і *plastos* — виліплений).

5. Запасні речовини — крохмаль, білок, жири.

6. Рослинам характерні процеси життєдіяльності (обміну речовин):

а) **живлення** — процес поглинання і засвоєння рослинами з навколишнього середовища речовин, необхідних для підтримання їх життє-

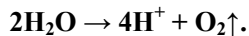
діяльності; за способом живлення рослинні організми поділяють на автотрофи і гетеротрофи (організми, які для свого живлення використовують готові органічні речовини);

б) **дихання** — сукупність фізіологічних процесів, що забезпечують надходження в рослину кисню і виділення вуглекислого газу й води; основу дихання становить окиснення (син. окислення) органічних речовин (білків, жирів і вуглеводів), внаслідок чого звільняється енергія у вигляді АТФ (аденозинтрифосфornoї кислоти), яка необхідна для життя рослин; рослини є **аеробами** (від грецьк. *aer* — повітря) — організмами, для життєдіяльності яких потрібен вільний кисень повітря;

в) завдяки хлоропластам рослини здатні до **фотосинтезу** (від грецьк. *photos* — світло, *synthesis* — з'єднання) — процес утворення органічних молекул з неорганічних за рахунок енергії сонця; сонячна енергія перетворюється при цьому в енергію хімічних зв'язків.

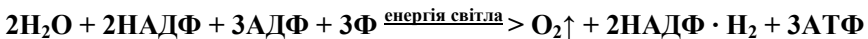
Процес фотосинтезу складається з двох фаз:

1. **Світлова фаза** здійснюється у тилакоїдах хлоропластів. Енергія квантів світла вловлюється молекулами хлорофілу, що спричинює перехід електронів на вищий енергетичний рівень і відрив їх від молекули хлорофілу. Електрони захоплюються молекулами-переносниками, котрі також знаходяться в мембрані тилакоїдів. Втрачені молекулами хлорофілу електрони компенсуються шляхом відокремлення їх від молекул води у процесі **фотолізу** — розкладу води під дією світла на протони (H^+) і атоми кисню (O). Атоми кисню утворюють молекулярний кисень, що виділяється в атмосферу:



Вивільнені протони накопичуються в порожнині тилакоїдів. Електрони рухаються мембраною тилакоїду. Енергія перенесення електронів по мембрані витрачається на відкриття каналу для протонів у АТФ-синтетазному комплексі. Внаслідок виходу протонів із порожнини тилакоїдів синтезується АТФ. Нарешті, протони зв'язуються зі специфічними молекулами-переносниками (НАДФ-нікотинамідаденіндинуклеотидфосфат). НАДФ здатний відновлюватися, зв'язуючись із протонами, або окислюватися, вивільняючи їх. Завдяки цьому комплекс НАДФ H_2 є акумулятором хімічної енергії, що використовується для відновлення інших сполук.

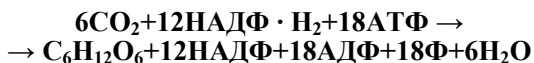
Таким чином, у світловій фазі фотосинтезу відбуваються такі реакції:



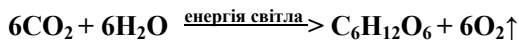
2. **Темнова фаза** не залежить від світла (реакції відбуваються як в темряві, так і на світлі). Вона проходить у матриксі хлоропласта. В цій фазі з вуглекислого газу (CO_2), який потрапляє з атмосфери, утворюється глюкоза. При цьому використовується енергія АТФ та H^+ , що вхо-

дить до складу НАДФ · Н₂. Молекула СО₂ при синтезі вуглеводів не розщеплюється, а фіксується (зв'язується) за допомогою особливого ферменту. Фіксація СО₂ — багатоступеневий процес. Особливий фермент зв'язує СО₂ з молекулою, яка містить п'ять атомів вуглецю (С) (рибулозо-1,5-біфосфатом). При цьому утворюються дві трикарбонові молекули 3-фосфогліцератів. Ці трикарбонові сполуки змінюються ферментами, відновлюються з допомогою НАДФ · Н₂ і енергії АТФ та перетворюються на речовини, з яких може синтезуватися глюкоза (та деякі інші вуглеводи). Частина таких молекул використовується на синтез глюкози, а з інших утворюються п'ятикарбонові сполуки, потрібні для фіксації СО₂. Таким чином, енергія світла, перетворена протягом світлової фази в енергію АТФ та інших молекул — носіїв енергії, використовується для синтезу глюкози.

Темнову фазу фотосинтезу можна описати таким рівнянням:



Сумарна реакція фотосинтезу:



Частина молекул синтезованої глюкози розщеплюється для забезпечення потреб рослинної клітини в енергії, інша частина використовується для синтезу необхідних клітині речовин. Так, із глюкози синтезуються полісахариди та інші вуглеводи. Надлишок глюкози відкладається про запас у вигляді крохмалю.

Значення фотосинтезу:

- 1) утворення органічної речовини, яка є основою живлення гетеротрофних організмів;
- 2) утворення кисню атмосфери, який забезпечує дихання аеробних організмів та створює озоновий екран нашої планети;
- 3) забезпечує сталість співвідношення між СО₂ і О₂ в атмосфері.

Академік К.А.Тімірязєв сформулював *поняття про космічну роль зелених рослин*. Сприймаючи сонячні промені і перетворюючи їх енергію в енергію зв'язків органічних сполук, зелені рослини забезпечують збереження і розвиток життя на Землі. Вони утворюють майже всю органічну речовину і є основою живлення гетеротрофних організмів. Весь кисень атмосфери теж має фотосинтетичне походження. Таким чином, зелені рослини є ніби посередником між Сонцем і життям на планеті Земля;

г) **транспірація** (від лат. *trans* — через, *spiro* — дихаю, видихаю) — фізіологічний процес виділення живими рослинами води у газоподібному стані;

д) **ріст** — збільшення розмірів рослинного організму або окремих його частин і органів внаслідок збільшення кількості клітин шляхом

поділу, їх лінійного розтягування та внутрішньої диференціації; триває протягом усього життєвого циклу;

е) **розвиток** — сукупність якісних морфологічних та фізіологічних змін рослини на окремих етапах її життєвого циклу; розрізняють індивідуальний розвиток (*онтогенез*) та історичний розвиток (*філогенез*); нормальний індивідуальний розвиток рослинного організму залежить не тільки від *зовнішніх факторів* (світло, температура, волога, кисень, довжина світлового періоду доби), а й від *внутрішніх факторів* та від їх взаємодії; основними *внутрішніми факторами є фітогормони* (табл. 5).

Таблиця 5

ФІТОГОРМОНИ РОСЛИН

Назва фітогормонів	Функції	Місце утворення
Ауксини (від грецьк. <i>aixein</i> — збільшую)	зумовлює ріст верхівкової бруньки, пригнічує ріст пазушних бруньок, впливає на диференціювання провідної тканини, обумовлює ростові рухи, може спричинити утворення плодів без насіння, контролює подовження клітин	клітини меристеми (недиференційована тканина, з якої розвиваються нові клітини)
Цитокініни (від грецьк. <i>kitos</i> — клітина, <i>супео</i> -приводжу в рух)	стимулюють поділ клітин, зумовлюють ріст бічних бруньок, зберігають зелене забарвлення листків, затримують старіння тканин	меристема кореня, плоди
Етилен	гальмує ріст у довжину проростків, затримує ріст листя, прискорює проростання насіння, бульб, сприяє дозріванню плодів, старінню організму	всі тканини
Гібереліни	активують поділ клітин, стимулюють фазу розтягування, стрілкування, цвітіння, виводять насіння зі стану спокою, можуть спричинити утворення плодів без насіння, прискорюють розвиток плодів	листя, корені
Абсцизова кислота	гормон стресу, сприяє пристосуванню рослини до несприятливих умов існування, затримує ростові процеси, прискорює опадання листя та плодів, прискорює старіння	листя, плоди, кореневий чохлак

Фітогормони (від грецьк. *phyton* — рослина, *hormao* — збуджую) — це фізіологічно активні речовини, що виробляються протопластом (живий вміст) рослинних клітин і впливають на ростові та формотвірні процеси; фітогормони активні в дуже малих кількостях і можуть як збуджувати, так і гальмувати певні процеси (діють як регулятори); на розвиток рослинного організму впливають й штучні регулятори росту і розвитку (табл.6);

Таблиця 6

ШТУЧНІ РЕГУЛЯТОРИ РОСТУ І РОЗВИТКУ РОСЛИННОГО ОРГАНІЗМУ

Назва штучного регулятора	Функції	З якою метою використовувє людина
Ретарданти (антигібереліни)	гальмують ріст стебла у довжину, спричинюють сприятливий вплив на стійкість до полягання	сприяють створенню низькорослих форм
Штучні ауксини	функції подібні до природного ауксину, у великій концентрації виступають як гербіциди (від лат. <i>herba</i> — трава, <i>caedere</i> — вбивати), тобто здатні знищувати рослини	застосовують для боротьби з бур'янами
Дефоліанти	викликають штучний листопад	для полегшення механічного збору врожаю бавовника
Десиканти	викликають в'янення надземної частини рослини	для полегшення механічного збору врожаю коренеплодів (морква, буряк), бульб (картопля)

е) **ростові рухи** — зміни положення органів рослин у просторі внаслідок нерівномірних ростових процесів (табл. 7); у вищих рослин немає спеціалізованих органів для активного переміщення, але вони здатні реагувати на різноманітні зміни зовнішнього середовища й пристосовуватися до них.

Таблиця 7

РОСТОВІ РУХИ РОСЛИН

Ростові рухи	Означення	Приклади
Настії (від грецьк. <i>nastos</i> — ущільнений, закритий)	ростові рухи органів і частин рослин, що виникають під впливом рівномірної дії подразника (зміна інтенсивності освітлення, температури тощо)	<i>фотонастії</i> — розкривання квіток вранці і закривання увечері; зміна положення суцвіття залежно від зміни положення сонця (соняшник); <i>термонастії</i> — розкривання квіток з бутонів при перенесенні їх з холоду в тепле приміщення; <i>механонастії</i> — складання листків від дотику до них (мімоза соромлива); розтріскування плодів при дотику (розрив-трава); <i>хемонастії</i> — тургорні рухи замикаючих клітин продохів у відповідь на концентрацію CO ₂ , ростові згини залозистих волосків росички під впливом азотовмісних речовин тощо
Тропізми (від грецьк. <i>tropos</i> — поворот, напрям)	різноманітні рухи (згини) органів або їх частин, спричинених одностороннім дією подразника	<i>позитивні тропізми</i> — рухи органів у бік подразника (наприклад, листків до світла); <i>негативні тропізми</i> — рухи органів спрямовані від подразника (напрямок росту кореня від світла); залежно від природи подразника розрізняють: <i>фототропізми</i> (вплив світла), <i>геотропізми</i> (одностороння дія сили земного тяжіння), <i>гідротропізми</i> (вплив вологого середовища), <i>хемотропізми</i> (дія хімічної речовини), <i>трофотропізми</i> (вплив поживних речовин)

3. Поширення рослин та їх значення у біосфері

Царство Рослин представлене різноманітними формами живих організмів — від одноклітинних мікроскопічних (водорості) до гігантських дерев, які мають стовбур завтовшки 10-12 метрів (баобаб, секвойя) та досягають висоти 100-150 метрів (евкаліпт, секвойя).

На земній кулі майже скрізь зустрічаються представники рослинного світу. Близько шостої частини суші вкривають ліси. Більшу площу займають степи, савани, луки, поля культурних рослин. Живуть рослини в морях і океанах, прісних водоймах. Вони є навіть в пустелях, Арктиці, Антарктиці та на снігових гірських вершинах. В природі існує велика різноманітність видів рослин, що перш за все пов'язано з умовами їх життєдіяльності.

Завдяки здатності до фотосинтезу рослини постійно поповнюють неминучі втрати органічних сполук на планеті; нагромаджують у продуктах фотосинтезу велику кількість хімічної енергії; підтримують необхідний для існування більшості організмів рівень кисню в атмосфері; запобігають нагромадженню в атмосфері надлишку вуглекислого газу. Рослини відіграють провідну роль у кругообігу мінеральних речовин, що забезпечує безперервне існування життя на Землі, неможливе без мінерального живлення. Рослини істотно впливають на клімат. Вони зв'язують родючі часточки поверхневих шарів ґрунту, запобігають їх змиву та ерозії ґрунтів.

Значення рослин в природі та діяльності людини складно переоцінити. У практичному застосуванні всі рослини поділяють на групи.

1. Рослини, що використовуються в їжу та на корм худобі:

- а) хлібні злаки — пшениця, рис, жито, ячмінь, овес, кукурудза, просо;
- б) овочі — картопля, капуста, морква, буряк, огірки, баклажани, тощо;
- в) плодові рослини — смородина, агрус, малина, яблуні, груші, сливи, абрикоси, лимони, мандарини, апельсини;
- г) зернобобові — горох, квасоля, соя, боби, ці рослини багаті на білки і мають особливе значення в живленні людини та тварин;
- д) олійні — соняшник, льон, коноплі, ріцина, соя;
- е) цукристі рослини — цукровий буряк та тростина.

2. Лікарські рослини — група рослин, що безпосередньо використовуються для лікування хвороб людини чи тварини або є сировиною для хіміко-фармацевтичної промисловості. Зараз медицина використовує понад 300 видів лікарських рослин.

3. Технічні рослини, що використовуються в промисловості:

а) волокнисті рослини — група рослин, що дає сировину, придатну для виготовлення текстильних виробів, шпагату, канатів тощо;

б) дубильні рослини — група рослин, що містять у підземних та надземних органах дубильні речовини. Найбільш відомі з них дуб, верба, ялина, сумах, бадан;

в) ефіроолійні рослини — група рослин, у різних органах яких утворюються цінні ефірні олії. В Україні промислове значення мають бли-

зько 30 видів рослин: коріандр посівний, кмин, аніс, троянда олійна, лаванда справжня, шавлія лікарська. За хімічним складом ефірні олії різних видів рослин неоднакові. Використовуються ефірні олії у парфумерній, миловарній, лікарській, кондитерській промисловості;

д) каучукові рослини — група рослин, у тканинах яких утворюється каучук. Каучуконосних рослин небагато, серед них є дерева, кущі, трави. Найбільш поширеними є гевея, гваяула, ваточник.

4. Рослини, в яких утворюється деревина. Деревина використовується не тільки як будівельний матеріал, але і в целюлозно-паперовій, лісохімічній промисловості, як паливо. Головні породи: дуб, бук, граб, ялина, береза.

5. Декоративні рослини: троянди, жоржини, хризантеми, чорнобривці, петунія, матіола, левкой та ін. Це одно- і дворічники, багаторічники, чагарники, ліани закритого ґрунту.

Питання для самоперевірки

1. *Що вивчає наука ботаніка?*
2. *Які основні процеси життєдіяльності рослин ви знаєте?*
3. *Охарактеризуйте процеси світлової і темної фаз фотосинтезу.*
4. *Доведіть космічну роль рослин.*
5. *Чим відрізняються природні фітогормони від штучних?*
6. *Яке значення зелених рослин у природі та житті людини?*

Важливо знати, що

➤ У 1727 році англійський ботанік і хімік С. Гейлс у своїй книзі «Статика рослин» висловив перше припущення про можливість живлення рослин за допомогою листків і повітря. Таке ствердження вченого стало початком розвитку нової науки — фізіології рослин.

Цікаво знати, що

➤ Рослинні організми на величезних площах суші та в товщі водойм засвоюють щорічно $25,12 \cdot 10^{17}$ кДж енергії сонячної радіації, близько 300 млрд. т CO_2 , 2 млрд. т азоту, виділяють в атмосферу близько 150 млрд. т вільного кисню та утворюють 150 млрд. т органічних речовин.

➤ Річна продуктивність фотосинтезу містить приблизно в 10 разів більше енергії, ніж її необхідно в даний момент для задоволення потреб всього населення земної кулі.

З історії науки

➤ Вчені античного світу вважали, що рослини добувають «їжу» із ґрунту. Близько 300 років назад під час першого біологічного експерименту Я.Б. Ван Гельмонт (1577-1644) вперше довів, що не один ґрунт живить рослину. Вирощуючи гілочку верби у вегетативному досліді, він зробив висновок, що всі речовини рослини утворюють з води, а не з ґрунту чи повітря. Адже за 5 років експерименту маса ґрунту майже не змінилась, тоді як гілка перетворилася на маленьке дерево. Та пройшли

роки перш ніж англійський учений Джозеф Прістлі (1733-1804) повідомив, що він виявив метод поліпшення повітря, зіпсованого горінням свічки. 27 серпня 1771 р. він помітив, що миша залишається живою, якщо під скляний ковпак поряд з нею помістити гілочку м'яти. Вважають, що це і є дата відкриття надзвичайно важливої проблеми, над вирішенням якої працюють вже більше двохсот років вчені всього світу, — ім'я якій фотосинтез.

Йоганес Інгенхауз (1730-1799), перевіряючи досліди Прістлі в 1779 р., підтвердив результати його і встановив друге невідоме цієї проблеми, а саме те, що промені Сонця запускають складний механізм фотосинтезу в зеленій рослині. Можливо тому на пам'ятнику Й. Інгенхаузу у дворі Віденського університету написано:

*Йоганес Інгенхауз -
кесарський лікар, який першим досягнув
проблему живлення рослин.*

Він першим довів, що зелені рослини здатні виділяти O_2 лише при дії на них світла, тоді як в темряві вони поглинають O_2 аналогічно тваринним організмам, а не зелені частини рослин як в темряві, так і на світлі поглинають O_2 .

Рекомендована література

1. Барна М.М., Похила Л.С., Яцук Г.Ф. Біологія для допитливих. I частина. Дроб'янки, Рослини, Гриби. Навчальний посібник. — Тернопіль: Навчальна книга — Богдан, 2000. — 88 с.
2. Гончаренко І.В. Будова рослинного організму. — Суми: ВТД «Університетська книга», 2004. — 200 с.
3. Грин Н., Стаут У., Тейлор Д. Биология: В 3-х томах. — М.: Мир, 1996.
4. Мороз І.В., Гришко-Богменко Б.К. Ботаніка з основами екології. — К.: Вища шк., 1994. — 240 с.
5. Мусієнко М.М. Фізіологія рослин. — К.: Вища шк., 1995. — 503 с.
6. Мусієнко М.М. Фотосинтез. — К.: Вища шк., 1995. — 247 с.
7. Проценко Д.Ф., Брайон А.В. Анатомія рослин. — К.: Вища школа, 1981. — 280 с.
8. Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника: В 2-х томах. — М.: Мир, 1990.

ЛЕКЦІЯ 3

МОЛЕКУЛЯРНИЙ РІВЕНЬ ОРГАНІЗАЦІЇ ЖИВОЇ МАТЕРІЇ

План

1. Хімічні елементи, які входять до складу живих організмів.
2. Неорганічні сполуки: вода і мінеральні солі.
3. Органічні сполуки: ліпіди.
4. Органічні сполуки: вуглеводи.
5. Органічні сполуки: білки.
6. Органічні сполуки: нуклеїнові кислоти.

Основні поняття: біохімія, макроелементи, мікроелементи, ультрамікроелементи, органогени, неорганічні сполуки: вода і мінеральні солі, гідрофільні речовини, гідрофобні речовини, органічні сполуки, ліпіди, жири, емульсії, фосфоліпіди, воски, стероїди, ліпопротеїди, гліколіпіди, вуглеводи, макромолекули, біополімери, мономер, білки, амінокислоти, структура білка, нуклеїнові кислоти, нуклеотид, ДНК, РНК, біосинтез білку.

1. Хімічні елементи, які входять до складу живих організмів

Науку, яка вивчає хімічні речовини, що входять до складу живих організмів, їх структуру, розподіл, перетворення і функції називають **біологічною хімією**, або **біохімією** (від грецьк. *bios* — життя, *хімія*). Ця наука почала формуватися наприкінці XIX ст. До середини XX ст. були відкриті основні класи речовин, що входять до складу живих організмів.

Клітини живих організмів містять майже всі відомі в природі хімічні елементи. За кількісним складом у клітині їх можна розділити на три основні групи: **макроелементи, мікроелементи, ультрамікроелементи.**

Макроелементи складають основну масу органічних і неорганічних речовин. Чотири хімічні елементи, зокрема кисень (O), водень (H), карбон (C), азот (N), становлять майже 98% і входять до складу органічних сполук. Тому їх ще називають **органогенними**. Із чим пов'язано кількісне переважання цієї «четвірки»? Організми — складні системи. Це означає, що хімічні сполуки, з яких вони утворені, мають бути дуже різноманітними. Щоб ці сполуки зберігали свої властивості, їм треба мати стійку структуру. Таким чином, зв'язки, за допомогою яких утворюються ці речовини, мають бути міцними. Хімічний зв'язок, який відповідає цим вимогам, **ковалентний**. Ковалентні зв'язки утворюються внаслідок усуспільнювання двох електронів зовнішнього рівня, по одному від кожного атома. Чим менше діаметр атомів, які утворюють ковалентний зв'язок, тим сильніше взаємодія між ядром та усуспільненими електронами, і тим

міцніший цей зв'язок. Саме тому в живих організмах переважають O, C, H, N, які легко утворюють ковалентні зв'язки.

До макроелементів також належать фосфор (P), калій (K), кальцій (Ca), магній (Mg), натрій (Na), хлор (Cl), сульфур (S), ферум (Fe). Їхня сумарна частка становить 1,9%.

Мікроелементи є складовими компонентами ферментів, гормонів. Це понад 50 хімічних елементів (бор (B), кобальт (Co), купрум (Cu), молібден (Mo), цинк (Zn), ванадій (V), іод (I), бром (Br), манган (Mn)). Вміст їх у клітині — 10^{-12} — 10^{-3} %.

Вміст **ультрамікроелементів** ще менший у клітині. Це аурум (Au), аргентум (Ag), платина (Pt), плумбум (Pb) тощо.

Усі хімічні елементи, що містяться в клітині живих організмів, входять до складу органічних і неорганічних сполук або перебувають у вигляді йонів. Вони відіграють велику роль у живленні клітин, їхньому рості, побудові тканин та органів, підтримують кисло-лужну рівновагу, беруть участь в обміні речовин та енергії, у процесах подразнення та збудження клітини.

2. Неорганічні сполуки: вода і мінеральні солі

Елементи, що входять до складу організмів, можуть бути або складовими частинами різноманітних **неорганічних** (вода і мінеральні солі) і **органічних** сполук (білки, вуглеводи, жири, нуклеїнові кислоти, гормони, вітаміни), або знаходитись у формі йонів (K^+ , Na^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , Cl^- , $H_2PO_4^-$ та ін.).

Найважливішою з неорганічних речовин, що входять до складу живих організмів, є **вода** — H_2O . Вода є основним середовищем, у якому відбуваються процеси обміну речовин та перетворення енергії.

Виняткове значення води для живих систем пов'язане з будовою її молекул. Молекула води (H_2O) складається з двох атомів гідрогену, які пов'язані міцним полярним ковалентним зв'язком з атомом кисню. О — сильніший від Н неметал, через що спільні пари електронів зміщені в молекулі води в його бік. Тому, хоча молекула води загалом незаряджена, біля атома О збирається негативний заряд, а біля атомів Н — позитивний. Молекула води *поляризована* і є *диполем* (має і позитивний, і негативний заряди). Протилежні полюси сусідніх молекул води притягуються, утворюючи *водневі зв'язки*. Це відносно слабкі зв'язки, в 15-20 разів слабші за ковалентні. Саме вони визначають особливе значення води для життя. Молекули води в рідині зв'язані одна з одною і з молекулами розчинених речовин водневими зв'язками. Енергія цих зв'язків невелика, і тому вони швидко руйнуються та легко відновлюються. Завдяки утворенню водневих зв'язків пояснюється сила поверхневого натягу і підняття води по щілинах ґрунту та судинах рослин.

Через те що молекули води є диполями, вони мають унікальну властивість — розчиняти полярні речовини, до яких відносяться йонні сполуки: солі, кислоти, основи (до відома: до нейонних сполук відносяться

спирти, цукор). Молекули води ніби «розтягують» молекули полярних речовин. При цьому зростає реакційна здатність розчинених речовин, оскільки їхні молекули або іони набувають можливості вільно рухатись. Речовини, здатні розчинятися у воді, називаються *гідрофільними* (від грецьк. *hydor* — вода, *phileo* — люблю).

Вода як універсальний розчинник відіграє надзвичайно важливу роль у живих організмах, оскільки більшість біохімічних реакцій відбувається у водних розчинах. Надходять речовини у клітини та виводяться з них продукти життєдіяльності також переважно в розчиненому вигляді. Вода бере безпосередню участь у реакціях *гідролізу* (від грецьк. *hydor* — вода, *lysis* — розкладання) — розщеплення органічних сполук з приєднанням до місця розриву іонів молекули води (H^+ та OH^-).

Речовини, які не взаємодіють з водою, а тому в ній не розчиняються, називаються *гідрофобними* (від грецьк. *hydor* — вода, *phobos* — страх). До гідрофобних речовин належать майже всі жири, деякі білки.

З водою пов'язана також регуляція теплового режиму організмів. Їй притаманна велика *теплоємність*, тобто здатність поглинати тепло за незначних змін власної температури. Завдяки цьому вода запобігає різким змінам температури в клітинах і в організмі в цілому за значних її коливань у навколишньому середовищі. Під час випаровування води організми витрачають багато тепла. Так вони захищають себе від перегрівання. Завдяки високій *теплопровідності*, вода забезпечує рівномірний розподіл теплоти між тканинами організму, циркулюючи по порожнинах органів і тіла.

Вода може бути в трьох агрегатних станах — *твердому* (лід), *газоподібному* (пара), *рідкому* (рідина). При випаровуванні води багато енергії витрачається на розрив водневих зв'язків між її молекулами. При замерзанні води тепло виділяється. Тому запаси води істотно пом'якшують клімат нашої планети.

Густина води найбільша при $4^\circ C$, а густина льоду менша за густину води. Тому водойми промерзають дуже повільно: зверху їх закриває лід, а біля дна довго зберігається шар води з температурою $4^\circ C$. Це рятує взимку життя багатьом водним організмам.

Важливе біологічне значення для функціонування організмів має і те, що вода під впливом розчинених у ній речовин може змінювати свої властивості, зокрема температуру замерзання і кипіння. Так, із настанням зими у клітинах морозостійких рослин підвищується концентрація розчинних вуглеводів та інших сполук (наприклад, гліцерину, гліколідів). Це перешкоджає переходу води в організмах у кристалічний стан і таким чином запобігає їхній загибелі.

На перебіг біохімічних реакцій у водних розчинах істотно впливає концентрація іонів гідрогену у воді. Її оцінюють за водневим показником — **pH** (значення від'ємного десяткового логарифму концентрації іонів H^+).

У чистій воді концентрація йонів H^+ становить $1 \cdot 10^{-7}$ моль/л.
Для чистої води $pH = -\log(10^{-7}) = 7$.

Розчини бувають кислі ($\text{pH} < 7$), нейтральні ($\text{pH} = 7$), основні ($\text{pH} > 7$). Протяжність шкали pH — від 0 до 14. Це логарифмічна шкала, тобто зміна pH на одну одиницю відповідає зміні концентрації іонів H^+ вдесятеро.

Значення pH у клітинах живих організмів близько 7,0. Зміна його на одну-дві одиниці згубна для клітин. Насамперед сталість pH у клітинах підтримується за рахунок буферних властивостей їхнього вмісту. **Буферним** називають розчин, який містить суміш якоїсь слабкої кислоти та її розчинної солі. Коли кислотність (концентрація йонів H^+) збільшується, вільні аніони, джерелом яких є сіль, легко з'єднуються з вільними іонами H^+ і видаляють їх із розчину. Коли кислотність знижується, вивільняються додаткові йони H^+ . У такий спосіб у буферному розчині підтримується відносно стала концентрація йонів H^+ .

Крім води, в організмах є ще неорганічні сполуки — **мінеральні солі**.

Вони знаходяться у дисоційованому (розчиненому) стані у вигляді катіонів (K^+ , Na^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} та ін.) та аніонів (Cl^- , HCO_3^- , H_2PO_4^- , SO_4^{2-} та ін.) або перебувають у вигляді твердих сполук (CaCO_3 , $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$).

Різна концентрація K^+ і Na^+ поза клітинами та всередині них спричинює виникнення різниці електричних потенціалів на плазматичних мембранах клітини. Це забезпечує транспорт речовин через мембрани.

3. Органічні сполуки: ліпіди

До складу органічних сполук, як вже зазначалося, входять чотири хімічні елементи — організми: кисень, водень, вуглець, азот. Органічними сполуками у клітині є ліпіди, вуглеводи, білки, нуклеїнові кислоти.

Ліпіди — це сполуки високомолекулярних жирних кислот і трьохатомного спирту — гліцерину. Ліпіди відносно невеликі молекули.

Ліпіди нерозчинні у воді (гідрофобні). У воді вони збираються краплями або утворюють емульсії. **Емульсія** — це колоїдна система, що містить дуже дрібні крапельки нерозчинної у ній речовини. Однак ліпіди розчинні в неполярних речовинах: ефірі, бензолі, ацетоні, хлороформі та інших органічних розчинниках. Деякі з ліпідів мають і полярні, і неполярні ділянки. Такі ліпіди особливо легко утворюють емульсії завдяки взаємодії полярних ділянок з водою.

До ліпідів належать:

а) найпоширеніші серед ліпідів — **жири** — це сполуки, які складаються із залишків гліцеролу (спирту, що має три гідроксильні групи) та трьох жирних кислот; до складу жирів входять вуглець, водень, кисень у співвідношенні $1\text{C} : 2\text{H} : 1\text{O}$; неполярні і тому нерозчинні у воді (гідрофобні); маючи меншу від води густину, вони здатні утворювати краплі, що плавають на поверхні води; жирів багато в клітинах плодів та насіння певних видів рослин (соняшника, волоського горіха, маслини та ін.);

б) **фосфоліпіди**, які відрізняються від жирів тим, що одна з трьох гідроксильних груп гліцеролу зв'язана в них не з жирною кислотою, а з залишком фосфорної кислоти; у свою чергу, цей залишок зв'язаний з якоюсь іншою полярною речовиною, яка може мати карбоксильну ($-\text{COOH}$), гідроксильну ($-\text{OH}$) групи або аміногрупу ($-\text{NH}_2$);

в) **воски**, які рослини використовують як водовідштовхувальні та захисні речовини, що запобігають висиханню;

г) **стероїди**, які є важливими компонентами вітаміну D, деяких гормонів;

д) **лінопротеїди** — сполуки, які складаються з білків і ліпідів; входять до складу багатьох клітинних структур і значною мірою зумовлюють їхню міцність та стабільність;

е) **гліколіпіди** — сполуки, які складаються з вуглеводів і ліпідів; входять до складу багатьох клітинних структур і значною мірою зумовлюють їхню міцність та стабільність.

Функції ліпідів:

а) **енергетична** — у разі повного окиснення 1 г жирів виділяється 38,9 кДж енергії, тобто майже удвічі більше, ніж при повному розщепленні такої самої кількості вуглеводів; отже, жири — є додатковим джерелом енергії у клітині; крім того, при окисненні 1 г жирів утворюється 1,1 г води;

б) **будівельна** — є основою клітинних мембран;

в) **регуляторна** — ліпіди входять до складу гормонів, які беруть участь у регуляції життєвих функцій організму.

У різних клітинах і тканинах вони розподілені нерівномірно. У покритих тканинах кількість ліпідів не перевищує 2-3%. У насінні рослин вміст ліпідів може становити 29-57%.

4. Органічні сполуки: вуглеводи

Вуглеводи — це група органічних сполук, загальна формула яких $(\text{CH}_2\text{O})_n$, або $\text{C}_n(\text{H}_2\text{O})_n$, де n — будь-яке ціле число від 3 та більше. За загальною формулою на один атом карбону припадає одна молекула води (звідси назва цієї групи органічних сполук).

Вуглеводи переважно мають велику молекулярну масу, тому їх називають **макромолекулами** (від грецьк. *makros* — великий). Такі високомолекулярні органічні сполуки, молекули яких складаються з великої кількості однакових чи різних за хімічною будовою ланок, що повторюються, називають **біополімерами** (від грецьк. *bios* — життя, *poly* — багато, *meros* — частка). Прості молекули, із залишків яких складаються біополімери, називають **мономерами** (від грецьк. *monos* — один, *meros* — частка). Залежно від кількості мономерів, що входять до складу молекул, вуглеводи поділяють на три основні класи: **моносахариди**, або **прості цукри**; **олігосахариди**, **полісахариди**.

Моносахариди, або **прості цукри**, — це сполуки із загальною формулою $(\text{CH}_2\text{O})_n$, де n — будь-яке ціле число від 3 до 10 (тріози — 3

атоми карбону; тетрози — 4; пентози — 5, гексози — 6 і так далі до дезокз — 10). Отже, до складу моносахаридів, так само як і до складу жирів, входять лише карбон, гідроген і кисень у співвідношенні $1C : 2H : 1O$. У моносахаридів один з атомів карбону має подвійний зв'язок з атомом кисню. Всі моносахариди мають гідроксильні ($-OH$) та інші полярні групи і тому легко розчиняються у воді.

Моносахариди солодкі на смак і добре кристалізуються. У природі найпоширеніші пентози (рибоза і дезоксирибоза, які входять до складу нуклеїнових кислот) і гексози — глюкоза (виноградний цукор) і фруктоза (плодовий цукор). Глюкоза — це головне джерело енергії в клітині. За своїм елементним складом глюкоза і фруктоза абсолютно однакові і мають молекулярну формулу $C_6H_{12}O_6$. Але їхні структурні формули — різні: у глюкози подвійний зв'язок з атомом кисню міститься на першому атомі карбону, а у фруктози — на другому. Речовини, які мають однакові молекулярні формули, але різняться порядком зв'язків, називаються *ізомерами* (від грецьк. *isos* — однаковий і *meros* — частина).

Олігосахариди — сполуки, в яких кілька залишків молекул моносахаридів з'єднані між собою ковалентними зв'язками. Які ділянки молекул моносахаридів можуть забезпечити їх з'єднання при полімеризації? Гідроксильні групи ($-OH$) двох моносахаридів здатні взаємодіяти одна з одною. При цьому виділяється молекула води і між залишками моносахаридів утворюється ковалентний зв'язок. Таким чином, в олігосахаридів співвідношення між карбоном, гідрогеном і киснемом таке: $1_n : 2_{n-1}$. Серед олігосахаридів найпоширеніші *дисахариди*, які утворюються внаслідок сполучення залишків двох молекул моносахаридів. Усі дисахариди мають ту саму молекулярну формулу $C_{12}H_{22}O_{11}$, але в них різні фізичні та хімічні властивості. Наприклад, буряковий цукор — сахароза — складається із залишків глюкози і фруктози, а солодовий — мальтоза — лише із залишків двох молекул глюкози. Дисахариди мають солодкий присмак, добре розчинні у воді.

Полісахариди — молекули, молекулярна маса яких може сягати кількох мільйонів, складаються з сотень і тисяч залишків моносахаридів. Залишки молекул моносахаридів з'єднані між собою ковалентними зв'язками. Отже, полісахариди — це біополімери, мономерами яких є моносахариди. Полісахариди різняться між собою складом мономерів, довжиною та розгалуженістю ланцюгів. На відміну від моно- та олігосахаридів, полісахариди майже не розчиняються у воді й не мають солодкого присмаку.

Найпоширенішими полісахаридами у природі є:

а) *крохмаль*, який синтезується в процесі фотосинтезу в клітинах рослин і складається із залишків молекули глюкози; існує дві форми крохмалю: *амілоза*, яка має нерозгалужені ланцюги і у водному розчині під дією йоду набуває синього кольору, та *амілопектин*, у якого розгалужені ланцюги і який зафарбовується в червоний колір;

б) *целюлоза*, яка побудована з молекул глюкози; між ними міцні зв'язки; міститься у клітинних стінках рослин;

в) *хітин*, який входить до складу клітинних стінок деяких зелених водоростей.

Функції вуглеводів:

а) *енергетична* (за повного розщеплення 1 г вуглеводів вивільняється 17,2 кДж енергії); вуглеводи — це універсальне і важливе джерело енергії в клітині; важлива роль вуглеводів у енергетичному балансі живих істот пов'язана із здатністю розщеплюватись як за участі кисню, так і без нього;

б) *будівельна* (входять до складу опорних елементів клітин організмів);

в) *запасання поживних речовин* (резервний полісахарид у рослин — крохмаль, утворений із залишків молекул глюкози);

г) *захисна* (у рослин — камедь — прозора смолиста речовина бурштинового кольору, яка виділяється з тріщин гілок і зелених плодів вишень та абрикос, захищає від проникнення бактерій і вірусів);

д) *регуляторна* (рослинна їжа складається з клітковини, яка викликає механічне подразнення шлунка і кишечника).

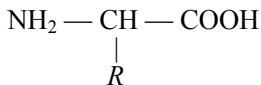
5. Органічні сполуки: білки

Білки, або протеїни, — це високомолекулярні *біополімери*, мономерами яких є залишки *амінокислот*. Назва «білки» пов'язана зі здатністю багатьох білків біліти при нагріванні. Висока температура призводить до зміни їхньої конформації (від лат. *konphormatio* — розміщення) (просторової структури). А назва «протеїни» походить від грецького слова «перші» і відображає їхню роль у живих організмах. Білки входять до складу всіх живих систем, на них припадає від 50 до 80% сухої маси клітини.

У самій назві **амінокислот** відображено наявність у їхньому складі: *аміногрупи* ($-\text{NH}_2$), якій притаманні лужні властивості, та *карбоксильної групи* ($-\text{COOH}$) з кислотними властивостями. Таким чином, амінокислоти — це *амфотерні* (від грецьк. *amphoterous* — обидва) сполуки, які реагують не лише з лугами, а й з кислотами.

Аміногрупа та карбоксильна група зв'язані з одним і тим самим атомом карбону. Групи атомів, за якими амінокислоти розрізняються між собою, називають *радикалами*, або *R-групами*.

Загальна формула амінокислоти:

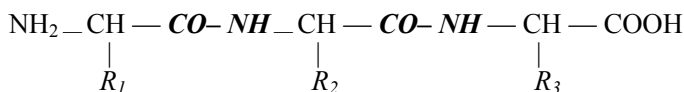


Нескінченна різноманітність білкових молекул забезпечується різними комбінаціями залишків 20 амінокислот. Ці 20 амінокислот називають *основними*.

Реакція полімеризації амінокислот пов'язана із взаємодією між карбоксильною групою ($-\text{COOH}$) однієї амінокислоти і аміногрупою ($-\text{NH}_2$) іншої. У ході реакції виділяється молекула води і утворюється **пептид** (від грецьк. *peptos* — зварений). Тому ковалентний зв'язок між залишками амінокислот називається **пептидним**.

Схема пептидного зв'язку: — $\text{CO}-\text{NH}$ —

До вільних карбоксильної та аміногрупи можуть приєднуватися інші амінокислоти, подовжуючи ланцюг, який має назву **поліпептидного**:



Поліпептидні ланцюжки мають певну **конформацію**. При зміні її білок втрачає здатність взаємодіяти з іншими молекулами. Конформація білка залежить від послідовності амінокислотних залишків та від середовища. Поліпептидний ланцюг білків на відміну від полісахаридів не має розгалуженої структури.

Властивості білка визначаються послідовністю амінокислотних залишків, що входять до складу його молекули.

Первинна структура білка — це сполучені пептидними зв'язками залишки амінокислот, що мають вигляд лінійного ланцюга. Отже, первинна структура білка визначається якісним і кількісним складом амінокислотних залишків, а також їхньою послідовністю. Однак молекула білка у вигляді лінійного ланцюга нездатна виконувати специфічні функції. Для цього вона має набути складнішої просторової структури.

Вторинна структура білка характеризує просторову організацію білкової молекули, яка повністю або частково закручується в спіраль. Отже, **вторинна структура білка** — закручений у спіраль поліпептидний ланцюг. Радикали амінокислот при цьому залишаються ззовні спіралі. У підтриманні вторинної структури важлива роль належить *водневим зв'язкам*, які виникають між атомами гідрогену NH -групи (пептидної) одного витка спіралі та кисню CO -групи іншого. Водневі зв'язки значно слабші за ковалентні, але завдяки тому, що спіраль «прошита» численними водневими зв'язками, її структура дуже міцна. Таким чином, вторинна структура білка стабілізується водневими зв'язками між пептидними групами, розташованими на сусідніх витках спіралі.

Третинна структура білка зумовлена здатністю поліпептидної спіралі закручуватись певним чином у грудку, або *глобулу* (від лат. *globulus* — кулька). Скручування відбувається внаслідок взаємодії амінокислотних радикалів на віддалених ділянках ланцюга. Третинна структура білка підтримується кількома типами зв'язків: водневими, гідрофобними, ковалентними дисульфідними ($-\text{S}-\text{S}-$). Стабільність третинної структури залежить від внутрішньоклітинного середовища, зок-

рема від рН і температур. Значні коливання температури або зміни хімічного складу клітини порушують третинну структуру білка і негайно впливають на його функціонування. Надмірне нагрівання або вплив сильнодіючих хімічних речовин призводить до *денатурації* (від лат. *de* — рух униз, втрата, *natura* — природні властивості) — незворотного руйнування певної структури білка. При денатурації первинна структура білка лишається незмінною, а порушуються вищі її рівні.

Чимало білків складаються з кількох поліпептидних ланцюгів, які утримуються разом завдяки гідрофобним взаємодіям, а також водневим та іонним зв'язкам. Поєднання кількох поліпептидних ланцюгів називається **четвертинною структурою білка**.

За складністю будови та функціями білки поділяють на окремі класи:

- прості — *протеїни* (від грецьк. *protos* — перший), що складаються тільки з амінокислот;

- складні — *протеїди* (від грецьк. *protos* — перший, *eidos* — вигляд) — такі білки, що містять, крім амінокислотного ланцюга, ще й небілковий компонент.

Функції білків:

- *структурна, або будівельна*, — білки входять до складу всіх органів і тканин, є структурними компонентами клітинних мембран;

- *регуляторна* — білкові гормони регулюють процеси життєдіяльності організмів;

- *каталітична, або ферментативна*, — особлива група білків — **ферментів**, які виконують функцію біологічних каталізаторів (біокаталізу), тобто здатні регулювати (прискорювати або гальмувати) хімічні реакції; основу ферментів складають білки, до яких може приєднуватися небілкова частина (вітаміни, метали тощо). Ферменти каталізують лише певні реакції. Кожна молекула ферменту здатна здійснювати від декількох тисяч до декількох мільйонів операцій за хвилину. Для ферментів характерна закономірна локалізація, оскільки процес розщеплення або синтезу будь-якої речовини у клітині поділений на ряд хімічних операцій, які закономірно ідуть одна за одною. Кожну з цих операцій каталізує свій фермент. Дія ферментів залежить від температури і рН середовища;

- *енергетична* — при повному окисненні 1 г білка виділяється 17,2 кДж енергії;

- *сигнальна* — окремі складні білки клітинних мембран, змінюючи свою структуру, передають сигнали із зовнішнього середовища на інші ділянки мембрани або всередину клітини.

6. Органічні сполуки: нуклеїнові кислоти

Нуклеїнові кислоти вперше виявлено в ядрі клітини, звідки й походить назва цих сполук (від лат. *nucleus* — ядро). До складу молекул нуклеїнових кислот, крім органогенних елементів (С, Н, О, N), неодмінно входить фосфор (Р).

Нуклеїнові кислоти — це біополімери, мономерами яких є **нуклеотиди** (від лат. *nucleus* — ядро).

Молекула **нуклеотиду** складається із залишків таких компонентів:

- **азотиста (нітратна) основа** — речовина зі складною циклічною структурою молекули — у великій кількості містить карбон і нітроген; основою називається тому, що має основні властивості; розрізняють п'ять видів азотистих основ:

- аденін (скорочено позначається **А**);
- гуанін (**Г**);
- цитозин (**Ц**);
- тимін (**Т**);
- урацил (**У**);

- п'ятикарбоний (п'ятиуглецевий) моносахарид — **пентоза**; розрізняють: *рибозу* та *дезоксирибозу*; вони відрізняються лише тим, що в дезоксирибозі (тобто позбавленій О рибозі) біля другого атома С розташована не гідроксильна група (-ОН), а Н; аденін, гуанін і цитозин утворюють нуклеотиди як із рибозою, так і з дезоксирибозою; тимін — лише з дезоксирибозою, а урацил — лише з рибозою;

- залишок **фосфornoї кислоти (фосфат)**, наявність якого визначає кислотні властивості нуклеотиду.

Схема молекули нуклеотиду (схема 1):

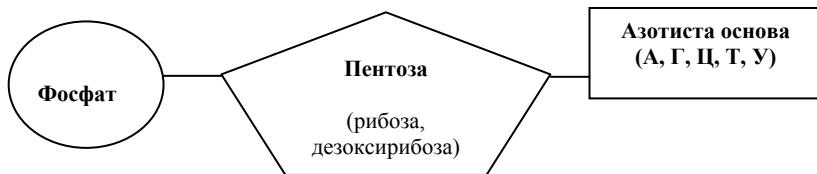


Схема 1. Схема молекули нуклеотиду.

Крім нуклеотидів, що входять до складу нуклеїнових кислот, неодмінним компонентом будь-якої клітини є вільні нуклеотиди. До складу вільних нуклеотидів входять, крім азотистої основи і пентози, три залишки фосфornoї кислоти, які послідовно сполучаються. Причому друга і третя групи фосфornoї кислоти приєднуються до нуклеотиду особливими зв'язками, у яких запасастся енергія. Ці зв'язки називають **макроергічними** (від грецьк. *makros* — великий, *ergon* — робота) і позначаються значком $\sim$. При розриві звичайного ковалентного зв'язку вивільняється 12 кДж/моль, а при розриві макроергічного зв'язку — 33 кДж/моль. Саме макроергічні зв'язки в нуклеотидах використовуються для запасаання енергії в ході обміну речовин.

Найчастіше роль акумулятора енергії виконує **аденозинтрифосфат (АТФ)**. АТФ складається з азотистої основи — аденіну, пентози — рибози і трьох залишків фосфornoї кислоти (фосфатів), які послідовно сполучаються макроергічними зв'язками. Схема молекули АТФ (схема 2):

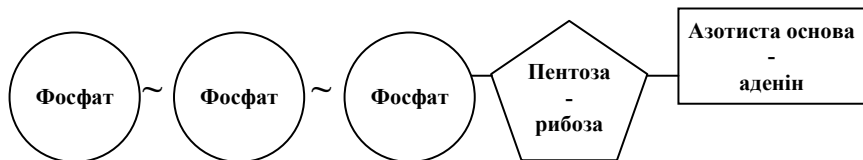


Схема 2. Схема молекули АТФ.

Будь-яка хімічна реакція, що потребує затрат енергії, пов'язана з відщепленням одного залишку фосфорної кислоти в молекулі АТФ і перетворення її на аденозиндифосфат (АДФ). Накопичення енергії в клітині, навпаки, відбувається за рахунок перетворення АДФ на АТФ.

Мононуклеотиди (нуклеотиди, які містять лише один залишок фосфорної кислоти), так само, як амінокислоти і моносахариди, здатні реагувати між собою. Перебіг такої реакції супроводиться виділенням молекули води і утворенням міцного ефірного зв'язку. Сполучною речовиною між нуклеотидами слугує залишок фосфорної кислоти, що скріплює пентози сусідніх нуклеотидів, формуючи полімер — полінуклеотид, який звичайно називають нуклеїновою кислотою. Вона може містити від кількох сотень до кількох мільйонів нуклеотидів. Полінуклеотиди мають суворо лінійну структуру ланцюга. Маса нуклеїнових кислот, як правило, значно вища від маси білків.

Залежно від виду пентози, що входить до складу нуклеотиду, розрізняють два типи нуклеїнових кислот: **дезоксирибонуклеїнову (ДНК) та рибонуклеїнову (РНК)**. До складу ДНК входить залишок дезоксирибози, а РНК — рибози. У молекулі ДНК містяться залишки таких азотистих основ: аденіну, гуаніну, цитозину і тиміну. У молекулі РНК містяться залишки таких азотистих основ: аденіну, гуаніну, цитозину і урацилу.

Отже, до складу молекули ДНК і РНК входить по чотири типи нуклеотидів, які відрізняються за типом азотистої основи.

Дезоксирибонуклеїнова кислота (ДНК) зосереджена в ядрі, її практично немає в цитоплазмі клітини. Цей тип нуклеїнових кислот утворює дуже великі молекули (масою до 100 000 000). Вміст ДНК в ядрі клітини постійний, вона виконує єдину функцію — зберігає генетичну інформацію.

Ген (від грец. *genos* — походження) — це ділянка молекули нуклеїнової кислоти, яка визначає спадкові ознаки організмів.

1950 року американський вчений **Ервін Чаргаф** та його колеги, досліджуючи склад ДНК, виявили певні закономірності кількісного вмісту залишків азотистих основ у її молекулі:

- кількість аденінових залишків у будь-якій молекулі ДНК дорівнює числу тимінових ($A=T$), а гуанінових — цитозинових ($G=C$);
- сума аденінових і гуанінових залишків дорівнює сумі тимінових і цитозинових ($A+G=T+C$).

Таке співвідношення азотистих основ у молекулі ДНК дістало назву **правила Чаргаффа**, або **правила еквівалентності**.

Це відкриття сприяло встановленню просторової структури ДНК (рис.1) і визначенню її ролі в перенесенні спадкової інформації від материнської клітини до дочірньої. 1953 року американські вчені Джеймс Уотсон і Френсіс Крик довели, що молекула ДНК складається з двох з'єднаних полінуклеотидних ланцюгів, які являють собою спіраль, закручену вправо. Діаметр спіралі ДНК дорівнює $2 \cdot 10^{-9}$ м, а відстань між сусідніми нуклеотидами — $0,34 \cdot 10^{-9}$ м. На один виток спіралі припадає 10 нуклеотидів.

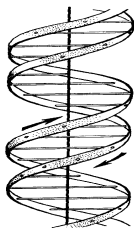


Рис.1. Просторова структура ДНК

Полінуклеотидні ланцюги сполучаються водневими зв'язками, що виникають між азотистими основами, розміщеними навпроти одна до одної.

Між аденином і тиміном утворюються два водневих зв'язки, а між гуаніном і цитозином — три. Водневі зв'язки дуже слабкі, але завдяки багаторазовому повторенню вони утворюють дуже міцну структуру, яка водночас є лабільною, що надає спіралі ДНК можливості легко розкручуватися, а потім знову швидко відновлювати дволанцюгову структуру.

Молекули А-Т і Г-Ц ніби доповнюють одна одну. Здатність доповнювати одна одну, притаманна поверхням хімічних сполук, що взаємодіють, називається **комплементарністю** (від лат. *komplementum* — доповнення).

Схема будови подвійної спіралі ДНК (схема 3).

Молекули ДНК, так само як і білки, утворюють кілька рівнів просторової організації:

- **первинна структура ДНК** — це певна послідовність розташування нуклеотидів у ланцюзі ДНК;
- **вторинна структура ДНК** — це подвійна спіраль;
- **третинна структура ДНК** — це суперспіраль (багаторазове згортання); саме така структура ДНК в ядрі клітини. Така укладка здійснюється за допомогою спеціальних білків — *гістонів*, що мають лужні властивості, а молекули ДНК намотуються на ці білки наче нитки на котушку. Завдяки цьому молекула ДНК, довжина якої, наприклад в людини, 8 см, укладається в клітинне ядро, що його можна розглянути лише під мікроскопом.

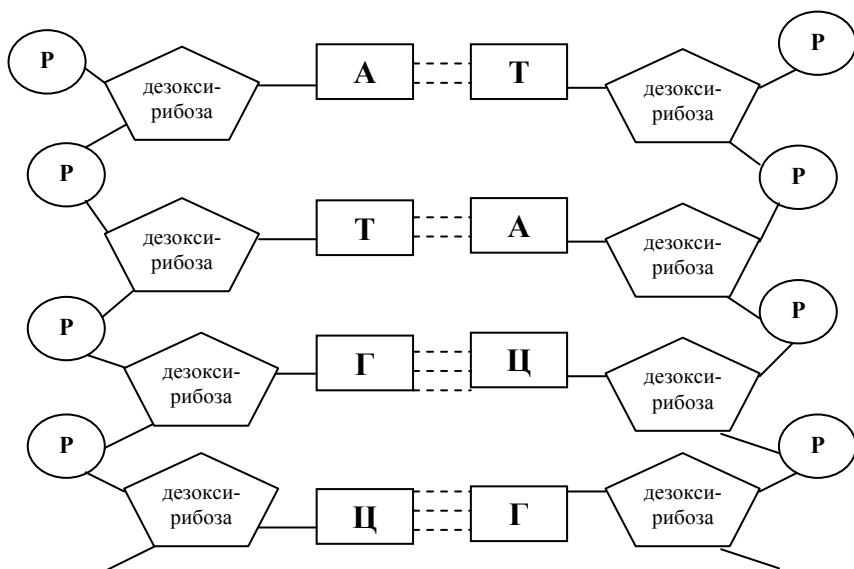


Схема 3. Схема будови подвійної спіралі ДНК
(на схемі фосфат позначено літерою Р).

ДНК, як і білки, можуть **денатурувати** (втрачати геометричну форму і розпадатися на одинарні ланцюги) під впливом різних чинників. Цей процес відбувається при температурі $+70^{\circ}\text{C}$, — значно вищій від температури денатурації білків, і тому називається **плавленням**. За певних умов можливе й відновлення природної структури — **ренатурація**.

Процес синтезу ДНК розпочинається перед поділом клітини і зумовлений складанням нового полінуклеотидного ланцюга за матрицею старого ланцюга. Цей процес називається **реплікацією** (від лат. *replicatio* — відбивати) і відбувається в такій послідовності:

- спочатку під дією спеціальних ферментів подвійна спіраль розкручується і утворюється **реплікативна вилка**;
- майже відразу завдяки ферменту ДНК-полімеразі починається ферментативне складання нових полінуклеотидних ланцюгів: фермент пересувається уздовж кожної нитки ДНК і послідовно створює комплементарну нитку ДНК.

Схему процесу реплікації подано на рис. 2.

Синтез полімерів, коли один ланцюг слугує еталоном, матрицею для іншого, називається **матричним синтезом**. Особливостями цього синтезу є точність копіювання і висока швидкість перебігу реакцій. Висока точність реплікації досягається завдяки комплементарності азотистих основ.

Надійність копіювання — це надзвичайно важлива властивість процесу реплікації, бо помилки в копіюванні нуклеотидних послідовностей

ДНК призводять до помилкового синтезу ферментів, що неминуче порушує регуляцію основних функцій організму, наслідком чого є зниження його життєздатності. Ці порушення є спадковими.

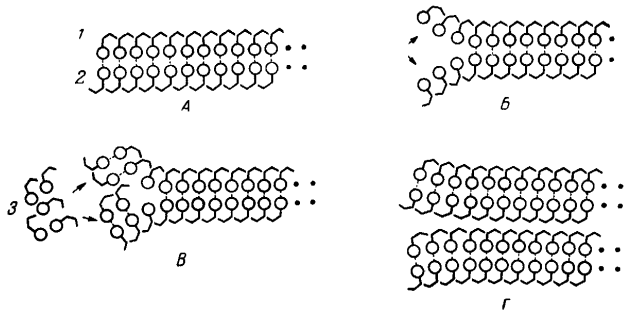


Рис.2. Схема процесу реплікації:

- А — дволанцюгова молекула ДНК:
 1 — перший ланцюг ДНК; 2 — другий ланцюг ДНК;
 Б — утворення реплікативної вилки;
 В — синтез комплементарних ланцюгів:
 3 — нуклеотиди, які добудовують комплементарний ланцюг ДНК;
 Г — синтезовані дві однакові молекули ДНК.

Рибонуклеїнові кислоти (РНК) містяться як в ядрі клітини, так і в цитоплазмі, і відзначаються незначними розмірами — від 75 до кількох тисяч нуклеотидів. Молекули РНК, на відміну від ДНК, складаються лише з одного ланцюга (схема 4).

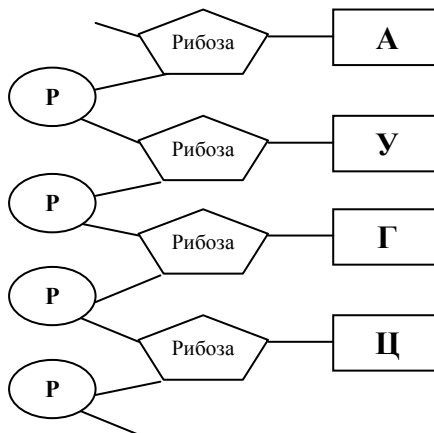


Схема 4. Схема будови РНК
 (на схемі фосфат позначено літерою Р).

Відомо три основні типи РНК:

1) **транспортна (тРНК)** — це невеликий полінуклеотид, що складається в середньому з 80 нуклеотидів; вона виконує функцію транспортування амінокислот під час синтезу білків;

2) **інформаційна (іРНК)**, або **матрична (мРНК)** — містить інформацію про послідовність структури різних білків, тому має різноманітну структуру і розмір у багато разів більший за тРНК;

3) **рибосомна (рРНК)** — є головний компонент рибосом — органел клітини, у яких відбувається синтез білка.

Усі типи РНК синтезуються на молекулах ДНК у процесі **транскрипції** (від лат. *transcriptio* — переписування). Ферменти розплітають спіраль ДНК на невеликій ділянці, пересуваються уздовж однієї нитки ДНК і послідовно створюють комплементарну нитку РНК.

Схематичне зображення процесу транскрипції подано на рис. 3.

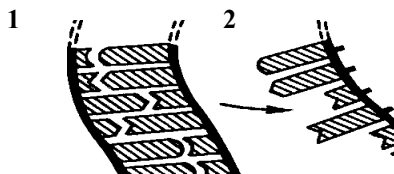


Рис. 3. Схематичне зображення процесу транскрипції:

- 1 — дволанцюгова молекула ДНК;
- 2 — синтезована одноланцюгова РНК.

Відмінність транскрипції від реплікації полягає в тому, що навпроти А в ланцюгу ДНК в РНК розміститься У, а не Т.

Усі типи РНК беруть тільки в певному, але надзвичайно важливому для життя клітини процесі — **біосинтезі білка**. Він забезпечує оновлення білків, ріст і функціонування клітин.

Питання для самоперевірки

1. Які хімічні елементи входять до складу живих організмів?
2. Чому С, О, N, H називаються органогенами?
3. Які особливості будови молекули води визначають її біологічні функції?
4. Чому вода має виняткове значення для живих організмів?
5. У чому відмінність ліпідів від інших органічних речовин?
6. Визначте біологічне значення ліпідів.
7. Які хімічні елементи входять до складу вуглеводів? Яка загальна формула моносахаридів?
8. Визначте біологічне значення вуглеводів.
9. Охарактеризуйте будову і функції білків.
10. Опишіть будову нуклеотидів. Яка їхня роль у клітині?
11. Порівняйте будову ДНК і РНК.

Цікаво знати, що

➤ Військо давньогрецького полководця Олександра Македонського завоювало півсвіту. Здавалося, ніщо і ніхто не може зупинити переможної ходи війська. Та от солдат почали косити шлункові захворювання. Проте найдивнішим було те, що офіцери харчувалися тими самими продуктами, що й солдати, але майже не хворіли. Армія змушена була безславно повернутися додому. Довгі роки учені шукали розгадку: чому ж хворіли переважно солдати? І нарешті висунули таку версію: солдати харчувалися з олов'яного посуду, а офіцери — зі срібного. Вода здатна в мізерних порціях розчиняти обидва метали. Але срібло, «розчиняючись», має здатність знезаражувати воду, вбиваючи бактерій. Ось чому офіцери хворіли значно менше, ніж солдати.

З історії науки

➤ Квіти здатні змінювати забарвлення за наявності кислот та основ. Таку властивість помітив англійський учений Роберт Бойль (1617-1691). А сталося це цілком випадково: коли букет фіалок полежав у його лабораторії поруч із хлоридною кислотою (HCl), квіти набули червонуватого кольору. Роберту Бойлю належить й термін «індикатор» (від лат. *indicator* — показник).

Життєві поради

➤ Американські вчені дійшли висновку, що люди, які сивіють до 40 років, страждають від нестачі кальцію в організмі. Серед інших проявів браку кальцію в організмі — схильність до переломів кісток, остеопороз, дефекти зубної емалі, тривала втома, сонливість, що часто переходить в апатію або навіть у депресію.

Рекомендована література

1. Албертс Б., Брей Д., Льюис Дж., Рэфф М., Робертс К., Уотсон Дж. Молекулярная биология клетки: В 5-ти томах. — М. : Мир, 1986.
2. Дербенева А.Г., Шаламов Р.В. Общая биология / Под. ред. П. А. Калимана. — Х. : Мир детства, 1997. — 280 с.

ЛЕКЦІЯ 4

КЛІТИННИЙ РІВЕНЬ ОРГАНІЗАЦІЇ ЖИВОЇ МАТЕРІЇ

План

1. Цитологія — наука про будову та функції клітин. Історія вивчення клітин.
2. Методи цитологічних досліджень.
3. Загальна будова та життєдіяльність клітин еукаріотів.
4. Особливості будови та життєдіяльності клітини рослин.

Основні поняття: цитологія, клітина, клітинна теорія, методи цитологічних досліджень, органели, немембранні органели, одномембранні органели, двомембранні органели, клітинний цикл, інтерфаза, профаза, анафаза, метафаза, телофаза, мітоз, мейоз, амітоз.

1. Цитологія — наука про будову та функції клітин. Історія вивчення клітин

Цитологія (від грецьк. *kytos* — клітина, *logos* — учення) — наука про будову, функціонування та еволюцію клітин різних організмів.

На **клітинному рівні** організації живих систем у кожній клітині відбуваються процеси обміну речовин і перетворення енергії, забезпечуються процеси розмноження і передачі нащадкам спадкової інформації.

Історія вивчення клітин тісно пов'язана з розвитком мікроскопічної техніки, адже неозброєним оком вивчати їх неможливо. Саме тому клітини були описані лише в XVII ст.

Клітини відкрив у 1665 році англійський фізик **Роберт Гук** (1635-1703), розглядаючи під мікроскопом тонкий зріз корка. Корок — це покривна тканина рослин з непроникними для води та повітря клітинними стінками та відмерлим клітинним вмістом. Комірки (клітинні стінки), які побачив на зрізі корка Гук, нагадали йому голі монастирські келії, і він назвав їх англійським словом *cell* — *камера, клітка, клітина*. Отже, 1665 року Роберт Гук запропонував термін «клітина».

Роберт Гук відкрив клітинну будову рослинних тканин. Однак, у даному випадку він мав справу не з живими клітинами, а лише з їхніми стінками.

Пізніше голландець **Антоній Левенгук** (1632-1723), удосконаливши мікроскоп, уперше побачив *живі* одноклітинні істоти (інфузорії, бактерії), спостерігав клітини коренеплоду моркви та клітини деяких інших рослин.

Поступово з удосконаленням мікроскопа, не тільки поглиблювалися і розширювалися знання про будову клітини, але й формувалися уявлення про будову багатоклітинних організмів. До середини XIX ст. нагромадилось багато знань про клітину та клітинну будову рослин і тва-

рин. Так, 1831 року англійський ботанік **Роберт Броун** (1773-1858) описав ядро рослинних клітин.

Німецький ботанік **Матіас Шлейден** (1804-1881), узагальнивши спостереження своїх попередників, довів, що всі рослини складаються з клітин. Учений вважав, що нові клітини утворюються зі «слизу» всередині старих, причому головну роль у цьому процесі відіграє ядро. Так було доведено, що ядро є обов'язковим компонентом клітин рослин і тварин. **Теодор Шванн**, порівнявши клітини рослин і тварин, побачив їхню схожість. Ці знання стали основою для створення *клітинної теорії* (1839 р.) будови живих організмів.

Основні положення *клітинної теорії*, сформульовані **Теодором Шванном**:

- всі організми складаються з клітин;
- клітини рослин і тварин подібні за головними рисами;
- ріст і розвиток організмів пов'язані з утворенням клітин.

Деякі положення клітинної теорії були, із сучасної точки зору, зовсім неправильними. Вважалося, наприклад, що головне в клітині — її оболонка; організм багатоклітинних організмів розглядався як проста сума клітин; до того ж не був з'ясований механізм утворення клітин. Один із цих «недоліків» виправив у 1859 році німецький учений **Рудольф Вірхов** (1821-1902), який довів, що клітини виникають тільки з клітин-попередників внаслідок їхнього поділу.

Створення клітинної теорії відноситься до числа найбільших відкриттів першої половини XIX ст. Клітинна теорія дала поштовх до вивчення загальних властивостей живих організмів, показала глибоку єдність всієї живої природи.

На сучасному етапі розвитку цитології *клітинна теорія* включає такі положення:

- клітина — елементарна одиниця будови і розвитку всіх живих організмів;
- клітини всіх одноклітинних і багатоклітинних організмів подібні за походженням, будовою, хімічним складом, основними процесами життєдіяльності;
- кожна нова клітина утворюється тільки в результаті поділу материнської клітини;
- у багатоклітинних організмів, які розвиваються з однієї клітини (спори, зиготи тощо), різні типи клітин формуються завдяки виконанню різних функцій, або їхній спеціалізації протягом індивідуального розвитку особини і утворюють тканини;
- у багатоклітинному організмі функціонування клітин підпорядковано інтересам цілісного організму.

2. Методи цитологічних досліджень

Мікроскопія (від грецьк. *mikros* — малий та *skopeo* — спостерігаю) — вивчення під мікроскопом — є основним методом цитологічних досліджень.

Методи дослідження за допомогою світлового (оптичного) мікроскопа (рис. 4) називають **світловою мікроскопією**. Так можна вивчати загальний план будови клітин та їхні окремі органели, розміром не менше ніж 200 нм. Сучасний світловий мікроскоп забезпечує збільшення об'єктів у 2-3 тис. разів. З його допомогою можна побачити великі органели (мітохондрії, хлоропласти).



Рис. 4. Світловий мікроскоп:

1. Об'єктив.
2. Зажими.
3. Предметний столик.
4. Дзеркало.
5. Окуляр.
6. Тубус.
7. Гвинти.

Світлова мікроскопія ґрунтується на тому, що через прозорий чи напівпрозорий об'єкт дослідження проходять промені світла, які згодом потрапляють на систему лінз об'єктива та окуляра. Лінзи візуально збільшують об'єкт дослідження. Кратність збільшення можна визначити як добуток збільшень об'єктива і окуляра.

Клітинні структури дрібніших розмірів (наприклад, рибосоми) відкрито й досліджено за допомогою **електронного мікроскопа**, винайде-ного у першій половині XX століття. Електронний мікроскоп дає збільшення в сотні тисяч разів (до 500 000 і більше) і дозволяє вивчати ультраструктуру клітин — найдрібніші деталі їхньої будови.

Виготовлення препаратів для світлової та електронної мікроскопії — досить складна процедура. Розглянемо методику одержання тимчасових й постійних препаратів.

Методика одержання **тимчасових препаратів** під час дослідження будови живих тканин та органів:

1. Виготовлені з допомогою бритви або мікротома поперечні або по-здовжні зрізи поміщають на предметне скло в краплину води, вазеліно-

ве або силіконове масло, слабкий розчин цукру або в інші рідкі середовища, які не твердіють при висиханні.

2. З метою кращого спостереження компонентів клітини та їх диференціації застосовують прижиттєве забарвлення клітин слабкими розчинами хімічно інертних барвників — метиленового синього, нейтрального червоного та ін.

3. Накривають накривним скельцем.

Тимчасові препарати можна розглядати протягом кількох годин, поки клітини не втратили своєї життєдіяльності.

Розглянемо основні стадії одержання *постійних препаратів*:

1. **Фіксація** — зупинка всіх життєвих процесів клітини і збереження її структури. Для цього застосовують швидке охолодження або хімічні фіксатори (спирт, формалін тощо).

2. Об'єкти вивчення вміщують у рідке середовище, яке швидко твердне. Для світлової мікроскопії використовують парафін або целоїдин, а для електронної — пластмаси. Це дозволить зробити з них тонкі зрізи.

3. За допомогою спеціальних пристроїв (мікротомів) роблять тонкі зрізи.

4. Отримані зрізи забарвлюють різними речовинами. Наприклад, для забарвлення ядра, яке містить нуклеїнові кислоти, застосовують барвники з основними властивостями. Зрізи, призначені для електронної мікроскопії, забарвлюють солями важких металів, атоми яких розсіюють електрони.

І в світловому, і в електронному мікроскопах об'єкт розглядається на просвіт. Крізь нього проходить потік світла або електронів. Цей потік заломлюється лінзами. У світловому мікроскопі лінзи скляні, а в електронному — це електромагніти. Конденсор направляє світловий чи електронний потік на об'єкт, а лінзи, розташовані за об'єктом, формують зображення. Зображення розглядають або фотографують.

Крім звичайної мікроскопії у видимих променях використовується також *флуоресцентна* (люмінесцентна) і *ультрафіолетова* мікроскопія. При цьому препарати освітлюють синьо-фіолетовими або ультрафіолетовими променями, які зумовлюють світіння (флуоресценцію) багатьох органічних речовин клітини (пігментів, вітамінів, алкалоїдів та ін.). Застосовують також специфічні барвники — *флуорохроми*, які утворюють флуоресціюючі сполуки з тими речовинами клітин, що не мають здатності до природної флуоресценції. такі флуоресціюючі препарати розглядають в мікроскоп і виявляють розташування і кількість окремих компонентів клітин, такі деталі і тонкощі будови, які не спостерігаються при звичайній мікроскопії. Завдяки флуоресцентній мікроскопії можна досліджувати живі, не зафіксовані або злегка забарвлені клітини в препаратах.

Іншими методами цитологічних досліджень є:

- **центрифугування** (клітину піддають руйнуванню, а потім розділяють суміш органел у центрифугі при високій швидкості обертання; органели осідають на дно пробірки, розподіляючись шарами відповідно

до своєї густини; кожен шар можна виділити й дослідити окремо). Цей метод застосовують для вивчення окремих клітинних структур. 1955 року бельгійський учений **Крістіан де Дюв** завдяки використанню цього методу відкрив *лізосоми*, за що йому було присуджено Нобелівську премію;

- **метод «мічених атомів»**, або **авторадіографія** (у клітину вводять речовину, в якій один з атомів певного хімічного елемента заміщений його радіоактивним ізотопом; за допомогою спеціальних приладів, здатних фіксувати ці ізотопи, можна простежити за міграцією цих речовин у клітині та їхнім перетворенням);

- **метод культури клітин** (ізолювані живі клітини переносять у стерильне поживне середовище, яке схоже на природне для них середовище; за таких умов клітини здатні розмножуватися і виявляти інші ознаки життєдіяльності; змінюючи середовище, можна вивчати його вплив на клітини). Завдяки цьому методу для дослідження токсичної дії певних речовин не гублять лабораторних тварин. Достатньо скористатися клітинами, вирощеними в культурі. На таких модельних системах можна перевіряти дію лікувальних препаратів, стимуляторів, різних фізичних та інших чинників. Використання культури клітин людини надзвичайно важливе для медичних і біологічних досліджень. Воно може замінити неприпустимі з етичної точки зору експерименти на людях. На основі цього методу розроблено клітинні технології, за допомогою яких конструюються організми із заданими наперед властивостями. Так, із кліток рослинних клітин вдається виростити цілу рослину;

- **метод прижиттєвого вивчення** (досліджують живі клітини, їх процеси життєдіяльності — рух цитоплазми, поділ тощо).

3. Загальна будова та життєдіяльність клітин еукаріотів

До складу клітин еукаріотів входять поверхневий апарат, цитоплазма, ядро, немембранні та мембранні органели.

Поверхневий апарат клітин еукаріотів складається з:

- **надмембранного комплексу** (у рослин — клітинна стінка);
- **плазматичної мембрани** (плазмалеми);
- **підмембранного комплексу** (цитоскелету, що складається з мікротрубочок і мікрониток, і виконує опорну функцію).

Докладно зупинимось на особливостях будови, складу та функціях **плазматичної мембрани**, або **плазмалеми**, адже всі еукаріотичні клітини відокремлені нею від довкілля. Крім того, органели еукаріотичних клітини відділені мембранами від цитоплазми.

Плазматична мембрана, або **плазмалема** (від грецьк. *plazma* — виплєне, утворене, *lema* — оболонка), обмежує внутрішнє середовище клітини і виконує різноманітні функції: бар'єрну, обмін речовин, сприймає подразнення, забезпечує контакти між клітинами багатоклітинних організмів.

До **складу клітинних мембран** входять ліпіди (фосфоліпіди) (бар'єрні функції), білки (транспортні функції) та вуглеводи (рецепторні функції). Усі біологічні мембрани складаються з подвійного шару молекул фосфоліпідів, в який занурені молекули білків. Вуглеводи мембран зв'язані з білками та ліпідами.

Функції клітинних мембран:

- **бар'єрна** — ізолюють клітину або її частину і підтримують в них сталість внутрішнього середовища (забезпечують ліпіди);
- **транспортна** — пропускають необхідні речовини всередину і назовні (забезпечують білки);
- **рецепторна** — забезпечують прийом інформації, реагують на зміни довкілля (забезпечують вуглеводи).

Плазмалема оточує клітину з усіх боків. Як же через неї переміщуються речовини? Обмін речовин між клітинами та міжклітинною речовиною забезпечується кількома способами транспорту: дифузія, полегшена дифузія (пасивний транспорт), активний транспорт, цитоз (екзоцитоз, ендоцитоз).

Дифузія (від лат. *diffusio* — поширення) — переміщення молекул однієї речовини в іншій за їх безпосереднього контакту або крізь пори мембран, обумовлене тепловим рухом молекул. Цей процес (наприклад, переміщення таких речовин, як O_2 , CO_2) не потребує витрат енергії.

Полегшена дифузія (пасивний транспорт) — це такий спосіб транспорту речовин через плазматичну мембрану клітини, який здійснюється білками-переносниками у напрямку меншої концентрації цих речовин. За такого способу проходять через мембрану окремі малі органічні молекули — глюкоза, деякі амінокислоти тощо.

Активний транспорт — це такий спосіб транспорту речовин через плазматичну мембрану клітини, пов'язаний із витратами енергії, оскільки не залежить від концентрації речовин, які мають потрапити в клітину або вийти з неї. За такого способу проходять йони та великі молекули, для яких мембрани є непроникними. На цей процес впливає різниця концентрацій іонів калію і натрію у зовнішньому середовищі та всередині клітини. Концентрація йонів калію всередині клітини вища, ніж ззовні, а йонів натрію — навпаки. Завдяки цьому йони натрію пересуваються в клітину, а калію — з неї. Але концентрація цих іонів у живій клітині і поза нею ніколи не вирівнюється, оскільки існує особливий механізм *калій-натрієвого насоса*, який йони натрію «відкачує» з клітини, а йони калію «закачує» в неї.

Цитоз — це спосіб транспорту великих молекул до клітини або з неї у мембранній упаковці. Цей процес властивий лише плазматичній мембрані. Розрізняють **екзоцитоз** (від грецьк. *ekzo* — зовні, *kutos* — клітина) — мембранний транспорт з клітини та **ендоцитоз** (від грецьк. *endon* — внутрішній, *kutos* — клітина) — мембранний транспорт у клітину. Ендоцитоз — це такий спосіб надходження великих молекул або їхніх комплексів (наприклад, бактерії, віруси), коли вони не можуть пройти крізь мембрану, а надходять до клітини в мембранній упаковці. Розрізняють два основні види ендоцитозу: *фагоцитоз* і *піноцитоз*.

Фагоцитоз (від грецьк. *phagos* — пожирати, поглинати, *kutos* — клітина) — це активне захоплення твердих об'єктів — частинок органічних сполук, дрібних клітин та ін.

Піноцитоз (від грецьк. *pino* — п'ю, *kutos* — клітина) — це процес поглинання клітиною рідини разом із розчиненими у ній сполуками. Цей процес нагадує фагоцитоз, але відбувається здебільшого за рахунок вгинання мембрани.

Вода надходить до клітини та виходить з неї через плазмалему і вакуолярну мембрану завдяки *осмосу*. **Осмоз** — це явище, при якому відбувається вирівнювання концентрацій двох розчинів, які розділені напівпроникною мембраною за рахунок переміщення молекул розчинника з менш концентрованого до більш концентрованого розчину. Якщо концентрація солей у зовнішньому середовищі вища, ніж у клітині, то вода надходитиме з клітини у довкілля. Об'єм вакуолі і частково цитоплазми при цьому зменшиться, і цитоплазма почне відставати від клітинних стінок. Поступово вона може повністю відійти від стінок клітини і набути форми кулі. Це явище називається **плазмолізом**. **Плазмоліз** (від грецьк. *plasma* — оформлене, *lysis* — розчинення) — явище відшарування цитоплазми з включеннями від клітинної стінки. Якщо таку плазмолізовану клітину помістити у дистильовану воду, то вода з навколишнього гіпотонічного середовища буде дифундувати до клітини, відновлюючи її первинний об'єм. Це явище називається **деплазмолізом**.

Цитоплазма (від грецьк. *kytos* — клітина, *plasma* — виліплене, утворене) — неоднорідний колоїдний вміст клітини. Цитоплазма еукаріотичних клітин поділена мембранами на окремі функціональні ділянки, що забезпечує одночасний перебіг багатьох несумісних біохімічних процесів. До складу цитоплазми еукаріотичних клітин входять:

- **цитозоль** — місце, де відбуваються основні події в житті клітини. У клітині відбувається **біосинтез** (від грецьк. *bios* — життя, *synthesis* — сполука) — процес утворення органічних речовин. Проте біосинтез білків має виняткове значення. Від того, які білки синтезуються у клітині, залежить, які в ній будуть синтезуватися ліпіди, вуглеводи та інші речовини, оскільки для синтезу певної речовини потрібен відповідний фермент (білкової природи). Забезпечує зв'язок між усіма компонентами клітини;

- **цитоскелет** (від грецьк. *kytos* — клітина та *skeleton (soma)* — висохле (тіло)) — опорно-рухова система клітини, що складається з мікротрубочок і мікрониток (забезпечує упорядковане розташування органел, а також рухливість структур клітини);

- **немембранні та мембранні органели** (від грецьк. *organon* — орган, знаряддя, інструмент) — постійні структурні компоненти клітини, що виконують життєво необхідні функції;

- **включення** — непостійні структури, які можуть з'являтися у процесі життєдіяльності клітини, зникати і знову утворюватися; це запасні сполуки чи кінцеві продукти обміну речовин у вигляді краплин (жири), зерен (крохмаль, глікоген), кристалів (солі), пігментів (барвники) тощо.

Розглянемо докладно немембранні та мембранні органели.

Немембранні органели

- **Клітинний центр** — немембранна органела, характерна для більшості еукаріот (рис.5). Клітинний центр завжди знаходиться в навколоядерній зоні, є геометричним центром клітини.

Клітинний центр складається з двох гранул — *центріолей* і *мікротрубочок*, що відходять від нього. Центріолі беруть участь у формуванні веретена поділу. При цьому вони розходяться до полюсів клітини і між ними натягуються нитки з мікротрубочок.



Рис. 5. Клітинний центр біля ядра

Після поділу материнської клітини в кожен з дочірніх потрапляє по одній центріолі. В період між двома поділами клітини ці структури подвоюються.

Функції клітинного центру ще остаточно не з'ясовані. Однак є підстави вважати, що він бере участь у формуванні мікротрубочок цитоплазми (тобто є головним організатором цитоскелета), веретена поділу клітини, джгутиків і війок.

У клітинах голонасінних і покритонасінних рослин клітинного центру немає, але є аналогічна органела.

- **Рибосоми** (від *рибоза* і грецьк. *soma* — тіло) — невеликі сферичні тільца, які лежать вільно або на мембранах ендоплазматичної сітки. До складу рибосом входить білок і рибосомальна РНК, магній. Ці органели клітини здійснюють біосинтез білків, властивих певному організмові (рис.6).



Рис. 6. Рибосоми на ЕПС (показані стрілкою)

Одномембранні органели

- **Комплекс (апарат) Гольджі** — система плоских цистерн, обмежених гладенькими мембранами (рис.7). Поруч із цистернами розташовані пухирці.

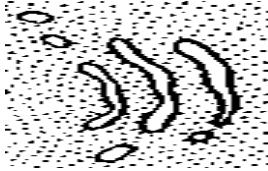


Рис. 7. Схема будови комплексу Гольджі

Функції комплексу Гольджі різноманітні:

- а) забезпечення дозрівання, розподілу і транспорту синтезованих у клітині речовин;
- б) бере участь в утворенні лізосом (ферменти, які входять до складу лізосом, синтезуються на мембранах зернистої ЕПС);
- в) формування скоротливих вакуолей водоростей;
- г) синтез полісахаридів для клітинної стінки.

- **Ендоплазматична сітка (ЕПС), або ретикулум** (від грецьк. *endon* — внутрішній, *plazma* — оформлене) — система мембран, що утворюють велику кількість каналів, трубочок, цистерн, завдяки чому значно збільшується внутрішня поверхня клітини і поділяється клітина на велику кількість комірок, що відіграє важливу роль у регуляції внутрішньоклітинних ферментних систем, транспорті речовин та перебігу процесів обміну.

У клітинах розрізняють два типи ЕПС:

1) *гранулярна (шорстка, зерниста)* — мембрани містять багато рибосом, які беруть участь у синтезі речовин білкової природи (рис.8); бере участь у синтезі мембранних ліпідів, ферментів лізосом;

2) *гладенька (агранулярна, незерниста)* — на мембранах рибосом немає; функції пов'язані з вуглеводним і жировим обміном, а також із знешкодженням отруйних для організму сполук.



Рис. 8. Гранулярна ЕПС

Таким чином, ЕПС бере участь у метаболізмі речовин, виконуючи роль внутрішньоклітинної, регуляторної і транспортної системи.

- **Лізосоми** (від грецьк. *lysis* — розчинення, *soma* — тіло) — органели (рис.9), які містять різноманітні гідролітичні ферменти (гідролази), здатні розщеплювати органічні сполуки (білки, нуклеїнові кислоти, полісахариди, ліпіди), що надходять у клітину. Ферменти лізосом синтезуються в гранулярній ЕПС.

Лізосоми забезпечують процеси внутрішньоклітинного травлення.

У лізосомах перетравлюються мікроорганізми і віруси, окремі компоненти клітин, цілі клітини або їхні групи. Так знищуються дефектні органели, ушкоджені чи мертві клітини.

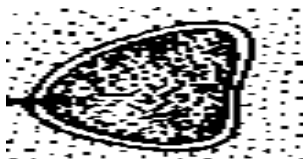


Рис. 9. Схема будови лізосоми

Лізосоми руйнують старі органели самої клітини, отже, беруть участь в самооновленні клітин. При голодуванні лізосоми перетравлюють запасні речовини та зайві органели, підтримуючи існування організму.

• **Вакуолі** (від лат. *vacuus* — порожній) — порожнини у цитоплазмі, заповнені рідиною і оточені мембраною:

1) *вакуолі клітин рослин* (рис.10) — утворюються з пухирців, які відокремлюються від ендоплазматичної сітки; заповнені клітинним соком — водним розчином органічних і неорганічних сполук, серед яких є продукти обміну речовин або пігменти; *функції їх*: підтримання тurgору (від лат. *turgere* — бути набухлим), забезпечуючи пружність клітин і збереження їхньої форми; накопичення продуктів обміну речовин або запасних поживних речовин;

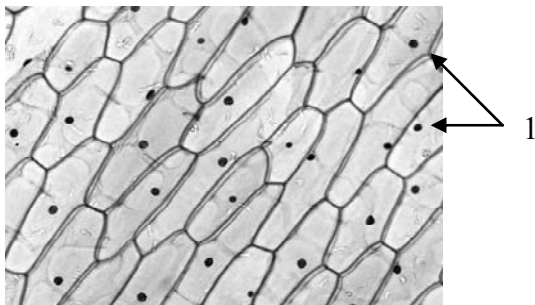


Рис.10. Вакуолі клітин рослин:

1 — вакуолі.

2) *скоротливі вакуолі водоростей* — формуються з елементів комплексу Гольджі; *функції їх*: регулювання внутрішньоклітинного тиску, виводячи надлишок води з клітини; беруть участь у виведенні деяких розчинних продуктів обміну речовин.

Двомембранні органели

• **Пластиди** — двомембранні органели, властиві тільки рослинній клітині. Вони утворюються з *пропластид* — ініціальних тілець меристем. *Пропластиди* — недиференційовані пластиди, що зустрічаються в меристемних клітинах коренів і пагонів, є попередниками пластид. Якщо світла немає, то в пропластиді з'являються проламелярні тільця (напівкристалічні утворення в пластиді, розвиток яких зупинився через відсутність світла) і такі пластиди називають *етіопластами*. На світлі вони легко перетворюються на зелені пластиди — *хлоропласти*. Крім хлоропластів, розрізняють *хромoplastи*, *лейкопласти*, *амілопласти*.

Розглянемо докладніше типи пластид:

1. Хлоропласти — зелені пластиди, в яких відбувається фотосинтез. Вони зустрічаються переважно в клітинах паренхіми, їх немає в меристемі, кількість їх в клітині від одного до сотень, діаметр 5-8 мкм, товщина до 1 мкм. Хлоропласти мають округлу форму. У них є дві мембрани — зовнішня та внутрішня. Внутрішня мембрана утворює направлені всередину сплюснені вирости — *ламели*, які занурені в гідрофільний білковий *матрикс*, або *stroma*. Основна структурна одиниця хлоропластів — *тилакоїд* — плоский диск, оточений одинарною мембраною. Тилакоїди зібрані в щось подібне до купки монет, які називають *гранами* (від лат. *granum* — зерно, крупинка). Саме в мембранах гран знаходиться зелений пігмент — *хлорофіл*, де відбувається фотосинтез. У гранах виявлено перфорації (від лат. *perforatio* — просвердлювання), крізь які мембрани гран поєднуються, а значить і їх внутрішньотилакоїдний простір сполучається за допомогою вузьких трубочок *фрет*. Тилакоїди, які зв'язують між собою грани, називають *тилакоїдами stroma*.

Чому хлорофіл зелений? Колір речовини залежить від того, які промені світла вона відбиває, а які — поглинає. Хлорофіл, основний пігмент фотосинтезу, відбиває зелені промені, а поглинає фіолетові, червоні й сині.

У матриксі хлоропластів знаходяться також і інші структури: ДНК (замкнена в кільце), іРНК, тРНК, рибосоми, зерна крохмалю. Отже, хлоропласти мають власну спадкову інформацію та білоксинтезуючу систему. Для пояснення цих фактів на початку ХХ ст. було запропоновано *ендосимбіотичну гіпотезу*, за якою хлоропласти — нащадки прокаріотичних клітин, що перейшли до життя всередині інших клітин. У хлоропластах також синтезуються деякі ліпіди, білки мембран тилакоїдів, ферменти, які каталізують реакції фотосинтезу. Крім того, в них, як і в мітохондріях, синтезується АТФ.

2. Хромoplastи — жовті, оранжеві або червоні пластиди, які за рахунок пігментів (переважно каротиноїдів) зумовлюють відповідне забарвлення пелюсток квіток, плодів, коренеплодів тощо. Хромoplastи, як правило, розвиваються з хлоропластів, мають приблизно такі ж розміри та форму, досить схожі і за структурою. Однак замість системи фотосинтетичних мембран в них знаходяться структури, багаті на каротино-

їди. За своєю внутрішньою структурою хромопласти поділяють на 5 типів:

1) *глобулярний* — характерний для більшості пелюсток квіток, пластоглобули з каротиноїдами діаметром до 150 нм;

2) *мембранний* — має до 25 різних типів концентричних мембран, теж зустрічається в пелюстках квіток;

3) *трубчастий* — характеризується наявністю волокон 15-80 нм, які містять білково-каротиноїдні комплекси;

4) *ретикюлотрубчастий* — густа мережа розгалужених непаралельних трубочок;

5) *кристалічний* — містить каротиноїди у формі кристалів (наприклад, у плодах помідорів, де каротин — лікопін, знаходиться в кристалічних трубочках довжиною 15-48 мкм).

Фізіологічна функція хромопластів невідома. Яскраве забарвлення, можливо, приналежить комах для запилення та поширення насіння.

3. Лейкопласти — не пігментовані пластиди. Оболонка лейкопласта складається з двох мембран: зовнішньої і внутрішньої. Внутрішня мембрана вростає в строму, утворює малочисельні тилакоїди. У стромі є ДНК, рибосоми, а також ферменти, які здійснюють синтез і гідроліз запасуючих речовин. Лейкопласти можуть перетворюватися в хлоропласти, рідше у хромопласти.

4. Амілопласти — це зрілі пластиди, вміст яких складається майже повністю з крохмальних зерен. Зустрічаються в запасних тканинах, а саме: сім'ядолі, ендоспермі, бульбі, а також у кореневому чохлаку. Крохмальні зерна знаходяться в матриксі (стромі), яка містить також ДНК та кілька рибосом.

Функція амілопластів — синтезувати крохмаль із цукрози, яка надходить сюди з фотосинтезуючих органів, а також запасати його з наступними витратами у разі потреби, наприклад, при проростанні. В кореневому чохлаку вони виконують зовсім іншу роль, пов'язану з сприйняттям гравітації.

Усі пластиди здатні до взаємоперетворення. Етіопласти на світлі перетворюються на хлоропласти. Амілопласти утворюються як проміжні форми на шляху розвитку етіопластів та хлоропластів. Так, навіть в таких типових амілопластах бульб картоплі на світлі розвивається тилакоїдна система (позеленіння бульб). Обернений цьому процес спостерігається в апельсинах та коренеплодах моркви. Осіннє пожовтіння листя пов'язано з перетворенням хлоропластів на хромопласти.

Речовини, що надають певного кольору пластидам і клітинному соку — **пігменти**. **Пігментами** називають сполуки, які вибірково поглинають світло у видимій частині спектра. Пігменти пластид належать до трьох класів: **хлорофілів**, **каротиноїдів**, **фікобілінів**.

Усі ці пігменти локалізовані в особливих частинах клітини — *фікобілісомах*, які певним чином формують впорядковані ансамблі на поверхні тилакоїдних мембран. Як правило, в більшості водоростей фікобіліни присутні в значно більшій концентрації порівняно з хлорофілами,

тому саме вони і визначають їх забарвлення. Між собою вони також зустрічаються в різних співвідношеннях, причому залежно від умов освітлення формується переважно такий набір пігментів, який найкраще використовує відповідний спектр. Таке явище *хроматичної адаптації* має важливе адаптивне значення.

• **Мітохондрії** (від грецьк. *mitos* — нитка, *chondrion* — зернятко) — органели двомембранної будови, основна функція яких полягає у виробленні майже всієї енергії клітини (синтез АТФ) (рис.11). Це відбувається шляхом поступового окиснення органічних сполук, які поступають до клітини. Звільнена при цьому енергія використовується мітохондріями для синтезу молекул АТФ і АДФ, які можуть депонуватися в мітохондріях і використовуватися за потребою.

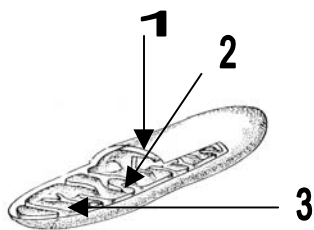


Рис .11. Схема будови мітохондрії:

- 1 — зовнішня мембрана;
- 2 — внутрішня мембрана;
- 3 — кристи.

Поверхневий апарат мітохондрій складається з двох мембран (рис.11). Зовнішня мембрана гладенька, вона відмежовує цю органелу від цитоплазми. Внутрішня мембрана утворює випинання всередину мітохондрій у вигляді трубчастих чи гребінчастих утворів — *крист*. На поверхні внутрішньої мембрани, оберненій всередину мітохондрії, є особливі утвори, які містять комплекс ферментів, потрібних для синтезу АТФ. Внутрішній простір мітохондрій заповнений напіврідкою речовиною — матриксом. У ньому містяться кільцева молекула ДНК, іРНК, тРНК, рибосоми, тобто мітохондрії, подібно до хлоропластів, мають власну спадкову інформацію та білоксинтезуючу систему. За *ендосимбіотичною гіпотезою* мітохондрії, як і хлоропласти, — нащадки прокаріотичних клітин, що перейшли до життя всередині інших клітин.

• **Ядро** (від грецьк. *karion* — ядро; від лат. *nucleus* — ядро) — складова частина живої клітини, яка зберігає спадкову інформацію, передає її дочірнім клітинам під час поділу і керує життєвими процесами. До складу ядра входять (рис.12):

▪ **поверхневий апарат ядра** — ядерна оболонка (складається з двох мембран — зовнішньої та внутрішньої) з порами (місця, де зовнішня і

внутрішня мембрани з'єднуються; кожна *пора* закрита *поросою*, яка регулює транспорт речовин крізь пору), білкова ядерна пластинка (стійкий опорний елемент ядра, що прилягає до внутрішньої мембрани зсередини; надає йому форми і служить для прикріплення хромосом);

▪ **каріоплазма** (від грецьк. *karion* — ядро, *plasma* — оформлене), або **ядерний сік** — прозоре напіврідке внутрішнє середовище ядра, оточене ядерною оболонкою, в якому проходять усі реакції; у каріоплазмі розташовані комплекси нуклеїнових кислот з білками (це — *хроматин*: ДНК+білки та *рибонуклеопротеїдні комплекси*: РНК+білки);

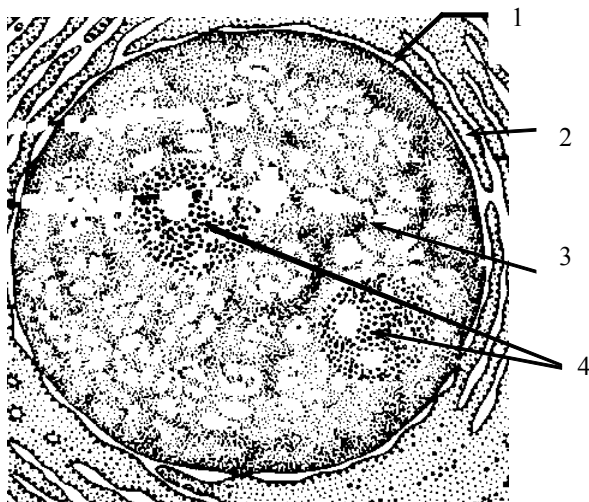


Рис. 12. Схема будови ядра:

- 1 — ядерна оболонка;
- 2 — пори;
- 3 — каріоплазма;
- 4 — ядерця.

▪ **хроматин** (ДНК+білки) — ниткоподібні структури, з яких під час поділу клітини формуються *хромосоми*; сукупність ознак хромосомного набору (кількість хромосом, їхня форма і розміри) — це **каріотип**;

▪ **ядерце**, або **рибонуклеопротеїдні комплекси** (РНК+білки) — утворюється на тих ділянках хромосом, де відбувається синтез рРНК, містить гранули — попередники рибосом;

▪ **ядерний матрикс** — ниткоподібні опорні структури, які забезпечують упорядковане розташування хромосом, а також сполучають між собою ядерця, нитки хроматину, ядерні пори тощо.

Є клітини (наприклад, ситоподібні трубки рослин), у яких на певному етапі розвитку ядро зникає. Внаслідок цього більшу частину життя

такі клітини позбавлені ядра, тому вони не здатні до розмноження і швидко гинуть.

Функції ядра:

- О збереження спадкової інформації, закодованої в ДНК;

- О забезпечує реалізацію спадкової інформації завдяки *транскрипції* (синтезу іРНК); цей процес відбувається в ядрі на деконденсованих (розтягнених) ділянках хромосом. При фарбуванні клітини лужними барвниками ці ділянки не забарвлюються і тому непомітні під мікроскопом (конденсовані, або скручені, ділянки забарвлюються і набувають вигляду темних гранул). Місця, де вони розташовані, виглядають прозорими (світлими) зонами. Отже, якщо в ядрі багато світлих зон, можна передбачити інтенсивну транскрипцію;

- О забезпечує передачу спадкової інформації від материнської клітини дочірнім;

- О синтезує тРНК, рРНК;

- О забезпечує формування рибосом (за участю ядерець).

- **Клітинний цикл** — період існування клітини від початку останнього поділу до наступного або ж від початку останнього поділу клітини до її загибелі. Клітинний цикл за оптимальних умов триває у клітин еукаріотів — 10-80 годин і більше (для порівняння: у бактерій — 20-30 хвилин).

Клітинний цикл складається з періоду *поділу* клітини і проміжку між двома поділами — *інтерфази*. **Інтерфаза** (від лат. *inter* — між, посеред і грецьк. *phasis* — поява) — частина клітинного циклу між двома послідовними поділами клітини.

В інтерфазі виділяють три періоди, які складають до 90% часу всього клітинного циклу: *передсинтетичний* (G_1), *синтетичний* (S), *постсинтетичний* (G_2).

Передсинтетичний період (G_1) іде безпосередньо за поділом клітини. У цей період нагромаджуються РНК і білок, які необхідні для утворення клітинних структур та росту клітини. Це найтриваліший період (може тривати від 10 годин до кількох діб).

Синтетичний період (S) характеризується інтенсивним синтезом молекул ядерної ДНК, які утворюють хромосоми. Кожна хромосома — це пара однакових за генетичним матеріалом хроматид, з'єднаних між собою центромерою. На ДНК-матрицях синтезуються копії ДНК: кожний з двох полінуклеотидних ланцюгів ДНК слугує матрицею (шаблоном) для синтезу комплементарного йому другого ланцюга. У результаті цього відбувається подвоєння молекул ДНК й утворюються дві однакові молекули. Цей процес називають *реплікацією* (англ. replication — копіювання, від лат. replicatio — відбиття), або *редуплікацією* (від лат. reduplico — подвоюю). У цей період самоподвоюється клітинний центр, внаслідок чого утворюються дві центріолі. Синтез РНК і білка продовжується. Тривалість синтетичного періоду — 6-10 годин.

Постсинтетичний період (G_2): відбувається нагромадження енергії у формі АТФ за рахунок інтенсивного функціонування мітохондрій.

Ця енергія необхідна для поділу клітини. В цей період триває синтез РНК і білків, переважно ядерних. Тривалість постсинтетичного періоду 3-4 години.

Процес поділу еукаріотичних клітин супроводжується утворенням особливого веретена поділу, що забезпечує розподіл спадкового матеріалу між дочірніми клітинами.

Еукаріотичним клітинам властивий поділ шляхом мітозу, мейозу, амітозу.

Мітоз (непрямий поділ) (від грецьк. *mitos* — нитка) — поділ ядра, що забезпечує рівний розподіл генетичного матеріалу між дочірніми клітинами і спадкоємність хромосом у ряду клітинних поколінь. Внаслідок мітозу з однієї материнської клітини утворюються дві дочірні.

У процесі мітозу послідовно відбуваються фази: профаза, метафаза, анафаза, телофаза.

Мітоз починається з **профази** (від грецьк. *pro* — до, *phasis* — поява), на початку якої розбирається оболонка ядра на окремі мікропухирці (рис. 13). Хромосоми втрачають зв'язок з ядерною оболонкою і починають конденсуватися (ущільнюватися), завдяки цьому їх можна побачити у світловий мікроскоп.



Рис. 13. Схема профазы

На початку профазы кожна хромосома представлена одиничною структурою, всередині — кожна хромосома вже складається з двох ідентичних хроматид (майбутніх дочірніх хромосом), що утворилися при реплікації ДНК в період інтерфазы. Між хроматидами з'являється щільноподібний простір, який весь час розширюється. Зникає ядерце, розпадаються мікروتрубочки цитоскелета, комплекс Гольджі та ЕПС розпадаються на мікроскопічні пухирці. У кінці профазы центріолі клітинного центру парами розходяться до полюсів клітини і стимулюють утворення мікروتрубочок веретена поділу.

У **метафазі** (від грецьк. *meta* — після, *phasis* — поява) хромосоми знаходяться в упорядкованому стані у ділянці екватора клітини і прикріплюються до мікروتрубочок веретена поділу (рис. 14). Хроматиди відштовхуються одна від одної і залишаються з'єднаними тільки в зоні первинної перетяжки.

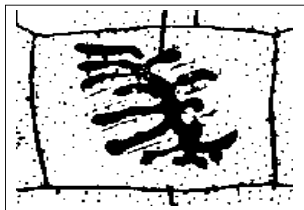


Рис. 14. Схема метафази

В **анафазі** (від грецьк. *ana* — навпроти, *phasis* — поява) хроматиди (дочірні хромосоми) відокремлюються і розходяться до полюсів материнської клітини. Нитки веретена скорочуються і розтягують хромосоми до полюсів клітини (рис. 15).

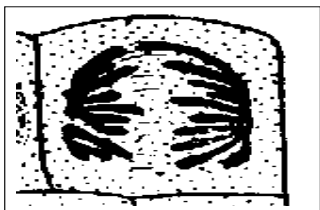


Рис. 15. Схема анафази

У **телофазі** (від грецьк. *telos* — кінець, *phasis* — поява) (рис.16) хромосоми перестають рухатись, розміщуються на протилежних полюсах клітини, деконденсуються, або деспіралізуються (набувають розтягнутого стану), втрачають свою індивідуальність, набухають, зливаються у загальний клубок. Навколо них починає утворюватись нова ядерна оболонка.

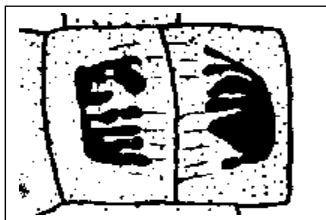


Рис. 16. Схема телофази

У телофазі закінчується процес руйнування апарату ділення. Головним моментом телофази є поділ цитоплазми — цитокінез. При цьому до кожної дочірньої клітини потрапляє приблизно рівна кількість органел.

Мітоз закінчується утворенням двох дочірніх клітин.
Загальна схема мітозу подана на рис. 17.

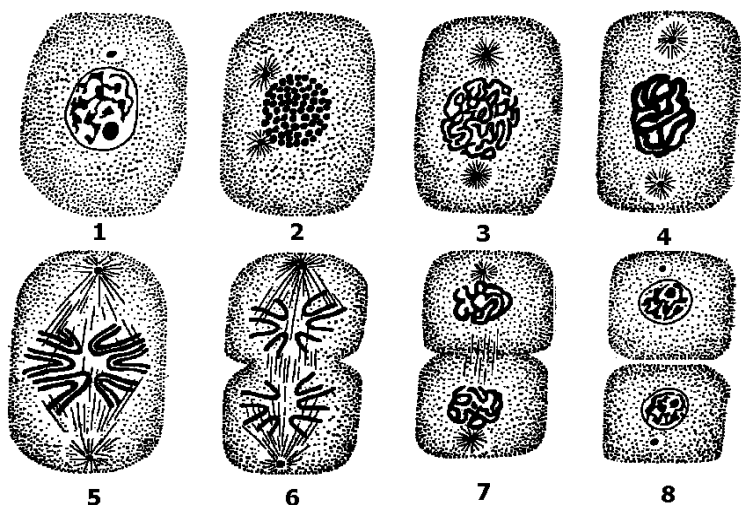


Рис. 17. Послідовні стадії мітозу:

- 1 — вихідна (материнська) клітина;
- 2 — 4 — профаза;
- 5 — метафаза;
- 6 — анафаза;
- 7 — телофаза;
- 8 — дві дочірні клітини.

Біологічне значення мітозу: забезпечує точну передачу спадкової інформації впродовж низки послідовних клітинних циклів, стабільність каріотипу організмів певного виду.

Крім того, завдяки мітозу відбувається регенерація тканин та органів. **Регенерація** (від лат. *regeneratio* — відновлення) — відновлення організмом утрачених чи пошкоджених органів або тканин.

Дочірні клітини, які утворилися внаслідок мітозу, відрізняються від материнської: вони удвічі менші за материнську. Ріст клітин та виконання ними специфічних функцій відбувається в інтерфазі.

Чи обмежена можлива кількість поділів клітини? На це питання немає однозначної відповіді.

Які механізми можуть обмежувати число клітинних циклів у нащадків якоїсь клітини? Нині найвірогіднішою вважається гіпотеза, згідно з якою термін життя клітини залежить від довжини певних ділянок хромосом. На кінцях кожної хромосоми є ділянки — *теломери*, які з кож-

ним поділом зменшуються. Це своєрідний біологічний годинник життя клітини. Таким чином, клітини, утворені при мітозі, дещо відрізняються від материнських.

Мейоз (від грецьк. *meiosis* — зменшення) — поділ ядра, при якому відбувається зменшення кількості хромосом удвічі, причому з однієї диплоїдної ($2n$) клітини утворюються чотири гаплоїдні (n). Мейоз здійснюється тільки у процесі утворення статевих клітин. Під час мейозу, на відміну від мітозу, відбуваються два послідовні поділи, інтерфаза між якими вкорочена, а у клітин рослин її взагалі немає. Кожний з цих поділів, як і мітоз, має чотири послідовні фази: профазу, метафазу, анафазу, телофазу. В результаті двох послідовних мейотичних поділів з однієї клітини з диплоїдним набором хромосом утворюється чотири клітини з гаплоїдним набором хромосом.

Біологічне значення мейозу. Мейоз являє собою досконалий механізм, який забезпечує сталість каріотипу видів, які розмножуються статевим способом. Завдяки двом поділам статеві клітини мають половинний порівняно з нестатевими набір хромосом. А набір хромосом, характерний для організмів певного виду, відновлюється під час запліднення. В результаті утворюється **зигота** (від грецьк. *zygotos* — з'єднання докупі) — диплоїдна клітина, що утворюється внаслідок злиття чоловічої й жіночої статевих клітин (гамет).

Мейоз також забезпечує і спадкову мінливість організмів. Тому клітини, що утворилися внаслідок мейозу, можуть мати відмінний від материнської набір спадкової інформації.

Амітоз — прямий поділ клітини. На відміну від мітозу при амітозі зберігається інтерфазна структура ядра і хромосоми під оптичним мікроскопом не видимі. Ядро при цьому ділиться шляхом перетяжки на дві відносно рівні частини. Точного розподілу ДНК між ними не буває. Інколи після поділу ядра перешнуровується і цитоплазма і утворюються дві клітини. В інших випадках клітина залишається двоядерною. Клітини, що утворилися внаслідок амітозу, мають порушений набір хромосом і, як правило, швидко гинуть.

4. Особливості будови та життєдіяльності клітини рослин

Клітини рослинних організмів мають всі ознаки будови еукаріотичної клітини. Однак є особливості.

Оскільки рослини ведуть нерухомий спосіб життя, **надмембранний комплекс** поверхневого апарату їхніх клітин утворює жорстку клітинну стінку. Клітинна стінка ізолює клітини рослин. Вона побудована з упорядковано розташованих молекул *целюлози*. Крім целюлози, до складу клітинної стінки входять і більш складні полісахариди — *пектини*.

Через великі розміри рослин їхні клітинні стінки мають бути особливо міцними. Стінки багатьох рослинних клітин можуть піддаватися здерев'янінню — просочуванню *лігніном* — речовиною, що скріплює целюлозні волокна. Особливо таких клітин багато у складі деревини і кори рослин, що ростуть на суходолі.

Обмін речовин між сусідніми клітинами здійснюється через тяжі цитоплазми, що проходять крізь пори у клітинних стінках.

Клітини рослин мають **вакуолі**, заповнені клітинним соком. *Клітинний сік* — це складний розчин мінеральних солей, органічних кислот, цукру, амінокислот, водорозчинних білків, деяких ферментів, водорозчинних пігментів, які надають йому червонувате або синювате забарвлення. Клітинний сік у вакуолях рослинних клітин тисне на мембрану, що забезпечує тургор (пружність тканин).

У молодих клітинах вакуолей може бути декілька, згодом вони зливаються, утворюючи центральну вакуолю.

Характерними компонентами всіх рослинних клітин є пластиди, в яких відбувається фотосинтез.

Запасними речовинами клітини є крохмаль, білок, жири.

Характерні ознаки будови рослинної клітини позначено цифрами на рис. 18:

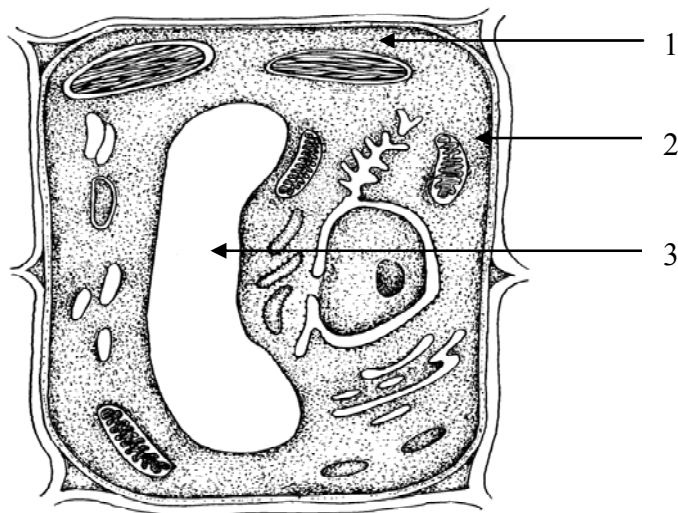


Рис. 18. Характерні ознаки будови рослинної клітини:

- 1 — пластиди (хлоропласти);
- 2 — клітинна стінка;
- 3 — вакуоль з клітинним соком.

Питання для самоперевірки

1. Які вчені зробили найвагоміший внесок у становлення цитології?
2. Назвіть положення сучасної клітинної теорії.
3. Доведіть роль клітинної теорії у розвитку біології.
4. Охарактеризуйте методи цитологічних досліджень.
5. Назвіть стадії підготовки мікроскопічних препаратів.
6. Розкрийте загальну будову та життєдіяльність клітин еукаріотів.
7. Охарактеризуйте найважливіші особливості будови і життєдіяльності клітин рослин.

Цікаво знати, що

➤ Крім пігментів, розрізняють ще велику групу природних барвників — **флавоноїдів** (флавори, флавоноли, антоціани, аурони, халкони, катехіни), які мають загальну структуру, що складається з 15 вуглецевих атомів. За жовте забарвлення відповідають *флавори*, за червоне, фіолетове та синє — *антоціани*. Біологічну роль флавоноїдних пігментів вищих рослин з'ясовано недостатньо. Вони пов'язані з процесом розмноження, беруть участь в окислювально-відновних реакціях. Фізіологічна роль флавоноїдів полягає в тому, що вони виконують захисну функцію щодо стійкості рослин до хвороб. До складу їх входять фенольні компоненти, які високоотоксичні для мікроорганізмів.

Флавоноїдні пігменти використовують в харчовій та легкій промисловості як нешкідливі барвники. Їх також застосовують в медицині: із зеленої маси гречки одержують **рутин**, за допомогою якого лікують променеву хворобу та обмороження.

➤ Протягом вегетації вміст пігментів закономірно змінюється: у період інтенсивного росту, під час підготовки до цвітіння вміст пігментів найвищий, а до кінця вегетації — зменшується.

➤ Вчені підраховали, що всі існуючі зелені рослини виробляють методом фотосинтезу понад 150 000 мільйонів тонн цукру за рік.

З історії науки

➤ Вивчати синтез ДНК дозволяє введення в організм міченого триптієм тимідину. Ця сполука включається тільки у ті клітини, в яких відбувається синтез ДНК. Спостереження за рухом тимідину дає змогу визначити, де і коли синтезується ДНК, куди переміщається.

➤ У середині XIX ст. німецький фізіолог Е. Дюбуа-Раймонд (1818 — 1896) виявив існування електричного потенціалу клітини. Він зумовлений розподілом іонів Na^+ і K^+ по різних боках мембрани. Іони Na^+ концентруються на зовнішньому її боці, а йони K^+ — усередині клітини.

➤ 1817 року французькі вчені П'єр-Жозеф Пельтьє (1788–1842) і Жозеф-Бьєнеме Кованту (Каванту) (1795–1877) уперше виділили з листків хлорофіл.

➤ В 1960 р. Р. Вудворд та М. Штрель здійснили штучний синтез молекули хлорофілу.

Еволюційний процес

➤ На даний час загальновизнаною теорією є синтетична гіпотеза походження еукаріот. Ця гіпотеза об'єднує уявлення щодо автогенетичного походження клітини (шляхом дарвінівської еволюції) та ендосимбіотичну гіпотезу (виникнення еукаріотичної клітини шляхом серії ендосимбіозів між різними організмами). Так, було доведено автогенетичне походження ядра та одномембранних органел та ендосимбіотичне походження пластид та мітохондрій.

Життєві поради

➤ Якщо Ви збираєтеся відвідати голландську столицю Амстердам, візьміть із собою мікроскоп. Без нього неможливо насолодитися прекрасним у нещодавно відкритому музеї мініатюрних творів образотворчого мистецтва. Експозицію розташовано на площі 13,2 м². Але, незважаючи на це, тут можна побачити значну кількість крихітних творів живопису, оригінальних художніх фотографій та мініатюрних скульптур. Музей одразу набув популярності серед відвідувачів.

Рекомендована література

1. Біологія / Данилова О.В. та ін. — Х.: Торсінг, 2001. — 256 с.
2. Грин Н., Стаут У., Тейлор Д. Биология: В 3-х томах. — М.: Мир, 1996.
3. Дербенева А.Г., Шаламов Р.В. Общая биология / Под. ред. П.А. Калимана. — Х.: Мир детства, 1997. — 280 с.
4. Дюв К. Путешествие в мир живой клетки. — М.: Мир, 1987. — 256 с.
5. Проценко Д.Ф., Брайон О.В. Анатомія рослин. — К.: Вища школа, 1981. — 280 с.
6. Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника: В 2-х томах. — М.: Мир, 1990.

ЛЕКЦІЯ 5

ТКАНИННИЙ РІВЕНЬ ОРГАНІЗАЦІЇ ЖИВОЇ МАТЕРІЇ. РОСЛИННІ ТКАНИНИ

План

1. Поняття про тканини.
2. Рослинні тканини.

Основні поняття: тканина, диференціація, анатомія рослин, твірні (меристематичні) тканини, покривні тканини, основні тканини, провідні тканини, механічні тканини, видільні утворення.

1. Поняття про тканини

У більшості багатоклітинних організмів під час їхнього розвитку клітини починають відрізнятися за будовою та виконуваними функціями, тобто відбувається їхня **диференціація** (від лат. *differentia* — розбіжність). Диференціація клітин призводить до спеціалізації їх на виконанні певних функцій. Внаслідок цього формуються тканини.

Тканина (від лат. *textus*, грецьк. *histos*) — це система клітин та міжклітинної речовини, об'єднаних спільною функцією, будовою та походженням.

Тканини рослин є об'єктом вивчення науки — **анатомії рослин** (від грецьк. *anatome* — розсікати).

2. Рослинні тканини

Особливістю тканин рослин, що відрізняє їх від тканин тварин, є те, що в них майже немає міжклітинної речовини та до їх складу часто входять змертвілі клітини. Рослинні тканини поділяють на такі групи:

- | | | |
|----------------------------|-------------|--------------|
| • твірні (меристематичні); | • основні; | • механічні; |
| • покривні; | • провідні; | • видільні. |

Твірні, або меристематичні (від грецьк. *meristos* — подільний), **тканини** — це такі тканини, які забезпечують утворення інших тканин та ріст рослин у висоту і товщину. Клітини цієї тканини дрібні, розташовані щільно одна до одної. Вони мають тонкі клітинні стінки і велике ядро, яке й забезпечує поділ клітини.

Твірні тканини розташовані лише в певних ділянках рослин:

- завжди на верхівці пагона і кінчику кореня — **верхівкова (апикальна) меристема**, яка забезпечує ріст цих органів у довжину (рис. 19, 20);

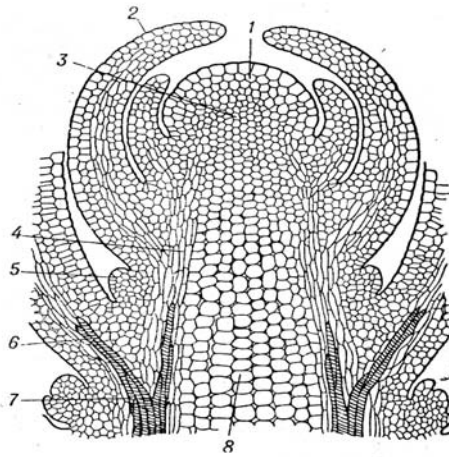


Рис. 19. Апікальна меристема пагона:

- 1 — конус наростання;
- 2 — протодерма;
- 3 — основна меристема;
- 4 — прокамбій;
- 5 — зачаток бруньки;
- 6, 7 — провідна тканина;
- 8 — серцевина.

- всередині багаторічних коренів і пагонів і охоплює їхню центральну частину у вигляді циліндра — **бічна (латеральна) меристема** (рис.20), яка забезпечує ріст цих органів у товщину;

- в основі міжвузлів стебла деяких рослин (наприклад, у злаків) — **вставна (інтеркалярна) меристема** (рис.20), яка забезпечує ріст у довжину внаслідок видовження міжвузлів;

у місцях поранення рослин — **ранова меристема**, яка забезпечує регенерацію тієї чи іншої тканини. Твірна діяльність верхівкової (апикальної) меристеми зберігається протягом усього онтогенезу (індивідуального розвитку), тому рослини здатні до необмеженого росту.

Розрізняють первинні та вторинні меристеми.

Первинні меристеми — тканини, внаслідок діяльності яких утворюються постійні тканини. До первинних меристем належать: прокамбій, конус наростання стебла і кореня, перицикл та інтеркалярна меристема.

Вторинні меристеми — меристеми, що утворюються з первинних меристем або інших спеціалізованих тканин. До вторинних меристем належать пучковий і міжпучковий камбій та фелоген (корковий камбій).

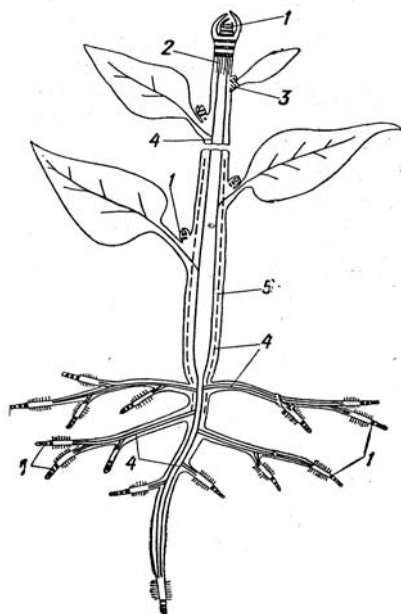


Рис. 20. Схема розміщення первинної і вторинної меристеми у дводольних рослин:

- 1 — верхівкова (апикальна);
- 2 — бічна (латеральна);
- 3 — вставна (інтеркалярна);
- 4 — камбій;
- 5 — фелоген (корковий камбій).

Клітинний поділ у меристемах регулюється шляхом утворення або надходження з інших тканин речовин-регуляторів — фітогормонів.

Покривні тканини. Сама назва цих тканин вказує на розташування їх у рослинному організмі — на поверхні органів. Вони відмежовують внутрішні тканини від зовнішнього середовища та захищають їх. Залежно від особливостей будови покривні тканини виконують й інші функції.

Розрізняють такі види покривних тканин:

- **епідерма** (від грецьк. *epi* — зверху, *derma* — шкіра), або **шкірка**, — одношарова тканина, яка вкриває молоді органи рослин, і виконує бар'єрну, захисну, транспіраційну (випаровування води), газообмінну, сисну (кореневі волоски) та секреторну (волоски, залозки) функції.

Ізолювальні властивості епідерми посилюються утворенням тонкої воскової плівки — **кутикули** (від лат. *cuticula* — шкіра). Кутикула перешкоджає випаровуванню води крізь епідерму та забезпечує скоочування з листка крапель дощової води.

Зв'язок із середовищем тканин, які знаходяться під епідермою, здійснюється завдяки *продихам* (рис. 21), розташованим, наприклад, у наземних рослин на нижньому боці листка.

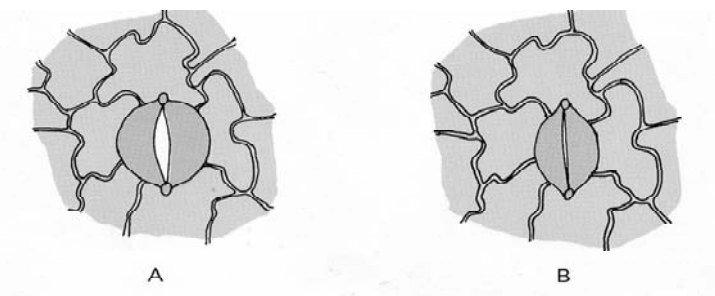


Рис. 21. Схематичне зображення продиху:

А — продих відкритий;

В — продих закритий.

Продихи утворені двома замикаючими клітинами, здатними закривати і відкривати щілину між ними. На відміну від інших клітин епідерми, замикаючі клітини містять хлоропласти, які синтезують речовини, потрібні для регуляції відкривання та закривання продихів. Завдяки здатності продихових клітин відкриватися та закриватися рослина регулює інтенсивність процесів транспірації (випаровування води) та газообміну.

Клітини епідерми часто утворюють особливі вирости — волоски. Одні з них захищають рослину від перегрівання, інші — від рослиноїдних тварин. Наприклад, пекучі волоски листків та молодих пагонів кропиви виробляють отруйні речовини.

Різновидом епідерми є *ризодерма* (від грецьк. *rhiza* — корінь, *derma* — шкіра) — жива покривна тканина, яка складається з одного шару живих клітин з довгими тонкими виростами — корневими волосками. Нею утворена всисна зона кореня рослини, крізь яку відбувається поглинання води і мінеральних речовин з ґрунту.

Перидерма (від грецьк. *peri* — навколо, *derma* — шкіра) — вторинна багатoshарова покривна тканина рослинного організму. Вона складається з корку (зовнішній шар), коркового камбію (середній шар), фелодерми (внутрішній шар).

Корок складається з клітин з потовщеними клітинними стінками, в яких відкладається жироподібна речовина — *суберин*, що робить клітинні стінки непроникними для води та повітря. Це призводить до відмирання живого вмісту (протопласта) клітин. Корок надійно захищає рослину під час несприятливих періодів (наприклад, узимку або під час посухи).

Зв'язок здерев'янілих стебел і коріння з доквіллям здійснюється через спеціальні отвори в корку — *сочевички* (рис. 22). Вони здійснюють газообмін і транспірацію. На відміну від продихів, сочевички не здатні відкриватися і закриватися, а напередодні зими закупорюються особливими речовинами.

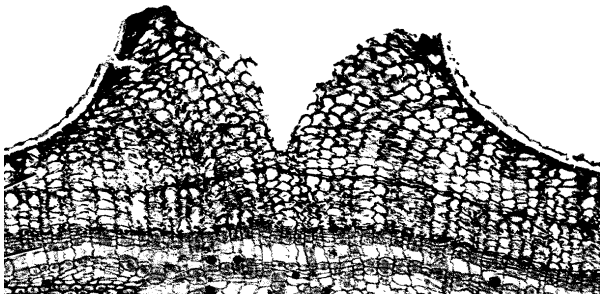
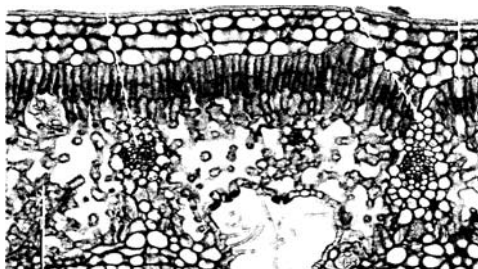


Рис. 22. Сочевичка кіркозону (*Aristolochia*) (за Рейвн, Еверт, Айкхорн, 1990)

Основні тканини — тканини, розташовані між покривними та провідними тканинами. Основні тканини складаються з живих клітин з порівняно тонкими клітинними стінками, між якими звичайно є міжклітинники. Основні тканини становлять основну масу тіла рослин і займають різноманітне положення в них — листках, корі, серцевині тощо. Їх функціональна спеціалізація залежить від положення в рослинному організмі. За функціями основні тканини поділяють на такі види:

- **Асиміляційна тканина** (від лат. *assimilatio* — уподібнюю), або **хлоренхіма** (від грецьк. *chloros* — зелений, *enchyma* — тканина), — основна фотосинтезуюча тканина, розташована в листках між верхньою та нижньою епідермою (рис. 23) і молодих стеблах у первинній корі. У клітинах цієї тканини зосереджено багато хлоропластів (звідки пішла назва — хлоренхіма), в яких відбувається фотосинтез. Для цієї тканини характерна розвинена система міжклітинних повітряноносних порожнин, зв'язаних із продихами. Це забезпечує газообмін тканин, що беруть участь у фотосинтезі.



хлоренхіма

Рис. 23. Поперечний зріз листка олеандру (*Nerium oleander*) (за Рейвн, Еверт, Айкхорн, 1990)

Запасаюча тканина — пухка тканина, побудована з живих безбарвних клітин з тонкими клітинними стінками і великими вакуолями, в яких накопичуються різні необхідні для рослин сполуки (вуглеводи, білки, ліпіди, вітаміни, вода, органічні кислоти). Ця тканина розташовується в серцевині стебла, насінні, плодах, видозмінених пагонах і корінні.

Вентиляційна тканина, або аеренхіма (від грецьк. *aer* — повітря, *enchyma* — тканина), — тканина, що складається з дрібних клітин, розділених добре розвиненою системою великих міжклітинників, що поєднуються в єдину вентиляційну мережу і сприяють газообміну. Ця тканина характерна для рослин, які мешкають в умовах, де може відчуватися нестача повітря. Звичайно це водяні та болотяні рослини, наприклад, латаття.

Провідні тканини — це сукупність високоспеціалізованих клітин, які пристосовані до транспорту неорганічних та органічних речовин і є основними компонентами провідних пучків.

Розрізняють такі провідні елементи (рис.24):

- **Трахеїди** — це мертві веретеноподібні подовжені (*прозенхімні*) клітини з товстими, зазвичай здерев'янілими стінками, із загостреними кінцями, завдяки чому вони з'єднуються між собою у подовжні ряди з великою площею контакту. У клітинних стінках є складні пори (облямовані), крізь які проходить вода. Трахеїди забезпечують висхідний потік води з мінеральними солями від підземної частини рослини до наземної. Завдяки здерев'янілим клітинним стінкам трахеїди, крім провідної, забезпечують ще й опорну функцію. Трахеїди характерні для більшості вищих спорових рослин (крім мохоподібних) та голонасінних. У хвойних трахеїди розміщені в деревині переважно правильними радіальними рядами.

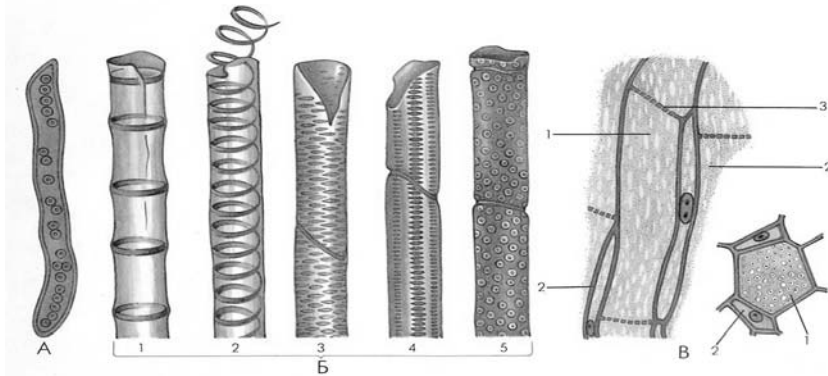


Рис. 24. Провідна тканина (за Яковлевим, Челомбітько, 2001):

А — трахеїди; Б 1-5 — різні типи судин; В — ситоподібні трубки:
1 — ситоподібна клітина; 2 — клітина-супутник; 3 — поперечна стінка з порами.

• **Судини** — це послідовно з'єднані відмерлі клітини, поперечні стінки між якими зникли. Вони забезпечують висхідний потік води з мінеральними солями від підземної частини рослини до наземної. Рушійними силами пересування речовин є кореневий тиск, транспірація (випаровування води через продири), сили взаємодії між диполями води. Завдяки здерев'янілим клітинним стінкам судини, крім провідної, забезпечують ще й опорну функцію. Судини характерні для покритонасінних рослин та деяких голонасінних. Судини функціонують кілька років, після чого закупаються клітинами паренхіми і починають виконувати опорну функцію.

• **Ситоподібні трубки** — це живі (але без ядра) видовжені клітини, послідовно розташовані одна над одною у вигляді ланцюжка. Поперечні стінки цих клітин мають численні дрібні отвори, які нагадують сито (звідки і походить їхня назва). Ситоподібні трубки «супроводжують» клітини-супутники, що мають ядра. Ці клітини виробляють речовини, потрібні для нормального функціонування ситоподібних трубок. Ситоподібними трубками, синтезовані в зелених частинах рослини органічні речовини, пересуваються до інших її ділянок (низхідний потік). На відміну від руху розчину мінеральних речовин по судинах, рух асимілятів відбувається з витратами енергії, яка витрачається на завантаження речовин до ситоподібних елементів та підтримання градієнту (різниці тиску) вздовж ситоподібної трубки. Ситоподібні трубки функціонують найчастіше один рік, потім стають непроникими внаслідок закупорювання.

Судини і трахеїди є основними компонентами **ксилеми** — комплексу тканин (провідної, основної, механічної), який виконує головну роль у висхідному русі, і, крім того, забезпечує механічну міцність органів рослин. У стеблах ксилема знаходиться в деревині, а в коренях її тяжі чергуються з тяжами флоєми. Також ксилема є в жилках листків.

Ситоподібні трубки є основними компонентами **флоєми** — комплексу тканин (провідної, основної, механічної), який виконує головну роль у низхідному русі і забезпечує механічну міцність органів рослин. У стеблах флоєма знаходиться в лубі кори, а в коренях її тяжі чергуються з тяжами ксилеми. Флоєма також є в жилках листків.

Ксилема та флоєма об'єднуються в єдину транспортну магістраль — провідний пучок. Система провідних пучків за рахунок механічних тканин є також опорною системою, яка надає форму органам рослини і слугує «скелетом», що утримує основні тканини органів.

Механічна тканина — це опорна тканина, яка забезпечує рослині міцність. Складається з округлих (*паренхімних*) або видовжених (*прозенхімних*) клітин, стінки яких потовщені та здерев'янілі. Клітини механічних тканин можуть бути як живими, так і мертвими.

Розрізняють такі види механічних тканин:

• **Коленхіма** (рис. 25) — сукупність живих округлих (паренхімних) клітин з нерівномірно потовщеними стінками, яка розташована в зонах первинного

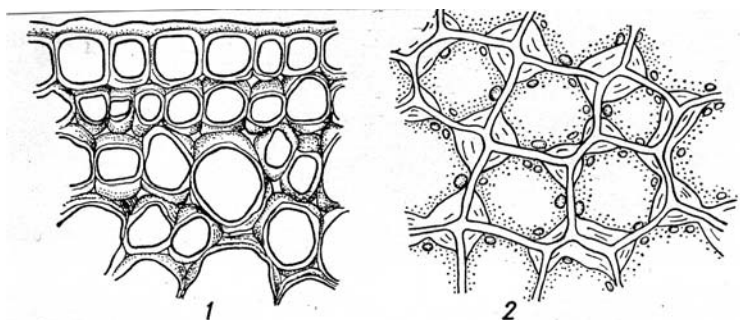


Рис. 25. Коленхіма:

- 1 — пластинчаста (осот);
2 — куткова (цукровий буряк).

росту стебла, первинній корі, черешках, вздовж серединної жилки листків. Клітинні стінки не здерев'янілі, здатні розтягуватися, виконують механічну функцію лише тоді, якщо клітини перебувають у стані тургору.

• **Склеренхіма**, або **волокна** (рис. 26) — це мертві видовжені (прозенхімні) клітини з рівномірно потовщеними здерев'янілими клітинними стінками і загостреними кінцями.

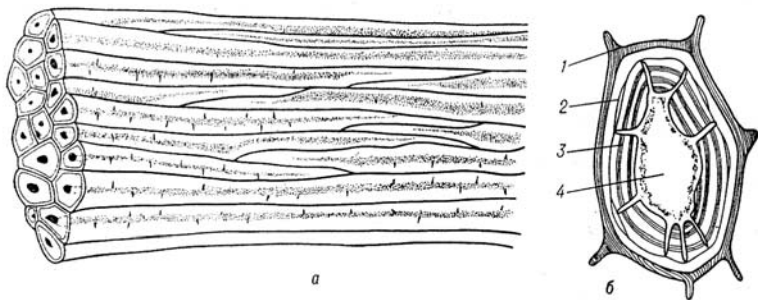


Рис. 26. Склеренхіма:

- а — група луб'яних волокон стебла льону;
б — луб'яне волокно (на поперечному розрізі):
1 — міжклітинна речовина;
2, 3 — шари потовщення стінки і порові канали в них;
4 — порожнина клітини.

Волокна склеренхіми, що входять до складу ксилеми, називаються *волокнами деревини*. Волокна склеренхіми, що входять до складу флоє-

ми, називаються *луб'яними волокнами*. Разом з провідними та основними тканинами вони є компонентами судинно-волокнистих пучків. Склеренхіма розміщена у вегетативних органах (корені, стеблі, листках) рослини.

• **Склерейди** — мертві поодинокі клітини з рівномірно потовщеними здерев'янілими клітинними стінками, просякненими *лігніном*. Вони трапляються в плодах (кам'янисті клітини у шкаралупі горіха, у кісточках вишні, сливи тощо), листках (опорні клітини) і надають органам додаткової міцності.

Видільні утворення — це утворення, до яких входять секреторні клітини, секреторні порожнини (вмістища) та канали. Класифікують їх залежно від розміщення в рослинному організмі:

• **утворення зовнішньої секреції** (розташовані на поверхні органів рослини):

а) *залозисті волоски* — вирости видозмінених епідермальних (повехневих) клітин, заповнені специфічними екскреторними речовинами — ефірними оліями, бальзамами, смолами;

б) *нектарники* — тонкостінні паренхімні клітини у репродуктивних органах, які виробляють нектар (цукри, ферменти, білки);

в) *гідатоди*, або *водяні продихи* — спеціалізовані отвори, через які виділяється назовні надлишок води (гутація); за будовою нагадують звичайні продихи, але відрізняються від них тим, що замикаючі клітини їх більші і вони нерухомі через те, що рано втрачають живий вміст; за замикаючими клітинами розташовані дрібні клітини, до яких доходять кінчики водоносних судин; зустрічаються на краях листків більшості рослин, що зростають у місцях надмірного зволоження субстрату;

• **утворення внутрішньої секреції** (розташовані між іншими тканинами):

а) *молочники* — живі клітини з вакуолею, що містить рідину, яка нагадує молоко; ця речовина називається *молочним соком*, або *латексом* (мак, молочай);

б) *смоляні ходи* — трубкоподібні канали, які формуються внаслідок розходження клітин і заповнюються смолами, ефірними маслами тощо; зсередини вистелені клітинами залозистого епітелію; утворюються в стеблах, коренях, рідше в листках рослин (характерні для хвойних, аралієвих).

Питання для самоперевірки

1. Що таке тканина?

2. У чому полягає взаємозв'язок будови і функцій твірної (покровної, основної, провідної, механічної, видільної) тканини?

Цікаво знати, що

➤ З молочного соку каучуконосних рослин утворюється каучук.

➤ З живиці, яка утворюється в деревинній паренхімі стебла хвойних рослин, добувають скипидар і каніфоль.

➤ Листки ясенцю, який зростає в лісах Криму, виділяють настільки багато ефірної олії (суміш летких органічних речовин), що вона подібно хмарці оточує кущик рослини. Якщо спекотного літнього дня до такого кущика піднести запалений сірник, він спалахне яскравим червонуватим полум'ям. Олія згорає настільки швидко, що не шкодить рослині, звідки і народна назва останньої — «неопалима купина».

З історії науки

➤ Перші припущення про існування фітогормонів висловив у 1881 році **Чарльз Дарвін** (1809-1882) у праці «The Power of Movement in Plant», присвяченій дослідженню рухів у рослин. У 1910 р. Фітінг, досліджуючи особливості запилення та запліднення в орхідей, запропонував ввести у фізіологію рослин термін гормон. Та чи не найбільший вклад у розвиток гормонального напрямку в фізіології рослин вніс відомий український ботанік **Микола Григорович Холодний** (1882-1953), який тривалий час працював у Київському університеті, та ім'я якого носить Інститут ботаніки НАН України.

Рекомендована література

1. Гончаренко І.В. Будова рослинного організму. — Суми: ВТД «Університетська книга», 2004. — 200 с.
2. Грин Н., Стаут У., Тейлор Д. Биология: В 3-х томах. — М.: Мир, 1996.
3. Мороз І.В., Гришко-Богменко Б.К. Ботаніка з основами екології. — К.: Вища шк., 1994. — 240 с.
4. Проценко Д.Ф., Брайон А.В. Анатомія рослин. — К.: Вища школа, 1981. — 280 с.
5. Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника: В 2-х томах. — М.: Мир, 1990.
6. Хэм А., Кормак Д. Гистология. Т. 1. — М.: Мир, 1982. — 272 с.
7. Яковлев Г. П., Челомбитко В.А., Ботаника: Учебник для вузов / Под ред. Р. В. Камелина. — СПб.: СпецЛит, Издательство СПХФА, 2001. — 680 с.

ЛЕКЦІЯ 6

ОРГАНОГРАФІЯ. ВЕГЕТАТИВНІ ОРГАНИ РОСЛИННОГО ОРГАНІЗМУ. КОРІНЬ

План

1. Органографія.
2. Вегетативні органи рослинного організму.
 - 2.1. Корінь.
 - 2.1.1. Основні функції кореня.
 - 2.1.2. Типи коренів і кореневих систем.
 - 2.1.3. Зони кореня.
 - 2.1.4. Первинна будова кореня.
 - 2.1.5. Вторинна будова кореня.
 - 2.1.6. Метаморфози кореня.
 - 2.1.7. Кореневе живлення рослин.
 - 2.1.8. Біологічна азотфіксація.

Основні поняття: орґаноґрафія, вегетативні органи, генеративні органи, корінь, геотропізм, типи коренів, стрижнева коренева система, мичкувата коренева система, зони кореня, коренева шийка, первинна будова кореня, вторинна будова кореня, метаморфози кореня, біологічна азотфіксація, азотфіксатори, мінеральні добрива.

1. Органоґрафія

Орґаноґрафія (від грецьк. *organon* — орган, знаряддя, інструмент, *grapho* — пишу) — розділ морфології рослин, що вивчає й описує вегетативні та генеративні органи.

Вегетативні органи (від лат. *vegetativus* — рослинний) — органи, які функціонально підтримують індивідуальне життя рослини; до них належать корінь і пагін та їх метаморфози — у вищих рослин, талом або слань — у нижчих. Вегетативні органи служать для вегетативного розмноження.

Генеративні органи (від лат. *genero* — народжую) — органи, пов'язані з функцією статевого розмноження у рослин. Наприклад, у покритонасінних рослин генеративними органами є квітка, плід, насінина, у голонасінних — шишки, у вищих спорових — спорангії.

2. Вегетативні органи рослинного організму

2.1. Корінь

Корінь (від лат. *radix*) — підземний осьовий радіально-симетричний вегетативний орган з необмеженим ростом та закріплює рослину в субстраті (грунті). Вперше справжні корені з'являються у папоротеподібних. Поява кореня в процесі еволюції рослин — одне із пристосувань до життя на суходолі.

Для кореня характерний геотропізм. **Геотропізм** (від грецьк. *ge* — Земля, *tropos* — поворот, напрям) — здатність органів рости у певному напрямку, спричиненому односторонньою дією сили земного тяжіння. Залежно від напрямку росту органів щодо сили тяжіння виділяють два види геотропізму:

1) **позитивний**, при якому орган росте до центра землі (за силою земного тяжіння);

2) **негативний**, при якому орган росте від центру землі (проти сили земного тяжіння). Головний корінь росте до центра землі, отже йому властивий *позитивний геотропізм*.

2.1.1. Основні функції кореня:

а) забезпечує закріплення рослини у субстраті (грунті) та підтримує її надземну частину в просторі;

б) забезпечує поглинання води і мінеральних речовин із субстрату (грунту) та їх транспорт;

в) синтез різноманітних органічних речовин (амінокислот, гормонів, алкалоїдів тощо);

г) виділяє в ґрунт продукти обміну речовин;

д) взаємодіє з коренями інших рослин, мікроорганізмами і грибами, які населяють ґрунт;

е) накопичує запасні речовини;

ж) є органом вегетативного розмноження;

з) виконує опорну функцію — повітряні опорні корені (тропічні болотні рослини — мангри);

і) виконує дихальну функцію — дихальні вентиляційні корені (пневматофори).

2.1.2. Типи коренів і кореневих систем

За *походженням* розрізняють **типи коренів**:

- **головний**, який утворюється із зародкового корінця насінини;
- **додаткові**, які закладаються на надземній або підземній частині пагона;
- **бічні**, які ендегенно закладаються на головному, додаткових та бічних коренях нижчого порядку.

Сукупність усіх коренів однієї рослини формує **кореневу систему**. Розрізняють такі **типи корневих систем**:

- **стрижнева коренева система**, в якій чітко виділяється за розмірами та вертикальним напрямком росту головний корінь, а бічні корені тоненькі (кріп, морква) (рис. 27, А);

- **мичкувата коренева система**, в якій головний корінь чітко не відрізняється від численних майже однакових додаткових коренів, може рано відмирати або зовсім не розвиватися (цибуля, жито, пшениця) (рис. 27, Б);

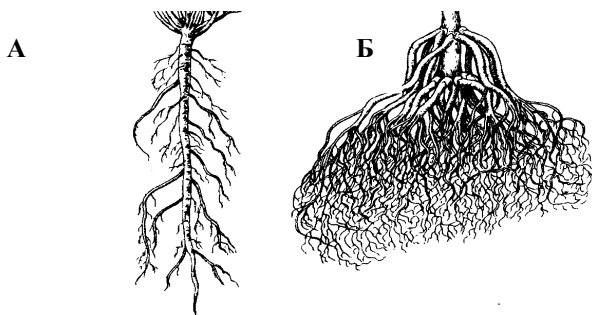


Рис. 27. Типи корневих систем:

А — стрижнева коренева система;

Б — мичкувата коренева система.

2.1.3. Зони кореня

Корінь має клітинну будову. Різні його ділянки складаються з неоднакових клітин, що утворюють **зони кореня**:

- **кореневий чохлак** (рис. 28) (лат. *calyptra*);

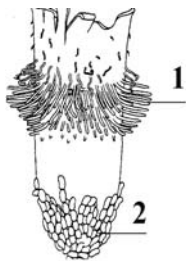


Рис. 28. Частина кореня дводольної рослини (за Рейвн, Еверт, Айкхорн, 1990):

1 — кореневі волоски;

2 — кореневий чохлак.

- зона поділу, або зона ембріонального росту;
- зона розтягування;
- зона всмоктування, або зона корневих волосків (рис. 29);
- зона проведення, або зона бічних коренів.

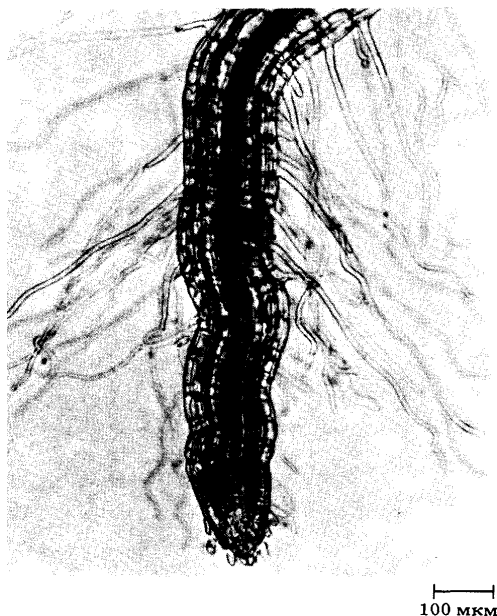


Рис. 29. Корінь проростка полевиці тонкої (*Agrostis tenuis*)
(за Рейвн, Еверт, Айкхорн, 1990)

Взаємозв'язок будови зон кореня з його функціями подано в таблиці 8.

Місце переходу кореня в стебло називається **кореневою шийкою**. Вона виділяється потовщенням та темнішим забарвленням кори.

2.1.4. Первинна будова кореня

У кореня розрізняють **первинну** і **вторинну** будову.

Первинна будова кореня — будова, при якій функціонують первинні меристеми. Первинна будова кореня властива однодольним рослинам протягом усього життя та всім голонасінним і дводольним рослинам у молодих ділянках кореня до початку функціонування вторинних меристем. При первинній будові кореня на поперечному зрізі виділяють такі ділянки:

1. **Ризодерма (епіблема)** — первинна покривна тканина, клітини якої утворюють кореневі волоски.

Таблиця 8

ВЗАЄМОЗВ'ЯЗОК БУДОВИ ЗОН КОРЕНЯ З ФУНКЦІЯМИ

Зони кореня	Особливості будови	Функції
Кореневий чохлак	паренхімні клітини з потовщеними клітинними стінками; клітини мають підвищений тугор	захист зони ділення від механічних пошкоджень; полегшення просування кореня в ґрунті
Зона поділу, або зона ембріонального росту	дрібні клітини з тонкими клітинними стінками і великими ядрами	інтенсивний поділ клітин
Зона розтягування	клітини внаслідок розтягування набувають циліндричної форми, їх ядро зміщене вбік, а дрібні вакуолі, об'єднуючись, утворюють кілька великих вакуоль	ріст кореня та його поступове заглиблення в ґрунт
Зона всмоктування, або зона корневих волосків	кореневі волоски — одноклітинні вирости зовнішніх клітин кореня (довжиною від 1-2 до 60 мм)	всмоктування води і розчинених у ній мінеральних солей з ґрунту
Зона проведення, або зона бічних коренів	судини (входять до складу ксилеми) — мертві клітини із зруйнованими поперечними перетинками; ситоподібні трубки (входять до складу флоеми) — живі клітини, у яких поперечні перетинки перфоровані	переміщення води і розчинених у ній мінеральних солей до частин пагона — стебла і листків (висхідний потік); переміщення органічних речовин, необхідних для живлення клітин кореня (низхідний потік); ендогенна закладка бічних коренів.

2. **Первинна кора** — багат шарова тканина, яка складається з:

а) **екзодерми** — шар великих багатокутних живих клітин, щільно з'єднаних одна з одною радіальними стінками, які виконують функції захисту і пропускання води і солей (згодом корковіють і виконують лише захисну функцію);

б) **мезодерми** — багат шарова паренхіма, яка складається з живих клітин;

в) **ендодерми** — один шар щільно зімкнених клітин, стінки яких поступово корковіють за рахунок суберину (тому вони не пропускають воду і гази); між цими клітинами розташовані живі тонкостінні пропускні клітини, крізь які проходить вода з розчиненими речовинами з первинної кори до ксилеми центрального циліндра.

3. **Центральний циліндр**, або **стела** (від лат. *stela*, від грецьк. *stela* — стовп) складається з різних тканин:

а) **перицикл (перикамбій)** — шар живих тонкостінних паренхімних клітин, які періодично діляться і дають початок бічним корням та іншим тканинам (вторинна твірна тканина);

б) **паренхімна тканина**, в якій радіально розміщений **судинний пучок**, що складається із ксилеми і флоеми; флоема і ксилема розміщуються на різних радіусах (ксилема ближче до центру).

2.1.5. Вторинна будова кореня

Вторинна будова кореня формується з первинної у результаті діяльності вторинних меристем — камбію і фелогену.

Камбій (від пізньолат. *cambium* — обмін, зміна) — вторинна латеральна твірна тканина голонасінних і дводольних рослин. У корені камбій утворюється з паренхімних клітин на межі флоєми і ксилеми, рідше з клітин перициклу. Клітини камбію діляться паралельно поверхні органу, утворюючи з периферійного (зовнішнього) боку елементи вторинної флоєми, а з центрального (внутрішнього) — елементи вторинної ксилеми. Це приводить до потовщення кореня. Поступово із наростанням вторинної ксилеми і вторинної флоєми первинна флоєма відтісняється до периферії, а первинна ксилема — до центру.

Фелоген (від грецьк. *fellos* — корок та *gennaō* — народжений), або корковий камбій, — вторинна латеральна меристема, яка закладається або безпосередньо під епідермою, або в глибших шарах первинної кори. Утворення коркового камбію — фелогену починається з того, що клітини, які вже закінчили ріст, диференціюються і знову починають ділитися. Внаслідок поділу тут утворюються перегородки, паралельні поверхні кореня. Так виникає смужка сплюснених клітин, які продовжують ділитися перегородками. Це і є корковий камбій, який назовні відкладає правильними рядами мертву тканину, клітинні стінки якої просочені суберином — **корок**, або **фелему** (від грецьк. *fellos* — корок), а до середини — **фелодерму**, що складається з живих клітин. Корок ізолює первинну кору від центрального циліндра; внаслідок цього первинна кора відмирає і відділяється. Таким чином, на зміну первинній формується вторинна кора, що являє сукупність тканин розташованих зовні від камбію.

Отже, за вторинної будови корінь складається з центрального циліндра, вкритого корком.

2.1.6. Метаморфози кореня

Метаморфоз (від грецьк. *metamorphosis* — перетворення) — зміна форми й будови органів рослин, які виникли у процесі історичного розвитку (філогенезу) в зв'язку із зміною функцій або середовища функціонування і які передаються спадково.

Метаморфози кореня подано в таблиці 9.

Таблиця 9

МЕТАМОРФОЗИ КОРЕНЯ

Назви	Означення	Особливості будови	Приклади рослин
Коренеплід	видозмінений стовщений головний корінь, який виконує функцію накопичення запасних поживних речовин	голівка, шийка, власне корінь	буряк, морква, ріпа, петрушка, редька
Бульбокорені	потовщені бічні корені, в яких відкладаються поживні речовини	розросла запасаюча паренхіма	жоржина, пшінка, любка

Назви	Означення	Особливості будови	Приклади рослин
Ходульні	надземна потужна частина кореневої системи, що утримує над рівнем води стовбур дерев або закріплює рослину у мулистому ґрунті узбережжя	додаткові корені, які ростуть униз, до землі	мангрова рослинність, фікус-баньян, кукурудза
Дихальні (пневматофори)	корені, що ростуть вгору від кореневища чи підземного кореня і забезпечують газообмін	мають розвинену аеренхіму та сочевички	болотяний кипарис, авіценія
Повітряні	надземні додаткові корені, які зростають на стовбурах інших дерев та адсорбують атмосферну вологу	зверху вкриті шарами мертвих клітин із потовщеннями та з порами у клітинних стінках	тропічні епіфіти з родин Орхідні, Ароїдні, Бромелієві
Асиміляційні	надземні корені, які виконують функцію фотосинтезу	стрічкоподібні, верхня сторона яких має зелений колір (містять хлоропласти)	водяний горіх (в Україні), тропічні орхідеї-епіфіти
Корені - причіпки	видозмінені додаткові корені, за допомогою яких рослини-ліани прикріплюються до інших рослин або штучних опор і піднімаються до джерела світла	додаткові корені у вигляді причіпки	плющ звичайний
Корені - присоски, або гаусторії (від лат. <i>haustor</i> — той, що п'є)	одноклітинні або багатоклітинні утвори, за допомогою яких рослини-паразити всмоктують поживні речовини з рослини-хазяїна	мають вигляд подушечок, усередині яких виникає виріст, який глибоко входить у рослину-хазяїна	вовчок, дзвінець, повитиця, омела

2.1.7. Кореневе живлення рослин

Майже вся вода в рослину надходить через кореневу систему. Рушійною силою надходження води у кореневу систему та пересування її у рослинному організмі є всисна сила, або водний потенціал, а ще точніше — різниця водних потенціалів. **Всисна сила**, або **водний потенціал**, — це міра енергії, з якою вода прагне проникнути у клітину. Різниця між осмотичним потенціалом клітинного соку (*осмотичний тиск*) та протидією клітинної стінки (*тургорний тиск*) визначає **всисну силу** надходження води в кожний даний момент. Вода завжди надходить в напрямку більш від'ємного водного потенціалу, тобто від тієї системи, де її енергія більша, туди, де її енергія менша. Ось чому вода пересувається з *ґрунту* — зони з високим водним потенціалом — у кореневу систему рослини — зону з більш низьким водним потенціалом.

Транспортування води по рослині вгору здійснюється в результаті спільної дії таких факторів, як *кореневий тиск*, або *нижній кінцевий двигун*, та *транспірація* (випаровування листками води у газоподібному стані), або *верхній кінцевий двигун*. Розглянемо докладніше поняття кореневий тиск.

У природних умовах в ксилемі існує потік води як результат транспірації. При слабкій транспірації концентрація солей у ксилемі зростає і за законом осмосу сприяє руху всередині кореня. Вода, рухаючись через тканини кореня до центрального циліндра, в клітинах ендодерми повинна проникнути крізь їхню мембрану та протопласти, оскільки їхні стінки непроникні для води. Тому циліндричний прошарок клітин ендодерми є немов єдиною мембраною, з одного боку якої (у ксилемі) знаходиться концентрований розчин, а з іншого (з боку ґрунту та тканин кореня) — розчин значно слабшої концентрації. Саме тому вода дифундує з ґрунту в ксилему крізь цю так звану мембрану внаслідок різниці концентрацій.

Непроникні стінки клітин ендодерми виконують ще одну функцію: вони не дають змоги солям, що надійшли у ксилему, здійснити зворотний шлях, тобто вийти назовні. Ось в таких умовах у кореневій системі розвивається тиск у кілька атмосфер — *кореневий тиск*. **Кореневий тиск** — це всмоктувальна сила всіх корневих волосків, яка спричинює в рослині односторонній потік води з розчиненими речовинами незалежно від транспірації. Його можна виміряти, приєднавши манометр до кінця зрізу надземних органів рослин. При основі стовбура дерев він досягає 1,013 МПа. Якщо перерізати стебло трав'янистої рослини недалеко від ґрунту, то із зони надрізу починає виділятися пасока. Це явище називають *плачем рослин*.

Одночасно з водою коренева система рослини поглинає мінеральні елементи. Значення елементів мінерального живлення подано в таблиці 10.

Рослини використовують головні елементи живлення в різних формах. Наприклад:

1) у вигляді вуглекислого газу, води, кисню — карбон, кисень, гідроген;

2) у вигляді аніонів — неметали (нітрати — NO_3^- , сульфати — SO_4^{2-} , фосфати — PO_4^{3-} , дигідрофосфати — H_2PO_4^-), у вигляді катіона амонію NH_4^+ — нітроген;

3) у вигляді катіонів — метали.

Нестача того чи іншого елемента живлення негативно позначається на рості і розвитку рослин. Типові симптоми дефіциту елементів мінерального живлення у рослин подано в таблиці 11.

Для поповнення потреб рослин в мінеральних елементах використовують мінеральні добрива. Добрива, виготовлені у формі гранул (кульок), називаються *гранульованими*.

Розрізняють добрива мінеральні та органічні.

Мінеральні добрива характеризуються:

1) за переважанням у складі одного з елементів: калійні (калій хлорид — KCl); фосфорні (суперфосфат простий — $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2 \cdot \text{H}_2\text{O}$); азо-

тні (селітра калійна — KNO_3 , селітра натрієва — NaNO_3 , селітра аміачна — NH_4NO_3 , сечовина, або карбамід, — $\text{CO}(\text{NH}_2)_2$, амоній сульфат — $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$);

2) за повнотою елементів: повні, до складу яких уходять нітроген, фосфор і калій; неповні, у складі яких відсутній один з цих елементів.

Таблиця 10

ЗНАЧЕННЯ ЕЛЕМЕНТІВ МІНЕРАЛЬНОГО ЖИВЛЕННЯ

Елементи	Значення для життєдіяльності рослини
C, O, H	універсальні компоненти органічних сполук — вуглеводів, ліпідів
C, O, H, N, S	універсальні компоненти органічних сполук — білків, нуклеїнових кислот, порфіринів
Si	надає міцності клітинним стінкам
Al	бере участь в обміні речовин у гідрофітів
Fe, Mn, Zn, Mo, Co	входять до складу ферментів або їх кофакторів
Fe	необхідне для синтезу хлорофілу; бере участь в структурі окремих ферментів і цілих ферментних систем, пов'язаних з окислювально-відновними реакціями клітини
Mn, Mg, Zn	забезпечують поєднання ферментів або коферментів з субстратами
Mn	бере участь в окислювально-відновних реакціях процесів дихання та фотосинтезу (фотолиз води)
Mg	як компонент хлорофілу бере участь в фотосинтезі
Zn	входить до складу значної кількості різноманітних ферментів
B	підсилює ріст пилоквих трубок, проростання пилку, збільшує кількість квітів та плодів
Cu	входить до складу компонентів електрон-транспортного ланцюга мітохондрій та хлоропластів
Mo, Co	беруть участь в азотфіксації
Mo	бере участь у відновленні нітратів
Cl	бере участь у процесах фотосинтетичного виділення кисню
P	входить до складу АТФ, нуклеїнових кислот; бере участь в обміні речовин
K, Mg, Ca	впливають на гідратацію колоїдів протоплазми
K	впливає на активність майже 60 ферментів

Органічні добрива — це речовини органічного походження (гній, птишиний послід, перегній, торф).

Внесення добрив під час росту рослин називають *підживленням*. Розрізняють сухе підживлення — внесення в ґрунт попелу й сухих мінеральних добрив; рідке підживлення — внесення в ґрунт добрив, розведених або розчинених у воді.

В Україні в усіх природних зонах при внесенні міңдобри́в спостерігаються такі основні закономірності ефективності дії добрив на різних ґрунтах:

1) на дерново-підзолисти́х і підзолисти́х ґрунтах високу ефективність, якщо провести вапнування, дають азотні, фосфорні і калійні добрива, на не вапнованих ґрунтах високоефективне фосфоритне борошно;

2) на сірих лісових ґрунтах і вилугуваних та опідзолених глибоких малогумусних чорноземах найефективніші азотні добрива, а на фоні їх і фосфорні та калійні;

Таблиця 11

**ТИПОВІ СИМПТОМИ ДЕФІЦИТУ
ЕЛЕМЕНТІВ МІНЕРАЛЬНОГО ЖИВЛЕННЯ У РОСЛИН**

Еле-мент	Типові симптоми дефіциту
N	бліді, пожовклі листки, поява червонуватого відтінку на черешках та жилках листків, передчасний листопад, слабкий або навіть карликовий ріст
P	синьо-зелене забарвлення листя; дрібне листя; затримка процесів росту та цвітіння
S	бліді, пожовклі особливо молоді листочки
K	порушення водного балансу, усихання верхівок, пожовтіння листків нижнього ярусу, побуріння та скручення країв решти листя
Ca	у молодих листків по краях з'являються світло-зелені смуги, тканини деяких ділянок відмирають (некроз), верхівкові бруньки часто теж відмирають, а кінчики листочків закручуються вгору; некротичні плями з'являються також на плодах і в запасуючих тканинах
Mg	жилки листків залишаються зеленими, а жовкне лише пластинка між ними; слабкий ріст
Si	знижена кількість зрілого насіння, затримка росту рослини
Fe	спочатку пожовтіння, а потім побуріння та відмирання листків верхнього ярусу
Mo	спочатку на листках з'являється крапчастість, а потім тканина здимається, краї листків закручуються всередину, тканини відмирають і залишаються лише жилки
Mn	плямистість та крапчастість листків, уповільнення росту рослини
Cu	молоде листя швидко в'яне, засихає, опадає, плоди укриваються бурими плямами
Zn	розеточність — зменшення довжини пагонів, дрібнолисткість; міжжилкове пожовтіння, пізніше з'являються некрози, які набувають пурпурного забарвлення
B	відмирання точок росту, припинення росту пагонів і коренів, листові пластинки потовщуються, скручуються, стають крихкими, квітки не формуються

3) на звичайних, карбонатних і південних чорноземах високий ефект дають фосфорні добрива, середній вплив виявляють азотні; калійні добрива діють тут порівняно слабо;

4) на темно-каштанових і каштанових ґрунтах можна обмежуватися внесенням фосфорних добрив у рядки, а в умовах зрошення на цих ґрунтах високоефективні всі добрива.

Рослини можна вирощувати без ґрунту. Існують два види вирощування рослин без ґрунту:

1) **гідропоніка** (від грецьк. *hydor* — вода та *ponos* — робота) — вирощування рослин на водних поживних сумішах, що містять усі елементи, необхідні для живлення організму;

2) **аeropоніка** (від грецьк. *aer* — повітря та *ponos* — робота) — вирощування рослин, при якому корені містяться в повітрі, їх періодично обприскують дрібними крапельками поживного розчину.

2.1.8. Біологічна азотфіксація

Незважаючи на те, що атмосфера майже на 78% складається з азоту, для більшості рослин він недоступний. Здатністю до фіксації азоту володіють найпримітивніші живі організми:

1) вільноживучі організми — аеробні *Azotobacter* та анаеробні *Clostridium* бактерії;

2) симбіотичні асоціації між бульбочковими бактеріями роду *Rhizobium* та вищими рослинами (рис. 30).

Процес засвоєння молекулярного азоту повітря мікроорганізмами називають **біологічною азотфіксацією**, а відповідні мікроорганізми — **азотфіксаторами**.

Бульбочкові бактерії утворюють особливі вирости на коренях бобових рослин. Крім бобових, цією здатністю володіють також лишайники, мохи, вільха, обліпіха, деякі папороті, розоцвіті, злаки та осокові.

Бактерії колонізують корені рослин в період появи перших листків. Азотфіксуючі бактерії існують в усіх ґрунтах, але у вільному стані не здатні до азотфіксації.

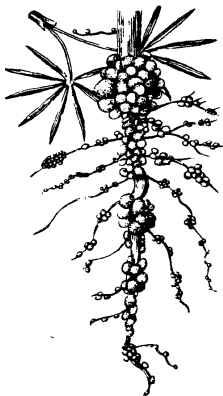


Рис. 30. Бульбочки на коренях люпину (за Яковлевим, Челомбітько, 2001)

Першим кроком до колонізації є розпізнавання різними видами *Rhizobium* рослини-хазяїна. Бактерії потрапляють в рослину крізь кореневі волоски, що деформуються під впливом гормоноподібної речовини, яка виділяється бактерією. Від місця проникнення бактерій в кореневий волосок розвивається тяж, по якому бактерії рухаються в тканину кореня, розмножуючись при цьому. Після заселення рослини одним штамом інші уже в нього не проникають. Рослинна клітина збільшується в розмірах, переповнюється бактеріями, змінює свою будову та функцію, перетворюючись на *бактероїд*, що відповідає за азотфіксацію.

Одночасно з проникненням *Rhizobium* у клітину рослини-хазяїна розпочинається активне ділення інфікованих клітин та сусідніх неінфікованих, що сприяє поширенню бактерій і зумовлює формування *корневих бульбочок*. Інфіковані частини внутрішньої зони зрілої кореневої бульбочки оточені мембранною оболонкою, в якій локалізований червоний пігментний білок — *леггемоглобін*. Він утворюється лише в фіксуючих азот бульбочках і знаходиться в інфікованих клітинах, становлячи до 30% усього розчинного білка клітини. Його синтез кодується ДНК геному клітини хазяїна, а не ДНК бактерій. Отже, щоб симбіотична система могла фіксувати азот, необхідно: утворення корневих бульбочок, диференціація бактерій у бактероїди та утворення леггемоглобіну. Фіксація продовжується до старіння бульбочок, а деякі з них живуть у багаторічних рослин до початку нового вегетаційного періоду.

Питання для самоперевірки

1. Дайте означення понять «органографія», «вегетативні органи», «генеративні органи», «корінь», «коренева система», «метаморфози».
2. Визначте функції кореня.
3. Що спільного між стрижневою та мичкуватою корневими системами?
4. Чим відрізняються стрижнева та мичкувата кореневі системи?
5. Охарактеризуйте будову та функції зон кореня.
6. Зробіть порівняльний аналіз первинної і вторинної будови кореня.
7. Як ви знаєте метаморфози коренів? Дайте їхню характеристику та наведіть приклади рослин, у яких вони зустрічаються.
8. Охарактеризуйте кореневе живлення.

Цікаво знати, що

- Коріння південно-африканського фігового дерева сягає 120 м у глибину.
- Процес, коли ослаблений ґрунт видувається вітром чи вимивається водою, називається *ерозією*. Її можна попередити або уповільнити, використовуючи рослини. Їхнє коріння зміцнює ґрунт, утримуючи його на місці.
- Баньян (індійська смаковниця), яка росте в Індії та Пакистані, починає своє життя як епіфіт (маленька рослина, що живе на іншому де-

реві). Підростаючи, він випускає деревоподібне коріння, яке нагадує стовбури дерев. З часом баньян вкриває велику територію і стає схожим на цілий гай самостійних дерев. Один 200-річний екземпляр займає площу 412 кв. м, і має 100 окремих «стовбурів» та 1775 опорних коренів. Баньян — не єдине дерево із «загарбницькими» нахилами. Осика тремтяча, розмножуючись боковими пагонами, теж може утворити цілий гай дерев, з'єднаних спільним корінням під землею. Один такий осиковий гай у США займає 43 гектари, а загальна маса всіх дерев складає 6 тонн.

➤ Для багатьох арктичних рослин характерне товсте коріння, яке містить запаси поживних речовин, необхідних для швидкого росту рослин у період короткого літа.

➤ У куша *джузгуна*, який росте в пустелі Каракуми, корені тягнуться вздовж поверхні пісків на 15-20 метрів. Ні піщані бурі, ні летючі піски не можуть зрушити з місця джугун, якого міцно утримують корені у піщаних ґрунтах.

➤ Кореневі волоски живуть лише 15-20 днів. Старі волоски відмирають, а нові виростають уже значно глибше, ближче до кінчика кореня.

➤ У Південній Африці, в пустелі Наміб росте дивна рослина — вельвічія. В неї короткий стовбур і всього два величезних листки завдовжки близько 3 м. Вони постійно ростуть від стовбура і відмирають на кінцях. А живе вельвічія сотні років. За умов майже повного бездощів'я вона засвоює вологу з туманів.

➤ Кількість корневих волосків залежить від умов довкілля. Наприклад, їхня кількість зменшується при високій вологості ґрунту і, навпаки, збільшується у рослин, які зростають на сухих ґрунтах.

➤ Для відвернення наступу пісків Сахари у Північній Африці висаджують дерева, утворюючи так званий зелений пояс. У проєкті беруть участь Марокко, Єгипет, Алжир, Туніс, Лівія. Цей пояс проходитиме вздовж межі зони з річними опадами від 150 до 250 мм. В Алжирі створення такого поясу почалося 1975 р. Довжина його 1 120 км, ширина близько 12 км.

➤ Евкалипт називають деревом-насосом. За день він «викачує» з ґрунту і випаровує через свою крону в кілька разів більше води, ніж, наприклад, береза за тиждень. Ця здатність дерева використовується людиною для осушення боліт. Листя евкалиптів повернуте ребром до сонця і не утворює тіні. Тому евкалиптові ліси світлі, з буйним трав'яним покривом. Повітря в них насичене цілющими пахощами, які виділяє листя.

Важливо знати, що

➤ Якщо кореневі волоски пошкодити, рослина може засохнути і загинути. Тому при пересаджуванні рослини, щоб їх не пошкодити, треба обережно викопувати з ґрунту, перед тим добре поливши його водою.

З історії науки

➤ Буссенго Жан Батіст (1802-1187) — французький учений, довів, що всі рослини (крім бобових) беруть нітроген із ґрунту, а бобові самі здатні нагромаджувати його. Довів, що вміст Карбону в урожаї не пов'язаний з вмістом його в ґної і що джерелом Карбону для зелених рослин є вуглекислий газ повітря.

➤ Лібіх Юстус (1803-1873) — німецький учений, який розробив теорію мінерального живлення рослин, що сприяло розвитку виробництва мінеральних добрив і впровадженню їх у землеробство.

➤ Прянишников Дмитро Миколайович (1865-1948) — російський учений, який розробив теорію нітратного живлення рослин, наукові основи вапнування кислих ґрунтів, гіпсування солонців, застосування мінеральних добрив у землеробстві.

➤ Зайкевич Анастасій Єгорович (1842-1931) — відомий український учений-агроном, який уперше запропонував спосіб рядкового внесення мінеральних та органічних добрив.

Зі світу науки

➤ Англійський ботанік Ендрю Голдсуорсі висунув гіпотезу, відповідно до якої рослини можуть відчувати електричний заряд, що накопичується в хмарах перед дощем, і в очікуванні великої порції води перебудовувати свій обмін речовин, підсилювати фотосинтез і ріст.

А південноафриканський дослідник грози Безіл Шонленд, викопавши цілком деревце глоду, посадив його в діжку з ізолюючого матеріалу, а потім з'єднав корені з землею через дріт з чутливим амперметром. Виявилося, що перед грозою, коли в повітрі створюється велика різниця потенціалів, через дерево в землю тече струм силою близько 4 мікроамперів. На думку Голдсуорсі, цей струм дає рослині сигнал — приготуватися до рясного припливу води до коренів.

Еволюційний процес

Корінь еволюційно молодший за стебло і листок, він утворився в зв'язку з переходом рослин до життя на суші. У Нижчих рослин кореня немає, а є тільки ризоїди. Вперше справжні корені з'являються у папоротеподібних.

Життєві поради

➤ Не бажано зимою вносити у ґрунт добрива, тому що це може сприяти появі нових паростків, які втрачають яскравість через зимову нестачу світла.

Рекомендована література

1. Барна М.М., Похила Л.С., Яцук Г.Ф. Біологія для допитливих. І частина. Дроб'янки, Рослини, Гриби. Навчальний посібник. — Тернопіль: Навчальна книга — Богдан, 2000. — 88 с.

2. Гончаренко І.В. Будова рослинного організму. — Суми: ВТД «Університетська книга», 2004. — 200 с.
3. Грин Н., Стаут У., Тейлор Д. Биология: В 3-х томах. — М.: Мир, 1996.
4. Мороз І.В., Гришко-Богменко Б.К. Ботаніка з основами екології. — К.: Вища шк., 1994. — 240 с.
5. Мусієнко М.М. Фізіологія рослин. — К.: Вища шк., 1995. — 503 с.
6. Енциклопедія про все на світі. — К.: «Махаон-Україна», 2000. — 255 с.
7. Проценко Д.Ф., Брайон А.В. Анатомія рослин. — К.: Вища школа, 1981. — 280 с.
8. Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника: В 2-х томах. — М.: Мир, 1990.
9. Яковлев Г. П., Челомбитько В.А., Ботаника: Учебник для вузов / Под ред. Р. В. Камелина. — СПб.: СпецЛит, Издательство СПХФА, 2001. — 680 с.

ЛЕКЦІЯ 7

ВЕГЕТАТИВНИЙ ОРГАН РОСЛИННОГО ОРГАНІЗМУ — ПАГІН

План

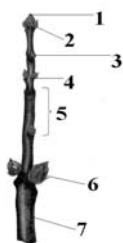
1. Загальна будова та функції пагона.
2. Класифікація пагонів.
3. Брунька.
4. Класифікація бруньок.
5. Метаморфози пагона.

Основні поняття: вегетативні органи, пагін, стебло, листок, брунька, конус наростання, вузли, міжвузля, листкова пазуха, метаморфози пагона, вусики, колючки, філокладії, кореневище, бульба, цибулина.

1. Загальна будова та функції пагона

У ході еволюції пагін сформувався як орган, який виконує функції живлення — фотосинтезу і утворення генеративних (репродуктивних) органів (спорангіїв, шишок, квіток та ін.).

У процесі пристосування до найбільш інтенсивного фотосинтезу пагін виявився розчленованим на циліндричні осьові органи — **стебла** з їх функціями утримання і проведення речовин та плоскі бічні органи з обмеженим ростом — **листки**, які забезпечують можливість найбільшого контакту рослин з повітряним середовищем і поглинання світлової енергії. Надзвичайно характерною структурною особливістю типового пагона вищих рослин є наявність **бруньок** — зачаткових пагонів, які здатні тривалий час зберігати життєздатність меристем і забезпечувати їх захист від несприятливих зовнішніх впливів. Отже, **пагін** — це осьовий орган вищих рослин, що складається зі стебла, листків та бруньок і здатний до верхівкового росту (рис. 31).



- 1 — верхівкова брунька;
- 2 — бічна брунька;
- 3 — вегетативна бічна брунька;
- 4 — вузол;
- 5 — міжвузля;
- 6 — генеративна (репродуктивна) брунька;
- 7 — стебло.

Рис. 31. Будова пагона

На пагоні виділяють **вузли** і **міжвузля** (рис. 31).

Вузол — це місце прикріплення листків (бруньок) до стебла.

Міжвузля — відстань між сусідніми вузлами. Кут між листком і стеблом називається **листяною пазухою**. В пазусі листка розташовуються бруньки.

Для пагона властивий негативний геотропізм (росте від центра землі, проти сили земного тяжіння).

2. Класифікація пагонів

Класифікацію пагонів подано на схемі 5.

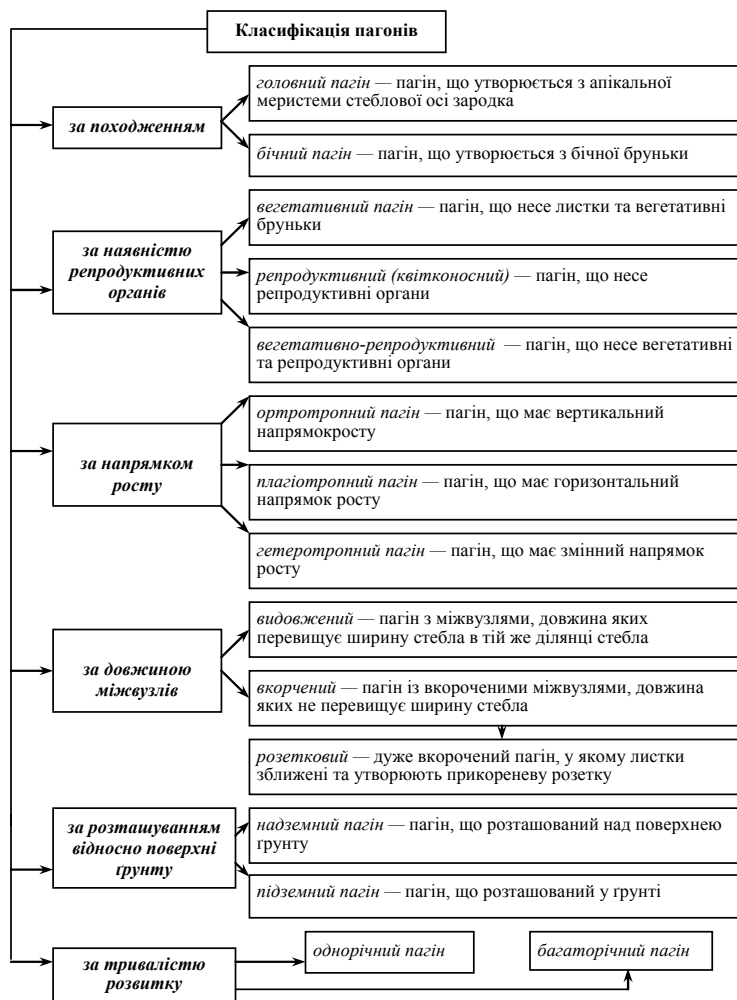


Схема 5. Класифікація пагонів.

3. Брунька

Брунька — зародковий пагін з дуже вкороченими міжвузлями, що перебуває в стані відносного спокою. Вона складається із короткої зачаткової осі (стебла) з конусом наростання на верхівці, листкових зачатків та/або зачаткових репродуктивних органів (квіток, суцвіть).

Конус наростання складається з:

- *туніки* — зовнішньої частини;
- *корпусу* — внутрішньої частини.

З туніки і корпусу утворюються складові частини пагона, зокрема, з:

- багатощарової туніки — *епідерма, частково первинна кора стебла та зачатки листків*;
- корпусу — *первинна кора та центральний циліндр стебла*.

Під впливом листкових зачатків у конусі наростання з верхівкової меристеми окремими ділянками по колу розвивається *прокамбій*. Від основи листового зачатка тяжі прокамбію поширюються вгору по зачатку листка і вниз по стеблу. Під впливом листка, що розвивається, прокамбій у зоні розтягування починає диференціюватися в провідні елементи стебла — *провідні пучки*. Під час розкривання бруньки всі тканини, які почали формуватися в ній з конуса наростання, продовжують диференціюватися, клітини їх діляться, відбувається ріст у довжину. Внаслідок росту міжвузля між листками збільшуються, а зачатки листків перетворюються на справжні листки.

Бруньки зовні покриті буруватими *бруньковими (покривними) лусками* — видозміненими нижніми листками зачаткового пагона, розміщеними на дуже зближених вузлах. Брунькові луски захищають тканини зачаткового пагона від впливу низьких температур, висихання, сонячних опіків. Узимку вони майже зовсім закривають доступ повітря всередину бруньки. Брунькові луски часто вкриває шар кутикули, а інколи й корка. У тополі, березі, каштана непроникність посилюється смолистими клейкими виділеннями, а у верби луски густо вкриті волосками.

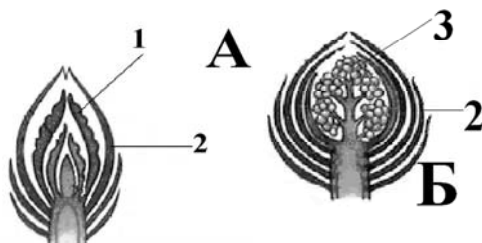


Рис. 32. Будова бруньки.

- А — вегетативна брунька;
Б — генеративна (репродуктивна) брунька;
1 — зачаткові листки;
2 — брунькові луски;
3 — зачаткові квітки (зачаткові суцвіття).

4. Класифікація бруньок

Класифікація бруньок подана на схемі 6.



Схема 6. Класифікація бруньок.

5. Метаморфози пагона

Метаморфози (видозміни) пагона виникають у процесі пристосувальної еволюції. Розрізняють такі метаморфози пагона (рис. 33):

1) надземні:

- *стеблові бульби* — потовщення одного чи кількох міжвузлів стебла;
- *вуса / вусики* — довгі тонкі пагони з редукованими листками;
- *колючки* — дерев'яністі, на кінцях загострені пагони без листків;
- *філокладії* — плоскі листоподібні пагони, розташовані у пазухах редукованих листків;

2) підземні:

- *кореневище* — пагін, на якому розміщуються бруньки, додаткові корені, а інколи й редуковані листки;
- *бульба* — верхівкове потовщення підземного пагона (столона), у якому відкладається великий запас органічних речовин;
- *цибулина* — пагін з дуже коротким стеблом (денцем) і видозміненим листям — сухими або соковитими лусками;
- *бульбоцибулина* — цибулина з розвиненою серцевинною частиною, що нагадує форму бульби.

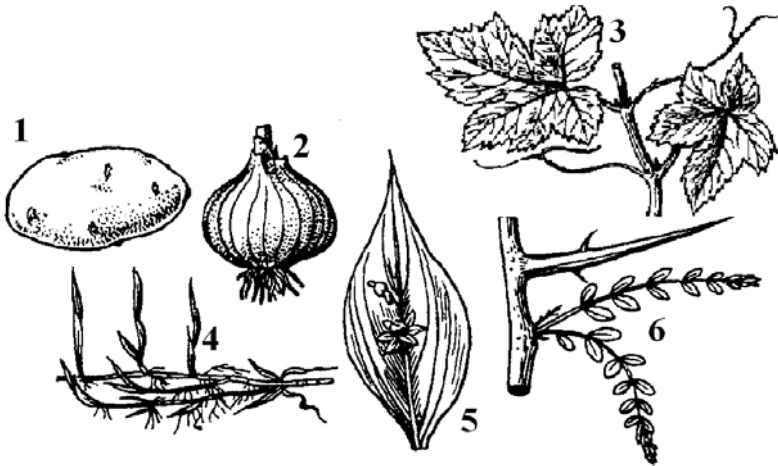


Рис. 33. Метаморфози пагона (за Яковлевим, Челомбійко, 2001):

- 1 — бульба картоплі;
- 2 — цибулина цибулі;
- 3 — вуса винограду;
- 4 — кореневище пирію;
- 5 — філокладії іглиці;
- 6 — колючки гледичії.

Особливості будови та біологічне значення метаморфозів пагона подано в таблиці 12.

Таблиця 12

МЕТАМОРФОЗИ ПАГОНА ТА ЇХ БІОЛОГІЧНЕ ЗНАЧЕННЯ

Метаморфози пагону	Особливості будови	Біологічне значення	Приклади рослин
Вусики	довгі тонкі пагони з редукованими листками	забезпечують прикріплення рослини з повзучими або виткими стеблами до різних предметів	виноград, огірок, гарбуз, суніці, жовтець повзучий
Колючки	гострі, тверді, здерев'янілі вирости без листків	захищають рослину від надмірного випаровування та поїдання тваринами	глід, дика яблуня
Філокладії	плоскі листоподібні пагони, розташовані у пазухах редукованих листків	виконують функції листової пластинки	рускус, філантус, аспарагус
Кореневище	зовні нагадує корінь, але не має кореневого чохла; має луски (рудименти листків), верхівкову та бічні бруньки, додаткові корені;	бере участь у ґрунтовому живленні, запасанні поживних речовин, вегетативному розмноженні, утворює надземні пагони, у вигляді кореневища рослина після відмирання надземних частин перезимовує	пирій, осока, півники, щавель
Бульба	потовщена, паренхіматизована частина пагона, яка має вкорочені міжвузля, бруньковічка; анатомічна (внутрішня) будова подібна до такої у стебла	збереження запасних поживних речовин; є органом вегетативного розмноження	кольрабі (надземні бульби), картопля (підземні бульби)
Цибулина	укорочене стебло (денце), на якому знаходяться верхівкова й бічні пазушні бруньки, соковиті внутрішні листки та додаткові корені; верхні захисні листки (півчасті покривні луски)	збереження запасних поживних речовин; є органом вегетативного розмноження; в умовах напівпустелі, пустелі наявність органів запасу дозволяє рослині за короткий період вегетації вигнати квітконосний пагін, зацвісти і дати плоди (такі рослини називають <i>ефемероїдами</i>)	цибуля, тюльпан, часник, гіацинт, лілія
Бульбоцибулина	схожа на цибулину (за будовою та наявністю захисних лусок), але стеблова частина більш потовщена та паренхіматизована	збереження запасних поживних речовин	шафран, гладіолус, косаріки

Питання для самоперевірки

1. Охарактеризуйте загальну будову та функції пагона.
2. Яка існує класифікація пагонів?
3. Доведіть, що брунька — це пагін. Яка існує класифікація бруньок?
4. Які ви знаєте метаморфози пагону? Охарактеризуйте надземні / підземні видозміни пагона.
5. Доведіть, що кренивище (бульба, цибулина) — видозміна пагона.

Цікаво знати, що

➤ Прикладом рослини з метаморфозом верхівкової бруньки є білокачанна капуста. Вісь бруньки являє собою качан, а розрослі покривні листки стають соковитими і накопичують воду.

Важливо знати, що

➤ Більшість рослин зелені. Своїм зеленим забарвленням більшість рослин зобов'язана тому, що в їхніх листках і стеблах міститься зелений пігмент — хлорофіл. Інколи зелений пігмент маскується під іншими кольорами, наприклад, червоним. Іншими словами, не всі рослини, що містять хлорофіл, мають зелене забарвлення.

Еволюційний процес

➤ В процесі еволюції пагін сформувався як комплексний орган, пристосований для ефективного фотосинтезу, транспірації, утворення репродуктивних органів (спорангіїв, шишок, квіток), опорної та транспортної функцій. При цьому відбувалося відокремлення осової стеблової структури з відгалуженнями і формуванням плоских бічних виростів з обмеженим ростом — листків, які забезпечили збільшення контактів рослин з повітрям і поглинання світлової енергії. Стебла, листки і бруньки є залежними частинами складного органа — пагона.

Для допитливих

➤ Рослини, у яких немає зеленого пігменту — хлорофілу, називаються **альбіносами**. Такі рослини живуть, доки не вичерпають запасів поживних речовин з насінини. Альбіноси бувають у посівах соняшника, сої, серед декоративних і дикорослих рослин.

Альбінізм буває в рослин, які не дістають потрібних поживних речовин з ґрунту, або у рослин, уражених грибковими хворобами, та найчастіше альбінізм зумовлюється серйозним розладом обміну речовин.

Ученим вдалося виростити альбіносів на штучному живильному розчині й навіть отримати від них насіння. Дослід проводили із соняшником і соєю. У цих рослин альбінізм виявився спадковим: з їх насіння також виростали альбіноси.

Ще частіше трапляються в природі явища часткового альбінізму. Забарвлення втрачає не вся рослина, а лише окремі її частини, тому вона може жити. Прикладами часткового альбінізму, або «мозаїки», мо-

жуть бути численні рослини, в яких на зеленому фоні листків місцями розкидані білі або жовті плями. У деяких рослин ці плями утворюють більш або менш правильний візерунок. Це — відома аукуба японська, строкатолисті форми сріблястого і ясенелистого кленів, пеларгонія зональна. У багатьох з них строкатолистість спадкова, але іноді вона може не передатися нащадкам, і тому цих рослин розмножують вегетативно — прищеплюванням, живцюванням.

Рекомендована література

1. Гончаренко І.В. Будова рослинного організму. — Суми: ВТД «Університетська книга», 2004. — 200 с.
2. Грин Н., Стаут У., Тейлор Д. Биология: В 3-х томах. — М.: Мир, 1996.
3. Мороз І.В., Гришко-Богменко Б.К. Ботаніка з основами екології. — К.: Вища шк., 1994. — 240 с.
4. Мусієнко М.М. Фізіологія рослин. — К.: Вища шк., 1995. — 503 с.
5. Енциклопедія про все на світі. — К.: «Махаон-Україна», 2000. — 255 с.
6. Проценко Д.Ф., Брайон А.В. Анатомія рослин. — К.: Вища школа, 1981. — 280 с.
7. Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника: В 2-х томах. — М.: Мир, 1990.

ЛЕКЦІЯ 8

СТЕБЛО — ОСЬОВА ЧАСТИНА ПАГОНА

План

1. Стебло та його основні функції.
2. Формування та морфологічна класифікація стебел.
3. Первинна будова стебла.
4. Вторинна будова стебла.
5. Підйом води у стовбурах дерев.

Основні поняття: стебло, конус наростання, галуження стебла, епідерміс, первинна кора, хлоренхіма, коленхіма, основна паренхіма, ендодерма, центральний циліндр (стела), перицикл, зона провідної тканини, прокамбій, пучок закритого типу, пучковий камбій, міжпучковий камбій, ксилема, флоема, серцевина, вторинна будова стебла: безпучковий тип, пучковий тип.

1. Стебло та його основні функції

Стебло — осьовий вегетативний орган рослини, який несе листки й бруньки, квіти, плоди і насіння, має необмежений верхівковий ріст, позитивний геліотропізм, радіальну симетрію (рис. 34).

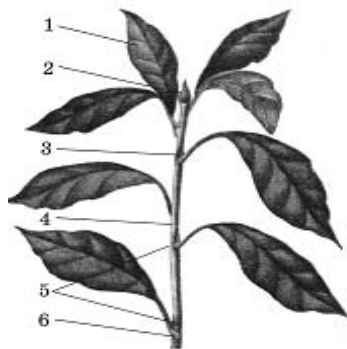


Рис. 34. Стебло — вісь пагона:

1 — листок; 2 — верхівкова брунька; 3 — пазушна брунька;
4 — стебло; 5 — міжвузля; 6 — вузол.

Основні функції стебла:

- а) є опорою рослині;
- б) здійснює зв'язок усіх частин рослини;
- в) збільшує поверхню рослини за рахунок галуження;

- г) забезпечує необмежений ріст рослини;
- д) забезпечує транспорт води, мінеральних і органічних речовин;
- е) служить для вегетативного розмноження і фотосинтезу;
- є) запасує поживні речовини або воду (кактуси);
- ж) за допомогою стебла листки розміщуються та орієнтуються найбільш ефективно у просторі для поглинання променистої енергії та вуглекислого газу повітря.

2. Формування та морфологічна класифікація стебел

Структура стебла формується в результаті діяльності верхівкової (апикальної) меристеми, ініціальних клітин конуса наростання (рис. 19).

Конус наростання, або точка росту, стебла у перших листостеблових рослин (мохів, папоротеподібних) складається лише з однієї ініціальної клітини пірамідальної форми. У голонасінних і квіткових (покритонасінних) рослин верхівкова (апикальна) меристема має вигляд конуса з округлою верхівкою, який складається з безлічі меристематичних клітин і схований в основі бруньки. Конус наростання є самою активною та важливою частиною, адже формує первинну структуру стебла, листки, бічні пагони та генеративні органи.

За напрямком росту та розміщенням у просторі стебла бувають прямостоячі, виткі, повзучі, чіпкі (схема 7).

Морфологічно за ступенем здерев'яніння стебла поділяють на трав'янисті та дерев'янисті (схема 7). Молоді стебла дерев'янистих рослин спочатку трав'янисті, зелені, здатні до фотосинтезу. Згодом клітинні стінки стебла цих рослин просочуються суберином (лігніном), тобто дерев'яніють. Серед дерев'янистих розрізняють дерева та кущі (чагарники). **Дерева** мають головне стебло — *стовбур*, який росте впродовж усього життя. За рахунок його галуження формується **крона**, тобто сукупність усіх надземних пагонів дерева, розміщених вище від початку галуження стовбура. **Галуження** — утворення на основному стеблі з вегетативних бруньок бічних пагонів. Галуження буває дихотомічне, моноподіальне, симподіальне (рис. 35). При **дихотомічному галуженні** з верхівкового конуса наростання стебла виростають дві гілки, а з верхівкових конусів наростання кожної гілки також виростає по дві гілки. Дихотомічне галуження характерне для плаунів, мохоподібних, водоростей. При **моноподіальному галуженні** верхівкова брунька протягом усього життя рослини продовжує ріст головного стебла, яке здовжується і потовщується більше, ніж бічні гілки. Моноподіальне галуження характерне для сосни, ялини, бука тощо. При **симподіальному галуженні** верхівкова брунька стебла не розвивається, а найближча від неї бічна брунька дає пагін, який продовжує ріст стебла. Таке розгалуження характерне для картоплі, яблуні, волоського горіха, липи.

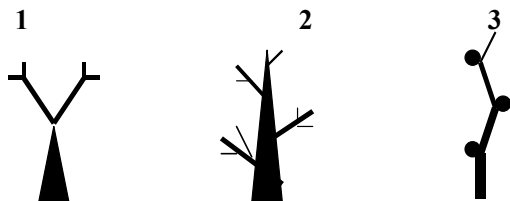


Рис. 35. Схеми розгалуження стебла:

- 1 — дихотомічне;
2 — моноподіальне;
3 — симподіальне.

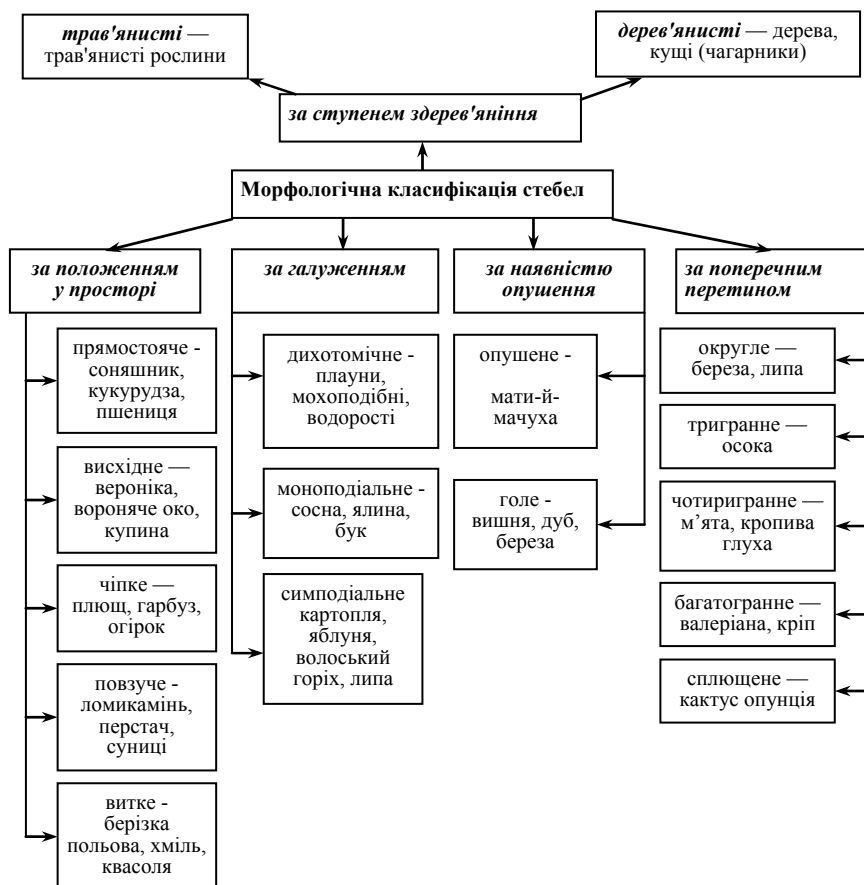


Схема 7. Морфологічна класифікація стебел.

У **кущів (чагарників)** галуження стебла починається біля самої поверхні ґрунту. Внаслідок цього утворюється кілька бічних пагонів (смородина, агрус, шипшина).

Напівкущі (напівчагарники) відрізняються від кущів тим, що їхні стебла дерев'яніють лише у багаторічній нижній частині, від якої щороку відростають однорічні трав'янисті пагони (шавлія лікарська, полин гіркий).

Загальну морфологічну класифікацію стебел подано на схемі 7.

3. Первинна будова стебла

Першим етапом утворення стебла є формування його первинної структури, яка у голонасінних та дводольних рослин згодом замінюється на вторинну. У однодольних первинна структура стебла зберігається протягом усього життя рослини.

В первинній будові стебла розрізняють такі ділянки:

1. **Епідерміс** — первинна покривна тканина, видовжені клітини якої мають відносно товсті прямолінійні стінки; серед клітин епідермісу є породи, які забезпечують газообмін.

2. **Первинна кора** — багатошарова тканина, яка складається з неоднорідних паренхімних клітин:

а) **хлоренхіма** (від грецьк. *chloros* — зелений та *enchyma* — тканина) (хлорофілоносна клітина паренхіми) — фотосинтезуюча паренхімна тканина, яка розміщена безпосередньо під епідермісом, завдяки їй молоді ділянки стебел мають зелене забарвлення;

б) **коленхіма** (від грецьк. *kolla* — клей, *enchyma* — тканина) — механічна (опорна) тканина, особливістю якої є нерівномірне целюлозне потовщення тих ділянок клітинних стінок, що піддаються дії найбільшого механічного навантаження;

в) **основна паренхіма** — пухка тканина, що складається з великих тонкостінних клітин, величина яких змінюється: до центра вони зменшуються і мають потовщені клітинні стінки; у багаторічних рослин в основній паренхимі відкладаються запасні речовини, після чого вона перетворюється на запасачу тканину; в однодольних рослин частина основної паренхіми руйнується (утворюється порожнина) або стає дуже пухкою;

г) **ендодерма** (від грецьк. *endon* — усередині та *derma* — шкіра) — шар клітин зі специфічними крохмальними зернами (беруть участь в процесах збереження відповідного просторового положення стебла та його геотропічних реакціях, не беруть участі в обміні речовин), а також із здерев'янілими, кутинізованими або окорковілими стінками, тому непроникні для води; у деяких рослин на радіальних стінках клітин виникають потовщення — пояски Каспарі.

3. **Центральний циліндр (сте́ла)** — внутрішня частина стебла і кореня вищих рослин, яка оточена первинною корою. Складається з різних тканин:

а) **перицикл** — один або кілька шарів паренхімних клітин, які складають первинну меристему; з перициклу утворюються механічні (перициклічні) волокна; у однодольних рослин перициклу може не бути;

б) **зона провідної тканини**, основними структурними елементами якої є провідні пучки, які формуються із попередньо не диференційованих, уособлених і згрупованих у тоненькі прошарки-тяжі меристематичних клітин — **прокамбію**; кожен пучок прокамбію поступово диференціюється і в ньому розпочинається утворення перших елементів ксилеми і флоеми; флоема і ксилема розміщуються на різних радіусах (ксилема ближче до центру); у деяких рослин весь прокамбій використовується для утворення провідних елементів і провідний пучок більше не потовщується, стає **пучком закритого типу** (стебла однодольних); однак у більшості рослин (дводольні, голонасінні) з вузького прошарку прокамбію, що зберігається між елементами ксилеми та флоеми, утворюється нова твірна тканина — **пучковий камбій**, завдяки поділу клітин якого за первинними елементами утворюються нові, уже вторинні за походженням, ксилема та флоема;

в) **серцевина** — займає центральну частину стебла; складається з кулястих або циліндричних паренхімних клітин з дуже тонкими целюлозними стінками, які рідко дерев'яніють, та міжклітинників; на початку серцевина складається з живих клітин, але наприкінці року живий вміст її клітин зникає: вони відмирають і клітинна порожнина заповнюється повітрям; якщо клітини серцевини відмирають одночасно, її називають **однорідною** (бузина); якщо серцевина складається не тільки з живих, а й з мертвих клітин, її називають **різнорідною** (дуб, береза); у деяких багаторічників серцевина довгий час залишається живою і виконує функцію запасуючої тканини (яблуня).

4. Вторинна будова стебла

У зв'язку з тим, що в стеблі дводольних і голонасінних рано розпочинається диференціація вторинних меристем (пучкового і міжпучкового камбію), перехід до вторинної будови стебла відбувається так швидко, що навіть в наймолодшій його ділянці вже важко розрізнити структурні елементи первинного походження. Розрізняють такі основні типи вторинної будови стебла:

а) **безпучковий тип** — прокамбій закладається у вигляді суцільного кільця (циліндра), з нього формуються суцільні кільця флоеми і ксилеми; між ними зберігається смужка прокамбіальних клітин, які дають початок камбіальному кільцю вторинного типу; діяльність камбію зумовлює утворення нових клітин по обидва боки камбіального кільця: внаслідок поділу з камбіальної клітини зовні утворюються ніби однакові клітини, але одна з них залишається меристематичною (камбіальною), а з другої утворюється ксилема або флоема; коли утворюються клітини ксилеми, їх розростання відсуває назовні шар камбію та всі зовнішні елементи; коли ж виникають клітини флоеми, відсувається лише

флоема; у першому випадку потовщується центральний циліндр, у другому — нарастають лише елементи флоєми; безпучковий тип вторинної будови стебла характерний для більшості деревних рослин, а також льону, щиріці, барвінку, березки польової, лободи;

б) **пучковий тип** — прокамбій закладається не суцільним кільцем, а окремими смужками-тяжами; кожен прокамбіальний пучок формує самостійний провідний пучок відкритого типу, в якому зберігаються залишки прокамбію; з активних прокамбіальних клітин виникає *пучковий камбій*; майже одночасно утворюється і *міжпучковий камбій* з прошарку клітин міжпучкової зони (серцевинних променів), у результаті чого утворюється суцільне камбіальне кільце; однак утворення вторинних елементів ксилеми і флоєми здійснюється лише в межах пучка (всередину — ксилеми, до периферії — флоєми), а міжпучковий камбій продовжує утворювати паренхімні клітини як до периферії, так і до центра, тобто формує серцеподібні промені, які своїм наростанням узгоджені з розмірами судинно-волокнистих пучків; цей тип вторинної будови стебла характерний для дводольних трав'янистих рослин — конюшини, маку городнього, гороху, копитняку, чебрецю, жовтецю, кірказону, а з деревних рослин — саксаулу, винограду;

в) **перехідний тип** — пучкова будова стебла з віком замінюється непучковою; така будова стебла характерна для соняшника, жоржини, рицини тощо.

Розглянемо докладніше вторинну будову стебла *безпучкового типу* на прикладі дводольних трав'янистих і дерев'янистих рослин:

I. Льон вузьколистий (дводольна трав'яниста рослина): вторинна будова стебла мало відрізняється від його первинної будови; як у корі, так і особливо в центральній частині стебла на перший погляд важко встановити межу між первинними і вторинними елементами. Зокрема паренхімні клітини кори стебла залишаються майже незмінними. Формуються окремі ділянки товстостінних луб'яних волокон камбіального походження, під якими суцільною кільцевою зоною розміщені елементи флоєми, утворені теж суцільним кільцем камбію. Ксилемна зона вторинного походження відносно товста та однорідна, бо теж утворена кільцем камбію. В її основі можна помітити ділянки первинної ксилеми, що частково заходять у серцевину. Між ними беруть свій початок вузькі серцевинні промені, що забезпечують радіальний транспорт речовин.

II. Липа (дводольна дерев'яниста рослина): у центрі стебла розташована *серцевина*, яка складається з тонкостінної паренхіми. Серцевина оточена товстим шаром *деревини*. На межі з серцевиною деревина утворює невеликі виступи — ділянки первинної деревини, які складаються з судин. *Вторинна деревина* має *річні кільця*, весняні ділянки яких складаються із судин переважно великого діаметра, літньо-осінні — з судин малого діаметра з переважанням трахеїд і волокон деревини. Походження річних кілець пов'язане з періодичністю в діяльності камбію. Взимку камбій вступає в період спокою. Навесні клітини камбію

активно діляться, утворюючи широкопорожнинні тонкостінні великі судини ксилеми. Клітини осінньої деревини дрібні, мають товсті клітинні стінки, у них переважають елементи механічної тканини. Річні кільця можуть мати неоднакову товщину, що залежить від умов росту та розвитку рослини. У сприятливі роки утворюються широкі кільця, у посушливі — значно вужчі. Навколо деревини розташований **камбій**, за яким лежать ділянки **флоеми** у вигляді трапецій, які складаються з шарів **ситоподібних трубок** і **луб'яної паренхіми**, яка чергується з шарами **луб'яних волокон**. Між ділянками флоеми розташовані широкі серцеподібні промені, які звужуються у деревині до одного ряду клітин. За флоемою і серцевинними променями розташована **перициклічна зона** з груп **луб'яних волокон** (навпроти ділянок флоеми) і паренхіми (навпроти серцевинних променів), що чергуються по колу. Ділянки флоеми, паренхіма променів серцевини і перициклічна зона становлять разом **вторинну кору**. Назвні від вторинної кори розташована **первинна кора**. До перициклічної зони примикає **ендодерма**, яка у деревних рослин виражена слабо і майже не відрізняється від паренхіми, що лежить за нею. **Паренхіма** складається з великих клітин, в яких містяться **друзи** оксалату кальцію. **Друзи** (чеськ. *druza* — шітка) — кристали у формі октаєдрів та призм, що утворюються внаслідок зростання окремих кристалів. Зовні від паренхіми розташовані **пластинчаста коленхіма** і **перидерма** — **вторинна покривна тканина**. З утворенням перидерми клітини епідерми відмирають. Залишки їх зберігаються на поверхні.

Вторинну будову стебла **пучкового типу** розглянемо на прикладі дводольної трав'янистої рослини — **конюшини**: стебло вкрите **епідермісом**, під яким розміщується **первинна кора**, представлена **хлоренхімою**, **коленхімою** та **ендодермою**, заповненою великими крохмальними зернами. Далі до центра стебла розміщується прошарок **луб'яних волокон**, найчастіше у вигляді окремих тяжів над судинними пучками. Основними елементами центральної частини стебла є **відкриті судинно-волокнисті пучки** і добре розвинута крупноклітинна **паренхіма** широких серцеподібних променів. У складі пучка — первинна й вторинна флоема, камбій, вторинна й первинна ксилема. Пучки камбію розділені первинними серцеподібними променями. **Міжпучковий камбій**, що виникає в них дещо пізніше, утворює паренхімні клітини, які і продовжують серцеподібний промінь у вигляді радіальних відносно широких прошарків. Саме тому індивідуальні судинно-волокнисті пучки не можуть зблизитись і залишаються розмежованими протягом усього онтогенезу рослини. Збільшення розмірів пучка в радіальному напрямку здійснюється утворенням вторинних елементів завдяки діяльності добре вираженого пучкового камбію. Серцевина стебла складається з пучко розміщених паренхімних клітин.

Перехідний тип вторинної будови стебла розглянемо на прикладі дводольної трав'янистої рослини — **соняшника**: зовні стебло вкрите **епідермісом** з багатоклітинними волосками. Під епідермісом знаходиться **первинна кора**, що складається з **коленхіми** і нещільно приляга-

ючих клітин *паренхіми первинної кори (хлоренхіми)*. Усередину від первинної кори розташований **перицикл**, що складається з ділянок *склеренхіми*, які чергуються з тонкостінною паренхімою. Тяжі склеренхіми проходять не довільно, а примикають до флоємної частини *провідних пучків*. *Первинна флоема*, розташована у зовнішній частині пучка, деформована, під нею знаходяться тяжі *вторинної флоєми*. *Вторинна ксилема* містить судини більшого діаметра, механічні волокна і паренхіму деревини. *Первинна ксилема* межує з серцевиною і складається з незначної кількості судин малого діаметру та трахеїд. **Міжпучковий камбій** утворюється після того, як починається діяльність *пучкового камбію*. Міжпучковий камбій відкладає *ксилему* до центра стебла і *флоему* до периферії. Надалі нові та старі пучки розростаються і зливаються. В центрі стебла — пухка серцевина (однорідні паренхімні клітини з міжклітинниками).

5. Підйом води у стовбурах дерев

Під впливом атмосферного тиску стовп води може піднятися лише на висоту не вище 10 м, тоді як висота дерев може сягати десятків метрів. Саме всисна сила атмосфери, яка виникає за рахунок надзвичайно низької величини її водного потенціалу, і зумовлює цей підйом. Крім того, швидкість випаровування води більша швидкості її надходження. Тому в водних стовпчиках, які заповнюють ксилему високих дерев, існує від'ємний тиск, тобто натяг. Справа в тому, що в судинах ксилеми молекули води зв'язані не тільки одна з одною за рахунок сил зчеплення — *когезії*, — а і з стінками судин, які дуже гідрофільні, за рахунок сил прилипання — *адгезії*. Опір стовпчика води до розривання становить 30 МПа, цього досить, щоб підняти воду на висоту 130-140 м. Ці сили не дають змоги розірвати водні тяжі й утворити порожнини. Саме спільність транспіраційного потоку, когезії та адгезії і зумовлює піднімання води у стовбурах дерев.

Питання для самоперевірки

1. Назвіть основні функції стебла. Як формується структура стебла?
2. Яка існує класифікація стебел?
3. Охарактеризуйте первинну будову стебла.
4. Що таке вторинна будова стебла? Які розрізняють типи вторинної будови стебла?
5. Поясніть, як відбувається підйом води у стовбурах дерев.

Цікаво знати, що

➤ Найбільших розмірів досягають насінні рослини. З хвойних гігантів є *секвойї* — 120-140 м заввишки. Товщина таких дерев становить понад 20 м, а маса стовбура перевищує 1000 т. Лише одне дерево дає понад 2000 м³ деревини. Щоб її перевезти, потрібно 60 залізничних вагонів.

➤ З покритонасінних найбільшої висоти досягають стебла у тропічної ліани — **пальми-ротанга** (до 300 м при 2-4 см завтовшки).

➤ Найповільніше росте мексиканська рослина, яка називається **діон**: за рік виростає всього на 0,76 мм.

➤ **Юкка коротколиста** — дерево, що росте в пустелі Мойяве (Каліфорнія, США), росте досить повільно — близько 10 см на рік.

➤ Стебла деревних рослин можуть досягати віку 4-6 тис. років (**мамонтове** і **драконове** дерева). Деякі екземпляри крезотового куща (батьківщина — пустеля Мохаве в Каліфорнії) живуть 11700 років. А у рослин-ефемерів вік стебла обмежений лише 35-45 днями.

➤ **Дуби** доживають до 400-500 років. Окремі різновиди в'яза (берест), які розмножуються боковими пагонами, потенційно безсмертні. Вони постійно омолоджують самі себе, відтворюючи власні копії.

➤ Найлегшу в світі деревину має дерево **бальза**, що росте в американських тропіках. З неї будують моделі (наприклад, літаків), плоти, роблять рятувальні жилети та ізоляційні матеріали.

➤ З **коркового дуба** одержують корок. З корку роблять найрізноманітніші речі — від пляшкових пробок до плитки для підлоги. У дикому вигляді цей дуб росте на узбережжі Середземного моря і штучно вирощується в Португалії, Іспанії та на півночі Африки. Щоб не зашкодити дереву, корок збирають дуже обережно, обдираючи нижню його частину. Після цього дерево довго (приблизно 10 років) не чіпають аж до наступного збору «врожаю».

➤ Амазонське **коров'яче**, чи **молочне**, дерево — це тропічна фіга. Свою назву вона дістала завдяки сокові (латексу), який нагадує молоко і який можна пити як звичайне коров'яче молоко.

Важливо знати, що

➤ Рекордсменами світу серед покритонасінних дерев вважаються австралійські **евкаліпти**, стебла яких сягають 140-155 м заввишки.

➤ Одним із найтовщих дерев є **баобаб** — мешканець африканських саван. Воно дуже швидко росте в товщину, досягаючи іноді до 50 м.

➤ Найшвидше росте **бамбук**: гігантський бамбук з М'янми (Бірма) за день виростає на 46 см, а індійський колючий бамбук за день виростає на 91 см.

Зі світу науки

➤ У зливових лісах Амазонки росте **копайба**. Через надріз на стовбурі копайба може кожних дві години давати до 18 літрів масла, подібного до дизельного. Це масло цілком можна використовувати у двигунах. Коли зменшаться світові запаси нафти, рослинне паливо стане надзвичайно важливим енергоносієм.

Для допитливих

➤ Фототропізм, або **геліотропізм** (від грецьк. helios — сонце, tropos — поворот) — тропізм, що викликає направлений вигин рослини до

джерела світла (сонця). Цей вигин має хімічну природу. Під впливом ауксину (фітогормон) на тіньовому боці поділ і ріст клітин інтенсивніший в порівнянні з освітленим боком, де ауксину менше і ріст клітин сповільнений. У зв'язку з цим рослина згинається у бік тих клітин, що ростуть повільніше, тобто до світла. У стебел спостерігається позитивний фототропізм, у коріння — негативний, у листя — поперечний. Прикладом поперечного геліотропізму, який властивий, наприклад, листю рослин, що живуть в посушливих зонах, є зокрема тропізм листя евкаліптових дерев. У сонячний день це листя повертається ребром і пропускає сонячні промені повз себе так, що знайти тінь в евкаліптовому гаї є нелегким завданням. Такі дерева демонструють так званий «зворотний ефект жалюзі». Завдяки позитивному фототропізму рослини утворюють листову мозаїку, тобто листя в просторі розташовується так, щоб максимально використовувати світло.

Рекомендована література

1. Гончаренко І.В. Будова рослинного організму. — Суми: ВТД «Університетська книга», 2004. — 200 с.
2. Грин Н., Стаут У., Тейлор Д. Биология: В 3-х томах. — М.: Мир, 1996.
3. Мороз І.В., Гришко-Богменко Б.К. Ботаніка з основами екології. — К.: Вища шк., 1994. — 240 с.
4. Мусієнко М.М. Фізіологія рослин. — К.: Вища шк., 1995. — 503 с.
5. Енциклопедія про все на світі. — К.: «Махаон-Україна», 2000. — 255 с.
6. Проценко Д.Ф., Брайон А.В. Анатомія рослин. — К.: Вища школа, 1981. — 280 с.
7. Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника: В 2-х томах. — М.: Мир, 1990.

ЛЕКЦІЯ 9

ЛИСТОК — БІЧНИЙ ОРГАН ПАГОНА

План

1. Загальна будова та функції листка.
2. Розвиток листка.
3. Класифікація листків.
4. Листкорозташування.
5. Анатомічна будова листка.
6. Метаморфози листка.
7. Способи вегетативного розмноження рослин та його біологічне значення.

Основні поняття: листок, фотосинтез, транспірація, газообмін, листову пластинку, основа листка, верхівка листка, черешок, прилистки, піхва, жилка листка, жилкування, листкорозташування, епідерміс, мезофіл, палисадна паренхіма, губчаста паренхіма, ксерофіти, метаморфози листка, вегетативне розмноження.

1. Загальна будова та функції листка

Листок — бічний вегетативний орган рослини, що розвивається на стеблі, має одну площину симетрії, обмежений верхівковий ріст і складається з листової пластинки, черешка й прилистків (рис. 36). Кількість листків на одній рослині може сильно відрізнятися, наприклад, рахують, що в середньому на одному дорослому дубі росте 250000 листків. Розміри листків варіюють в основному від 3 до 15 см, але є і листки-гіганти деяких пальм та папоротей довжиною 15м.

Листок пристосований до здійснення таких **основних функцій**:

- а) фотосинтез;
- б) транспірація (випаровування водяної пари в атмосферу);
- в) газообмін.

Крім перерахованих основних функцій, листок може виконувати ще такі **функції**:

- а) запасуючу — накопичення поживних речовин (капуста, цибуля) або води (алоє);
- б) захисну — від поїдання тваринами (колючки кактуса та барбарису);
- в) здійснення вегетативного розмноження (бегонія, фіалка);
- г) ловильного апарату (комахоїдні рослини — непентес, росичка);
- д) видалення продуктів обміну речовин під час листопаду (у дерев і кущів);
- е) закріплення стебел (вусики гороху, вики).

Загальна будова листка та функції його складових подана на рис. 36 і схемі 8.

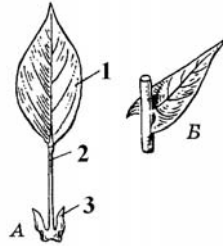


Рис. 36. Загальна будова листка (за Яковлевим, Челомбітько, 2001):

- А — черешковий листок;
 Б — сидячий листок;
 1 — листкова пластинка;
 2 — черешок;
 3 — прилистки.



Схема 8. Загальна будова листка та функції його складових.

2. Розвиток листка

Основні риси та структура листка формуються ще в зачатковому стані. В зимових бруньках часто вже є маленькі зачатки листків, які своєю формою нагадують цілком дорослий листок з характерною для нього конфігурацією судинної системи. Кожний листок утворюється з первинного горбика бруньки. Бічний горбик закладається з ініціальних

клітин бічних структур, що виникають безпосередньо біля верхівки стебла. Під час поділу ці клітини утворюють меристематичні горбики, які потім розвиваються в листок.

У листках деяких рослин, як, наприклад, у злаків та інших однодольних рослин, переважає *інтеркалярний* і *базальний тип росту*. Це пояснюється тим, що в базальній частині листка або в основі меживузлів хвощів та у багатьох злаків, м'ят, півників зберігається зона меристематичних клітин. Внаслідок діяльності інтеркалярної меристеми і діяльності базальних меристем обумовлюється ріст листка та його видовження.

У зачатковому стані листок складається з однорідних тканин, які диференціюються в мезофільні клітини та судинні тканини лише у процесі дальшого росту. Листки, які розпускаються навесні, закладаються влітку попереднього року. Так, у липи цей процес відбувається ще в травні, а закінчується у другій половині липня; у черемхи починається на початку липня і закінчується у жовтні.

Після розгортання бруньки починається *післябрунькова фаза* розвитку листка. У дводольних у цій фазі спостерігається *поверхневий ріст*, під час якого форма листка повністю зберігається, лише збільшуються лінійні розміри. Коли листкова пластинка виходить з бруньки, ріст її пов'язаний з поділом клітин та їх диференціацією. В цей момент виникають покривна, асиміляційна та провідна тканини.

Провідна тканина у листку диференціюється дуже рано. В листових зачатках біля листового горбика рано з'являється прокамбій у вигляді видовжених клітин, які утворюються поздовжнім поділом. Подальший розвиток прокамбіальних тяжів та їх диференціація в провідні пучки найкраще помітні в однодольних та деяких дводольних рослин, що мають дугове або паралельне жилкування. Детальне вивчення онтогенезу провідної системи кукурудзи показало, що в її пластинці найраніше диференціюються великі провідні пучки. Головні жилки, у першу чергу середня, порівняно рано диференціюються в проксимальній (яка ближче до осі) частині по всій довжині листка. У цей час тканина листка між головними жилками ще перебуває в меристематичному стані. З цієї тканини диференціюються нові, дрібніші провідні пучки із смужками паренхіми між ними. Провідні пучки з'єднують центральний циліндр стебла з одного боку та продовжуються в жилки листка з іншого.

Тривалість життя листків буває різною і може коливатися від одного-трьох місяців до 100 років. Довгоживучі листки відомі у вельвічії дивної — пустельної рослини, яка за характером свого росту нагадує проросток. Її листки специфічні, весь час наростають верхівкою, досягаючи величезних розмірів. У так званих вічнозелених рослин (апельсин, лимон, маслина, чай, хвойні, брусниця, верес) листки опадають також, але неодноразово, тому рослина завжди має на собі листки.

Листопад — це процес опадання листків у дерев і чагарників у зв'язку з їх старінням, чому передують біохімічні зміни у клітинах та утворення при основі листків (черешка) відокремлюючого шару. Перед

листопадом у листку руйнуються пігменти, насамперед хлорофіл, а каротин і ксантофіл зберігаються довше. В зв'язку з цим змінюється колір листка. Після опадання листка на стеблі лишається *листовий рубець*, що затягується перидермою, яка захищає його від ушкоджень.

В процесі вегетації у листках відкладаються багато не використаних під час обміну мінеральних речовин. Тому під час листопаду рослини звільняються від нерозчинних продуктів метаболізму.

Опадання листків має важливе біологічне значення, особливо в лісах. На безлистих гілках не затримується сніг. Під впливом ґрунтових мікроорганізмів опалі рештки листків мінералізуються, включаються в біотичний кругообіг, збільшуючи цим мінеральний запас ґрунту. Крім того, листки вкривають коріння і захищають його від вимерзання.

3. Класифікація листків

Розрізняють прості та складні листки. *Простий листок* складається з однієї листової пластинки й одного черешка та опадає цілком (дуб, береза, клен) (рис. 37). *Складний листок* складається з декількох простих, розміщених на спільному (іноді гілчастому) черешку, листових пластинок (каштан, акація) (рис. 37). Під час листопаду опадає окремими частинами.

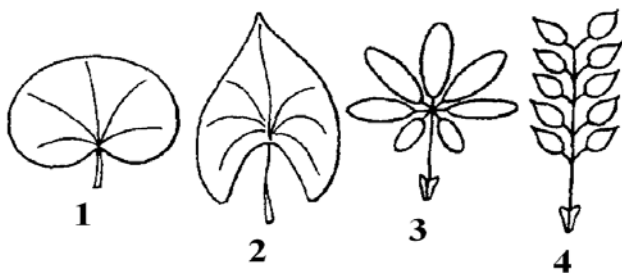


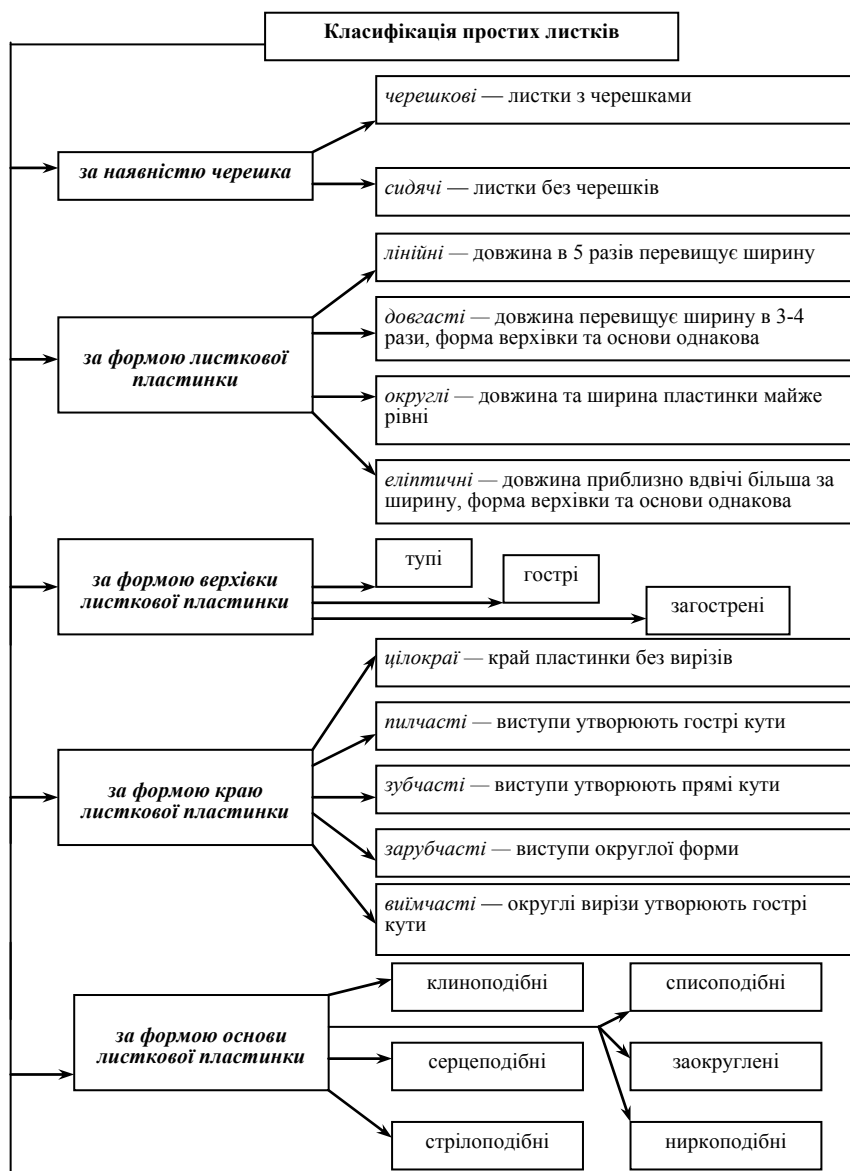
Рис. 37. Прості та складні листки (за Яковлевим, Челомбітько, 2001):

- 1, 2 — простий листок;
3, 4 — складний листок.

Класифікація *простих листків* подана на схемі 9.

Складні листки класифікують за:

- а) будовою листових пластинок (за вищеподаною схемою);
б) кількістю листових пластинок та взаємним їх розташуванням — *трійчастоскладні* (суниця, конюшина, малина), *пальчастоскладні* (каштан, люпин), *парноперистоскладні* — з парної кількості листових пластинок (акація жовта, горох), *непарноперистоскладні* — з непарної кількості листових пластинок (шипшина, троянда, горобина).



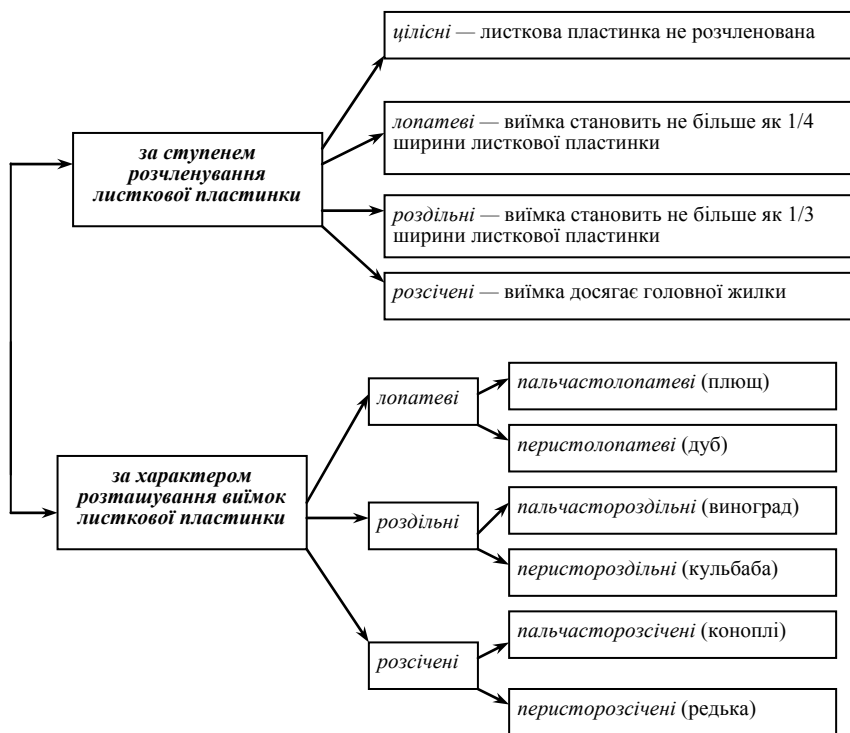


Схема 9. Класифікація простих листків.

Листкові пластинки у різних напрямках пронизані **жилками** — системою судинно-волокнистих пучків, що надають листкові міцності та поєднують у єдине ціле мезофіл листка. Порядок розташування жилок у листковій пластинці називається **жилкуванням листка**.

Розрізняють такі **типи жилкування** (рис. 38):

а) *просте* — листкову пластинку пронизує лише один провідний пучок — центральна жилка (мохоподібні, плауноподібні, деякі хвойні);

б) *дихотомічне* — кожна з жилок галузиться на дві бічні рівноцінні (гінго дволопатевий);

в) *сітчасте* — від однієї або кількох великих жилок відгалужуються бічні, більш тонкі, які при подальшому галуженні утворюють густу сітку дрібних жилок (переважно у дводольних);

г) *дугове* — в листок входить одна жилка, бічні жилки відходять від головної і продовжуються дугоподібно, не розгалужуючись (конвалія);

д) *паралельне* — листкову пластинку від основи до верхівки пронизує декілька однакових паралельних нерозгалужених жилок (злакові, осокові).

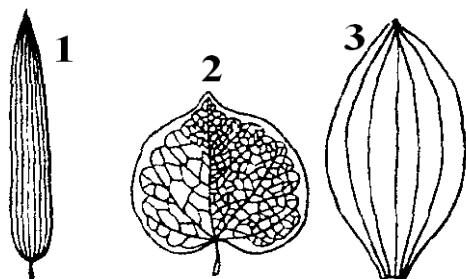


Рис. 38. Типи жилкування листків (за Яковлевим, Челомбітько, 2001):

- 1 — паралельне;
- 2 — сітчасте;
- 3 — дугове.

4. Листкорозташування

Порядок розташування листків на стеблі, який відображає радіальну симетрію пагона, називають **листкорозташуванням**. Розрізняють такі **типи листкорозташування**:

а) *спіральне (чергове)* — у вузлі є один листок (вишня, груша, верба, жито, пшениця, гречка, яблуня, тополя);

б) *супротивне* — у вузлі знаходяться два листки, один проти одного (бузок, фуксія, глуха кропива);

в) *мутовчасте (кільчасте)* — у вузлі розміщуються по три листки і більше (вороняче око, елодея, хвощ).

Певне листкорозташування дозволяє рослинам вловлювати максимальну кількість світла, оскільки листки утворюють *лишкову мозаїку* і не затіняють один одного, що досягається різною довжиною та різним згином черешків, неоднаковістю розмірів та асиметрією листків.

У межах однієї рослини розрізняють три основних **формації листків**:

1) *низові, або перші, листки* — недорозвинуті та видозмінені листки, що нагромаджують поживні речовини або виконують захисну та інші спеціалізовані функції (луски цибулини, кореневищ, покривні луски бруньок, сім'ядольні листки, наприклад, у бобових);

2) *серединні листки* — є типовими для даної рослини, у них проходить основний процес фотосинтезу; у деяких рослин (стрілолист, жовтець кашубський) листки на тому самому пагоні мають різну форму — це явище має назву *гетерофілії* (від грецьк. *heteros* — інший, лат. *folium* — листок), або *різнолистковості*;

3) *верхівкові листки* — розміщуються на верхівці пагона і відрізняються від серединних меншим розміром, простішою формою, а в деяких рослин й іншим забарвленням.

5. Анатомічна будова листка

Основні функції листка відбилися на його анатомо-морфологічних особливостях (рис. 39) та розвитку відповідних тканин, в основному паренхімної та провідної (див. табл. 13).

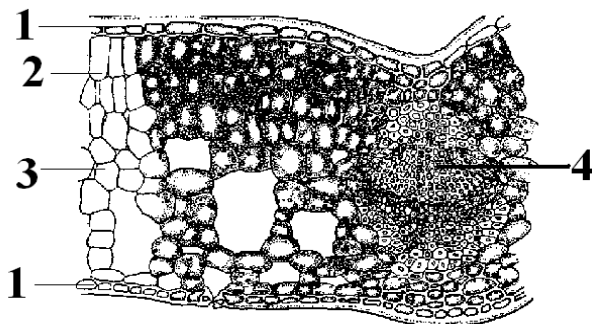


Рис. 39. Анатомічна будова листка (за Яковлевим, Челомбітько, 2001):

- 1 — епідерма;
- 2 — стовпчаста (палісадна) паренхіма;
- 3 — губчаста паренхіма;
- 4 — провідний пучок жилки.

Листок, як найпластичніший орган рослини, реагує на зміни факторів середовища в першу чергу. Розглянемо особливості будови листків хвойних, тіньовитривалих і світлолюбних рослин (за В.М. Любименко), водяних рослин і рослин посушливих місцевостей (ксерофітів).

Особливості будови листків хвойних:

1) епідерміс містить клітини з товстими здерев'янілими стінками, кутикула дуже розвинена; продихи лежать у заповнених зернятками воску ямках, їх замикаючі клітини мають здерев'янілі стінки;

2) за епідермісом лежить підшкірка — гіподерма, що складається з одного або кількох шарів клітин, які витягнуті по довжині хвої і мають потовщені стінки;

3) під гіподермою розміщена асиміляційна тканина, яка оточує безбарвну центральну частину, що має один або два судинних пучки.

Особливості будови листків тіньовитривалих рослин (тонконіг лучний, суніці, липа, черемха):

1) відсутня стовпчаста (палісадна) паренхіма, тому фотосинтезуючу функцію виконує губчаста паренхіма;

2) хлоропласти великих розмірів і надзвичайно світлочутливі;

3) кількість хлорофілу велика;

4) клітини епідерми випуклі, подібні до лінз, фокусуючих світло;

- 5) клітини тонкостінні, дуже розвинені повітряні міжклітинники, епіде-
рміс має тонісіньку кутикулу, а випаровуюча поверхня дуже велика;
6) продихи випнуті над поверхнею листка.

Таблиця 13

ОСОБЛИВОСТІ АНАТОМІЧНОЇ БУДОВИ ЛИСТКА У ЗВ'ЯЗКУ З ЙОГО ФУНКЦІЯМИ

Ділянки листка	Особливості будови	Функції
Шкірка (епідер- ма)	<i>клітини</i> — живі безбарвні (поз- бавлені хлоропластів), розміще- ні одним суцільним шаром; клі- тинні стінки потовщені та просочені жироподібними речо- винами — кутином, воском; <i>продихи</i> — щілини, що утворені двома дрібними замикаючими (підковоподібними) клітинами: а) містять хлоропласти; б) стінки замикаючих клітин потовщені нерівномірно: зовні- шня тонка і внутрішня товста	вкривають верхню і нижню поверх- ню листкової пластинки; пропускають світлові промені (без- посередньої участі в фотосинтезі не беруть); забезпечують газообмін з навколиш- нім середовищем; регулюють транс- пірацію; відбувається фотосинтез; при зміні тургору такі стінки нерівно- мірно розтягуються, що сприяє відкри- ванню їх чи, навпаки, закриванню ¹
М'якоть листка — мезофіл	<i>стовпчаста (палісадна) парен- хіма</i> — видовжені, циліндричні клітини щільно прилягають од- на до одної (схожі на досить рі- вні стовпчики; один або кілька шарів), містять багато хлоро- пластів (кілька десятків на 1 клітину); <i>губчаста паренхіма</i> — пухко розміщені клітини неправильної форми (кількість шарів варіює від 2 до 7), містять хлоропласти; між клітинами — великі міжк- літинники; <i>жилки</i> (судинно-волоконисті пу- чки): а) судини (ксилема); б) ситоподібні трубки (флоема); в) склеренхіма	здійснює процес фотосинтезу (осно- вна асиміляційна тканина); здійснює транспірацію, газообмін, запасання поживних речовин; здійснюють провідну та механічну функції; постачають воду та мінеральні речо- вини; здійснюють виведення із листка продуктів фотосинтезу; виконує механічну функцію.

¹ Процес відкриття чи закриття продихів:

- 1) у хлоропластах продихових клітин утворюється крохмаль, який під дією фермен-
ту амілази здатний перетворюватися на глюкозу, при цьому створюється підвищений
осмотичний тиск: вода входить в продихові клітини, щоб зменшити концентрацію глю-
кози;
- 2) внаслідок цього продихові клітини розбухають;
- 3) тонка зовнішня клітинна стінка розтягується і продихова щілина відкривається;
- 4) коли глюкоза перетворюється на крохмаль, продихові клітини віддають воду, ос-
мотичний тиск падає, продихи закриваються.

Особливості будови листків світлолюбних рослин (модрина, береза, дуб звичайний, евкаліпт, пальми, яблуні, груші, сливи, вишні, абрикоси):

1) мають пристосування для вловлювання світла:
а) черешки вигинаються, повертаючи листову пластинку до світла;
б) розташовуються листки таким чином, щоб вони менше затіняли один одного (*листова мозаїка*);

2) стовпчаста паренхіма добре розвинена (і на верхньому, і на нижньому боці листка);

3) хлоропласти дрібні, можуть змінювати своє положення: при надмірному освітленні вони розміщуються так, що промені сонця падають лише на вузькі сторони пластид; коли світла мало, пластиди прилягають своїми плоскими боками до клітинної стінки, зверненої до сонячного проміння.

Якщо порівняти різні деревні породи щодо їх потреби у світлі, то можна скласти певний ряд залежно від того, при якому світловому режимі в частках від повного денного світла вони можуть розвиватись, а саме:

- модрина — 1/5;
- береза — 1/8;
- сосна — 1/10;
- дуб — 1/26;
- клен — 1/55;
- бук — 1/70;
- самшит — 1/100.

Особливості будови листків водяних рослин:

1) асиміляційна тканина у них розвинена слабо в зв'язку з недостатніми умовами освітлення та газообміну;

2) палісадної тканини немає, а у губчастої між верхнім і нижнім епідермісом з'являються перегородки, між якими утворюються великі повітряні порожнини; система повітряних міжклітинників забезпечує листки плавучістю і є резервом CO_2 та O_2 ;

3) у *підводних* рослин покривна тканина не розвинена, і стінки епідермісу не потовщені; у рослин, листки яких *плавають на поверхні води*, листкова пластинка досить міцна і шкіряста;

4) кутикула тоненька або її зовсім немає;

5) у клітинах епідермісу багато хлоропластів, які виконують функцію асиміляційної тканини;

6) у *підводних* рослин продиhi відсутні, бо листкова пластинка дуже тоненька і може адсорбувати з води безпосередньо своєю поверхнею гази та поживні речовини; у рослин, листки яких *плавають на поверхні води*, на верхньому боці багато продиhiв (наприклад, у жовтих глечиків, або латаття, на верхньому епідермісі є 460 продиhiв на 1 мм^2 , а на нижньому епідермісі їх зовсім немає);

7) судинних пучків мало;

8) флоема розвинена більше, ніж ксилема, але слабше, ніж у наземних рослин.

6. Метаморфози листка

У деяких видів рослин листки у процесі еволюції різко видозмінились. У барбарису листки видозмінились у **колючки**. В акації білої у колючки видозмінились прилистки. У гороху, вики листки видозмінились у **вусики**, якими рослина прикріплюється до опор. У деяких видів акації черешки листка видозмінились у **філодії** — розширені утворення, які схожі на пластинку листка і виконують функції пластинки листка. У цибулі **м'ясисті лусочки** — це листки, які видозмінились у сховища поживних речовин, а **плівчасті сухі верхні лусочки** — це листки, які видозмінились у покриви. У квіткових рослин листки видозмінились у частини квітки.

Листки комахоїдної рослини росички, зібрані в прикореневу розетку, мають довгі черешки і невеликі (до 1 см у діаметрі) круглясті пластинки. Пластинки листка всіяні залозистими волосками з булавоподібними закінченнями, на яких виділяється слизиста клейка речовина. Комахи, що сідають на листок, приклеюються до закінчень залозистих волосків. Сусідні волоски нахилиються до комахи і притискують її до пластинки листка. Залозисті волоски виділяють фермент, що розщеплює білки комахи до амінокислот, які всмоктуються волосками. Після цього волоски знову розходяться і готові «ловити» нову комаху. Так у комахоїдних видів рослин листки видозмінились у різноманітні **пастки**.

7. Способи вегетативного розмноження рослин та його біологічне значення

Вегетативне розмноження рослин (від лат. *vegetativus* — рослинний) — це розмноження рослин за допомогою вегетативних органів (кореня, стебла, листка) або їхніх частин. Вегетативне розмноження рослин ґрунтується на явищі регенерації. Під час такого способу розмноження всі властивості й спадкові якості в дочірніх особин повністю зберігаються.

Розрізняють природне й штучне вегетативне розмноження.

Природне розмноження відбувається постійно в природі через неможливість або утрудненість насінневого розмноження. ґрунтується на відокремленні від материнської рослини життєздатних вегетативних органів або частин, здатних у результаті регенерації відновлювати цілу рослину з її частини. Уся сукупність одержаних таким чином особин має назву **клон**. **Клон** (від грецьк. *clon* — паросток, гілка) — популяція клітин або особин, яка утворюється в результаті безстатевого поділу з однієї клітини або особини. Вперше цей термін запропонував британський генетик Джон Бардон Сандерсон Хелдан (1892-1964).

Вегетативне розмноження рослин у природі здійснюється шляхом:

- поділу (одноклітинні);
- кореневими паростками (вишня, яблуня, малина, ожина, шипшина);
- коренебурльбами (орхідея, жоржини);

- відсадками (смородина, агрус);
- вусами (суниці, жовтець повзучий);
- кореневищами (пирій, очерет);
- бульбами (картопля);
- цибулинами (тюльпан, цибуля, часник);
- виводковими бруньками на листках (бріюфілюм).

Усі *природні способи* вегетативного розмноження широко використовуються людиною у практиці рослинництва, лісництва і особливо садівництва.

Людиною розроблені *штучні способи* вегетативного розмноження (не зустрічаються в природних умовах) (табл.14).

Таблиця 14

СПОСОБИ ШТУЧНОГО ВЕГЕТАТИВНОГО РОЗМНОЖЕННЯ РОСЛИН

Вид розмноження	Характеристика
Поділ: куща (бузок, жасмин) бульби (картопля) кореневища (ірис, кана) кореневі шишок (батат, жоржина) коренів (хрін, малина)	грунтується на відокремленні від материнської особини життєздатних вегетативних органів (або їхніх частин), здатних до регенерації. на кожній частині вегетативних органів обов’язково мусять бути додаткові бруньки, за рахунок яких і відбувається відновлення цілої рослини
Відведення (смородина, агрус, калина, виноград, шовковиця)	частину пагона (відгілок) притискають до ґрунту для того, щоб укорінити, а потім механічно відокремлюють від материнської особини
Живцювання: стеблове (чагарники: троянда, бузок, смородина, агрус) листяне (бегонія, сенполія, лимон) кореневе (хрін, малина, слива, вишня, яблуна, троянда)	зрізані стеблові живці висаджують у спеціально підготовлений ґрунт або кладуть у посудину з водою до моменту утворення додаткових коренів. цілий листок або частину листка з великими жилками, що містять камбій, кладуть у посудину з водою або висаджують у вологий ґрунт (пісок, торф). частини бічних коренів з додатковими бруньками відокремлюють від материнської рослини
Щеплення: окулірування, або очкування (троянда) копулювання (груша, яблуна) аблакування (виноград)	зрошують бруньки й живці однієї рослини (прищепи) зі стеблом іншої (підщепи). пересаджують вічка (пазушна брунька із шматочком деревини) у Т-подібний надріз на корі стебла підщепи. зближують живець прищепи зі стеблом підщепи декількома способами: прикладанням, розщепом, за кору. зближують і зрошують прищепу й підщепу за допомогою язичків — косих надрізів на корі
Культура ізольованих тканин (морква, полуниця, більшість декоративних рослин)	Цей спосіб ґрунтується на вирощуванні в лабораторних умовах із максимальною стерильністю шматочків твірної тканини, здатних до швидкого поділу й розвитку в структури, які нагадують зародок рослини

Біологічне значення вегетативного розмноження:

- а) одне з пристосувань для утворення нащадків там, де немає сприятливих умов для статевого розмноження;
- б) у нащадків повторюється генотип батьківської форми, що важливо для збереження ознак сорту;
- в) один із шляхів збереження цінних сортових ознак і властивостей;
- г) при вегетативному розмноженні рослина може зберігатися за умов неможливості насіннєвого відтворення;
- д) переважний спосіб розмноження декоративних рослин;
- е) при щепленні — у прищеплюваної рослини зростає стійкість до зовнішніх умов.

Слід зазначити й *недоліки вегетативного розмноження*:

- а) передаються негативні риси;
- б) передаються хвороби материнського організму.

Питання для самоперевірки

1. Яка загальна будова та функції листка?
2. Охарактеризуйте розвиток листка.
3. Що таке листопад? Які причини та біологічне значення опадання листків?
4. Дайте класифікацію листків.
5. Що таке листкорозташування та які його типи?
6. Встановіть особливості анатомічної будови листка у зв'язку з його функціями.
8. Які особливості будови листків хвойних, тіньовитривалих, світлолюбних, водяних рослин?
9. Охарактеризуйте метаморфози листка.
10. Що таке вегетативне розмноження рослин? У чому полягають його переваги і недоліки?
11. Які шляхи вегетативного розмноження рослин у природі?

Цікаво знати, що

➤ Найдовше листя — майже 20 м — у пальми рафії з тропічної Африки (для порівняння: стебло цієї рослини завдовжки 4 м). З молодого листя пальми одержують натуральні волокна, які використовують для плетіння кошиків.

У гігантської водяної лілії з басейну Амазонки листя може мати у поперечнику 2 м. Такий листок витримує дитину.

➤ Чимало рослин тропічних джунглів навчилися «ловити» дощову воду ще до того, як вона дістанеться землі. Листя бромеліад формують щось подібне до чаш, куди потрапляє і де зберігається дощова вода.

➤ Листя юкки коротколистої може жити 20 років. Листя містить волокна, і тому іноді використовується для виробництва паперу.

➤ Чай одержують із листя рослини, яка належить до роду камелій. Чайні кущі висаджують на схилах пагорбів, головним чином в Індії,

Шрі-Ланка, Індонезії, Японії та Китаї. Верхівки пагонів і молоді листочки висушуються і подрібнюються — чай готовий.

➤ Мухоловка — хижа рослина, яка живиться комахами та іншими дрібними тваринами. Пастка являє собою пласку, м'яку, обрамлену щетиною і злегка загнуту догори поверхню на кінці кожного листка. Коли сюди сідає комаха і торкається однієї з чутливих волосинок, пастка швидко скручується, а щетина не дає вивратись жертві.

➤ Найбільший кактус — це сагуаро, чи гігантський кактус, який росте на південному заході США і в Мексиці. Сагуаро 20 м заввишки і 60 см завтовшки. Його маса може досягати 12 тонн, а живуть сагуаро до 200 років.

➤ Що таке «живе каміння»? Так називають рослини з пустель Південної Африки, що мають м'ясисте листя і ростуть дуже низько, гублячись серед піску та каміння. Вони і самі дуже схожі на уламки скель, і тільки в період цвітіння розкривається їхня справжня сутність.

➤ Чимало чагарників в Арктиці протягом зими зберігають зелене листя. Сформовані наприкінці літа, вони зимують надійно вкриті опалим листям. З настанням весни одразу починається процес фотосинтезу, щоб не втрачати дорогоцінні дні короткого арктичного літа.

➤ Арктичні й високогірні рослини, які живуть під снігом, мають темне листя та стебла. З настанням весни вони притягують сонячні промені і таким чином розтоплюють біля себе сніг.

➤ Листя осики тремтить на вітрі і треться одне об одне. Навіть легкий вітерець викликає шелест, за яким можна одразу визначити, де росте осика.

Важливо знати, що

➤ Хвоя сосни живе 3-5, хвоя тиса — 6-10, хвоя ялиці — 3-10 років, хвоя ялини — 5-12 років.

➤ Модрина, на відміну від своїх хвойних співродичів, скидає голки на зиму — зовсім як широколисті дерева. Є листяні вічнозелені рослини, наприклад, дуб середземноморський.

З історії науки

➤ П.О. Генкель і М.І. Марголіна виявили, що стійкість сукулентів до високої температури пояснюється високою в'язкістю цитоплазми та відносно великою кількістю зв'язаної води.

Для допитливих

➤ Банан — найвища у світі трава, яка досягає 15 м заввишки. Ця багаторічна гігантська рослина росте у тропіках і субтропіках. Батьківщина банана — Африка. Стебло банана несправжнє, його утворюють піхви листків, які щільно обгортають одна одну. Листки величезні, сягають 8 м. Плодоносить банан лише раз у житті і дає до 300 плодів. Завдяки поживності плодів банани мають величезне господарське значення. Їх називають «хлібом тропіків».

➤ Яка рослина може ходити? Це — *кактус анданте* (крокуючий), житель перуанських пустель. Замість коренів у нього є відростки, покриті гострими шипами. Такий кактус за допомогою вітру пересувається на великі відстані, дістаючи вологу і живлення не з ґрунту, а з повітря.

Рекомендована література

1. Барна М.М., Пошила Л.С., Яцук Г.Ф. Біологія для допитливих. І частина. Дроб'янки, Рослини, Гриби. Навчальний посібник. — Тернопіль: Навчальна книга — Богдан, 2000. — 88 с.
2. Гончаренко І.В. Будова рослинного організму. — Суми: ВТД «Університетська книга», 2004. — 200 с.
3. Грин Н., Стаут У., Тейлор Д. Биология: В 3-х томах. — М.: Мир, 1996.
4. Мороз І.В., Гришко-Богменко Б.К. Ботаніка з основами екології. — К.: Вища шк., 1994. — 240 с.
5. Мусієнко М.М. Фізіологія рослин. — К.: Вища шк., 1995. — 503 с.
6. Енциклопедія про все на світі. — К.: «Махаон-Україна», 2000. — 255 с.
7. Проценко Д.Ф., Брайон А.В. Анатомія рослин. — К.: Вища школа, 1981. — 280 с.
8. Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника: В 2-х томах. — М.: Мир, 1990.

ЛЕКЦІЯ 10

ГЕНЕРАТИВНІ ОРГАНИ РОСЛИННОГО ОРГАНІЗМУ. КВІТКА. СУЦВІТТЯ

План

1. Загальна будова та функції квітки.
2. Класифікація квіток.
3. Формули квіток.
4. Утворення квітки.
5. Суцвіття: біологічне значення, класифікація.
6. Запилення та запліднення.

Основні поняття: квітка, квітконіжка, квітколоже, чашолистки, чашечка, пелюстки, тичинки, андроцей, маточки, плодолистки, гінецей, оцвітина, формула квітки, чоловічий гаметофіт, жіночий гаметофіт, суцвіття, запилення, запліднення.

1. Загальна будова та функції квітки

Квітка — це видозмінений вкорочений, обмежений у рості пагін, що забезпечує насіннєве розмноження у покритонасінних (квіткових) рослин. Поява квітки у процесі еволюції забезпечила широке розселення покритонасінних на Землі.

Квітка складається (рис.40):

- **видозмінене стебло пагона:**

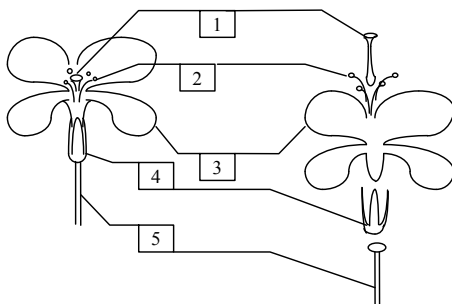


Рис. 40. Загальна будова квітки:

- 1 — маточка;
- 2 — тичинки;
- 3 — пелюстки;
- 4 — чашечка з чашолистками;
- 5 — квітконіжка.

1) *квітконіжка* — безлиста частина стебла під квіткою; у деяких рослин (подорожника, вербени) квітконіжка не розвинута, такі квіткі називаються *сидячими*;

2) *квітколоже* — укорочена розширена вісь квітки, на якій розташовані її частини: *чашолистки*, *пелюстки*, *тичинки*, *маточки*; форма квітколожа може бути *видовженою*, *опуклою*, *плоскою*, *вгнутою*;

• **видозмінені листки пагона:**

1) *чашолистки* — невеликі зелені листочки (містять хлорофіл, тому в них відбувається фотосинтез); сукупність чашолистків утворює *чашечку*; у деяких рослин (тюльпани, анемони) чашолистки стають пелюсткоподібними і виконують функції пелюсток;

2) *пелюстки* — листочки яскраво забарвлені або білі; розрізняють нижню вузьку частину — *нігтик* і верхню розширену частину — *пластинку*; сукупність пелюсток утворює *віночок*;

3) *тичинка* — чоловічий генеративний орган квітки, що являє собою видозмінений листок — мікроспорофіл (від грецьк. *mikros* — малий, *spora* — сім'я, *folium* — листок), на якому розвиваються мікроспорангії (від грецьк. *mikros* — малий, *spora* — насіння та *angeion* — посудина); тичинка складається із стерильної частини — тичинкової нитки і фертильної (від лат. *fertilis* — плідний), здатної до розмноження, — пиляка; пиляк складається з пилкових мішків (тек), з'єднаних в'язальцем; пилковий мішок складається з одного або кількох гнізд — мікроспорангіїв, у порожнині яких розвивається значна кількість пилку — мікроспор; сукупність тичинок утворює *андроцею* (від грецьк. *andros* — чоловік, *oikia* — житло);

4) *маточка* — жіночий генеративний орган квітки, який складається з видозміненого плодолистка — мегаспорофіла (від грецьк. *megas* — великий, *spora* — сім'я, *folium* — листок) з розташованими на ньому насінними зачатками; складається із нижньої розширеної частини — *зав'язі*, видовженої та звуженої — *стовпчика*, верхівкової сплющеної — *приймочки*; сукупність плодолистків називається *гінецеєм* (від грецьк. *gune* — жінка, *oikia* — житло).

Сукупність чашолистків і пелюсток у квітці, називається **оцвітиною**. Оцвітина виконує захисну функцію та сприяє запиленню. Більшість квіток (слива, вишня, троянда, горох) мають у квітці і чашечку, і віночок. Разом вони утворюють **подвійну оцвітину**.

Проста оцвітина складається з однакових за забарвленням листочків. Проста оцвітина, що має зелене забарвлення (кропива, коноплі), називається *чашечкоподібною*, а оцвітина, забарвлена в інші кольори (проліски, тюльпан, конвалія), — *віночкоподібною*. Квіткі без оцвітени називаються *голими* (верба, ясен).

Функції квітки:

- утворює і містить: тичинки з пилковими зернами та плодолистки (маточки) з насінними зачатками;
- приваблює запилювачів (комах);
- сприяє запиленню — процесу перенесення пилку з тичинок на маточки;
- здійснює запліднення — процес злиття статевих клітин (гамет) — спермійів із яйцеклітинами;
- формує насінину і плід.

2. Класифікація квіток

Класифікацію квіток подано на схемі 10.

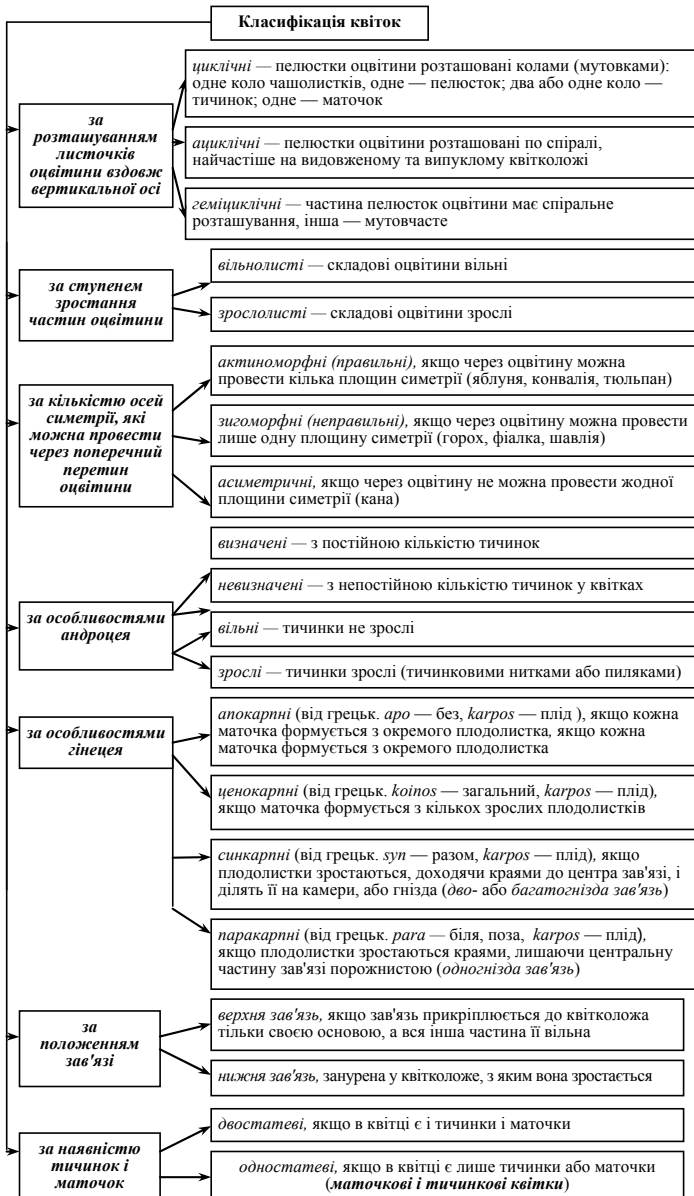


Схема 10. Класифікація квіток.

Різноманітність квіток зображено на рис. 41

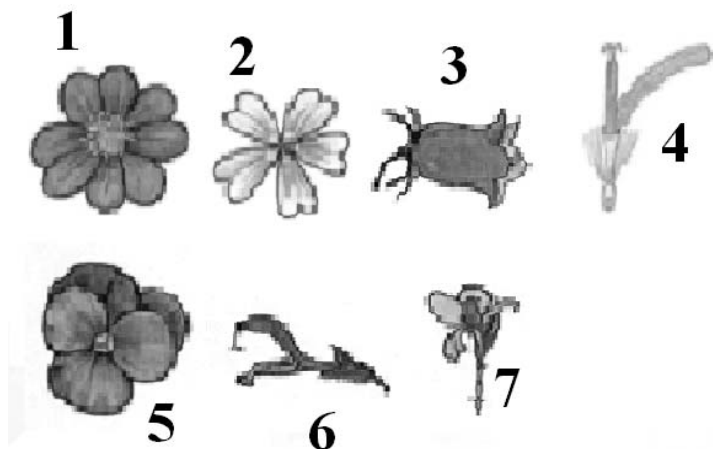


Рис. 41. Різноманітність квіток:

- 1 — квітка печіночниці (правильна);
- 2 — квітка зірочника (правильна, вільнопелюсткова);
- 3 — квітка дзвоників (правильна, зрослопелюсткова);
- 4 — квітка кульбаби (неправильна, зрослопелюсткова);
- 5 — квітка фіалки (неправильна);
- 6 — квітка шавлії (неправильна);
- 7 — квітка канни (асиметрична).

Рослини з одностатевими квітками поділяють на одно- та дводомні. **Однодомні рослини** — це рослини, в яких тичинкові та маточкові квітки утворюються на одній і тій же особині (дуб, бук, ліщина, кукурудза). **Дводомні рослини** — це рослини, в яких тичинкові та маточкові квітки розташовані на різних особинах одного і того ж виду (верба, тополя, конопля).

3. Формули квіток

Формула квітки (від лат. *formula* — образ, вид, правило) — умовне позначення будови квітки знаками, літерами та цифрами. У формулі квітки переважно застосовують перші літери латинських назв частин квітки, які подано в таблиці 15.

УМОВНЕ ПОЗНАЧЕННЯ СКЛАДОВИХ КВІТКИ

Українські літери	Латинські літери
Ч — чашечка	Ca — Calyx
П — пелюстки, або віночок	Co — Corolla
Т — тичинки	A — Androeceum
М — маточка	G — Gynoeceum
О — оцвітина проста	P — Perigonium

Кількість частин квітки позначається цифрами. Якщо ця цифра перевищує 12, то використовується знак ∞ . Дужки у формулі квітки вказують на зростання частин квітки. Рисочка під цифрою кількості плодолистків свідчить про верхню зав'язь, а над цифрою — про нижню.

Правильна (актиноморфна) квітка позначається *,

неправильна (зигоморфна) — $\uparrow$, асиметрична — $\nearrow^*$.

Двостатеві квітки позначаються знаком $\frac{\text{♂}}{\text{♀}}$, одностатеві тичинкові квітки позначаються знаком ♂, а маточкові — ♀.

Для прикладу розглянемо квітки родини Айстрові. Наприклад, характерною ознакою квітки кульбаби звичайної є наявність широкого квітколожа, на якому густо розміщені дрібні **язичкові** квітки (рис. 41, 4): двостатеві, зигоморфні, з короткою трубочкою та відгином у вигляді язичка з п'ятьма зубцями, тичинок 5, що приросли нитками до віночка, а пиляки зростаються боками і між ними проходить стовпчик маточки, маточка з двох плодолистків, зав'язь нижня, одногнізда;

формула — $\uparrow \frac{\text{♂}}{\text{♀}} \text{Ca}_0\text{Co}_{(5)}\text{A}_{(5)}\text{G}_{(2)}$.

У ромашки лікарської та соняшника звичайного розрізняють два типи квіток:

1) **несправжньо-язичкові**, які розташовані по краю квітки: маточкові (маточка з двох плодолистків, зав'язь нижня, одногнізда), зигоморфні, язичок з трьома зубцями; формула — $\uparrow \frac{\text{♀}}{\text{♂}} \text{Ca}_0\text{Co}_{(3)}\text{A}_0\text{G}_{(2)}$;

2) **трубчасті**, які розташовані в центрі квітки: двостатеві, актиноморфні, з п'ятьма пелюстками, що зрослися в трубку, тичинок 5, що приросли нитками до віночка, а пиляки зростаються боками і між ними проходить стовпчик маточки, маточка з двох плодолистків, зав'язь нижня, одногнізда;

формула — * $\frac{\text{♂}}{\text{♀}} \text{Ca}_0\text{Co}_{(5)}\text{A}_{(5)}\text{G}_{(2)}$.

У волошки синьої по краю квітки розташовані *лійкоподібні* квітки: безстатеві, зигоморфні, у вигляді лійки; формула — $\uparrow \text{Ca}_0\text{Co}_{(\infty)}\text{A}_0\text{G}_0$; а в центрі квітки — *трубчасті*: двостатеві, актиноморфні, з п'ятьма пелюстками, що зрослися в трубку, тичинок 5, що приросли нитками до віночка, а пиляки зростаються боками і між ними проходить стовпчик маточки, маточка з двох плодолистків, зав'язь нижня, одногізда;

формула — *  $\text{Ca}_0\text{Co}_{(5)}\text{A}_{(5)}\text{G}_{(\bar{2})}$.

Інколи у формулі квітки біля літери ставлять не одну цифру, а суму цифр, щоб показати, що ця складова частина квітки (чашечка, пелюстки тощо) має певні особливості. Наприклад, квітка капусти має чашечку з 4 вільних чашолистків, але вони розміщені один проти одного («хрест навхрест»), тому в формулі квітки це вказують так: Ca_{2+2} . У квітці капусти тичинок 6, але вони різні: 2 короткі зовнішні і 4 довгі внутрішні, тому в формулі зазначають A_{2+4} .

4. Утворення квітки

Квітка диференціюється з апікальної меристеми головної чи бічних осей після переходу її в репродуктивну фазу. Цей процес контролюється гормонально та стимулюється різноманітними зовнішніми факторами, у першу чергу зміною довжини світлового дня. Поблизу апікальної меристеми у вигляді примордіальних горбочків виникають зачатки частин квітки. Першими закладаються чашолистки, примордії пелюсток, потім послідовно тичинки та плодолистки, які зростаючись, утворюють маточку і до яких, як правило, прикріплені насінні зачатки, у яких формується жіночий гаметофіт.

Формування тичинки відбувається у такій послідовності. Спочатку виникає пиляк, а пізніше тичинкова нитка. Через неї і в'язальце проходить провідний пучок. У пиляках формується *пилко*. У пилках розвивається пилкове зерно — *мікроспора*, яка вкрита внутрішньою тонкою оболонкою (*інтина*) та зовнішньою (*екзина*). У процесі розвитку пилкового зерна шляхом мейозу, потім мітозу в ньому утворюється дуже редукований *чоловічий гаметофіт*, який складається з однієї вегетативної та однієї генеративної клітин. Генеративна клітина поділяється на два спермії, що беруть участь у заплідненні. Вегетативна клітина забезпечує життєдіяльність пилкового зерна та ріст пилкової трубки.

Насінні зачатки розвиваються на внутрішніх стінках зав'язі з горбочка, в закладанні якого беруть участь поверхневі шари клітин. Насінний зачаток зовні має один або два покрити — *інтегументи*, між якими залишається отвір — *мікропіле*.

Основу насінного зачатка називають *халазою*. Під інтегументом знаходиться багатоклітинний утвір — *нуцелус*, який гомологічний *мегаспорангію*. Одна з його клітин стає *археспоріальною*. З неї утворюються чотири мегаспори. Одна з мегаспор дає початок восьмиядерному зародковому мішку (*жіночий гаметофіт*). Після першого поділу два дочірні ядра прямують до протилежних полюсів гаметофіту і там діляться ще два рази. Троє ядер у кожного полюса утворюють по три клітини. Одна з клітин біля мікропіле стає *яйцеклітиною*, а дві інші — *синергідами*. Інші три ядра на протилежному полюсі утворюють *клітини-антиподи*. Решта двоє ядер мігрують до центра, зливаються, перетворюючись на вторинне диплоїдне ядро *центральної клітини*, яке дає початок *ендосперму*. Яйцеклітина в такому вигляді підготовлена до запліднення.

5. Суцвіття: біологічне значення, класифікація

У рослин пагін може закінчуватися однією квіткою або багатьма дрібнішими квітками, що утворюють суцвіття.

Суцвіття — це система видозмінених пагонів, які несуть квітки. Біологічне значення суцвіття полягає у кращому забезпеченні процесу запилення квіток (рис. 42).

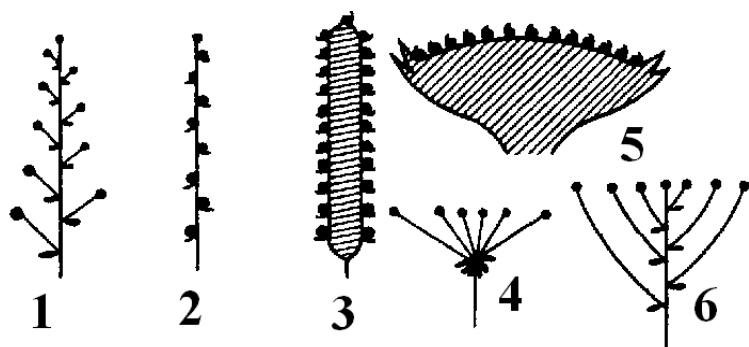
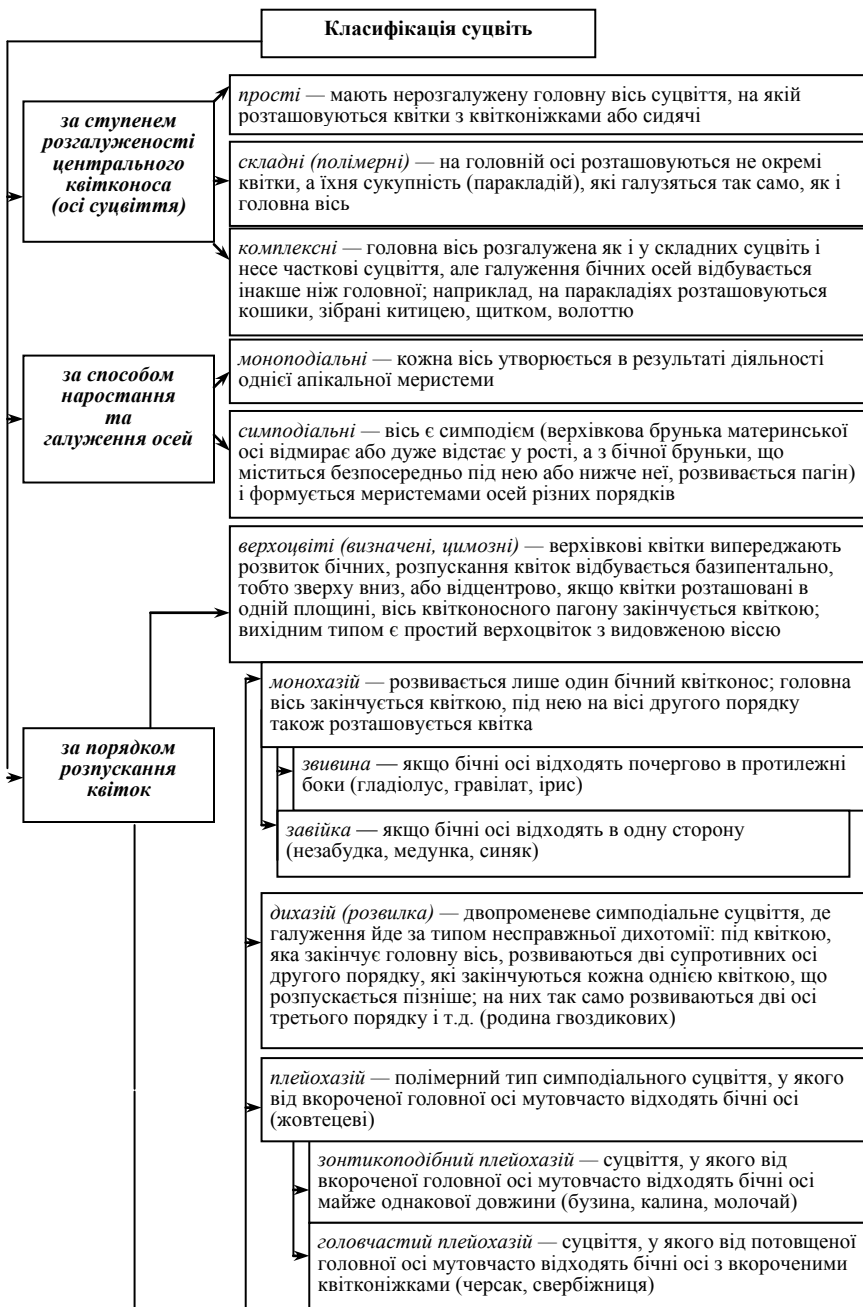


Рис. 42. Прості суцвіття (за Яковлевим, Челомбітько, 2001):

- 1 — китиця; 2 — колос;
- 3 — початок; 4 — простий зонтик;
- 5 — кошик; 6 — щиток.

Класифікацію суцвіть подано на схемі 11.



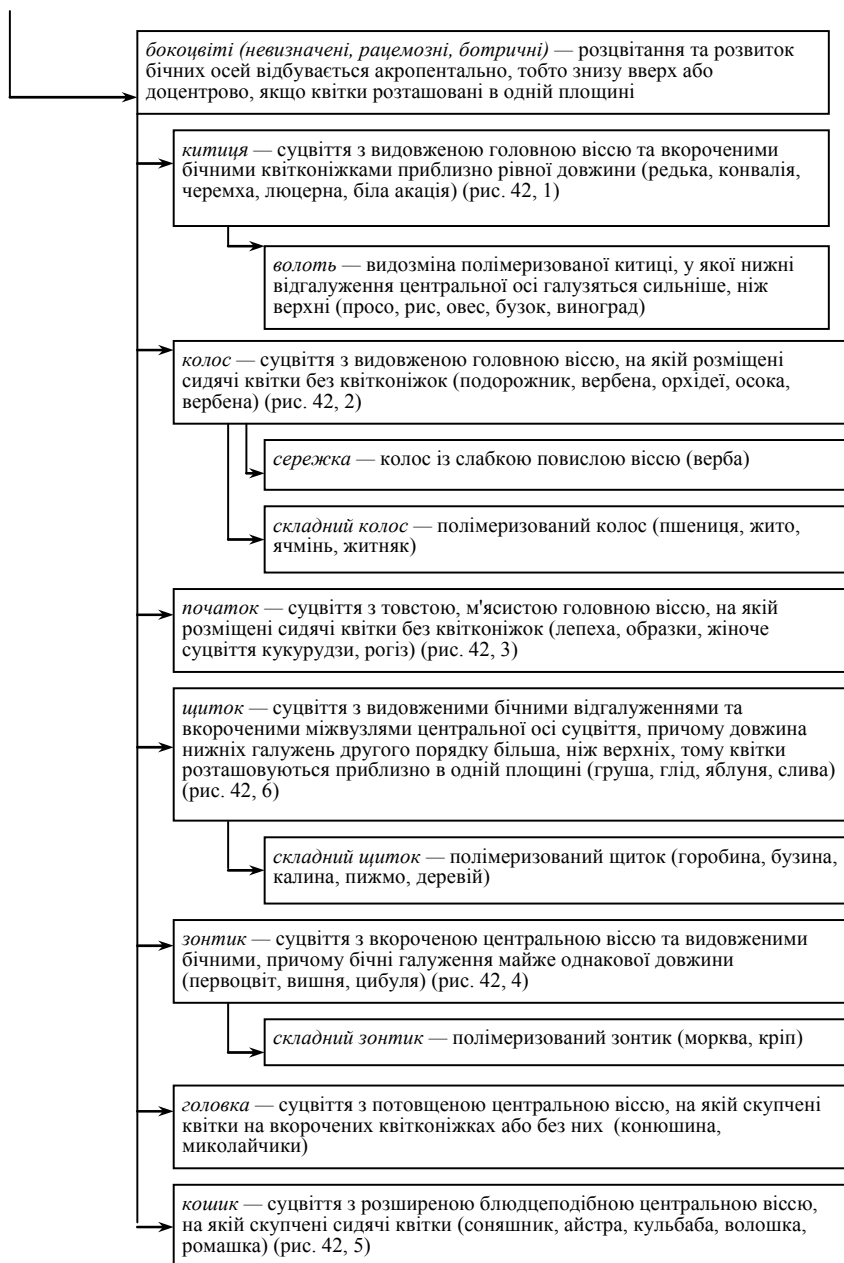


Схема 11. Класифікація суцвіть.

6. Запилення та запліднення

Після того, як в пилових мішках сформується пилове зерно, стінки пиляків підсихають, розтріскуються, що зумовлює вивільнення пилку. Перенесення пилових зерен на приймочку маточки називають **запиленням**. Типи запилення подано на схемі 12.

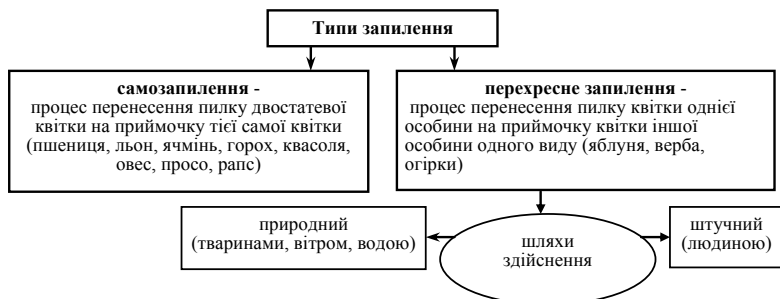


Схема 12. Типи запилення.

Спосіб запилення залежить від будови і фізіологічних особливостей квіток, зовнішніх умов тощо.

Запилення у самозапилюючих рослин відбувається ще тоді, коли квітки ще не розкрилися (арахіс, копитняк, розрив-трава, фіалка). Деякі самозапилюючі рослини здатні запилюватися і перехресно, але при цьому не утворюється потомство або потомство вироджується.

Особливості будови квітки самозапилюючих рослин:

- 1) у квітці є маточка й тичинки;
- 2) тичинки трохи довші за маточку.

Прийом пристосування до перехресного запилення:

- самобезплідність (пилок квітки, потрапивши на маточку тієї ж квітки, не проростає);
- різночасове дозрівання тичинок і маточок у межах однієї квітки;
- здійснюється за допомогою вітру — *анемофільні рослини (10%)*, або комах — *ентомофільні рослини (90%)*, зрідка — води (*гідрофільні*), дрібних птахів (*орнітофільні*) (рис. 43), ссавців.



Рис. 43. Орнітофільна рослина — орхідея.

Особливості вітрозапильних та комахозапильних рослин подано в таблиці 16.

Таблиця 16

ОСОБЛИВОСТІ ВІТРОЗАПИЛЬНИХ ТА КОМАХОЗАПИЛЬНИХ РОСЛИН

Ознаки	Особливості	
	вітрозапильних рослин	комахозапильних рослин
Місце зростання	на відкритих місцях, утворюючи зарості одного виду (очерет, ковила)	у різних кліматичних зонах континентів світу
Час цвітіння	наповесні, до розпускання листя (ліщина, вільха, береза)	збігається з появою комах
Будова квітки	• квітки без нектарників, дрібні, малопомітні, із спрощеною небарвистою оцвітиною; • великі пиляки на довгих тичинкових нитках; • маточки відкриті з великими приймочками; • пилку утворюється багато; • пилок дрібний, легкий, з гладенькою поверхнею	• віночок яскраво забарвлений; • квітки поодинокі або зібрані у суцвіття; • на дні віночка утворюються нектарники з запашним солодким нектаром; • пиляки невеликі та утворюють порівняно з вітрозапильними менше пилку; • пилок великий, липкий, з шорсткою поверхнею

Характерні ознаки *гідрофільних рослин* (кушир, валіснерія, стрілолист):

- пилок ниткоподібний, що забезпечує кращий контакт з приймочкою;
- утворення негігроскопічного пилку, який не гине у воді.

Характерні ознаки *орнітофільних рослин* (орхідеї) (рис. 43):

- квітки мають багато нектару;
- квітки мають яскраве забарвлення.

Біологічне значення запилення: від нього залежить подальше запліднення, розвиток плодів та насіння.

Біологічне значення перехресного запилення:

- а) забезпечує обмін генами;
- б) дає матеріал для природного добору (підтримує високу гетерозиготність популяцій);
- в) зберігає стійке потомство — носіїв найбільш сприятливого співвідношення генів.

Штучне запилення застосовується людиною для:

- а) підвищення врожайності (у холодну погоду, коли не літають комахи — запилювачі; у безвітряну погоду у вітрозапильних рослин; на виробничих посівах перехреснозапильних рослин);
- б) отримання нових сортів рослин.

Після запилення відбувається процес **запліднення** — злиття чоловічої статевої клітини з жіночою:

1) пилок, що потрапив на приймочку маточки, продовжує свій розвиток;

2) вегетативна клітина пилкового зерна активізує ріст пилкової трубки;

3) за вегетативною клітиною в пилову трубку переходить і генеративна клітина, з якої у результаті мітозу утворюються 2 спермії;

4) пилова трубка за короткий час проходить крізь пухку тканину стовпчика маточки і проникає до зародкового мішка;

5) досягши яйцеклітини, пилова трубка розривається, з неї виходять 2 спермії, а вегетативна клітина пилової трубки руйнується;

6) один із спермій зливається з яйцеклітиною, утворюючи диплоїдну зиготу, з якої розвивається зародок нового рослинного організму;

7) другий спермій зливається з центральною $/2n/$ клітиною, у результаті чого утворюється триплоїдна клітина $/3n/$, яка дає початок *ендосперму* — запасу поживних речовин для зародка.

Вищеописаний процес був відкритий у 1898 р. професором Київського університету Святого Володимира (нині — імені Тараса Шевченка) **Сергієм Гавриловичем Навашиним** (1857-1930) і названий ним **подвійним заплідненням**.

Схематично цей процес можна зобразити так (схема 13):

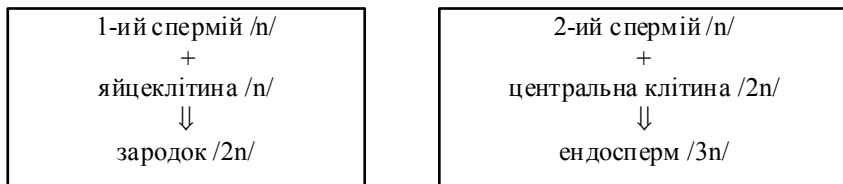


Схема 13. Подвійне запліднення у квіткових рослин.

Біологічне значення подвійного запліднення полягає в тому, що один спермій зливається з яйцеклітиною, утворюючи диплоїдну зиготу, а внаслідок злиття другого спермія пилової трубки з диплоїдним ядром центральної клітини зародкового мішка утворюється триплоїдний ендосперм, матеріал для живлення клітин зародку. Подвійне запліднення характерне тільки для покритонасінних і є новим кроком в еволюційному розвитку рослин.

Після запліднення із заплідненої диплоїдної яйцеклітини формується **зародок насінини**, а із триплоїдної клітини — **поживна тканина (ендосперм)**, покриви насінного зачатка перетворюються в **покриви насінини**, а стінка зав'язі, розростаючись, утворює **оплодень**.

Питання для самоперевірки

1. Охарактеризуйте загальну будову та функції квітки.
2. Яка існує класифікація квіток?
3. Напишіть умовні позначення квітки..
4. Охарактеризуйте процес утворення квітки.
5. Що таке суцвіття?
6. Встановіть біологічне значення суцвіття.
7. Яка існує класифікація суцвіть?
8. Дайте означення понять «запилення», «запліднення».
9. Які типи запилення розрізняють? Охарактеризуйте їх.
10. У чому полягає біологічне значення запилення?
11. Опишіть процес подвійного запліднення. У чому його біологічне значення?

Цікаво знати, що

➤ Розміри квіток у різних рослин бувають від 1 мм до 1 м у діаметрі. Найбільша у світі квітка рафлезії, рослини з тропічних лісів Південно-Східної Азії, яка не має листя. Рафлезія — паразит, який живе на ліанах, її квіти часто досягають 1 м в діаметрі та мають вагу більше 6 кг — таких великих квітів немає у жодної рослини світу. Червоно-білі квіти рафлезії надзвичайно привабливі, щоправда при цьому вони поширюють нудотний запах гнилого м'яса. Це приваблює м'ясних мух, які запилюють квітку.

➤ Чим вище в горах ростуть рослини, тим яскравіші їхні квітки.

➤ Чому багато квітів у тундрі білого й жовтого кольору? Квіти у тундрі запилюються комахами, переважно мухами — на Крайній Півночі мало бджіл. На відміну від бджіл, мухи не розрізняють кольорів, тому квітам немає потреби бути особливо яскравими.

➤ Болівійська рослина, яка називається пуйя, має велике суцвіття. Воно складається більш як з 8000 квіток і може сягати 10,7 м заввишки.

➤ Найбільше суцвіття у світі розвивається у таліпотової пальми, яка росте в північній частині Індії. Ця пальма має гладкий білий стовбур 22 м заввишки і пишну крону з п'ятиметрових листків. Таліпотова пальма цвіте всього один раз у житті. На її вершині утворюється величезне суцвіття: довжиною 14 м, діаметром — 10-12 м. Після цвітіння пальма гине.

➤ Квіти можуть виробляти величезну кількість пилку. Американська полинова амброзія видає 1500 мільйонів зерняток пилку за годину, тобто 18000 мільйонів зернин за день. Ця рослина — основна причина сінової гарячки. Погана новина для людей, вражених нею: тільки з одного квадратного метра землі піднімається 8 тонн пилку за тиждень.

➤ Деякі квіти живуть лише один день. Це квіти берізки, які розпускаються кожного ранку і в'януть до вечора. Квіти лілійника (червонодіафрагми) теж живуть тільки один день.

➤ Квіти африканського баобаба запилюються кажанами.

➤ Гігантський кактус (сагуаро), який росте на північному заході США і в Мексиці, запилюється птахами вдень і кажанами вночі.

➤ Більшість лісових квітів з'являється весною. Такі ранні квіти мають значну перевагу перед іншими: листя на деревах ще не розпустилося, і сонячне світло легко доходить до них крізь крону. Крім того, комахам-запилювачам їх легше знаходити.

➤ Чимало рослин у горах не мають квітів, тому що там мало комах, які б запилювали їх. Такі рослини розмножуються вегетативно — замість квітів на них з'являються маленькі росточки, які, впавши на землю, ростуть уже самостійно.

Зі світу науки

➤ Тривалість цвітіння окремих квіток у різних рослин коливається від кількох годин до кількох місяців. Наприклад:

- квітки гібіскуса (китайської троянди) цвітуть всього три години;
- квітки росички і шпергеля — п'ять годин;
- квітки квасениці — сім-вісім годин;
- квітки березки і портулаку — десять годин;
- квітки герані лучної, маку, шипшини, гірчиці польової — два дні;
- квітки жимолості — три дні;
- квітки наперстянки й пеларгонії — шість-сім днів;
- квітки цикламену й шафрану — десять-дванадцять днів;
- квітки журавлини — вісімнадцять днів;
- квітки тропічних орхідей — 30-135 днів.

Еволюційний процес

➤ Дослідження походження двостатевої квітки сформували основні гіпотези походження покритонасінних рослин.

Псевдантова теорія: (час: початок XX століття. Засновники: Адольф Генріх, Густав Енґлер, Ріхард Веттштейн). Теорія заснована на уявленні про походження квіткових від гнетоподібних голонасінних предків. Була розроблена оригінальна концепція походження квітки — ідея про незалежне виникнення частин квітки як органів «*sui generis*» (своєрідний, єдиний у своєму роді). Передбачалося, що первинними у покритонасінних були роздільностатеві вітрозапильні квіти з невеликим і чітко фіксованим числом частин, а подальша їх еволюція йшла по лінії від простого до складного.

Стробілярна, або евантова теорія: (час: кінець XVIII століття — початок XX століття. Засновники: Й.В.Гете, О.П.Декандоль, Н. Арбер та Дж.Паркін). Відповідно до цієї теорії, найближчі до предків покритонасінних мезозойські беннетти, а вихідний тип квітки представляється схожим з тим, що спостерігається у багатьох сучасних багатопліднікових: двостатева ентомофільна квітка з подовженою віссю, великим числом вільних частин. Подальша еволюція квітки в межах покритонасінних мала редукційний характер.

Теломна теорія: (час: з 30-х років XX століття. Засновник: Вальтер Циммерман). Відповідно до цієї теорії, всі органи вищих рослин походять та незалежно розвиваються з теломів; вищі рослини зі справжніми коренями і

пагонами походять від риніофітів, тіло яких було представлено системою дихотомічно розгалужених простих циліндричних осьових органів — теломів та мезомів. У ході еволюції в результаті сплюснення, зрощення і редукції теломів виникли всі органи покритонасінних рослин. Листя насінневих рослин виникли з сплюснених та зрощених між собою систем теломів; стебла — завдяки бічному зрощенню теломів; коріння — з систем підземних теломів. Основні частини квітки — тичинки і маточки — виникли з спороносних теломів і еволюціонували незалежно від вегетативних листків.

Чоловіча теорія: (час: квітень 2000 року. Засновники: Фролич і Паркер). Заснована на генетичному аналізі. Авторами були проведені дослідження гена *Floricaula/Leafy (LFY)*, що відповідає за розвиток квітки в рослині. Спочатку в родоводі рослин було дві копії цього гена, але потім одна копія в квіткових рослин пропала, це і підказало нову теорію. Еволюційний контроль над організацією квітки відбувається, швидше за все, в активній системі чоловічої репродуктивної структури голонасінного предка. Цій теорії відповідає викопна група голонасінних *Corystospermales*, що, імовірно, і містила предка квіткових рослин.

Важливо зрозуміти, яким чином квітка стала двостатевою. В сучасній групі голонасінних *Gnetales*, деякі види мають стерильні сім'язатки в функціональних чоловічих репродуктивних частинах. Вони виділяють нектар, щоб залучити комах до чоловічих органів, у той час як фертильні сім'язатки залучають комах до жіночих структур, допускаючи запилення комахами. Якщо стерильні сім'язатки можна знайти в *Gnetales*, виходить, можливо, вони були й у чоловічих структурах проангіосперм — вимерлих мезозойських голонасінних з окремими рисами квіткових (ангіосперм).

Для допитливих

➤ Деякі рослини можна назвати хамелеонами, тому що їх квітки мають здатність змінювати своє забарвлення. Дослідженнями учених встановлено, що зміна забарвлення пелюсток квітки залежить від реакції розчину клітинного соку, який містить в собі пігменти з групи антоціанів. Якщо розчин має кислу реакцію, значить антоціан забарвлюється в рожевий або червоний колір. Коли вміст клітинного соку стає лужним, антоціан змінює забарвлення на синє. У природі ці явища зумовлені станом самої квітки. У пуп'янках клітини пелюсток ще молоді, тому вміст антоціану та клітинного соку в них незначний. такі пелюстки мають блідо-рожеве забарвлення. Згодом клітини розвиваються, і клітинний сік у них набуває кислої реакції — пелюстки стають яскраво-червоними. На цей колір поспішають комах, оскільки він є для них своєрідним сигналом: тут є нектар. Після запилення квітка перестає виділяти нектар для приваблення комах. Клітини пелюсток старіють, і реакція їхнього вмісту стає лужною. Пелюстки стають синіми, на них комах не звертають уваги, а навідуються лише до червоних.

Зміну забарвлення квіток можна спостерігати у медунки з родини Шорстколисті, печіночниці з родини Жовтецеві.

З історії народів

➤ Найулюбленішими квітками у стародавніх греків і римлян були **лілії** та **гіацинти**. Кожного року навесні вони влаштовували триденне свято Гіацинтів.

➤ У французів великою пошаною користуються **лілії**. На гербі Франції зображено три лілії.

➤ У Болгарії великою любов'ю користуються **троянди**. Щорічно під час збирання трояндових пелюсток там відзначають свято троянд.

➤ В Англії популярністю користується **мак**. У день пам'яті загиблих солдат маками встелюють підніжжя пам'ятників і прикрашають вікна будинків.

➤ В Японії великою любов'ю користується **хризантема**. Вона стала символом нації і зображена на гербі та державній печатці Японії. Найвищою нагородою там вважається «Орден Хризантеми». Жовтень в Японії називають місяцем хризантем.

Рекомендована література

1. Барна М.М., Похила Л.С., Яцук Г.Ф. Біологія для допитливих. І частина. Дроб'янки, Рослини, Гриби. Навчальний посібник. — Тернопіль: Навчальна книга — Богдан, 2000. — 88 с.

2. Гончаренко І.В. Будова рослинного організму. — Суми: ВТД «Університетська книга», 2004. — 200 с.

3. Грин Н., Стаут У., Тейлор Д. Биология: В 3-х томах. — М.: Мир, 1996.

4. Мороз І.В., Гришко-Богменко Б.К. Ботаніка з основами екології. — К.: Вища шк., 1994. — 240 с.

5. Мусієнко М.М. Фізіологія рослин. — К.: Вища шк., 1995. — 503 с.

6. Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника: В 2-х томах. — М.: Мир, 1990.

ЛЕКЦІЯ 11

ГЕНЕРАТИВНІ ОРГАНИ РОСЛИННОГО ОРГАНІЗМУ. НАСІНИНА ТА ПЛІД

План

1. Насінина: загальна будова та функції.
2. Особливості будови насінини однодольних та дводольних рослин.
3. Плід та його біологічне значення.
4. Класифікація плодів.
5. Способи поширення плодів і насіння.

Основні поняття: насіння, зародок, гіпокотиль, епікотиль, запасаюча тканина, насінна шкірка (теста), сім'ядолі, плід, супліддя, типи плодів, автохори, апохори, барохори, механохори, анемохори, гідрохори, зоохори, ендозоохори, епізоохори, мірмекохори, орнітохори, антропохори.

1. Насінина: загальна будова та функції

Після запліднення насінний зачаток перетворюється на насінину. **Насінина** — орган розмноження та поширення насінних рослин, що утворюється після запліднення із насінного зачатка (рис. 44).

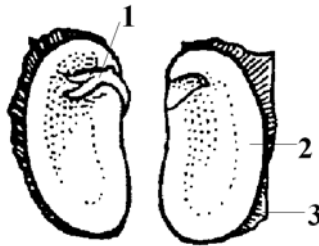


Рис. 44. Насінина квасолі (за Яковлевим, Челомбїтько, 2001):

- 1 — плюмула;
- 2 — сім'ядоля;
- 3 — насінна шкірка.

Насінина формується з:

1) **зародка**, який складається з *зародкового (первинного) пагона*, або *плюнули* (рис. 44, 1), *зародкового (первинного) кореня* та однієї (в однодольних) чи двох (у дводольних) *сім'ядолей* (рис. 44, 2) (у голонасінних кількість сім'ядолей від 2 до 15); плюмула складається зі стебла, першої

пари справжніх листочків та термінальної (верхівкової, або апікальної) бруньки;

у зародка розрізняють:

О *гіпокотиль* (від грецьк. *hupo* — під, знизу та *kotyle* — заглиблення, чашка) — частина головної осі зародка від сім'ядолей до кореневої шийки;

О *епікотиль* (від грецьк. *epi* — над та *kotyle* — заглиблення, чашка) — частина головної осі зародка над сім'ядолями;

2) **запасаючої тканини** — ендосперму і перисперму, залежно від того, де відкладаються запасні речовини, розрізняють п'ять типів насіння:

О з розвинутими ендоспермом і периспермом (у чорного перцю, мускатного горіха);

О з розвинутим ендоспермом (злаки, лілійні, пасльонові, зонтичні тощо);

О з розвинутим периспермом (лободові, гвоздикові, перцеві);

О без ендосперму і перисперму (бобові, айстрові, гарбузові, розоцвіті);

О запасні поживні речовини містяться в самому зародку;

3) **насінної шкірки (теста)** (рис. 44, 3) — тонкого захисного шару, що утворюється з інтегументів.

У насінині, що розвивається, ріст зародка, а інколи і ендосперму, відбувається в зародковому мішку. При цьому оточуючий його нуцелус руйнується, постачаючи зародку поживні речовини. Надалі постачання поживних речовин забезпечує провідний пучок фунікулуса — ніжки насінного зачатка. Мікропіле зберігається у вигляді маленької пори у шкірці насінини, через нього надходить кисень і вода при майбутньому проростанні насінини. На завершальних стадіях дозрівання насіння вміст води в ньому зменшується до 10-15%. Це супроводжується зниженням метаболітичної активності і є кроком для переходу насіння до стану спокою.

Сформована насінина — типовий продукт статевого розмноження у насінних рослин, яке забезпечує переваги певному виду, пов'язані з генетичною мінливістю.

Насінина виконує такі **функції**:

- відновлення рослини (насінне розмноження);
- існування рослини у несприятливих умовах;
- нагромадження поживних речовин;
- поширення рослини (вітер, тварини, комахи).

За несприятливих для проростання умов (холод, посуха) насінина може певний час перебувати у стані спокою. Період спокою для насінин різних видів різний (від кількох днів до кількох років). З настанням сприятливих умов (певної температури, вологості, повітря) насіння поглинає воду і при достатній кількості повітря проростає. Проростання насіння супроводжується бубнявінням, що пов'язано з переходом запасних речовин в осмотично активну форму та пасивним надходженням сюди води. Для штучного прискорення проростання насіння використовують:

- *стратифікацію* — вплив низьких температур;
- *скарифікацію* — механічне ушкодження тертям шкірки насінини.

При проростанні першим з'являється зародковий корінь, що дає можливість проростку закріпитися в ґрунті та поглинати воду. У процесі росту зародковий корінь перетворюється на головний корінь. Наступні етапи проростання у різних видів рослин відбуваються по-різному.

2. Особливості будови насінини однодольних та дводольних рослин

Квіткові рослини за структурою насінини поділяються на дводольні та однодольні. Усі рослини, які мають у насінні дві сім'ядолі, об'єднані за цією ознакою у *клас дводольних рослин*. У деяких покритонасінних рослин у насінні є всього одна сім'ядоля і вони об'єднані у *клас однодольних рослин*.

Сім'ядолі — зародкові листки, які розвиваються в насінні. Сім'ядолі виконують функції:

1) фотосинтезують до початку закладання справжніх листків у рослин із надземним наростанням (квасоля);

2) запасальну;

3) поглинальну, асимілюючи при проростанні поживні речовини ендосперму (злаки).

Особливості будови насінини однодольних та дводольних рослин подано в таблиці 17.

Таблиця 17

БУДОВА НАСІНИН ОДНОДОЛЬНИХ ТА ДВОДОЛЬНИХ РОСЛИН

Будова насінини	
однодольних рослин	дводольних рослин
• вкрита <i>оплоднем</i> , що зрісся зі шкірочкою насінини;	• вкрита насінною шкірочкою;
• зародок: ▶ одна сім'ядоля — щиток; ▶ зародковий корінець; ▶ зародкове стебельце; ▶ брунечка;	• зародок: ▶ дві сім'ядолі; ▶ зародковий корінець; ▶ зародкове стебельце; ▶ брунечка;
• ендосперм	• ендосперм і перисперм (можуть бути відсутніми, тоді запасні поживні речовини відкладаються в сім'ядолях)

Проростання насіння дводольних і однодольних рослин відбувається по-різному. У дводольного насіння з *надземним проростанням (епігейним)*, наприклад, у соняшника першим на поверхню виходить *гіпокотиль*, що вигинається у вигляді петлі, захищаючи конус наростання

від ушкодження, потім над поверхнею ґрунту з'являються сім'ядолі, що зеленіють і виконують функцію перших фотосинтезуючих органів. При підземному (*гіпогейному*) проростанні, наприклад, у дуба сім'ядолі лишаються під землею в оболонках насіння, а на поверхню виходить *епікотиль*, на якому формуються перші листки.

У однодольних рослин на поверхню виходить *колеоптіль* — перший надсім'ядольний листок, який не має листкової пластинки і у вигляді піхви оточує конус наростання (зародкову бруньку). При проростанні через ґрунт колеоптіль захищає зародкову бруньку, а наростаючий корінь прикритий захисною піхвою (*колеоризою*). Надалі над поверхнею ґрунту з'являються наступні листки з листовими пластинками. У злаків головний корінь відмирає рано і заміщається додатковими коренями.

3. Плід та його біологічне значення

Плід утворюється з квітки у результаті змін, які відбуваються в ній після запліднення. Науку, яка вивчає будову, розвиток та класифікацію плодів, називають карпологією (від грецьк. — *карпос* — плід, *logos* — учення).

Плід — це генеративний орган покритонасінних рослин, утворений з квітки і призначений для захисту насіння, а часто і для його поширення (рис. 45). Під час формування плода стінки зав'язі розростаються і утворюють *оплодень*, або *перикарпій*.

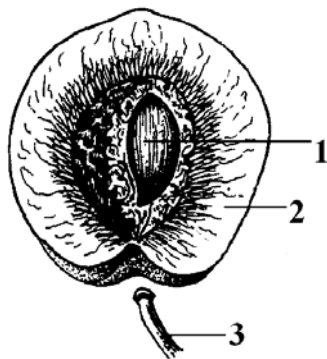


Рис. 45. Плід персика (за Яковлевым, Челомбітько, 2001):

- 1 — насінина;
- 2 — оплодень;
- 3 — плодоніжка.

Оплодень, або **перикарпій** (рис. 45, 2) (від грецьк. *peri* — навколо, *karpos* — плід) — частина плоду в покритонасінних рослин, що утво-

рюється із стінок зав'язі і оточує насінину. Перикарпій складається із трьох шарів:

- *екзокарпію* — тонкого зовнішнього шару у вигляді забарвленої шкірочки;
- *мезокарпію* — середнього шару, м'ясистого в соковитих плодів, менш вираженого в сухих;
- *ендокарпію* — внутрішнього шару, звичайно тонкого й слизистого, здатного в деяких плодів перетворюватися на кам'янисту тканину, яка утворює кісточку.

Участь у формуванні плоду бере не лише стінка зав'язі маточки, а й інші частини квітки — квітколоже (суниці) (рис. 46), нижня частина оцвітини (яблуко).

У деяких рослин плід утворюється без попереднього запліднення. Такі плоди називають *партенокарпними*, вони звичайно не містять насіння (деякі сорти винограду, груші, цитрусових).

У природі трапляються випадки, коли плоди, формуючись з квіток суцвіття, зростаються між собою, утворюючи з кількох плодів ніби один плід. Така сукупність плодів називається *супліддям* (буряк, шовковиця, інжир, ананас).

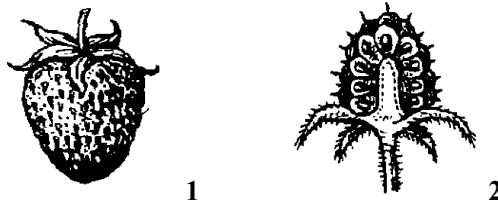


Рис. 46. Плоди малини і суниці (за Яковлевим, Челомбійсько, 2001):

- 1 — суничина суниці;
2 — багатокістянка малини.

Біологічне значення плоду полягає у захисті та поширенні насіння квіткових (покритонасінних) рослин.

Плоди мають величезне значення в житті людини: у них накопичуються вуглеводи, білки, жири, мінеральні солі, органічні кислоти, вітаміни тощо, тому вони є основними продуктами харчування. Плоди також становлять важливу кормову базу для тваринництва.

4. Класифікація плодів

Різноманітність плодів зумовлюється переважно будовою оплодня, способами розкривання, особливостями їхнього розвитку і поширення. Плоди класифікують (табл.18, рис.47):

1) *за характером утворення:*

- *справжні плоди* утворені тільки із зав'язі;

- *несправжні плоди* утворені із зав'язі та інших частин квітки;
- *збірні плоди* утворені з декількох маточок одного суцвіття.

2) за будовою:

- *сухі, що не розкриваються* (містять тільки одну насінину) — горіх, сім'янка, зернівка, крилатка, жолудь, горішок;
- *сухі, що розкриваються* (багатонасінні) — листянка, біб, коробочка, стручок, стручечок;
- *соковиті плоди* — ягода, кістянка, яблуко, гарбузина, гесперидій;
- *соковиті супліддя* — це сукупність плодів, що утворилися від зростання між собою окремих плодиків, кожний з яких розвивається з окремої квітки щільного суцвіття. В бураку зростаються голі плодики. В утворенні супліддя, крім маточки, беруть участь і інші частини квітки та суцвіття, наприклад, у шовковиці — розрослі оцвітини, в інжиру — дуже розрослі соковиті осі суцвіття, а в ананаса — розросла вісь суцвіт-тя й покривні листки.

Таблиця 18

КЛАСИФІКАЦІЯ ПЛОДІВ

Тип плоду	Особливості будови	Приклади рослин
Соковиті: ягода	мають соковитий, м'ясистий оплодень; соковитий, багатонасінний, нерозкривний плід, який утворений одним або кількома плодолистиками	виноград, агрус, помідор, картопля, банан
гарбузина	має дерев'янистий екзокарпій, утворенні бере участь також квітколоже; мезокарпій і ендокарпій соковиті	гарбуз, огірок, диня
кістянка	одногніздий, однонасінний плід, у якого екзокарпій — шкірястий, мезокарпій — м'ясистий, соковитий, а ендокарпій — твердий, дерев'янистий	абрикос, вишня, слива, персик, черешня
яблуко	багатонасінний плід, у формуванні беруть участь стінки зав'язі і інші частини квітки; насіння лежить у плівчастих сухих камерах, м'якуш плоду утворений зав'яззю та квітколожем, нижньою частиною тичинок, пелюсток та чашолистків, що зрослися	яблуня, груша, айва, горобина
помаранча або гесперидій	багатонасінний з товстошкірим екзокарпієм, багатий на ефірні олії; мезокарпій губчастий, білого кольору, сухий; ендокарпій соковитий, утворився з волосків внутрішньої епідерми плодолистків	мандарин, лимон, апельсин
Сухі: розкривні: листянка	мають сухий оплодень, є розкривні і нерозкривні; багатонасінний одногніздий плід, утворений одним плодолистиком, що розкривається по черевному шву	магнолієві, деякі жовтецеві, розові
біб	одногніздий, багатонасінний плід, утворений одним плодолистиком, розкривається по черевному і спинному швах від вершини до основи	бобові (горох, кінські боби, вика, люпин)
коробочка	одно- чи багатогніздий, багатонасінний плід, що утворився з більш як одного плодолика, розкривається чи стулками, чи зубчиками, чи дірочками	бавовник, дурман, мак, дзвоники, лілії, тюльпан

Тип плоду	Особливості будови	Приклади рослин
стручок і стручечок	двогніздий багатонасінний плід, утворений двома плодолистиками; всередині від верху до низу плівчаста перегородка, до країв якої прикріплене насіння; розкривається двома стулками від основи до вершини; стручок — довгий і вузький; стручечок майже однакової ширини і довжини	грицики, талабан, капуста та деякі інші хрестоцвіті
Нерозкривні горіх	має дерев'янистий оплодень, який не зростається з насінною, що лежить вільно	дуб, ліщина, бук
горішок	відрізняється від горіха меншим розміром	гречка, липа
сім'янка	утворюється з двох плодолистків і має шкірястий оплодень, що не зростається з насінною, лежить вільно	соняшник, ромашка,
зернівка	має шкірястий оплодень, в якому є одна насінина, що зрослася з оплоднем	злакові (пшениця, ячмінь тощо)
Збірні: багато-горішок	утворені з декількох маточок одного суцвіття; на одному спільному квітколожі розміщені багато дрібних сухих плодів-горішків	жовтець, анемона
багато-кістянка	соковитий плід, утворений сукупністю кістянок, розташованих на спільному опуклому квітколожі	малина, ожина
сунічина	розросле квітколоже стає соковитим; на його поверхні у великій кількості розміщені сухі плоди — горішки	суніця, полуниця

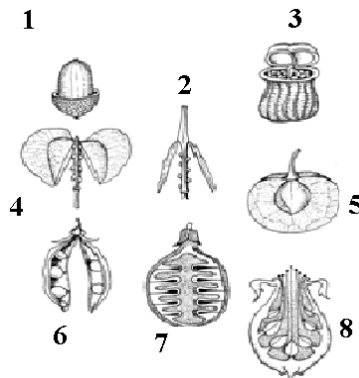


Рис. 47. Різноманітність плодів:

- 1 — жолудь (дуб);
- 2 — стручок (редька);
- 3 — коробочка (блекота);
- 4 — стручечок (рижій);
- 5 — кістянка (вишня);
- 6 — біб (горох);
- 7 — яблуко (горобина);
- 8 — багатогорішок (шипшина).

5. Способи поширення плодів і насіння

У життєвому циклі покритонасінних рухливою стадією є плоди і насіння. Вони мають спеціальні механізми їх поширення, що має пристосувальне значення, адже розселення рослин поряд з їх розмноженням забезпечує існування виду в часі. Відповідно до природних сил, за допомогою яких поширюються плоди, рослини поділяють на:

1) **автохорів** (від грецьк. *autos* — сам, *choreo* — йду, просуваюсь) — рослини, які поширюють плоди та насіння за допомогою специфічних пристосувань без впливу зовнішніх агентів; серед них:

а) **барохори** (від грецьк. *baros* — тяжіння, *choreo* — йду, просуваюсь) — рослини, плоди та насіння яких опадають під впливом сили тяжіння;

б) **механохори** (від грецьк. *techane* — знаряддя, пристрій, *choreo* — йду, просуваюсь) — рослини, насіння яких розповсюджуються внаслідок швидкого і різкого розкривання плодів (наприклад, в огірка-пирскача, розрив-трави);

2) **апохорів** (від грецьк. *apo* — з, *choreo* — йду, просуваюсь) — рослини, плоди та насіння яких переносяться під дією різноманітних додаткових сил; серед них:

а) **анемохори** (від грецьк. *anemos* — вітер, *choreo* — йду, просуваюсь) — рослини, плоди та насіння яких розповсюджуються за допомогою вітру; мають специфічні пристосування: вирости (клен), летючки (кульбаба), волоски (кунічник), внаслідок яких зменшується питома вага плодів та збільшується їх парусність (величина, зворотна швидкості падіння плоду в повітрі під дією сили тяжіння);

б) **гідрохори** (від грецьк. *hydro* — вода, *choreo* — йду, просуваюсь) — рослини, плоди та насіння яких розповсюджуються за допомогою води; мають пристосування, спрямовані на зменшення загальної густини плоду, зокрема за рахунок розвитку аеренхіми в оплодні, а також насіння їх тривалий час зберігає життєздатність після перебування у воді (сейшельська пальма, сусак, їжача голівка);

в) **зоохори** (від грецьк. *zoon* — тварина, *choreo* — йду, просуваюсь) — рослини, плоди та насіння яких розповсюджуються за допомогою тварин; розрізняють:

- **ендозоохори** (від грецьк. *endon* — всередині, *zoon* — тварина, *choreo* — йду, просуваюсь) — рослини, плодами та насінням яких живляться тварини; насіння виділяється неушкодженим з екскрементами і може прорости за сприятливих умов;

- **епізоохори** (від грецьк. *epi* — на, над, *zoon* — тварина, *choreo* — йду, просуваюсь) — рослини, плоди яких чіпляються до покривів тварин за допомогою різноманітних виростів оплодня (гачкоподібні придатки у лопуха, череди);

- **мірмекохори** (від грецьк. *myrmex* — мурашка, *choreo* — йду, просуваюсь) — рослини, насіння яких поширюється мурахами (фіалки, медунки); мурах приваблюють м'ясисті утворення на насінні — арилуси;

• *орнітохори* (від грецьк. *ornithos* — птах, *choreo* — йду, просуваюсь) — рослини, насіння яких поширюється птахами (сосна кедрова, горобина, калина);

г) *антропохори* (від грецьк. *anthropos* — людина, *choreo* — йду, просуваюсь) — рослини, плоди і насіння яких поширюються унаслідок цілеспрямованої діяльності людини (пшениця, льон, гречка і т.д.), або підсвідомо з транспортними перевезеннями (бур'яни — амброзія, нетреба, чорнощир).

Питання для самоперевірки

1. Охарактеризуйте загальну будову та функції насінини.
2. Порівняйте особливості будови насінини однодольних та дводольних рослин.
3. Що таке плід? У чому його біологічне значення?
4. Яка існує класифікація плодів?
5. Які розрізняють типи поширення плодів і насіння?

Цікаво знати, що

➤ Найменше насіння мають орхідеї. В 1 грамі плоду деяких орхідей міститься понад 990 мільйонів насінин.

➤ Існує багато отруйного насіння, а численні ссавці та птахи харчуються насінням. Отруйне насіння часто має яскраве забарвлення — для того, щоб звірі та птахи легко помічали його й обходили стороною.

➤ Що таке кока і кола? Відомий шипучий напій спочатку містив витяжки з двох південноамериканських рослин — коки і коли. Насіння коли, яке містить кофеїн, жують як тонізуючий засіб. З коки одержують сильнодіюче знеболююче, його застосовують у стоматології. Кока — наркотик, і дуже небезпечний, якщо ним зловживати.

➤ З опіумного маку одержують морфін (широковідомий знеболюючий засіб), кодеїн, який використовується в ліках від кашлю, а також чимало інших препаратів. Разом з тим з опіумного маку можна одержати речовини, які викликають звикання і наркоманію, наприклад, героїн.

➤ Насіння овочевих рослин зберігає схожість 4-5 років, хлібних злакових — 8-12, бур'янів — до 25-40 років.

➤ Шоколад виготовляють з насінин какао. Батьківщина дерева какао — Східні Анди у Південній Америці. На відміну від інших рослин у какао квітки утворюються безпосередньо на стовбурі або на товстих гілках. Квітки двостатеві, діаметром біля 1,5 см, не мають запаху та нектарників. Тому вони запилюються переважно маленькими павуками. Для промислових плантацій відбирають самозапильні сорти. Плоди какао ботаніки називають ягодою, а садівники — бобом. Він має від 20 до 30 червонуватих або коричневих зерен — насінин. Залежно від сорту та умов вирощування плоди дозрівають за 4-9 місяців. Перед тим, як стати порошок (сировиною для виробництва какао), зерна обробляються ферментом (8-9 діб при температурі 47-50°C), обсмажуються, перемелюються та пресуються для видалення масла, якого в насінні від 45 до

55%. Масло какао використовується в фармацевтичній та парфумерній промисловості. Нині какао росте переважно в Західній Африці та країнах Карибського басейну.

➤ Темно-вишневі ягоди, з яких одержують каву, ростуть на вічно-зеленому дереві 5-10 м заввишки. Дозрілі ягоди збирають і висушують, відділяючи м'якоть від твердих кісточок. Це — кавові зерна, які потім обсмажуються і проходять спеціальну обробку.

➤ Хлібне дерево висотою до 20 м має великі їстівні плоди (30 см у діаметрі). Перед вживанням їх готують як овочі.

Зі світу науки

➤ Беладона має соковиті яскраві ягоди, але дуже отруйні. Після досліджень вчених їх стали використовувати у виробництві препарату, який називається атропін. З допомогою атропіну розширюють зіниці ока при медичному обстеженні.

Життєві поради

➤ Щоб насіння не втратило схожість, його слід зберігати у сухому, провітрюваному приміщенні при температурі +4-5°C.

➤ Насіння пшениці пророщуйте при температурі від 0° до +1°C, а кукурудзи — при +12°C.

➤ Дрібнонасінні культури потрібно сіяти на глибину 1-2 см (цибуля, морква, кріп), крупнонасінні — на 4-5 см (квасоля, гарбуз).

➤ На легких ґрунтах (піщаних), де водний режим менш стійкий, дрібне насіння потрібно висівати глибше, ніж на важких (глинистих) ґрунтах.

➤ Якщо в ґрунті мало вологи, глибину висіву насіння треба збільшити.

Рекомендована література

1. Гончаренко І.В. Будова рослинного організму. — Суми: ВТД «Університетська книга», 2004. — 200 с.
2. Грин Н., Стаут У., Тейлор Д. Биология: В 3-х томах. — М.: Мир, 1996.
3. Мороз І.В., Гришко-Богменко Б.К. Ботаніка з основами екології. — К.: Вища шк., 1994. — 240 с.
4. Мусієнко М.М. Фізіологія рослин. — К.: Вища шк., 1995. — 503 с.
5. Рейвн П., Эверт Р., Айкхорин С. Современная ботаника: В 2-х томах. — М.: Мир, 1990.
6. Яковлев Г. П., Челомбитко В.А., Ботаника: Учебник для вузов / Под ред. Р. В. Камелина. — СПб.: СпецЛит, Издательство СПХФА, 2001. — 680 с.

ЛЕКЦІЯ 12

СИСТЕМАТИКА РОСЛИН. НИЖЧІ РОСЛИНИ — ВОДОРОСТІ (ALGAE)

План

1. Загальна характеристика нижчих рослин.
2. Загальна характеристика водоростей.
3. Біохімічна різноманітність водоростей.
4. Морфологічна різноманітність водоростей.
5. Розмноження водоростей.
6. Життєві цикли водоростей.
7. Систематичні групи водоростей.
8. Екологічні групи водоростей.
9. Значення водоростей у природі та житті людини.

Основні поняття: водорості, талом, слань, гамети, ізогамія, гаметангії, гетерогамія, гетерогамети, оогамія, пігменти, хлорофіли, фікобіліни, каротиноїди, фікобілісоми, ксантофіли, продукти асиміляції, морфологічний паралелізм, типи морфологічної структури тіла, монадний тип, гемімонадний тип, кокоїдний тип, нитчастий тип, гетеротрихальний тип, тканинний тип, сифональний тип, сифонокладальний тип, ценобії, типи розмноження, оогонії, сперматозоїди, спермації, антеридії, однокомні, двокомні, життєвий цикл, спорофіт, гаметофіт, гаметоспорофіт.

1. Загальна характеристика нижчих рослин

Нижчі рослини характеризуються простотою та однорідністю будови вегетативного тіла. Вегетативне тіло не почленоване на органи — корінь, стебло, листок — і являє собою *слань*, або *талом* (від грецьк. *thallos* — гілка, пагін, паросток і лат. *ota* — суфікс, що означає сукупність). Вегетативне тіло може бути одноклітинним, колоніальним та багатоклітинним. Відсутня диференціація тіла на тканини. Органи статевого розмноження одноклітинні. До нижчих рослин відносять тільки водорості.

2. Загальна характеристика водоростей

Водорості (Algae) — це група нижчих (тобто, сланевих) рослин, у клітинах яких наявні пігменти, що зумовлюють автотрофний тип живлення. Живуть переважно у воді (одні — у солоній воді океанів і морів, інші — в прісній воді річок, озер) (рис. 48). Є найдавнішими представниками рослинного світу, виникли приблизно 1,5 млрд. років тому.

Альгологія (від лат. *algae* — водорість та грецьк. *logos* — учення) — розділ ботаніки, що вивчає водорості.

Водорості відрізняє від інших рослин:

1) тіло не диференційоване на органи і тканини, а являє собою слянь (талом); за будовою талом буває одноклітинним (хлорела, хламідомонада), колоніальним (вольвокс), багатоклітинним (спірогіра, улотрикс, ламінарія).

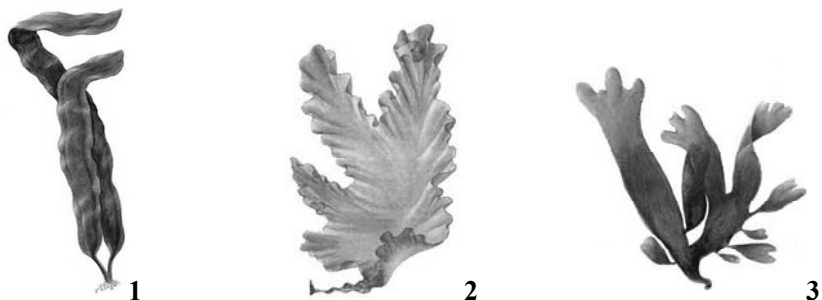


Рис. 48. Різноманітність водоростей:

- 1 — ламінарія;
- 2 — ульва;
- 3 — родіменія.

2) наявність різноманітних пігментів (зелені, жовті, червоні, бурі водорості);

3) основний спосіб живлення автотрофний, але трапляється поєднання фотосинтетичного типу живлення з гетеротрофним;

4) види розмноження:

- **нестатеве** — поділяється на два основних типи:

- а) вегетативне, що здійснюється шляхом поділу вегетативних клітин або фрагментами вегетативного тіла;

- б) розмноження за допомогою спеціалізованих клітин — зооспор або спор, одноклітинних утворень, що виникають всередині вегетативних клітин або в особливих органах — зооспорангіях або спорангіях шляхом поділу внутрішнього вмісту;

- **статеве** (у міру погіршення умов існування — висока, низька температура; нагромадження продуктів обміну тощо) — злиття двох спеціалізованих клітин (статевих), які називаються *гаметами* (вони завжди гаплоїдні); гамети розвиваються в одноклітинних статевих органах; існує три форми статевого процесу:

- О **ізогамія** — злиття двох рухливих гамет, однакових за розміром та формою; ізогамети утворюються в одноклітинних статевих органах — *гаметангіях*;

О **гетерогамія** — злиття двох рухливих гамет, різних за розмірами; гетерогамети утворюються в одноклітинних статевих органах — *гаметангіях*;

О **оогамія** — велика нерухлива жіноча гамета (яйцеклітина) запліднюється маленькою та рухливою чоловічою — сперматозоїдом (сперматозооном); гамети розвиваються в одноклітинних статевих органах: яйцеклітина — в оогоніях, сперматозоїд — в антеридіях.

Для водоростей характерна зміна статевого та нестатевого розмноження в життєвому циклі.

3. Біохімічна різноманітність водоростей

Специфічність біохімічного складу водоростей полягає у наявності в клітинах комплексу різноманітних речовин, що беруть участь у світловій та темновій фазі фотосинтезу. До специфічних речовин, що забезпечують світлову фазу фотосинтезу належать світлоуловлюючі та світлопередаючі забарвлені речовини — **пігменти**, і специфічні ферменти й переносники електронів; до специфічних та найважливіших речовин темної фази належать фермент RuBisCo (рибульозобіфосфаткарбоксилаза), а також ряд інших ферментів.

Хоча біохімічна різноманітність водоростей величезна, проте до комплексу біохімічних ознак на рівні відділів входять, в першу чергу, дві групи ознак: склад пігментів та склад запасних поживних речовин (продуктів асиміляції).

Пігменти за хімічною природою, розчинністю та функціями поділяють на три основні групи — *хлорофіли*, *фікобіліни* та *каротиноїди*.

Склад та кількість хлорофілів, каротиноїдів та фікобілінів зумовлюють забарвлення водоростевих клітин у певний колір. Наприклад, у бурих водоростей переважає жовтий ксантофіл фукоксантин, який маскує зелені хлорофіли; відповідно, таломі бурих водоростей забарвлюються в темно-жовтий або бурий колір. У зелених та еугленових водоростей хлорофіли абсолютно переважають над іншими типами пігментів, і як наслідок, клітини представників цих відділів мають переважно зелене забарвлення.

4. Морфологічна різноманітність водоростей

Різнорозмірність водоростей проявляється у їхньому зовнішньому вигляді. Водорості можуть бути дуже дрібними і помітними тільки під мікроскопом (деякі — лише при електронній мікроскопії), а можуть мати великі (і навіть — велетенські) розміри, що вимірюються десятками метрів. Таломі водоростей можуть мати просту будову або бути поодинокими клітинами, чи мати складне розчленування. Частина водоростей здатна до активного руху, і цим нагадує тварин, інші до активного

руху не здатні й ведуть прикріплений, суто рослинний спосіб життя або парять у товщі водної маси, пасивно мігруючи за течіями.

Таломі водоростей можуть складатися з одноядерних клітин, або клітини можуть містити велику кількість ядер і сягати таких розмірів, за яких їх вже добре розрізняє неозброєне око.

Різноманітність морфології водоростей відображає основні напрями еволюції їх тіла, причому генеральний напрям був пов'язаний з удосконаленням справжньої рослинної стратегії життя — збільшенням фотосинтезуючої поверхні, переходом до прикріпленого способу існування, збільшенням розмірів для захисту від виїдання.

Водорості можуть об'єднуватися у колонії. Найчастіше колонії формуються за рахунок утримання водоростевих клітин разом за допомогою спільного слизу. Кількість клітин у колонії може змінюватися в процесі росту колонії, або лишатися незмінною протягом всього часу існування колонії, незалежно від її віку. Колонії, в яких кількість клітин залишається постійною, а збільшення розмірів відбувається лише завдяки росту кожної індивідуальної клітини, називають **ценобіями**.

Таломі, що утворені багатоядерними клітинами, називають **таломами неклітинної будови**. Термін «неклітинна будова» з'явився у ХІХ ст., тоді, коли були відкриті перші багатоядерні водорості. В цей час вже були сформульовані основні положення клітинної теорії, і, зокрема, положення про одноядерність елементарної структурної одиниці живого — клітини. Протиріччя цього теоретичного положення результатам фактичних спостережень стало причиною введення поняття «неклітинна будова», хоча і у випадку неклітинної будови елементарною одиницею залишалась клітина. З початку ХХ ст. і до сьогодні термін «неклітинна будова» використовують для позначення особливого — багатоядерного — плану будови клітин.

5. Розмноження водоростей

Розмноження у водоростей може відбуватися нестатевим або статевим шляхом (рис.49). При нестатевому розмноженні дочірні особини успадковують геном, ідентичний до геному материнського організму, за винятком випадків, коли мають місце генні або хромосомні мутації. При статевому розмноженні геноми дочірніх організмів відрізняються від батьківських, оскільки утворенню дочірнього покоління зазвичай передують процеси обміну генетичною інформацією між різними особинами внаслідок кросинговеру, що відбувається після статевого процесу.

Статевий процес та пов'язані з ним кросинговер і мейоз обумовлюють рекомбінантну мінливість і сприяють зростанню рівня генетичної гетерогенності популяцій. Рівень рекомбінантної мінливості може зростати також внаслідок обміну частинами геномів при парасексуальних процесах (наприклад, під час кон'югації), проте парасексуальні процеси безпосередньо не пов'язані з відтворенням дочірніх особин і тому до способів розмноження не відносяться.

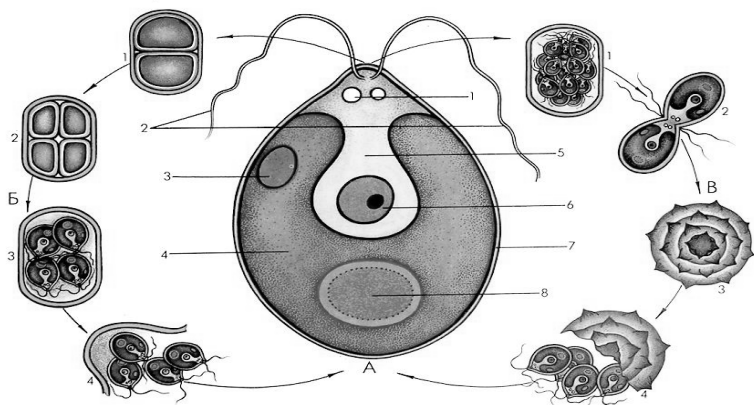


Рис. 49. Будова і розмноження хламідомонади.

A — хламідомонада:

1 — скоротливі вакуолі; 2 — джгутики;
3 — стигма (світлочутливе вічко); 4 — хлоропласт;
5 — цитоплазма; 6 — ядро; 7 — клітинна стінка; 8 — піреноїд;

Б — нестатеве розмноження:

1, 2, 3 — утворення зооспор; 4 — вихід молодих хламідомонад;

В — статеве розмноження:

1 — утворення гамет; 2 — злиття гамет; 3 — утворення зиготи;
4 — вихід молодих хламідомонад.

Нестатеве розмноження у водоростей поділяється на два основних типи:

а) **вегетативне**, що здійснюється шляхом поділу вегетативних клітин або фрагментами вегетативного тіла;

б) розмноження за допомогою спеціалізованих клітин — спор, яке інколи називають справжнім нестатевим розмноженням або **споруляцією**.

Вегетативне розмноження. У одноклітинних водоростей вегетативне розмноження відбувається переважно поділом клітини надвоє. У багатоклітинних та колоніальних представників вегетативне розмноження частіше пов'язане з фрагментацією таломів та колоній. Фрагментацію можуть спричинювати механічні чинники (наприклад, вітрохвильові удари, течія), або фрагментація може відбуватися внаслідок відмирання частин таломів чи колоній. У небагатьох водоростей вегетативне розмноження може здійснюватись за допомогою спеціалізованих ділянок тіла — вивідкових бруньок (бура водорість *Sphacellaria*) або вивідкових бульбочок (зелені водорості з порядку *Charales*). Особливим варіантом вегетативного розмноження є розмноження за допомогою акінет. Акінети являють собою клітини, що утворюються із зви-

чайних вегетативних клітин при погіршенні умов існування. Акінети мають потовщену клітинну оболонку, містять багато запасних поживних речовин і, на відміну від звичайних вегетативних клітин, за несприятливих умов здатні переходити у стан анабіозу або криптобіозу, завдяки цьому переживати несприятливі періоди. При покращенні умов вегетації акінети проростають у нові вегетативні особини.

Нестатеве розмноження шляхом споруюцїї відрізняється від вегетативного тим, що здійснюється спеціалізованими клітинами — спорами, які утворюються в спорангіях. Спорангії у водоростей одноклітинні, кількість спор в одному спорангії може коливатися від однієї (наприклад, у зеленої нитчастої водорості *Oedogonium*) до кількох десятків або навіть сотень (у багатьох бурих водоростей).

У відповідності зі здатністю до активного руху спори поділяють на рухливі із джгутиками, часто з світлочутливими вічками (стигми) та пульсуючими вакуолями (зооспори) та нерухомі з клітинними покривами (гемізооспори, апланоспори та автоспори), та малорухливі амебоїдні, що позбавлені джгутиків (моно-, бі- та тетраспори).

Залежно від типу поділу ядра клітини-спорангії (мітотичний чи мейотичний) спори часто також поділяють на *мітоспори* та *мейоспори*, відповідно.

Статеве розмноження відбувається внаслідок статевого процесу. Статеві процеси у водоростей поділяють на дві основні групи — соматогамні та гаметогамні.

При соматогамних статевих процесах зливаються дві вегетативні (інакше — соматичні) клітини. Якщо такі клітини представлені клітинами, позбавленими клітинних покривів, то цей тип соматогамії називають *хологамією*. Типовим прикладом водорості з хологамним статевим процесом є рід *Dunaliella*.

Якщо копуляція відбувається між вегетативними клітинами, які мають клітинні покриви, то цей тип соматогамії називають *кон'югацією*. При кон'югації клітини, що мають копулювати, зближуються, вкриваються спільним слизом. Далі кожна клітина утворює копуляційний відросток у напрямку до іншої. Коли копуляційні відростки стикаються один з одним, оболонка між ними розчиняється і утворюється кон'югаційний канал, по якому ядро з однієї клітини переходить в іншу. Далі ядра зливаються і утворюється зигота. Прикладами водоростей зі статевим процесом за типом кон'югації є зелені зигнематальні та десмідіальні водорості (*Spirogyra*, *Zygnema*, *Cosmarium*, та ін.).

При гаметогамії копуляція відбувається між спеціалізованими клітинами статевого розмноження — гаметами, які утворюються в статевих органах — гаметангіях. У відповідності з морфологією гамет виділяють три основні типи гаметогамії: ізогамію, гетерогамію та оогамію.

Ізогамією називають такий статевий процес, при якому копулюють дві гамети, які морфологічно виглядають однаковими. Проте фізіологічно та на ультратонкому рівні гамети розрізняються: одна з гамет, що при копуляції приймає ядро іншої гамети, вважається жіночою і позначається

знаком «+». Друга гамета, ядро якої при копуляції мігрує у цитоплазму жіночої гамети, вважається чоловічою і позначається знаком «—».

При *гетерогамії* (синонім — *анізогамії*) копулюють дві гамети, які відрізняються за розмірами та ступенем рухливості. Чоловіча гамета дрібна, рухається дуже швидко. Жіноча гамета має більші розміри від чоловічої, і її рухливість обмежена.

Оогамія — це статевий процес, при якому копуляція відбувається між великою, нерухомою та позбавленою джгутиків жіночою гаметою — яйцеклітиною, та дрібною чоловічою гаметою. Чоловічі гамети, що мають джгутики і здатні до активного руху, називають сперматозоїдами. Якщо ж чоловіча гамета позбавлена джгутиків і є нерухомою, то її називають спермациєм. Гаметангії, в яких утворюються яйцеклітини, називають *оогоніями*, а сперматозоїди чи спермациї — *антеридіями*. У водоростей оогонії та антеридії, на відміну від гаметангіїв вищих рослин, є одноклітинними (винятками є лише деякі зелені водорості з класу харофіцієвих).

Крім основних типів гаметогамії (тобто ізогамії, гетерогамії та оогамії), у водоростей відомо кілька додаткових специфічних типів статевого процесу. Наприклад, у діатомових водоростей дуже поширеним типом статевого процесу є *автогамія*. При автогамії диплоїдне ядро клітини редуційно ділиться, далі з чотирьох дочірніх гаплоїдних ядер два дегенерують, а два інших зливаються, і дають початок диплоїдному ядру зиготи. Таким чином, при автогамії гамети не утворюються, а статевий процес відбувається без статевого партнера.

Інший специфічний варіант статевого процесу — *атактогамія*, яка спостерігається у деяких зелених вольвоксових водоростей (наприклад, у роду *Chlorogonium*). Тут у гаметангіях представників навіть однієї популяції утворюються гамети різних розмірів, і копулюють як гамети морфологічно однакові, так і морфологічно відмінні. Причому гамета, що приймає ядро від іншої (тобто фізіологічно жіноча гамета) може за розмірами дорівнювати чоловічій, бути більшою від неї або меншою.

У водоростей, що мають ізогамні статеві процеси, розрізняють види гомо- та гетероталічні. У гомоталічних видів як «+», так і «—» гамети утворюються на одному таломі, і здатні копулювати між собою, тобто такі види є фізіологічно двостатевими. У гетероталічних видів «+» та «—» гамети розвиваються на різних таломі, і тому гетероталічні представники фізіологічно є роздільностатевими (одностатевими).

Водорості, що мають статеві процеси гетеро- та оогамного типу поділяють також на однодомні та дводомні. У *однодомних* водоростей антеридії та оогонії розміщуються на одному таломі, тобто такі види є і фізіологічно, і морфологічно двостатевими. У *дводомних* видів жіночі та чоловічі статеві органи утворюються на різних таломі, тобто має місце фізіологічна та морфологічна роздільностатевість (одностатевість).

Після злиття цитоплазм вегетативних клітин чи гамет, що брали участь у статевому процесі (т. з. плазмогамії), зазвичай відбувається злиття ядер — *каріогамія*, і утворюється диплоїдне ядро зиготи. Проте з цього правила у водоростей відомі й виключення. Наприклад, у багатьох золотистих во-

доростей після плазмогамії ядра одразу не зливаються, і, як наслідок, утворюється клітина, що містить два генетично відмінні ядра — дикаріон. Така дикаріонтична клітина надалі перетворюється на дикаріонтичну зиготичну цисту, що переходить у стан спокою. Каріогамія та утворення власне зиготи відбувається лише по закінченні періоду спокою.

6. Життєві цикли водоростей

Зміни життєвих форм, які відбуваються з індивідом протягом його онтогенезу, складають **життєвий цикл**. Життєвий цикл охоплює всі стадії розвитку індивіду між однаковими життєвими формами (наприклад, від зиготи до зиготи, або від гамети до гамети, від спорофіту до спорофіту).

Розрізняють два основні типи життєвих циклів: життєві цикли водоростей, позбавлених статевого процесу, та життєві цикли водоростей, які мають статевий процес. Водорості, які позбавлені статевого процесу, називають **агамними**, а їх життєві цикли — **цикломорфозом**. У водоростей, що мають статевий процес — у так званих **еугамних** водоростей розрізняють три основні типи життєвого циклу — **гаплофазний**, **диплофазний** та **гаплодиплофазний**.

Цикломорфоз. Прикладом цикломорфозу може бути життєвий цикл *Chlorella*. У цієї водорості представлено лише дві життєві форми: вегетативні клітини та апланоспори. Нерідко цикломорфози бувають досить складними. Наприклад, у більшості видів *Chlamydomonas* вегетативні клітини утворюють зооспори, які проростають у нові вегетативні клітини, при несприятливих умовах ці клітини перетворюються на акінети або переходять у нерухливий стан, досить часто зберігаючи при цьому здатність до розмноження за допомогою нерухомих гемізоспор; при покращенні умов існування нерухомі клітини здатні відновити джгутики.

Життєві цикли еугамних водоростей. У життєвих циклах водоростей із статевим процесом обов'язково присутні принаймі три стадії: вегетативна стадія, гамети (або вегетативні клітини, що виконують їх функцію), зигота. Назву життєвим циклам дають, в першу чергу, за наборами хромосом (плоїдністю) вегетативних стадій розвитку. Якщо вегетативна стадія має гаплоїдний набір хромосом, життєвий цикл називають **гаплофазним**, диплоїдний набір — **диплофазним**. Якщо ж в життєвому циклі чергуються вегетативні стадії як з гаплоїдним, так і з диплоїдним набором хромосом, то життєвий цикл розглядається як **гаплодиплофазний**. Послідовність змін плоїдності протягом життєвого циклу називають **змінюю ядерних фаз**.

Під вегетативними стадіями (поколіннями) розуміють ті стадії онтогенезу, на яких водорості активно вегетують та утворюють репродуктивні клітини. Під репродуктивними клітинами розуміють спеціалізовані клітини як нестатевого, так і статевого розмноження — спори та гамети. Залежно від типу розмноження (нестатеве або статеве) серед вегетативних стадій розрізняють **спорофіт** — покоління, що утворює спори, **гаметофіт** — покоління, що утворює гамети, та **гаметоспорофіт** — покоління, яке здатне утворювати як гамети, так і спори.

У життєвому циклі може бути присутнє тільки одне покоління (наприклад, тільки гаметофіт або тільки гаметоспорофіт), або різні покоління нерегулярно чи регулярно змінюються одне одним (наприклад, спорофіт змінюється гаметофітом, а гаметофіт, у свою чергу — спорофітом). Залежно від цього розрізняють життєві цикли *без зміни поколінь*, з *неправильним чергуванням поколінь* та з *правильним чергуванням поколінь*. Якщо при чергуванні поколінь різні покоління морфологічно подібні (наприклад, гаметофіт зовні не відрізняється від спорофіту), то таке чергування поколінь називають *ізоморфним*, у протилежному випадку (наприклад, коли спорофіт макроскопічний, а гаметофіт мікроскопічний) чергування поколінь називають *гетероморфним*.

Плоїдність поколінь, і, відповідно, тип життєвого циклу за чергуванням ядерних фаз, визначається тим, на якій стадії життєвого циклу відбувається мейотичний (редукційний) поділ. При мейозі кількість хромосом зменшується вдвічі. Таким чином, всі стадії розвитку протягом відрізка життєвого циклу від мейозу до статевого процесу будуть мати гаплоїдний набір хромосом, а всі стадії після статевого процесу до мейозу — диплоїдний набір.

7. Систематичні групи водоростей

Головним критерієм поділу більш як 30 тис. видів водоростей на 10 відділів є забарвлення, що, безумовно, пов'язано з характером їхньої будови. Розглянемо основні систематичні групи водоростей (табл. 19).

Таблиця 19

ХАРАКТЕРИСТИКА ОСНОВНИХ СИСТЕМАТИЧНИХ ГРУП ВОДОРОСТЕЙ

Систематична група, кількість видів	Особливості життєдіяльності та будови	Представники групи та їхнє біологічне значення
1	2	3
Відділ Зелені водорості, 20 тис.	Живуть переважно в прісних водоймищах, велика кількість пристосувалася до життя в умовах періодичного зволоження: на ґрунті, корі дерев, парканах, квіткових горщиках тощо. Зелені водорості представлені одноклітинними, колоніальними і багатоклітинними формами, їхнє тіло має вигляд ниток або клітин 1-2 мкм у діаметрі. Трапляються як рухливі форми, так і нерухливі. Живляться автотрофно за рахунок фотосинтезу в хроматофорах, які містять зелений пігмент — хлорофіл. Клітини також містять каротин і ксантофіли. Запасують крохмаль та олію. Розмноження відбувається безстатевим і статевим шляхом. Трапляються епіфіти, паразити й симбіонти.	Одноклітинні: хламідомонада, хлорела — утворюють фітопланктон водоймищ. Багатоклітинні: улотрикс, спірогіра — збагачують воду киснем й утворюють основну масу органічних речовин водойм. Із кладофори і ризоклоніуму виготовляють папір.

Систематична група, кількість видів	Особливості життєдіяльності та будови	Представники групи та їхнє біологічне значення
1	2	3
Відділ Червоні водорості, 4 тис.	Донні морські, дуже рідко у прісних водоймищах, у наземному середовищі (порфіридіум). Колір від яскраво-червоного в глибоководних до жовтуватого в тих, що живуть на мілководді. Талом має вигляд кущиків, які складаються з багатоклітинних гіллястих ниток до 2 м завдовжки. Хроматофор — зірчастої форми, містить специфічний набір пігментів: хлорофіли, каротин, ксантофіли і фікобіліни — червоний пігмент фікоціанін і фікоеритрин. Продуктом фотосинтезу є багрянковий крохмаль. Оболонки клітин деяких видів можуть мінералізуватися солями Кальцію і Магнію. Розмножуються безстатевим і статевим шляхом (оогамія). У циклі немає джгутикових стадій. Повністю переважає спорове покоління.	Порфіра, філофора, цераміум, делесерія, порфіридіум. Разом з кораловими поліпами беруть участь в утворенні океанічних островів. З них одержують агар-агар, бром, йод, препарати проти згортання крові. Харчове значення має порфіра.
Відділ Бурі водорості, 1,5 тис.	Переважаю мешканці дна морів. Виключно багатоклітинні організми. Розміри — від десятих часток міліметра до десятків метрів. Мають різноманітну за формою слань. У низькоорганізованих видів слань нитчата (з одного ряду клітин). У високоорганізованих видів слань нагадує стебло та листки. У хроматофорах, крім хлорофілу, міститься бурий пігмент фукоксантин і оранжеві каротиноїди. Запасні продукти накопичуються у вигляді ламінаріну, полісахариду, маніту (цукроспирту) і жирної олії.	Ламінарія (морська капуста), цистозейра, фукус, макроцистіс, диктіота. Утворюють на дні морів зарості, для проживання донних тварин. В їжу споживають ламінарію, одержують альгінову кислоту, солі калію, йод
Відділ Діатомові водорості, 1,5 тис.	Оселяються у солоних і прісних водоймах, на вологому ґрунті, скелях, корі стовбурів дерев тощо. Одноклітинні або колоніальні організми мікроскопічно малих розмірів. Клітини покриті панцирем із кремнезему, який складається із двох частинок — <i>тек</i> . Більша частина панцира (<i>eniteka</i>) покриває меншу (<i>zinomeku</i>). Крім хлорофілу, клітини містять пігменти фукоксантин і діатоксантин, що зумовлюють жовте або буре забарвлення. Запасні продукти відкладаються у вигляді жирної олії, а також валютину та лейкозину.	Одноклітинні: циклотела, мелозира, ризосоленія, пінулярія, плевросигма, навікула, гомфонема. Колоніальні: табеларія, діатома, фрагілярія. Є цінним джерелом їжі для багатьох дрібних водних тварин; з відмерлих водоростей утворились потужні відклади гірських порід — діатоміту і трепелу (їх використовують як матеріал для звукової і теплової ізоляції, під час шліфування металів.

8. Екологічні групи водоростей

1. Водорості, що живуть у водоймах:

- *Планктон* — дуже дрібні водорості, які знаходяться в товщі води у завислому стані (хламідомонада, вольвокс, пондорина, мікроцистис).
- *Бентос* — водорості, які живуть на дні водойм (харові, діатомові).
- *Перифітон* — водорості, якими обростають підводні предмети або вищі рослини водойм (червоні та бурі водорості морів).

2. Водорості, що живуть поза водоймами:

- *Грунтові (едафітон)* — живуть у ґрунті (понад 700 видів водоростей з різних відділів) або на ґрунті (ботридій, деякі вошерії).
- *Наземні (аерофіти)* — живуть на субстратах, поза ґрунтом, на корі дерев, на скелях (трентеполія, плеврокок).

9. Значення водоростей у природі та житті людини

Водорості відіграють у природі значну роль:

- вони постачають кисень у водойми;
- є первинними продуцентами органічної речовини, за рахунок якої існує весь тваринний світ водоймища;
- беруть участь у ґрунтоутворенні, процесах самоочищення води.

Водночас водорості викликають «цвітіння» води й цим ускладнюють життя риб та інших водних тварин.

Водорості є продуктами харчування (багаті на білки, вуглеводи, вітаміни та мікроелементи). З них одержують:

- драглисту речовину — агар-агар, необхідну для вироблення таких ласощів, як пастила чи мармелад;
- крохмаль та інші речовини;
- у медицині — йод, лікувальні грязі.

У сільському господарстві їх застосовують як добриво й корм для тварин. Вони є також об'єктами наукових досліджень у галузі біотехнологій. «Цвітіння» води робить її непридатною для використання, забруднює насосні станції і водоводи, вкриває днища суден, буї, погіршуючи їх експлуатацію.

Питання для самоперевірки

1. Охарактеризуйте нижчі рослини.
2. Дайте загальну характеристику водоростей.
3. У чому полягає біохімічна різноманітність водоростей?
4. Які типи розмноження притаманні водоростям?
5. Охарактеризуйте життєві цикли водоростей.
6. Дайте характеристику систематичних груп водоростей.
7. Які розрізняють екологічні групи водоростей?
8. Визначте значення водоростей у природі та житті людини.

Цікаво знати, що

➤ Гігантська водорість — ламінарія гігантська, довжина якої 100 м, утворює справжні підводні ліси у прибережних водах Каліфорнії.

➤ У природі деколи зустрічається кольоровий сніг. Так, *червоний колір снігу* забезпечує одноклітинна червона водорість — першопухирник. Ця рослина не боїться холоду і розмножується дуже швидко. Якщо вітер принесе на сніг спори першопухирника, вони проростуть, і через кілька годин цей сніг почервоніє: першопухирник укриє всю його поверхню.

➤ У світовому океані водорості щорічно створюють 550 млрд. тонн (близько 1/4) органічної речовини планети.

➤ У давнину до столу царської родини подавали рожеву сіль. Було помічено її позитивний вплив на стан здоров'я людини. Виявилося, що таку сіль видобували в озері Рожеве на півдні Російської Імперії. Причиною забарвлення солі у рожевий колір була водорість *дуналісла*.

Важливо знати, що

➤ Водорості є розповсюдженими організмами, тому вступають у різні форми взаємовідносин з іншими організмами. Окрім взаємодій водоростей із рослинами, грибами (лишайники) та власне водоростями, вони живуть і на тваринах. Наприклад, є симбіонтами, що мешкають у клітинах інших організмів, зокрема, безхребетних. Так, зелена водорість роду Хлорела (*Chlorella*) поселяється у вакуолях інфузорії *Paramecium bursaria*. Цікаве екологічне угруповання складають епізоїти, що мешкають на ракоподібних, коловертках та ін. Паразитичні водорості, що мешкають у кишечниках червів, нематод, амфібій, відомі серед евгленофітових та динофітових водоростей.

Зі світу науки

➤ Положення евгленофітових водоростей у системі живих істот довгий час лишалось невизначеним і було предметом численних дискусій. Перші відомості про евгленофітів були отримані протозоологами і опубліковані в зоологічних виданнях. Починаючи з 20-х років питаннями систематики, поширення, фізіології, практичного використання цієї групи займаються майже виключно альгологи. Зоологи звертаються до Euglenophyta лише у зв'язку з питаннями класифікації Protozoa, при цьому евгленофіти до кінця 70-х років наполегливо вміщуються до класу Mastigophora як ряд Euglenida. У пізніших системах протозоологів таксономічний ранг всіх фітофлагелят підвищений і до початку — середини 90-х років евгленофіти наводяться як клас Euglenomonada в межах типу Sarcomastigophora або як самостійний клас Euglenida в межах типу Euglenozoa (другим класом в цьому типі є Kinetoplastida).

У ботанічних системах евгленофітові водорості з 20-х років 20 століття розглядають як окремий відділ або як самостійний клас у системі зелених водоростей. Остання точка зору недостатньо переконлива, оскільки Euglenophyta подібні до зелених водоростей лише за складом пігментів.

За сучасними цитологічними, і особливо — молекулярно-біологічними даними Euglenophyta є одним з найбільш давніх відділів еукаріот, що разом з Kinetoplastida розташовується при основі еукаріотного філогенетичного дерева. Первинні евгленофітові водорості були облігатними гетеротрофами з тваринною стратегією життя. Фотоавтотрофні евгленофіти є більш молодшою групою, яка з'явилась внаслідок ендосимбіозу гетеротрофної клітини-господаря з одноклітинною зеленою водоростю. Остання була далі трансформована у хлоропласт Euglenophyta. За своєрідними мітохондріями з дископодібними кристами та за нуклеотидними послідовностями деяких ядерних генів (зокрема, гену, що кодує цитоплазматичну рибосомальну РНК), евгленофіти та кінетопластиди є близькими до схізопренід та акразієвих слизовиків. На підставі цієї схожості ці чотири групи деякі дослідники навіть вважають самостійним царством Дискостат.

В цілому, на прикладі Euglenophyta можна бачити, як в межах однієї систематичної групи йшло випробування рослинної та тваринної стратегій життя. Питання про те, чи є евгленофіти/евгленозої рослинами чи тваринами позбавлено сенсу, оскільки прірва між евгленою та будь-якою багатоклітинною твариною або вищою рослиною набагато більша, ніж філогенетична відстань, цитологічна та генетична різниця між, наприклад, собакою та пшеницею.

Еволюційний процес

➤ Морфологічна еволюція за генеральним напрямом у схожих умовах середовища обумовлювала конвергентний розвиток тіла у водоростей філогенетично віддалених груп. Наприклад, магістральний напрям, пов'язаний зі збільшенням фотосинтезуючої поверхні та захистом від хижаків обумовив виникнення багатоклітинності в еукаріотичних водоростей. Явище конвергентної еволюції тіла водоростей отримало назву *морфологічного паралелізму*.

Певні плани будови водоростей, які відображують основні етапи морфологічної еволюції, називають *типами морфологічної структури тіла*. У водоростей виділяють 8 типів морфологічної структури, з яких три представлені у одноклітинних форм (монадний, гемімонадний, кокоїдний), наступні три — у багатоклітинних одноклітинних водоростей (нитчастий, гетеротрихальний, тканинний) та два — у багатоядерних, або неклітинних водоростей (сифональний та сифонокладальний).

Еволюція тіла у одноклітинних еукаріотичних фотоавтотрофів відбувалась у напрямку втрати рухливості та переходу до нерухомого, рослиного способу існування. Найпростішим типом структури вважають **монадний** тип, головною ознакою якого є наявність рухливих джгутиків. Монадні водорості одноклітинні і, як правило, мають також стигму та пульсуючі вакуолі (зелені, жовтозелені, золотисті водорості).

Водорості **гемімонадного** типу є нерухомими, проте зберігають деякі ознаки, притаманні монадним організмам — або стигму, або пульсуючі вакуолі, або джгутики, що нездатні до активного руху — псевдоцилії.

У водоростей з **кокоїдним** типом структури повністю відсутні будь-які ознаки монадної будови. Кокоїдні форми є одноклітинними, нерухомими, не мають стигми, джгутиків та пульсуючих вакуолей, і, таким чином, представляють одноклітинні організми з типово рослинною стратегією життя (діатомові водорості).

У багатоклітинних водоростей морфологічна еволюція тіла була пов'язана з поступовою диференціацією окремих частин талому за функціями.

Так, у водоростей з **нитчастим** (трихальним) типом структури талом зазвичай має вигляд нитки з послідовно розміщених одна за одною одноядерних клітин. Клітини у нитчастих водоростей функціонально та морфологічно однакові (зелені, жовтозелені). Винятком можуть бути лише базальна та апікальна клітини: перша інколи видозмінюється у прикріплювальну клітину, що може утворювати підошву, друга — витягуватись у волосок з частково редукованими хлоропластами. Нитки тіла у представників з нитчастим типом структури найчастіше нерозгалужені (прості), рідше можуть галузитися, проте всі гілки виконують однакові функції і за морфологією між собою не відрізняються.

Ознакою **гетеротрихального** типу структури є наявність диференціації ниток за функціями. У найпростішому варіанті нитки диференціюються на сланкі, що виконують функції прикріплення до субстрату, та висхідні, клітини яких виконують функції фотосинтезу та розмноження. Висхідні нитки, у свою чергу, можуть бути диференційованими на опірні, в яких клітини мають товсті оболонки і редуковані хлоропласти, та асимілятори, що утворені переважно дрібними клітинами з масивними хлоропластами.

У водоростей **сифонального** типу структури весь талом являє собою одну багатоядерну клітину, часто досить великих розмірів. У багатьох водоростей сифональні таломи можуть мати досить складне диференціювання — зокрема, утворювати прикріплювальні структури, що нагадують ризоїди та висхідні асиміляторні частини (наприклад, у жовтозеленої водорості *Vaucheria*, у зеленої водорості *Bryopsis*). Проте такі частини не відокремлюються одна від одної поперечними перегородками, і, таким чином, навіть такі складно диференційовані таломи являють собою лише одну велетенську багатоядерну клітину.

Таломи **сифонокладального** типу структури є багатоклітинними, причому кожна клітина є багатоядерною. Сифонокладальні таломи утворюються внаслідок особливого типу поділу — сегрегативного поділу, за якого поділ ядра (каріокінез) випереджає поділ цитоплазми (цитокінез). Часто сифонокладальні таломи мають складну функціональну диференціацію, наприклад — на сланку та висхідну частини, на ризоїди та опірні багатоядерні нитки.

У систематиці водоростей для різних відділів типи морфологічної структури використовуються як важлива таксономічна ознака на рівні родин та порядків, а в деяких випадках — навіть класів. Різні типи морфологічних структур виникли неодноразово, причому у більшості відділів водоростей вихідним типом морфологічної структури був монадний тип.

Рекомендована література

1. Гончаренко І.В. Будова рослинного організму. — Суми: ВТД «Університетська книга», 2004. — 200 с.
2. Грин Н., Стаут У., Тейлор Д. Биология: В 3-х томах. — М.: Мир, 1996.
3. Мороз І.В., Гришко-Богменко Б.К. Ботаніка з основами екології. — К.: Вища шк., 1994. — 240 с.
4. Проценко Д.Ф., Брайон А.В. Анатомія рослин. — К.: Вища школа, 1981. — 280 с.
5. Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника: В 2-х томах. — М.: Мир, 1990.

ЛЕКЦІЯ 13

ВИЩІ РОСЛИНИ. ВИЩІ СПОРОВІ РОСЛИНИ

План

1. Загальна характеристика вищих рослин.
2. Вищі спорові рослини.
 - 2.1. Відділ Мохоподібні, або Мохи (*Bryophyta*).
 - 2.2. Відділ Плауноподібні, або Плауни (*Lycopodiophyta*).
 - 2.3. Відділ Хвощеподібні, або Хвощі (*Equisetophyta*).
 - 2.4. Відділ Папоротеподібні, або Папороти (*Polypodiophyta*).
3. Порівняльна характеристика вищих спорових рослин.

Основні поняття: гаметофіт, спорофіт, антеридії, архегонії, яйцеклітина, сперматозоїди, спорогон, спорофіли, стробіли, кореневище, додаткові корені, елатери, соруси, рівноспорові рослини, різноспорові рослини.

1. Загальна характеристика вищих рослин

Вищі рослини — це новий етап еволюційного розвитку рослинного світу. Вищі рослини, на відміну від нижчих, мають розчленування тіла на вегетативні органи: корінь, листки й стебло. В основі будови вегетативних органів лежать різноманітні тканини.

Усі вищі рослини, як правило, мешканці суходолу, але серед них є й мешканці водойм. За способом живлення переважна більшість вищих рослин — автотрофи.

Для розвитку вищих рослин характерні дві фази, які чергуються одна з одною: гаметофіт і спорофіт. **Гаметофіт** — статеве покоління, на якому утворюються багатоклітинні статеві органи — антеридії та архегонії. **Антеридії** — овальні або кулясті тільця, зовнішня стінка яких укрита одним або кількома рядами стерильних клітин. В антеридії розвиваються спермагенні клітини, з яких потім виникають чоловічі гамети — рухомі сперматозоони. Під час досягання антеридії розриваються, і тоді сперматозоони виходять назовні. Вони активно рухаються у воді та підпливають до архегоніїв. **Архегонії** — колбоподібні тільця, що складаються з нижньої розширеної частини — черевця і верхньої звуженої — шийки. Зовні архегонії оточують стерильні клітини, що захищають його від висихання. В черевці архегонія знаходиться нерухома жіноча гамета — яйцеклітина. Над яйцеклітиною розташована черевцева каналцева клітина. Під час досягання яйцеклітини каналцеві клітини ослизнюються, архегонії на верхівці відкривається. По слизу сперматозоон проходить у черевце архегонія, де зливається з яйцеклітиною, відбувається запліднення.

У процесі еволюції вищих рослин відбулося поступове спрощення (редукція) антеридіїв та архегоніїв. Наприклад, у покритонасінних (кві-

ткових) від архегонія залишилася лише яйцеклітина, яка розвивається у зародковому мішку (жіночому гаметофіті).

Спорофіт — безстатеве покоління, на якому утворюються органи безстатевого розмноження — спорогонії, в яких шляхом редукційного поділу утворюються гаплоїдні спори. Спори у вищих рослин можуть бути морфологічно однакові або різні. Дрібніші за розмірами спори називають *мікроспорами*, а більші — *мегаспорами*. Із мікроспори розвивається чоловічий гаметофіт, а з мегаспори — жіночий. Гаметофіт гаплоїдний. Перехід від гаплоїдного стану до диплоїдного відбувається під час запліднення і утворення диплоїдної зиготи, з якої розвивається спорофіт.

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

Вищі рослини поділяють на:

Вищі спорові рослини (рис.50):

- відділ Мохоподібні, або Мохи (25 тис. видів; в Україні — близько 800 видів);
- відділ Плауноподібні, або Плауни (400 видів);
- відділ Хвощеподібні, або Хвощі (32 види);
- відділ Папоротеподібні, або Папороті (10 тис. видів).

Вищі насінні рослини:

- відділ Голонасінні (700 видів);
- відділ Покритонасінні, або Квіткові (250 тис. видів).

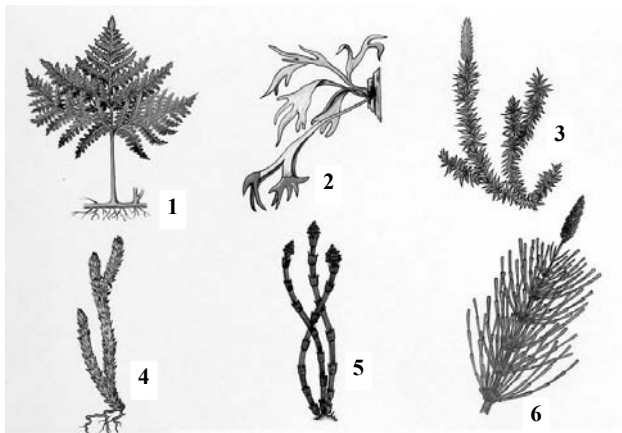


Рис. 50. Різноманітність вищих спорових рослин:

- 1 — орляк;
- 2 — олений рог;
- 3 — плаун річний;
- 4 — баранець звичайний;
- 5 — хвощ зимуючий;
- 6 — хвощ болотний.

2. Вищі спорові рослини

2.1. Відділ Мохоподібні, або Мохи (*Bryophyta*)

Бріологія (від грецьк. *bryon* — мох, *logos* — учення) — розділ ботаніки, що вивчає мохи. Представники відділу Мохоподібні: маршанція поліморфна (печіночник звичайний), зозулин льон, сфагновий мох (рис. 51). Серед мохів є примітивні форми, в яких гаметофіт представлений сланню, і більш високоорганізовані, тіло яких розчленоване на органи: нерозгалужене стебло, дрібні гігроскопічні листки (мають високу здатність до поглинання вологи з атмосфери), ризоїди (виконують функції кореня). Елементи провідних тканин — трахеїди і ситоподібні трубки — з'являються лише у найбільш розвинутих мохів. Мохи не досягають великих розмірів, максимальна висота — 20-60 см.

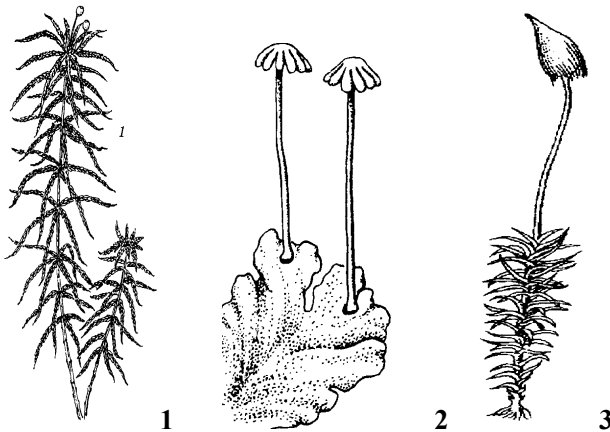


Рис. 51. Різноманітність мохоподібних
(за Яковлевим, Челомбійсько, 2001):

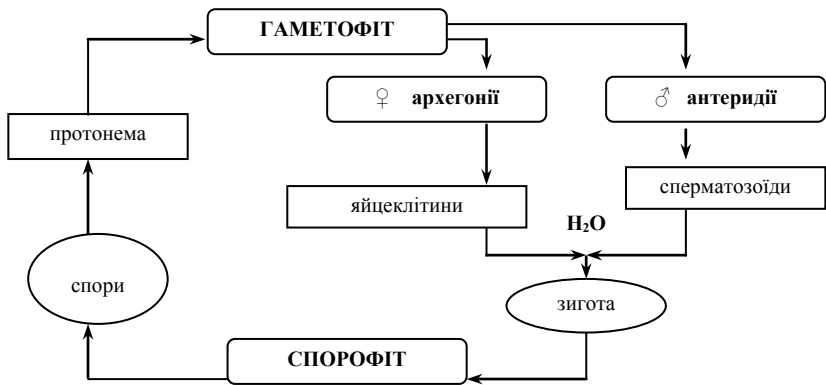
- 1 — сфагновий мох;
- 2 — маршанція поліморфна (печіночник звичайний);
- 3 — зозулин льон.

Розмножуються мохоподібні безстатевим (спорами), статевим і вегетативним способами. Для них, як і для всіх вищих рослин, характерне правильне чергування статевого і безстатевого поколінь.

У життєвому циклі (схема 14) мохоподібних домінує гаплоїдний гаметофіт над спорофітом.

Гаметофіт мохів може бути одно- чи дводомним і несе жіночі стате-ві органи — архегонії і чоловічі статеві органи — антеридії. Обов'яз-

кова умова для запліднення — наявність води. Після запліднення утворюється спорофіт, що має вигляд коробочки, де розвивається спорангій на ніжці, що зв'язує її з гаметофітом. Після визрівання спори висипаються і за сприятливих умов проростають у молодий гаметофіт — протонеум, яка нагадує нитчасту зелену водорість. Клітини протонеми дають початок дорослому гаметофіту.



2.2. Відділ Плауноподібні, або Плауни (*Lycopodiophyta*)

Викопні представники відділу Плауноподібні — могутні дерева та куші: лепіодендрон, сігілярія, плеуромерія. Сучасні представники відділу Плауноподібні — виключно трав'янисті рослини: плаун булавоподібний, селазіне́ла, молодильник. Зустрічаються у хвойних і мішаних лісах. Це багаторічні рослини.

Спорофіт плауноподібних диференційований на стебло, листок та корінь. Пагони у них галузяться дихотомічно. Листки дуже дрібні і тому плауноподібні представляють дрібнолисту лінію еволюції.

Розмноження здійснюється за допомогою спор (рис. 52). Серед цього відділу є рівно- та різноспорові рослини. Спори утворюються у спорангіях. Спорангії утворюються на особливих листках — *спорофілах*. Зовні вони не відрізняються від вегетативних листків або утворюють відокремлену від вегетативної частини зону, яка називається *стробілом* (від грецьк. *strobilos* — шишка).

З моменту утворення спорангія до висипання дозрілих спор минає кілька місяців або років. Спори плауна після потрапляння у ґрунт можуть там зберігатися, не проростаючи, протягом багатьох років. Після проростання утворюється невеличкий, сланцевої будови заросток (гаметофіт). У рівноспорових гаметофіт однодомний, у різноспорових — дводомний. Встановлено, що в клітини гаметофіту проникають нитки гриба. Якщо цього не відбудеться, то заросток плауна загине, бо він не

здатний до фотосинтезу. Заросток живе і розвивається лише за рахунок виділень гриба, який поселяється в його клітинах. Разом з грибом заросток поступово розростається, розвиваючись дуже повільно. Він перетворюється на маленьку бурувато-кремову бульбочку, яка живе в симбіозі з грибом до 10-18 років. Весь цей період заросток живиться за рахунок гриба. На заростку утворюються статеві органи — архегонії (жіночі) та антеридії (чоловічі). Статеві органи гаметофіта продукують сперматозоони (сперматозоїди) та яйцеклітини, які зливаються тільки за наявності води й утворюють новий спорофіт. Він живиться за рахунок тканин заростку протягом кількох років. Поступово заросток (гаметофіт) відмирає, а спорофіт переходить на самостійне живлення.

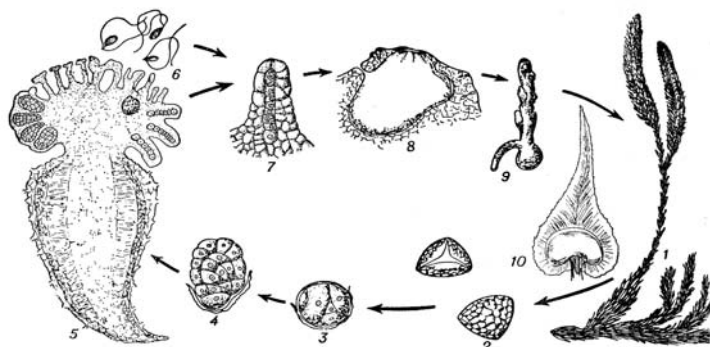


Рис. 52. Життєвий цикл плауна булавоподібного:

- 1 — загальний вигляд; 2 — 4 — розвиток заростка із спори;
5 — заросток (гаметофіт);
6 — сперматозоони; 7 — архегоній з яйцеклітиною;

2.3. Відділ Хвощеподібні, або Хвощі (*Equisetophyta*)

Вимерлі представники відділу Хвощеподібні — переважно дерева (каламіти) або кущі (каламифіти, клинолисти), рідше трави. Сучасні представники відділу Хвощеподібні — виключно трав'янисті рослини: хвощ польовий, хвощ лучний, хвощ болотний, хвощ лісовий. Ростуть на вологих кислих ґрунтах луків, боліт, лісів, полів.

Хвощеподібні — це багаторічні рослини, характерною особливістю яких є розчленування тіла (підземної і надземної частини) на вузли і міжвузля. Мають добре розвинене підземне стебло — кореневище. Від кореневища відходять додаткові корені.

Життєвий цикл хвоща польового подано на рис. 53. Навесні з кореневища виростають буруваті негалузисті (моноподіальні) стебла (50 см заввишки). У вузлах розміщуються кільцями (мутовчасто) почленовані

бічні гілочки. Листки хвощів редуковані, мають вигляд зубців, які, зростаючись біля основи, утворюють піхву, що прикриває вузол. Саме тут знаходиться твірна тканина, за рахунок якої хвощі ростуть у висоту.

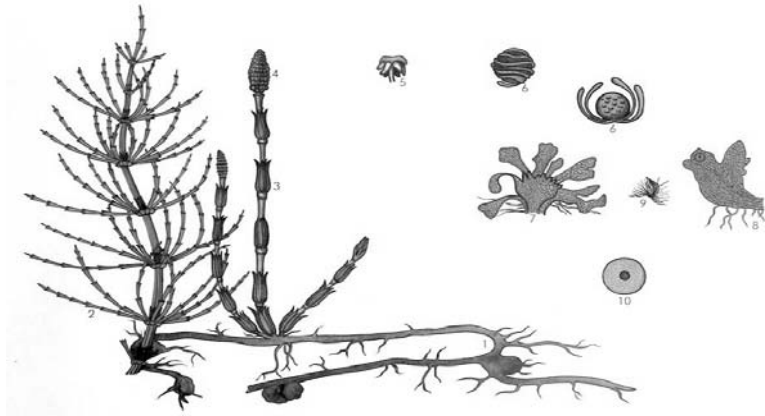


Рис. 53. Життєвий цикл хвоща польового:

- 1 — кореневище; 2 — вегетативний пагін;
- 3 — спороносний пагін (спорофіт);
- 4 — спороносний колосок (стробіл); 5 — щиток;
- 6 — спора з елатерами;
- 7 — жіночий гаметофіт (архегоній з яйцеклітиною);
- 8 — чоловічий гаметофіт (антеридій зі сперматозоїдами);
- 9 — сперматозоїд; 10 — зигота.

Верхівки пагонів хвощів закінчуються спороносними колосками — стробілами. Стробіл складається з видозмінених листків — спорофілів, які мають форму шестикутного щитка з ніжкою в центрі, якою він прикріплюється до осі стробіла і несе 5-10 мішкоподібних спорангіїв, в яких містяться спори.

Хвощі — рівноспорові рослини. Спори хвоща морфологічно однакові — кулясті, темно-зелені, з особливими гігроскопічними виростами — *елатерами*, за допомогою яких вони зчіплюються в клубочки і так поширюються вітром. Фізіологічно спори різні: одні спори проростають в чоловічий, інші — в жіночий гаметофіт (заросток).

Гаметофіти хвощів — це самостійно існуючі розчленовані зелені пластинки, на яких розвиваються статеві органи (антеридії та архегонії) з статевими клітинами. Після злиття гамет за наявності води чоловічий гаметофіт гине, а на жіночому із зиготи утворюється зародок, який розвивається в дорослу рослину — спорофіт. Після дозрівання і розсіювання спор весняні спороносні пагони гинуть, а замість них розвиваються влітку на цьому ж кореневищі інші світло-зелені пагони — вегетативні, які виконують функцію фотосинтезу.

2.4. Відділ Папоротеподібні, або Папороті (Polypodiophyta)

Серед викопних папоротеподібних були великі дерева, кущі та трав'янисті рослини. Сучасні папоротеподібні представлені рівноспоровими (щитник чоловічий, безщитник жіночий, орляк, багатоніжка звичайна, вудсія альпійська, адіантум венерине волосся) та різноспоровими (сальвінія плаваюча, марсилія чотирилиста, азола) багаторічними трав'янистими, рідше дерев'янистими (у тропічних лісах), рослинами. Розміри рослин коливаються від кількох міліметрів до 25 м (тропічні види).

Папоротеподібні мають добре розвинену кореневу систему, видозмінене стебло — кореневище, великі листкові пластинки — вайї.

Особливості папоротей:

1. У життєвому циклі переважає фаза диплоїдного спорофіта. Спорофіт — типово сухопутна рослина.

2. Спорангії містяться з нижнього боку листкової пластинки в сорусах.

3. Гаметофіт пристосований до проживання в умовах надмірної вологості.

Загальний життєвий цикл папоротей. Рослина папороті (спорофіт) диплоїдна. На нижній поверхні листкової пластинки утворюються спорангії, у них шляхом мейозу дозрівають спори. Потрапляючи у зовнішнє середовище, спори проростають, утворюючи гаметофіт (гаплоїдний). Гаметофіт папоротей називають заростком (здатний до самостійного живлення), він має вигляд невеликої серцеподібної зеленої пластинки, прикріпленої до ґрунту ризоїдами. На нижній поверхні пластинки утворюються архегонії й антеридії. Сперматозоїди на водяній плівці досягають архегоніїв, проникають у них і запліднюють яйцеклітину. Із зиготи виростає рослина — папороть (спорофіт).

Серед папоротей зустрічаються рівноспорові та різноспорові рослини. Порівняльну характеристику рівноспорових та різноспорових папоротей подано в табл.20 та схемі 15.

Таблиця 20

**ПОРІВНЯЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РІВНОСПОРОВИХ
ТА РІЗНОСПОРОВИХ ПАПОРТЕЙ**

Ознаки	Рівноспорові папороті	Різноспорові папороті
Місце існування	поширені в затінених, добре зволжених місцях (здебільшого наземні організми)	водолюби із повільною течією або стоячою водою
1	2	3
Представник	щитник чоловічий	сальвінія плаваюча
Особливості будови спорофіта (типовий представник)	трав'яниста рослина, що має товсте, коротке коричневе кореневище; вайї прикореневі великі двічіперисторозсічені; додаткові корені; домінує над гаметофітом	стебло тонке, горизонтальне, розгалужене; невеликі видовжені вайї розміщені на стеблі кільцями; у кожному кільці їх по три: дві виконують асиміляційну функцію і підтримують рослину на поверхні води; третя — розсічена і виконує функцію коренів та зрівноважує рослину у воді; домінує над гаметофітом

Ознаки	Рівноспорові папороті	Різноспорові папороті
Місце існування	поширені в затінених, добре зволжених місцях (здебільшого наземні організми)	водойми із повільною течією або стоячою водою
1	2	3
Особливості будови гаметофіта	заросток округло-серцеподібної форми і до 1 см у діаметрі; на нижній стороні — ризоїди і статеві органи — антеридії (всередині заростка) і архегонії (ближче до краю з виїмкою)	сильно редукований, чоловічий заросток представлений лише двома клітинами; гаметофіт не залишає оболонки спори, яка надійно його захищає від випаровування
Розвиток гаметофіта	відбувається поза спорангієм	відбувається у самому ж спорангії
Вік	багаторічні	однорічні
Розмноження	вегетативно (бруньками), безстатево (спорами), статеву	безстатеву (спорами), статеву
Типи спор	одноманітні спори	мікроспори, мегаспори

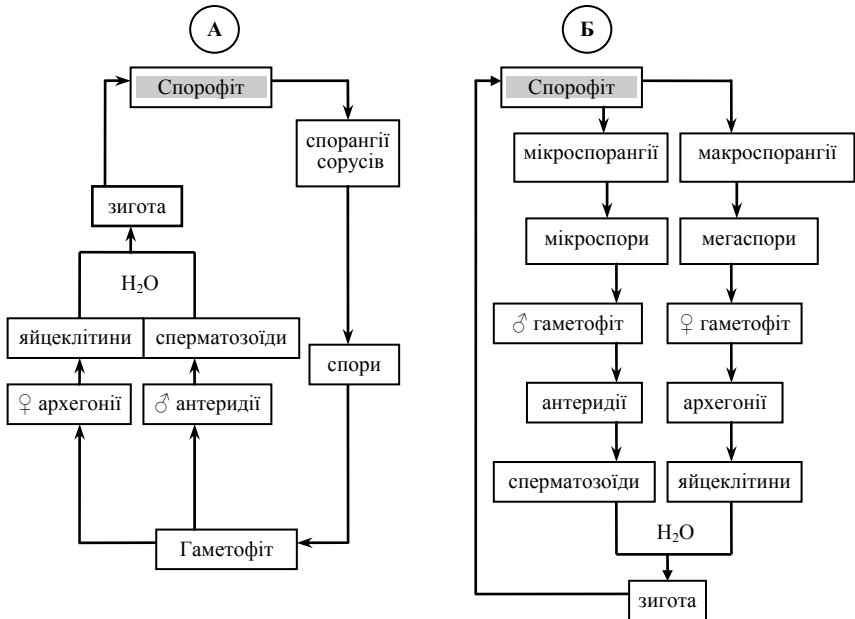


Схема 15. Порівняльна характеристика життєвого циклу рівноспорових (А) та різноспорових (Б) папоротей

3. Порівняльна характеристика вищих спорових рослин

Порівняльну характеристику вищих спорових рослин подано в таблиці 21.

Таблиця 21

ПОРІВНЯЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА ВИЩИХ СПОРОВИХ РОСЛИН

Систематична група	Особливості		Значення в природі та житті людини
	будови і життєдіяльності	життєвого циклу	
1	2	3	4
Відділ Мохоподібні <i>Класи:</i> • <i>Печінкові мохи</i> (пелія, маршанція поліморфна). • <i>Листкостеблові мохи</i> (зозулин льон, сфагнум дібровний)	Найпримітивніші з вищих наземних рослин. Невисокі, не мають провідної і розвинутої механічної тканин. Живляться автотрофно за рахунок фотосинтезу гаметофіта. Трапляються переважно в холодному та помірно-умовному кліматі Північної півкулі та у високогір'ї. • Мають сланеву (таломну) будову. • Мають листкостеблову будову. Неразгалужене стебло вкрите спіралью розміщеними листками. До ґрунту прикріплюються ризоїдами.	У циклі переважає статеве покоління — гаметофіт (n). В антеридіях і архегоніях на гаметофіті розвиваються рухливі сперматозоїди й нерухливі яйцеклітини. Для запліднення необхідна вода. Із зиготи (2n) розвивається спорове покоління спорофіт (2n), який паразитує на гаметофіті. У спорангіях на спорофіті в результаті мейозу розвиваються спори (n)	Нагромаджують велику кількість води, спричинюючи заболювання місцевості (мох сфагнум). З них формується рослинний покрив тундри й хвойних лісів (зелені мохи). Ділянки рослин, які відмирають, формують торф (сфагнум); процес відбувається завдяки кислому середовищу й відсутності кисню, що перешкоджає розмноженню бактерій та розвитку процесів гниття. Торф широко застосовують як добриво, паливо, будматеріал тощо
Відділ Плауноподібні	Невисокі багаторічні трав'янисті рослини зі сланкими пагонами, що несуть маленькі листки різної форми. Вони можуть розміщуватися почергово, супротивно або кільцями. Коренева система представлена додатковими коренями. Верхівки пагонів трохи піднімаються й закінчуються спороносними колосками — стробілами зі спороносними листочками — спорофілами. На них розміщені спорангії зі спорами. Трапляються переважно в лісах	У циклі переважає спорове покоління — спорофіт (2n), у спорангіях якого утворюються спори (n). Зі спор розвивається статеве покоління — гаметофіт (n), який називають заростком. Заросток не містить хлорофілу й існує в симбіозі з грибною тканиною грибів кілька років. Після запліднення, для якого необхідна вода, із зиготи розвивається спорофіт (2n)	Значення плауноподібних у природі незначна, тварини їх не їдять. Спори плауна використовують як дитячу присипку, в лісовій справі — для обсіпання форм при випалюванні чагару, для фейерверків та бенгальських вогнів. Деякі види плаунів містять отруту, яка за характером дії нагадує курару (використовують в медицині). Вимерлі плауноподібні утворили кам'яне вугілля, з якого одержують мастила, смоли, кокс, пластмаси, парфуми.

Систематична група	Особливості		Значення в природі та житті людини
	будови і життєдіяльності	життєвого циклу	
1	2	3	4
Відділ Хвощеподібні	Багаторічні трав'янисті рослини з кореневищем, що містить крохмаль, зеленими кільчато-розгалуженими пагонами й лускоподібними листками, що не містить хлорофілу. У клітинних оболонках рослин міститься велика кількість кремнезему (збільшує міцність). Мають спеціалізовані спороносні пагони, що не містять хлорофілу, на верхівках яких розміщені спороносні колоски — стробіли. Трапляються на луках, полях, болотах, у лісах	У циклі переважає спорове покоління — спорофіт (2n). Зі спор у вологому ґрунті розвиваються жіночий і чоловічий гаметофіти — заростки (n). Після запліднення (необхідна вода) із зиготи розвивається зародок, а з нього — молодий спорофіт (2n)	Рослини неїстівні для тварин (із-за кремнезему), трапляються й отруйні (хвощ болотний). Бур'янові рослини, часто на полях трапляється хвощ польовий. У медицині з нього виготовляють сечогінний та кровоспинний засіб. Хвощі можуть бути індикаторами кислотності ґрунтів.
Відділ Папоротеподібні	Багаторічні трав'янисті рослини з добре вираженими вегетативними органами: коренями (додатковими), кореневищем і великим, складної будови спороносним листком стеблового походження — вайі. Молоде листя равликоподібно згорнене й розвивається протягом трьох років. Спорангії у великій кількості розміщені на нижньому боці листка. Рослини трапляються переважно в лісах	У циклі переважає спорове покоління — спорофіт (2n). На вологому ґрунті зі спори розвивається серцеподібної форми гаметофіт завбільшки близько 1 см (n). Заросток зеленого кольору, живиться автотрофно (фотосинтез). На його внутрішній поверхні в антеридіях і архегоніях розвиваються рухливі сперматозоїди й нерухомі яйцеклітини. Для запліднення необхідна вода. Із зиготи розвивається спорофіт (2n)	Давні папороті, що вимерли в карбоні палеозойської ери, утворили поклади кам'яного вугілля. Використовують для озеленення інтер'єрів, із кореневищ виготовляють лікарські препарати, що мають антигельмінтну дію й спричиняють загибель стійкожових червів-паразитів

Питання для самоперевірки

1. Дайте загальну характеристику вищих рослин.
2. Охарактеризуйте відділи вищих спорових рослин.
2. Дайте порівняльну характеристику вищих спорових рослин.
3. Визначте біологічне значення вищих спорових рослин.

Цікаво знати, що

➤ Мохи витримують висушування навіть протягом кількох років, швидко оживаючи при зволоженні.

➤ Мохи знаходили у гарячих джерелах Камчатки, де температура підвищується до +40-45°C, в антарктичній пустелі, де морози сягають – 50°C.

➤ Висушений мох сфагнум має антибактеріальні властивості і тому раніше використовувався для лікування ран.

➤ Мох схистотега пір'истий, що росте в горах Карпат, здатний світитися.

➤ Тварини не їдять плауноподібних і хвощів.

➤ У найпоширенішій в Україні папороті — орляка звичайного листя нагадує крило орла.

➤ У папороті страусове перо (паперушина) спори утворюються на спеціальних листках, які відрізняються від звичайних зелених листків. Вони у п'ять-сім разів коротші від звичайних вегетуючих, розділені на короткі закручені зеленуваті дольки. З'являються вони на початку другої половини літа — напередодні Івана Купала. Їх незвична, своєрідна форма, мабуть, і привернула увагу людини. Можливо, що в далекі часи і народилася легенда про цвіт папороті. Адже багато чого у ній відповідає дійсності: росте ця папороть у темному лісі, а молоді листки із спорами ледь світяться (люмінесціюють) уночі.

З історії науки

➤ Видатним українським ботаніком-бріологом є **Зеров Дмитро Костянтинович** (1895-1971). Народився в с. Зіньково Полтавської області. Закінчив Київський університет (1922). Наукову діяльність розпочав під керівництвом Олександра Васильовича Фомина (1869-1935), ім'я якого носить Ботанічний сад Київського університету. Д.К. Зеров вивчав флору сфагнових та печіночних мохів України.

➤ Встановлено, що багато мохів, використовуючи розсіяне світло, відновлюють життєдіяльність після зимового стану спокою ще під сніговою ковдрою.

Еволюційний процес

➤ Багато даних вказують на те, що мохи, як і інші спорові рослини, виникли від псилофітів (риніофітів) — групи прадавніх вимерлих наземних рослин. При цьому спорофіт мохів розглядається як кінцевий результат редукції розгалуженого спорофіта прадавніх форм. Є й інша точка зору, згідно з якою мохи, плауноподібні та риніофіти мають загальне походження від ще більш прадавньої групи рослин. Ранні палеонтологічні знахідки мохів датуються кінцем девону — початком карбону.

➤ Хвощеподібні виникли від псилофітів. Викопні деревоподібні форми разом з папоротями й плаунами формували ліси кам'яновугільного періоду близько 300 млн. років тому.

➤ Справжні папороті ведуть свій початок від групи первинних папоротей *Primofilices*, що жили в період часу від Девону до Пермі. Це були відносно дрібні рослини з лазячими кореневищами або із прямими короткими стеблами. Листи цих примітивних папоротей по більшій частині були позбавлені плоских пластинок, і їх кінцеві розгалуження мали циліндричну форму.

Рекомендована література

1. Гончаренко І.В. Будова рослинного організму. — Суми: ВТД «Університетська книга», 2004. — 200 с.
2. Грин Н., Стаут У., Тейлор Д. Биология: В 3-х томах. — М.: Мир, 1996.
3. Мороз І.В., Гришко-Богменко Б.К. Ботаніка з основами екології. — К.: Вища шк., 1994. — 240 с.
4. Проценко Д.Ф., Брайон А.В. Анатомія рослин. — К.: Вища школа, 1981. — 280 с.
5. Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника: В 2-х томах. — М.: Мир, 1990.

ЛЕКЦІЯ 14

НАСІННІ РОСЛИНИ

План

1. Загальна характеристика насінних рослин.
2. Загальна характеристика відділу Голонасінні (*Pinophyta*).
3. Значення голонасінних у природі та житті людини.
4. Загальна характеристика відділу Покритонасінні, або Квіткові (*Magnoliophyta*).
5. Значення покритонасінних у природі та житті людини.

Основні поняття: насіння, сім'ядолі, шишка, квітка, гаметофіт, спорофіт, антеридії, архегонії, спорофіли, різноспорові рослини.

1. Загальна характеристика насінних рослин

До насінних рослин належать два відділи:

- *Голонасінні* — розмножуються насінням і не утворюють плодів;
- *Покритонасінні*, або *Квіткові* — мають квітку та насіння, закрите оплоднем (плід).

Насінні рослини порівняно із споровими являють собою більш високий рівень організації, оскільки головним зачатком для розселення виду є якісно нове утворення — *насіння*. Найголовніша еволюційна перевага насінних рослин перед споровими полягає в тому, що статевий процес у них не залежить від крапельно-рідкої води. Дякуючи такій незалежності насінні рослини одержали можливість розселятися на всій Землі й стали прогресивною групою рослин.

На відміну від вищих спорових, у яких спори одноклітинні, в насінних рослин насіння багатоклітинне та містить в собі сформований зародок і запас поживних речовин для його розвитку.

У насінних рослин спостерігається подальше удосконалення і ще більша перевага в циклі розвитку спорофіта і редукція гаметофіта, існування якого повністю залежить від спорофіта.

2. Загальна характеристика відділу Голонасінні (*Pinophyta*)

Голонасінні як сучасні, так і вимерлі — це переважно дерева, рідше кущі або здерев'янілі ліани. Трав'янистих рослин серед них не виявлено. Виникли в палеозої від різноспорових папоротей, які пізніше зникли. Сучасні види поширені по всій земній кулі.

Характерні особливості голонасінних:

- 1) різноспорові рослини;
- 2) розмноження насінням;
- 3) розвиток у шишках (жіночих стробілах) голого, непокритого насіння (тому відділ рослин одержав саме таку назву);
- 4) стебло пряме (моноподіальне галузження) й багаторічне, має камбій, здатне до вторинного потовщення;
- 5) судин немає, деревина складається лише з трахеїд, з яких весняні, тонкостінні виконують провідну функцію, а осінні, товстостінні — механічну;

6) у деревині багато смоляних ходів, заповнених смолою, яскраво виражені річні кільця приросту деревини; паренхіми у деревині дуже мало або її зовсім немає;

7) ситоподібні трубки лубу не мають клітин-супутниць;

8) за будовою листків розділяють на дві групи:

- рослини з великими листками (макрофільна лінія еволюції);
- рослини з дрібними листками (мікрофільна лінія еволюції);

9) вічнозелені (рідше листопадні) рослини.

У **життєвому циклі розвитку голонасінних** (рис. 54) повністю переважає безстатеве покоління — спорофіт (2n). Чоловічий гаметофіт — пилокве зерно (мікрогаметофіт) і жіночий гаметофіт — два архегонії з яйцеклітинами (мегагаметофіт) розвиваються в спорангіях на спеціальних спороносних пагонах — чоловічих і жіночих шишках. Вода для запліднення не потрібна. Спермії проникають до яйцеклітини за допомогою пилкової трубки, яка розвивається під час проростання пилку. Пилок переносить вітер. У результаті запліднення розвивається насіння з насінною шкіркою, зародком і ендоспермом (n), що розміщена відкрито на лусках жіночих шишок.

До складу відділу Голонасінні входять кілька класів:

- **Саговникові** (саговник — має 8-15-метровий стовбур, вкритий пірчастими листками 2-3 м завдовжки; дводомна рослина; мега- і мікроспори утворюються в мега- і мікроспорангіях, які знаходяться на верхівці стовбура; на жіночих екземплярах після запилення і запліднення сперматозоонами утворюється оранжево-червоне велике насіння);

- **Гінгові** (гінго дволопатеве — дерево до 40 м заввишки із своєрідними, що нагадують розкрите віяло, листками; листки черешкові з дихотомічно розгалуженими жилками, щороку опадають; дводомна рослина; на жіночих деревах після запилення і запліднення сперматозоонами утворюється насіння з соковитим і м'яким їстівним покривом);

- **Гнетові** (ефедра, гнетум, вельвічія — їх стробіли галузяться дихотомічно; навколо стробілів є покрив, подібний до оцвітини квіткових; на відміну від інших голонасінних, мають судини у вторинній деревині, статевої процес трохи нагадує подвійне запліднення покритонасінних, зародок має дві сім'ядолі);

- **Хвойні** (сосна звичайна, тис ягідний, ялина звичайна, кедр сибірський — гілки розміщуються неначе кільцями, причому щороку утво-

рюється одне кільце; деревина складається з трахеїд і ситоподібних трубок; справжніх судин немає; листки голчасті або лускоподібні; вічнозелені рослини).

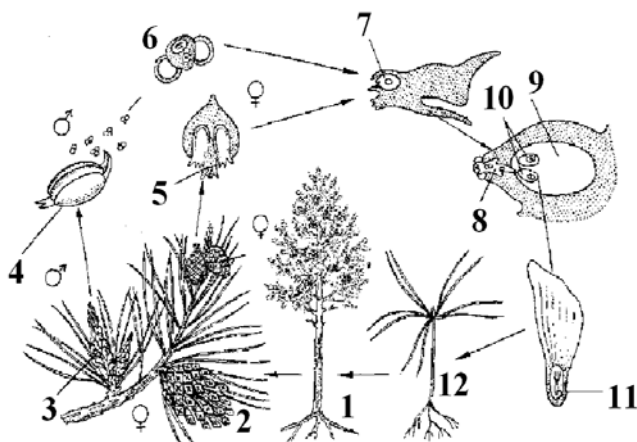


Рис. 54. Життєвий цикл сосни звичайної (за Яковлевим, Челомбітько, 2001):

- 1 — дорослий спорофіт; 2 — жіноча шишка;
- 3 — чоловіча шишка;
- 4 — мікродіспермій з пилковими мішками;
- 5 — мегастермій з насінними зачатками;
- 6 — пилок зерно (чоловічий гаметофіт);
- 7 — мегаспора;
- 8 — пилова трубка з чоловічою гаметою;
- 9 — жіночий гаметофіт, що перетворюється в ендосперм;
- 10 — архегонії з яких сформується одна яйцеклітина;
- 11 — насінина;
- 12 — молодий спорофіт (проросток).

3. Значення голонасінних у природі та житті людини

Голонасінні складають деревний ярус лісів помірної зони. Вони є постачальниками кисню й органічних речовин, середовищем проживання тварин та їхньою їжею, добре очищують повітря не тільки від бруду, але й від шкідливих мікроорганізмів, беруть участь у кругообігу води та інших речовин.

З серцевини саговника пониклого виготовляють крупу саго. Крупне насіння сибірського кедра, так звані «кедрові горішки», вживають в їжу.

Породи дерев використовуються як паливо, будівельні матеріали (вагонобудування, кораблебудування, авіація, виготовлення музичних інструментів тощо).

Соснові бруньки, ялицева олія, хвоя застосовуються для виготовлення лікарських препаратів.

У хімічній промисловості з голонасінних одержують смоли й ефірні олії.

Голонасінні є декоративними й полезахисними рослинами.

4. Загальна характеристика відділу Покритонасінні, або Квіткові (Magnoliophyta)

Покритонасінні (Квіткові) поширені всюди. Нині вони переважають у рослинному покриві Землі, тому їх називають «панівною групою». Від решти вищих рослин покритонасінні відрізняються низкою ознак, що їм забезпечили їх панування на Землі:

- наявність таких нових органів як квітка, яка виявилася найефективнішим утвором для забезпечення розмноження, та плід — найкраще пристосування для поширення рослин, до завоювання ними нових територій;

- насінні зачатки розвиваються на плодолистиках не відкрито, а в зав'язі, тому добре захищені від несприятливих умов довкілля;

- покриття насіння оплоднем (чому й відділ названо Покритонасінні);

- подальша редукція чоловічого й жіночого гаметофітів, які розвиваються на рослині-спорофіті за рахунок її поживних речовин;

- властиві різноманітні способи запилення, найефективнішим з яких є запилення комахами;

- значно скорочений час від запилення до запліднення та утворення насіння (для порівняння: у голонасінних цей час становить півроку і більше, у покритонасінних — від запилення до запліднення проходить кілька годин, а дозрівання насіння триває від трьох-чотирьох тижнів до трьох-чотирьох місяців);

- подвійне запліднення, внаслідок якого утворюються не тільки зародок, а і запасальна тканина (ендосперм);

- досконала провідна система (наявність у деревині справжніх судин), краще організовані механічна, покривна і запасальна тканини;

- дерев'янисті або трав'янисті рослини з добре розвиненими і різноманітними вегетативними органами — коренями, стеблами і листками;

- виняткова пристосованість квіткових рослин до різноманітних умов існування;

- невичерпна різноманітність форм.

Покритонасінні поділяють на два класи — Дводольні та Однодольні. Розглянемо анатомо-морфологічні відмінності, які існують між дводольними і однодольними рослинами (табл. 22).

Таблиця 22.

**АНАТОМО-МОРФОЛОГІЧНІ ВІДМІННОСТІ
МІЖ ДВОДОЛЬНИМИ І ОДНОДОЛЬНИМИ РОСЛИНАМИ**

Ознаки	Клас Дводольні	Клас Однодольні
Коренева система	Стрижневого типу, добре розвинений головний корінь. У деяких трав'янистих форм коренева система мичкувата	Мичкуватого типу, головний корінь рано відмирає
Зародок насіння	Зародок складається із двох сім'ядоль. Інколи він має 1 сім'ядоллю (жовтець-пшінка, ряст)	Зародок має 1 видозмінену сім'ядоллю (щиток), яка прилягає до ендосперму
Стебло	Трав'янисте, дерев'янисте, здатне до вторинного потовщення, галузиться. Провідні пучки розміщені в центрі стебла або мають вигляд кільця. Є камбій. Кора і серцевина звичайно добре диференційовані	Трав'янисте, не здатне до вторинного потовщення. Провідні пучки розкидані по всьому стеблу. Немає камбію, диференційованої кори й серцевини
Листки	Різної форми, краї розсічені або зубчасті, жилкування сітчасте, перисте, пальчасте. Розміщення листків чергове, супротивне, рідко має піхвову основу	Прості, цілокраї. Листки звичайно без черешків. Часто мають піхвову основу. Жилкування паралельне, дугове.
Квітка	Чотири-, п'ятичленна, лише в деяких (кірказонових) рослин — тричленна. Оцвітина подвійна. Найчастіше запилюється комахами	Тричленна, інколи чотири- і двочленна з простою оцвітиною. Найчастіше запилюється за допомогою вітру або відбувається самозапилення
Життєва форма	Листяні дерева й чагарники, однорічні та дворічні трави	Однорічні та багаторічні трави (виняток — деревоподібні алое і пальми)
Кількість видів / родин	Близько 180 тисяч видів і 325 родин	Близько 60 тисяч видів і 65 родин

Розглянемо основні ознаки родин класу Дводольні (Magnoliopsida) (табл.23) та класу Однодольні (Liliopsida) (табл.24).

Таблиця 23

ОСНОВНІ ОЗНАКИ РОДИН КЛАСУ ДВОДОЛЬНІ (MAGNOLIOPSIDA)

Родина, кількість видів у світі / в Україні	Життєві форми	Особливості генеративних органів (формула квітки, суцвіття, плід)	Особливості вегетативних органів	Представники класу та їхнє значення
1	2	3	4	5
Хрестоцвіті (Капустяні, Brassicaceae), 3 тис./220	Однорічні, дворічні, багаторічні трави	$C_{2+2}P_{2+2}T_{2+4}M_1$; китиця; стручок, стручечок	Стебла часто вкорочені (розеткові), листки прості, цілісні або розсічені; видозміна коренів (коренеплоди)	<i>Овочеві:</i> капуста, редька, хрін, ріпа. <i>Олійні:</i> ріпак, гірчиця, ріжій. <i>Лікарські:</i> гикавка, хрін, грицики, гірчиця. <i>Декоративні:</i> левкой. <i>Бур'янові:</i> суріпка, дика редька, жовтушник, крупка

Родина, кількість видів у світі / в Україні	Життєві форми	Особливості генеративних органів (формула квітки, суцвіття, плід)	Особливості вегетативних органів	Представники класу та їхнє значення
1	2	3	4	5
Розовітні (Розові, Rosaceae), 3 тис./150	Багаторічні трави, чагарники та дерева	$\text{C}_5\text{P}_5\text{T}_{\infty}\text{M}_1$ або $\text{C}_5\text{P}_5\text{T}_{\infty}\text{M}_{\infty}$; китиця, простий зонтик, щиток; кістянка, яблуко, багатогорішок, багатокістянка	Стебла часто мають колючки, листки прості та складні з прилистком	<i>Плодово-ягідні</i> : яблуня, груша, слива, вишня, полуниця, малина, персик, мигдаль. <i>Лікарські</i> : перстач, глід, горобина, шипшина, малина. <i>Декоративні</i> : троянда, таволга
Бобові (Метеликові, Fabaceae), 12 тис./300	Однорічні та багаторічні трави, дерева, чагарники	$\text{C}_{(5)}\text{P}_{1+2+(2)}\text{T}_{(9)+1}\text{M}_1$; китиця, голівка; біб (одно-, дво-, багатонасінний); насіння без ендосперму	Стебла — часто трав'янисті ліани, листки перистоскладні з великими прилистками, трійчастоскладні окремі елементи листка видозмінюються у вусики. На коренях є бульбочки з бульбочковими бактеріями	<i>Харчові</i> : боби, квасоля, горох, сочевиця, нут, соя. <i>Кормові</i> : конюшина, люпин, люцерна. <i>Лікарські</i> : буркун, термосис, конюшина, в'язіль, дрік, астрагал, софора. <i>Декоративні</i> : робінія, чина, альбіція
Пасльонові (Solanaceae), 2,5 тис./30	Однорічні та багаторічні трави	$\text{C}_{(5)}\text{P}_{(5)}\text{T}_{(5)}\text{M}_1$; китиця, завійка, волоть; ягода, коробочка	Листки прості, цільні або розсічені, без прилистків; деякі мають бульби — видозмінені пагони	<i>Овочеві</i> : картопля, перець, баклажан, помідор. <i>Технічні</i> : тютюн. <i>Лікарські</i> : блекота чорна, дурман, беладона. <i>Декоративні</i> : петунія, тютюн
Складноцвітні (Айстрові, Asteraceae), 25 тис./800	Однорічні та багаторічні трави	$\text{P}_{(5)}\text{T}_{(5)}\text{M}_1$ або $\text{P}_{(3)}\text{T}_{(5)}\text{M}_1$; чашечка перетворена на чубок або редукована; кошик; сім'янка	Стебла часто вкорочені (розеткові), листки прості та складні	<i>Олійні</i> : соняшник, сафлор, мадія. <i>Овочеві</i> : топінамбур, латук, артишок. <i>Каучуконосні</i> : коксагиз, гваюла. <i>Лікарські</i> : пижмо, череда, деревій, кульбаба, полин. <i>Декоративні</i> : жоржини, айстри, волошки, хризантеми. <i>Бур'янові</i> : осот, молочай

Родина, кількість видів у світі / в Україні	Життєві форми	Особливості генеративних органів (формула квітки, суцвіття, плід)	Особливості вегетативних органів	Представники класу та їхнє значення
1	2	3	4	5
Гарбузові (Cucurbitaceae) 700/700	Однорічні трави	Квітки одностаеві: $\text{♂ } \text{C}_{(5)}\text{P}_{(5)}\text{T}_{(2)+}$ $(2)+1$; $\text{♀ } \text{C}_{(5)}\text{P}_{(5)}\text{M}_1$; одно-, дводомні; гарбузина	Стебло лежаче — батоги, що чіпляються вусиками; листки прості, без прилистків	<i>Овочеві</i> : гарбуз, кавун, диня, огірок. <i>Господарські</i> : люфа. <i>Лікарські</i> : переступень білий.
Зонтичні (Селерові, Apiaceae), 3 тис./150	Однорічні трави	Чашечка редукована до зубців; $\text{P}_5\text{T}_5\text{M}_1$; складний зонтик, простий зонтик, головка; двосім'янка	Листки прості, без прилистків, черешки біля основи розростаються в піхви, які охоплюють стебло	<i>Харчові</i> : морква, петрушка, селера, кріп. <i>Ефіроолійні</i> : фенхель, коріандр, аніс. <i>Лікарські</i> : дягель, болиголов. <i>Кормові</i> : борщівник.
Губоцвіті (Lamiaceae), 3500/230	Трави	Квітки неправильні (зігоморфні); $\text{C}_{(5)}\text{P}_{(2+3)}\text{T}_4\text{M}_1$; китиця; плід — збірний (з 4 горішків)	Чотиригранне стебло, прості листки без прилистків розміщені супротивно	<i>Лікарські</i> : м'ята, шавлія лікарська, чебрець, лаванда, кропива собача. <i>Декоративні</i> : монарда, шавлія блискуча.
Лободові Chenopodiaceae 1500/100	Трави	$\text{O}_5\text{T}_5\text{M}_1$; суцвіття — волоть, складний колос; плід — горішок, супліддя (у буряка)	Листки прості, без прилистків, часом редуковані або зрослі з міжвузлями стебла, суцільні	<i>Харчові</i> : буряк, шпинат городній. <i>Бур'яни</i> : лобода, курай.

У **життєвому циклі розвитку квіткових** повністю переважає спорофіт ($2n$). З мікроспор у пиляках тичинок розвивається чоловічий гаметофіт — пилькове зерно, утворене з вегетативної клітини й двох спермій. З мегаспори в насінному зачаткові розвивається жіночий гаметофіт — зародковий мішок. Всередині зародкового мішка розвиваються яйцеклітина, клітини-синергіди, полярні ядра, антиподи. Запліднення подвійне. Обидва спермії зливаються з клітинами жіночого гаметофіта — яйцеклітиною та центральною клітиною. Насінина, яка утворюється в результаті запліднення, містить зародок з однією або двома сім'ядолями, насінну шкірку й ендосперм. Насінина формується всередині плоду, який утворюється із зав'язі квітки або інших її частин.

Таблиця 24

ОСНОВНІ ОЗНАКИ РОДИН КЛАСУ ОДНОДОЛЬНІ (LILIOPSIDA)

Родина, кількість видів у світі / в Україні	Життєві форми	Особливості генеративних станів (формула квітки, суцвіття, плід)	Особливості вегетативних органів	Представники класу та їхнє значення
Злакові, (Тонконогові, Poaceae), 10 тис./500	Багато-річні, рідше дворічні та одно-річні трави	$O_2T_3M_1$; складний колос, волоть, початок; Зернівка	Стебло соломину (порожнисте всередині міжвузлів, зі здутими вузлами), листки сидячі, з піхвою, цілокраї, прості, лінійні, з паралельним жилкуванням	<i>Зернові</i> : пшениця, жито, ячмінь, кукурудза, просо, сорго, овес, рис. <i>Технічні</i> : цукрова тростина, бамбук, очерет. <i>Кормові</i> : тимофіївка, стоколос, тонконіг. <i>Лікарські</i> : кукурудза, пирій. <i>Бур'янові</i> : пирій, мишій, вівсюг, пажитиця, куряче просо
Лілійні (Liliaceae), 470/70	Багато-річні трави	$O_{3+3}T_{3+3}M_1$; поодинокі квітки, зонтик, китиця, волоть; коробочка, ягода	Характерні видозмінені пагони (кореневище і цибулина). Листки прості, цілісні, лінійні або овальні, з паралельним або дуговим жилкуванням	<i>Овочеві</i> : цибуля, часник, спаржа. <i>Лікарські</i> : конвалія, купина, цибуля, чемериця, алое. <i>Декоративні</i> : лілія, тюльпан, нарцис, конвалія, гіацинт, проліска
Осокові (Cyperaceae), 5 тис./150	Багато-річні та однорічні трави	Квітка не має оцвіттини або вона сильно редукована; роздільностатеві: $\sigma^0 O_{(0)}T_3$; $\phi^0 O_{(0)}M_1$; колоски, які, в свою чергу, зібрані у волоть або головку; горішок.	Стебло частіше тригранне, рідко циліндричне; листки лінійні з піхвою, що обгортає стебло у вигляді трубки	<i>Кормові</i> : осока сухих місцевостей.

5. Значення покритонасінних у природі та житті людини

Покритонасінні утворюють складні багаторусні рослинні угруповання на всіх материках Землі, продукують величезну органічну масу в біосфері, підтримуючи при цьому відносно сталий склад і вологість до-вкілля.

Серед покритонасінних виокремлюють більше 2000 видів культурних і господарсько цінних дикорослих рослин.

Питання для самоперевірки

1. Охарактеризуйте насінні рослини.
2. Дайте загальну характеристику відділу Голонасінні (*Pinophyta*).
3. У чому полягає значення голонасінних у природі та житті людини?
4. Дайте загальну характеристику відділу Покритонасінні, або Квіткові (*Magnoliophyta*).
5. У чому полягає значення покритонасінних у природі та житті людини?

Цікаво знати, що

- Бурштин утворився зі смоли вимерлих хвойних.
- Найстаріше дерево на Землі — сосна остиста. Їй близько 5000 років, і на ній досі з'являються шишки. Ростає сосна в США, у Білих горах Каліфорнії.
- З живиці хвойних дерев роблять скипидар.
- У ялини змієподібної, рослини нашої флори, зовсім немає гілок.
- Хвоя у ялиці м'яка і неколюча, має ніжний, приємний смолистий запах. Аромат хвої залежить від наявності в ній ефіру борнеолу, який має бактерицидні властивості.
- У хвої ялиці вітаміну С в 6 разів більше, ніж у лимонах.
- Тис ягідний — вічнозелене хвойне дерево — має міцну буровато-червону деревину, яка не піддається руйнівній дії повітря, не гниє у воді. Тому його ще називають негний-деревом. Хвоя, кора і деревина тиса отруйні. Це одне з найотруйніших дерев в Україні.
- Перша держава хліборобів — Шумер утворилася на Близькому Сході приблизно 5 — 7 тисяч років тому.
- Перший хліб на Землі був з дикого ячменю.
- Хліб у тому вигляді, що ми знаємо, був випечений на початку XVI століття в Англії лондонськими пекарями. Вони вперше випекли з білого пшеничного борошна рум'яні булочки і піднесли їх у дар королю.
- До появи грошей пшениця була мірилом вартості: за міру пшениці давали дві міри ячменю. Коли ж з'явилися карбовані монети, на них з одного боку робилися зображення колоса пшениці.
- Капуста городня дуже багата на вітамін С, якого в ній міститься стільки само, як і в лимонах та апельсинах.
- Сік лимона або цибулі у пригодницьких романах використовується в якості невидимого чорнила. Як невидиме зробити видимим? Варто потримати аркуш над вогнем, як з'являється напис.

Назви рослин із античної міфології

- **Горицвіт весняний (*Adonis vernalis*)** ще називають **адонісом**. Ця назва походить від імені красеня-юнака, про якого розповідає давньогрецька міфологія. Богиня краси і кохання Афродіта передала юнака на виховання Парсефоні — богині царства мертвих. Та не схотіла Парсефона розлучатися з вихованцем, і Зевсу довелося вирішувати суперечку між богинями. Зевс запропонував, щоб Адоніс півроку проводив під

землею, у Парсефони, а півроку — на землі. Тому і з'являється адоніс-горищвіт на землі ненадовго, лише навесні.

➤ **Вороняче око звичайне** (*Paris quadrifolia*) носить ім'я античного героя — Паріса, сина троянського царя Пріама і цариці Гекуби. За легендою, богиня розбрату Еріда покотила на весільному бенкеті між гостями золоте яблуко з написом: «Найвродливіший». Богині Гера, Афінa і Афродіта засперечались, кому з них воно повинно належати — і Паріс присудив яблуко Афродіті. Вдячна богиня допомогла Парісу викрасти Єлену, дружину спартанського царя Менелая, через що й відбулася Троянська війна. Ім'я Паріса стало символом красеня, спокусника. Уважно вдивившись у квітку воронячого ока навесні, бачимо, що хоча вона скромна, але сповнена вишуканої краси: пелюстки її видовжені і загострені. І восени ця рослина, прикрашена посередині чорно-сизою ягідкою, виглядає ефектно. Тому й, справді, рослина гідна зватися ім'ям красеня Паріса.

➤ **Андромеда багатоліста** (*Andromeda polifolia*) названа за античним міфом. Андромеда, дочка Кофея та Касіопеї, була надзвичайно вродливою дівчиною і мала бути принесена в жертву морській потворі. Персей, захоплений красою дівчини, вбив потвора і посватався до Андромеди. Після смерті Андромеди Афінa перетворила її на сузір'я. Рослина андромеда, яка зростає на сфагнових болотах північної частини Полісся, справді гарна: невисока, з рожевими глечикоподібними квіточками — дзвониками. Своє коріння вона ховає серед болотяного моху.

➤ **Нарцис** завдячує своєю назвою давньогрецькому міфу про красеня Нарциса, який закохався за присудом богині правосуддя Немезиди у своє віддзеркалення у воді. Так і помер Нарцис від любові до самого себе.

З історії назв культурних рослин

➤ Зерна **проса** треба було очищати, *просівачи* його через сито. Звідси слово *просо* ввійшло у мови усіх слов'янських народів. Очищені від плівок зерна проса називалися *пионом*.

➤ В українській і білоруській мовах **жито** — джерело життя. І це не випадково. Сільське населення харчувалося в основному чорним житнім хлібом. Коли селяни їли чорний хліб, вони з любов'ю примовляли: «Житній хліб білій паляниці дідусь». Однак вони помилялися. Пшениця як культурна рослина з'явилася понад сім тисяч років тому, а жито — тільки тисячу років тому.

➤ Французи, поляки, словаки називають **картоплю** *земляними яблуками*. Церква Росії охрестила бульби картоплі *чортівими яблуками*. Іспанці за зовнішню подібність із їстівним грибом трюфелем називали бульби картоплі *партуфелем*.

➤ У Давньому Римі качани капусти називали *капут*, що означало *голова*. Звідси і пішла назва **капусти**.

➤ За золотаво-жовтий цвіт пелюсток, що розташовані навкруги у вигляді променів сонця, **соняшник** називали *квіткою сонця*. Болгари називають цю рослину «солнцеглядом», росіяни — «подсолнечником».

➤ Давні слов'янські племена одержали **гречку** від торгівлі з Грецією. Звідси і її назва — гречка, від слова *грек*.

➤ Індіанці *майя* називали **кукурудзу** *майсом*. В Іспанії, Німеччині, Австрії та інших європейських країнах зерна цієї рослини називають *майсом*. У Туреччині цю рослину називали *кочороз*. Коли Туреччина у XVIII сторіччі вела війни з Болгарією, Сербією та Росією, про кукурудзу довідалися і в цих країнах.

Походження назв плодових рослин

➤ Рослина **агрус** була відома в культурі багато століть і тому мала кілька назв: берсень, криж, агриз, агруст. Старовинна російська назва берсень під іноземним впливом була заміненена на крижовник, що походить від польського слова «криж» — неправильно перекладена поляками німецька назва рослини — «крисдорнбер» — хрестова тернина. Згадки про агрус є в літописах Київської держави за XI століття.

➤ Рослина **апелсин** поширилася з Південно-Східної Азії. Мандрівник Васко да Гама в 1498 році завіз апельсин у Португалію зі східного берега Африки. Через деякий час цю культуру, заради великих солодких плодів, почали посилено розмножувати в Італії, Франції, Голландії, вирощуючи її у спеціальних приміщеннях. Від кольору плодів пішла французька назва «оранж». А німці назвали цей плід «апфельсіне» («апфель» — «яблуко», «Сіна» — «Китай»), тобто «китайське яблуко». У нас це слово почали вимовляти як апельсин. Цікаво, що від французького «оранж» будівля, де вирощували апельсини, дістала назву оранжереї. А слово «оранжерея» стало основою для назви міста Оранієнбаум (тепер місто Ломоносов) під Санкт-Петербургом.

➤ У свій час слов'янська мова запозичила у готів слово «вейнгардс», яке означало «місце, де росте виноградна ліана». Зараз це слово означає й саму виноградну лозу, й її плоди. **Виноград** — цікава і дивовижна рослина, про яку складено багато легенд та вигадок. Стародавні люди дивувались здатності винограду обвивати дерева і вибиратись на їх верхівки. В одному із старогрецьких міфів розповідається, що юнак Ампел, улюбленець бога вина і розваг Діоніса, виліз на високе дерево, по якому вився виноград, щоб зірвати виноградне гроно, впав і розбився. Бог Діоніс, гірко сумуючи за своїм улюбленцем, змусив і виноград плакати. З того часу з настанням весни прозорі краплі виноградних сліз, виблискуючи на сонці, поволі скочуються по безлистих пагонах і падають на землю. З цього міфу пішла грецька назва винограду. Слово «ампел» перекладається на українську мову як виноград. Звідси ж походить і слово «ампелографія», що означає виноградарство, тобто науку про сорти та види винограду. Ампельними називають виткі рослини, які використовують у декоративному садівництві.

➤ На Україну **горіх** проник з території Румунії, яка раніше називалась Волощиною, і тому дістав назву — **горіх волоський**. Звідки ж інша назва — грецький горіх? Батьківщина цього дерева не Греція, а Середня Азія та Закавказзя, звідки воно поширилося в інші країни. У Європу

цей горіх потрапив завдяки грецьким купцям, тому і закріпилася ця назва. Римляни називали горіх жолудем Юпітера і королівським горіхом.

➤ Слово «**гранат**» походить від латинського слова «гранатус», що означає «зернина, зернистий». Плоди граната кулясті, вкриті твердою яскраво-червоною або жовтою шкіркою. Ніби стільники з медом, вони наповнені напівпрозорими, прохолодними на дотик, смачними зернами. Це насіння, кожне з яких оточене соковитою рожевою м'якоттю. У таджицькій легенді розповідається: давно колись в одного східного володаря тяжко захворіла донька. Багато лікарів, сподіваючись на високу нагороду, лікували її. Та все було даремно. Тоді засмучений батько розіслав гінців у всі кінці країни на пошуки нових, досвідченіших лікарів. Вони знайшли мандрівника, який успішно лікував людей якоюсь рідиною. Гінці схопили його і привели у палац володаря. Мандрівник почав лікувати дівчину. Незабаром вона одужала, стала життєрадісною. Щедро нагородивши мандрівника, володар захотів дізнатися, чим той лікував його доньку. «Я поїв хвору соком граната», — відповів він.

Гранатовою столицею називають селище Куву, яке знаходиться на сході Узбекистану, бо там найбільші в Середній Азії плантації граната. Мабуть, не випадково кожна третя дівчина селища має ім'я Анорхон, яке походить від узбецького слова «анор» — гранат.

➤ Багато спірних міркувань щодо походження слова «**малина**». Одні вважають, що назва рослини походить від російського слова «мал», тобто — малий, через те що плід складається з багатьох маленьких кісточок. Інші — що ця назва пов'язана або з кельтським словом «мелен» — жовтий, або з латинським «муллес» — червоний.

➤ У дикому стані **порічки** ростуть на берегах річок, тобто «по річці».

➤ Свою назву **смородина** дістала від старослов'янського слова «смород»- запах.

Походження культурних рослин

➤ Перші сорти культурної **пшениці** були виведені на плодючих землях у межах річки Тигру і Єфрату понад сім тисяч років тому. Дика пшениця із ламким колосом і зерном, що швидко обсіпається, перетворилася у цінний сорт пшениці, який згодом поширився по всій Азії і Європі.

➤ Хліборобам Близького Сходу жито було відоме як бур'ян у посівах пшениці. Та в міру поширення пшениці на північ ця теплолюбна культура замінювалася більш витривалим житом. Вперше спробували пекти хліб із жита північні народи — кельти.

➤ Дикі сорти картоплі зростали в Південній Америці. 1565 року, майже через 70 років після відкриття Америки, картопля вперше була завезена в Європу. Перша картопля не була схожа на сучасну. У неї було високе бадилля і дрібні бульби, гіркуваті на смак, адже містили значну кількість отруйної речовини соланіну, який часто спричиняв отруєння організму. Тому проти чужої рослини виступила не тільки церква, а й селяни. Відтак виникла помилкова думка, що картопля от-

руйна, і бульби назвали «чортовим яблуком». Спроби силою примусити селян вирощувати картоплю призводили до бунтів. Та згодом картопля стала одним із основних продуктів харчування. Недарма кажуть: «Картопля — другий хліб». І це вірно: за поживністю картопля втричі перевершує жито. Коли вперше почали вирощувати картоплю в Україні — не встановлено. Відомо лише, що спочатку садили її на Лівобережжі, зокрема у Харківській та Полтавській губерніях, а в 1742 році почали вирощувати й на Правобережжі, тобто у Подільській, Волинській та Київській губерніях. На городах киян картопля відома з 1764 року.

➤ Дика капуста і донині зростає на скелястих берегах Середземного моря. Нині відомі різноманітні види капусти: качанна капуста, цвітна капуста, савойська капуста, капуста кольрабі, брюссельська капуста.

➤ Петро I привіз з Голландії дивну рослину — соняшник. Ця рослина на якийсь час стала лише прикрасою Ботанічного саду. Соняшник з крупним насінням прийшов у Росію з півдня в середині XVIII століття.

➤ Дика гречка росла на схилах Гімалаїв. З Індії культурні сорти гречки купці привезли в Китай, Єгипет, Вавилон.

Рослини — засоби для цілення

➤ Український учений Амбодик-Максимович Нестор Максимович — засновник науки про цілющі властивості лікарських трав.

➤ Запах цибулі оберігає людину від захворювань, а вживання у їжу веде до якнайшвидшого одужання. Це пояснюється тим, що летючі речовини — фітонциди, що виділяються цибулею, убивають гнильні бактерії.

➤ Першим, хто виявив і випробував на собі цілющі властивості картоплі, був мореплавець Магеллан, який здійснював кругосвітню подорож. У своїх нотатках він писав, що «цей корінь на перших порах запобігає і виліковує цингу, а згодом втрачає свою силу». Про ці властивості картоплі знав і російський мандрівник І. Крузенштерн, який брав бульби картоплі у кругосвітню морську подорож 1803-1806 років. Вони врятували його команду від цинги. Коли 1805 року він прибув на Камчатку, де лютувала ця хвороба, то порадив місцевим жителям запасатися на зиму картоплею, ріпою і капустою.

➤ Листки подорожника великого українці використовують як засіб від нарівів, при перев'язуванні ран як кровоспинний засіб.

➤ Свіжі потовчені листки полину гіркого українці застосовують як кровоспинний засіб при крововиливах на тілі, а розведену настоянку з цієї рослини використовують для примочок від синців, ран, при хворобах очей та укусах комах.

Рослини — символи України

➤ Чорнобривці, оспівані в піснях, стали символом українського села.

➤ Калина звичайна є символом рідної української землі, батькової хати, символом любові, безсмертя.

➤ Верба є своєрідним символом повноти життя, довголіття, жіночої краси, м'якості жіночої натури.

- Конвалія є символом ніжності, радості й краси, вірності й чистоти кохання.
- Барвінок є символом краси і безсмертя.
- Ромашка лікарська є символом доброти і ніжності.
- Мак є символом поєдинку любові та ненависті. Червоні пелюстки — це любов, чорна середина — ненависть.
- Соняшник є своєрідним оберегом домашнього затишку.
- Каштан кінський є символом Києва.

«Смачні дерева»

➤ **Цукеркове дерево** росте в Кореї, Китаї, Японії, Індії. Плоди м'ясисті, жовто-оранжевого кольору, дуже пахучі та солодкі. Ними охоче ласують люди, не оминають і птахи.

➤ **Молочним деревом** називають бросиум корисний. Якщо надрізати кору дерева, потече в'язкий, пахучий, приємний на смак сік, що містить у собі 57% води, 3-5% цукру і смоли, 37% воску.

➤ **Лимонним деревом** називають баобаб — мешканця африканських саван. З його плодів, схожих на огірки, готують напій, схожий за смаком на лимонад.

➤ **Хлібне дерево**, або **артокарпус**, росте на островах Океанії та Зондського архіпелагу. На міцних гілках виростають велетенські довгасті кремово-золотисті плоди, інколи завдовжки близько 1 м, в діаметрі — 0,5 м, масою до 20 кг. Майже протягом цілого року — з листопада по серпень — дерево утворює свої плоди, які мають своєрідний гострий запах і містять 60-80% крохмалю, 14% цукру та 1% олії. Плоди знімають з дерев довгими, роздвоєними на кінці палицями. Потім короткими загостреними кілками їх наколюють і залишають на ніч до наступного дня. Уночі м'якоть плодів, наче пшеничне тісто на дріжджах, починає бродити. А вранці «хлібне тісто» вже можна заготовляти на майбутнє — його силосують. Викопують метрової глибини ями, стінки і дно яких вистеляють камінням та банановим листям, і складають туди, утрамбовуючи, очищені від шкірки плоди. Зверху яму накривають листям та придавлюють камінням. Згодом, коли «тісто» перебродить, яму відкривають, беруть його, скільки треба, додають води та кокосової олії і замішують, довго розминаючи у спеціальних дерев'яних коритах. Невеликі шматки тіста загортають у листя та печуть у печах чи на розжареному камінні. Спечений хліб майже не відрізняється від пшеничного хліба.

➤ **Ковбасне дерево** зустрічається в лісах Уганди. Своєю назвою воно зобов'язане плодам, які на вигляд нагадують ковбасу. Вони звисають з кінців гілок і мають масу до 6 кг. Але в їжу ці плоди не вживаються. Плоди ростуть надзвичайно швидко — від цвітіння до дозрівання не проходить і місяця. З плодів місцеві жителі виготовляють чашки і жовту фарбу, а з кори — ліки від багатьох хвороб.

➤ **Суничне дерево** росте на Чорноморському узбережжі Кавказу і в Криму. Супліддя його завбільшки з волоський горіх і схожі на плоди садових суниць, але вони несмачні.

➤ **Горіх грецький, або волоський**, дає плоди, калорійніші за молоко в десять, а за хліб — у три рази. За вмістом вітаміну С горіх у вісім разів перевищує смородину і в 5 разів — плоди цитрусових.

«Технічні дерева»

➤ **Олійне дерево, або роспермум Парку**, цінують африканці, оскільки з його насіння видобувають олію, яка йде на виготовлення мила.

➤ **Свічкове дерево**, яке зростає у Панамі, утворює плоди настільки багаті на жир, що коли проткнути крізь плід гніт, утвориться свічка. Горить вона без диму й кіптяви протягом 3-5 годин.

➤ З найтовщого дерева **баобаба** використовують міцні волокна деревини — з них плетуть рибальські сітки, виготовляють папір.

Еволюційний процес

➤ Голонасінні виникли не від справжніх (типових) папоротей, а від однієї з бічних різноспорових гілок найдавніших папоротеподібних рослин. Це ще раз підтверджує сформульоване відомим палеонтологом Є. Коном (1904) правило, згідно з яким у процесі еволюції нові групи організмів зазвичай виникають не від вищих представників предкового таксона, а від порівняно найменш спеціалізованих його представників.

Життєві поради

➤ Учені з Англії виявили, що картопля знижує кров'яний тиск завдяки речовині кокоамін. Найкориснішою є відварена картопля або приготовлена на пару. Але любителям чіпсів радити не варто — у них кокоамінів найменше. Тож їжте варену картоплю на здоров'я!

➤ Щоб забезпечити мінімальні втрати поживних речовин, важливо правильно готувати бульби картоплі перед тепловою обробкою:

1) добре захищає бульби від втрат приготування їх не очищеними («у мундирі»);

2) при чищенні й різанні картоплі потрібно користуватися тільки ножами з нержавіючої сталі, оскільки від контакту з залізом руйнується вітамін С;

3) якщо картоплю варити в чавунці, емальованій чи елітованій чистим алюмінієм каструлі, то аскорбінова кислота (вітамін С) окислюватиметься набагато менше, ніж у простому алюмінієвому посуді, де домішки інших металів руйнують її швидше;

4) очищені бульби найкраще варити зразу в невеликій кількості води, але якщо це зробити неможливо з якоїсь причини, тоді їх зберігайте у холодній воді (однак не більше години);

5) очищені бульби бажано занурювати у гарячу воду, а не в холодну; це пояснюється тим, що гаряча вода відразу вбиває верхній шар клітин, і процес вимивання поживних речовин зменшується;

6) не допускати розварення бульб або тривалого їх смаження;

7) добре (майже повністю) зберігається вітамін С при варінні бульб у м'ясному бульйоні та смаженні у фритюрі (до відома: у свіжому пюре

втрата вітаміну С сягають 70-80%, а після повторного підігрівання — 100%);

8) солити картоплю краще перед закінченням варіння, за 5-10 хв. до зняття каструлі з вогню (це забезпечує збереження в бульбах більшості мінеральних солей);

9) страви з картоплі споживати одразу після приготування.

➤ Розварювання бульб можна запобігти, додавши у воду одну-дві ложки капустиного чи огіркового розсолу або кілька крапель оцту.

➤ Зварені «в мундірі» бульби легко чистяться від шкірки, якщо відразу після варіння їх облити холодною водою.

➤ Молоду картоплю легше чистити, якщо занурити у гарячу, а потім у холодну воду або перед чищенням покласти її на 10-15 хвилин у холодну воду.

➤ При чищенні молодої картоплі руки темніють. Щоб запобігти цьому, слід перед чищенням бульб сухі руки змочити оцтом і висушити їх.

➤ Воду, в якій варили картоплю, не виливайте (вона багата мінеральними солями та крохмалем), а використайте для супів та соусів.

➤ Щоб зменшити вміст радіонуклідів у бульбах, слід після закипання злити воду, а потім залити картоплю окропом і варити до готовності.

Рекомендована література

1. Гончаренко І.В. Будова рослинного організму. — Суми: ВТД «Університетська книга», 2004. — 200 с.

2. Грин Н., Стаут У., Тейлор Д. Биология: В 3-х томах. — М.: Мир, 1996.

3. Козицька Т.В. Гемоглобін у рослин ?! // Біологія і хімія в школі. — 2006. — №4. — С.12-13.

4. Мороз І.В., Гришко-Богменко Б.К. Ботаніка з основами екології. — К.: Вища шк., 1994. — 240 с.

5. Проценко Д.Ф., Брайон А.В. Анатомія рослин. — К.: Вища школа, 1981. — 280 с.

6. Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника: В 2-х томах. — М.: Мир, 1990.

ЛЕКЦІЯ 15

РОСЛИННІСТЬ УКРАЇНИ ТА ЇЇ ОХОРОНА

План

1. *Поняття про рослинність.*
2. *Класифікація рослин за життєвими формами і за тривалістю життя.*
3. *Охорона рослинного світу України.*

Основні поняття: рослинність, дерева, чагарники, чагарнички, напівчагарники, напівчагарнички, ліани, сукуленти, трави, однорічні рослини, дворічні рослини, багаторічні рослини, біосферні заповідники, природні заповідники, національні парки, регіональні (обласні) ландшафтні парки, заказники, і пам'ятки природи, Червона книга України, Зелена книга України.

1. Поняття про рослинність

Рослинність — сукупність рослинних угруповань (фітоценозів) на певній території. Наша країна, що розмістилася в центрі Європи, простяглася на 1316 км із заходу на схід і 893 км з півночі на південь і займає площу 603 500 км². З ботаніко-географічної точки зору Україна лежить у межах трьох природних зон — мішаних лісів, степової та лісостепової. Україна характеризується різноманітністю природних умов, тому рослинний покрив її території дуже багатий. Природна рослинність України займає 19 млн га. Загальна площа лісового фонду становить біля 9645 тис. га, із них покритих лісом — 826 тис. га. Флора України налічує понад 25 тис. видів рослин, із них біля 5 тис. видів вищих рослин.

Головні типи рослинності України:

1. Сланики та високогірні луки.
2. Темнохвойні та широколистяно-хвойні ліси.
3. Соснові та широколистяно-соснові ліси.
4. Широколистяні ліси.
5. Ксерофітні рідколісся та зарості геміксерофітних чагарників.
6. Степи.
7. Болота.
8. Рослинність заправ.
9. Позазаправні луки.
10. Приморська літоральна рослинність.

2. Класифікація рослин за життєвими формами і за тривалістю життя

Життєва форма (біоморфа) — це зовнішній вигляд (габітус) рослин, що сформувався історично під впливом екологічних факторів і спадково закріпився.

Розроблено таку класифікацію рослин за життєвими формами:

1) *дерев*а — багаторічні рослини з надземними частинами, що дерев'яніють, яскраво вираженим одним стовбуром заввишки не нижче 2 м;

2) *чагарники (кущі)* — багаторічні рослини з надземними частинами, що дерев'яніють. На відміну від дерев не мають яскраво вираженого одного стовбура; гілкування починається від самої землі, тому утворюється кілька рівноцінних стовбурів (наприклад, бузок, барбарис, таволга);

3) *напівчагарники (напівкущі)* — багаторічні рослини заввишки більше 1 м із здерев'янілими нижніми та трав'янистими верхніми пагонами, які щорічно відмирають (наприклад, деякі види ефедри, астрагалу та ін.);

4) *чагарнички (кущички)* схожі на чагарники, але низькорослі — не вищі за 50 см (наприклад, журавлина та ін.);

5) *напівчагарнички (напівкущички)* схожі на чагарнички, але відрізняються від них тим, що в них дерев'яніють тільки нижні частини пагонів, верхні частини щорічно відмирають (наприклад, деякі види роду полин та ін.);

6) *ліани* — рослини, які не здатні підтримувати вертикальний напрям свого стебла без інших рослин або штучних опор; ліани поділяють на:

- *виткі*, стебла яких обвиваються навколо іншої рослини або штучної опори (наприклад, хміль, березка польова, деякі сорти квасолі та ін.);

- *лазячі*, стебла яких піднімаються вгору за допомогою додаткових коренів (плющ), вусиків (виноград), гачків (підмаренник);

7) *сукуленти* (від лат. *succulentus* — соковитий) — багаторічні рослини із соковитими стеблами й листками, що містять запас води; залежно від того, де нагромаджується вода, розрізняють:

- *листові* — алое, молодило, очиток, агава та ін.;

- *стеблові* — молочаї, опунції та ін.;

8) *трави* — рослини із соковитими, зеленими й повністю не здерев'янілими пагонами; їхні надземні частини щорічно відмирають.

Існує класифікація рослин за **тривалістю життя**:

1) *однорічні рослини (однорічники)* живуть один рік, протягом якого вони виростають із насінин, зацвітають, плодоносять та відмирають; розрізняють:

- *ярі* (льон, гречка, просо, яра пшениця);

- *озимі* (озиме жито, озима пшениця);

2) *дворічні рослини (дворічники)* живуть два роки:

- у перший рік із насінин розвивається вегетативна частина рослини;

- на другий рік утворюється квітконосний пагін; після плодоношення рослина відмирає.

3) *багаторічні рослини* живуть більше двох років; досягнувши певного віку, вони можуть цвісти й плодоносити щороку.

Однорічні та дворічні — трав'янисті рослини, багаторічними можуть бути як трав'янисті, так і чагарникові або деревні рослини.

3. Охорона рослинного світу України

Об'єктами охорони рослинного світу є певні території, рослинні угруповання, рідкісні та зникаючі види. В Україні існує система природоохоронних структур: біосферні заповідники, природні заповідники, національні парки, регіональні (обласні) ландшафтні парки, заказники і пам'ятки природи.

Біосферні та природні заповідники — найвища категорія природно-заповідного фонду, за якою найповніше забезпечується виконання функцій заповідання (табл. 25). В них заборонені будь-які види господарської діяльності, полювання, збір грибів, плодів та туризм. У заповідниках ведуться наукові дослідження з вивчення причин, що призводять до порушення рівноваги в екосистемах. На основі результатів досліджень розробляються заходи, спрямовані на відновлення рівноваги в природі.

Таблиця 25

ПЕРЕЛІК БІОСФЕРНИХ І ПРИРОДНИХ ЗАПОВІДНИКІВ УКРАЇНИ

№ п/п	Назва	Підпорядкування	Рік створення	Загальна площа, га	Площа земель в постійному користуванні, га
Біосферні заповідники					
1.	Асканія-Нова	УААН	1985	33307,6	11312,2
2.	Чорноморський	НАНУ	1985	89129,0	70509,0
3.	Карпатський	Мінекоресурсів	1993	53630,0	31977,0
4.	Дунайський	НАНУ	1998	46402,9	22662,0
Природні заповідники					
1.	Кримський	Державне управління справами	1923	44175,5	44175,5
2.	Канівський	Національний університет ім.Т.Г.Шевченка	1923	2049,3	2049,3
3.	Український степовий	НАНУ	1961	2768,4	2768,4
4.	Луганський	НАНУ	1968	1575,5	1575,5

№ п/п	Назва	Підпорядкування	Рік створення	Загальна площа, га	Площа земель в постійному користуванні, га
5.	Поліський	Держкомлісгосп	1968	20104,0	20104,0
6.	Ялтинський гірсько-лісовий	Держкомлісгосп	1973	14523,0	14523,0
7.	Мис Март'ян	УААН	1973	240,0	240,0
8.	Карадазький	НАНУ	1979	2855,2	2855,2
9.	Розточчя	Міносвіти	1984	2084,5	2084,5
10.	Медобори	Держкомлісгосп	1990	10516,7	10516,7
11.	Дніпровсько-Орільський	Держкомлісгосп	1990	3766,2	3766,2
12.	Єланецький степ	Мінекоресурсів	1996	1675,7	1675,7
13.	Горгани	Мінекоресурсів	1996	5344,2	5344,2
14.	Казантипський	Мінекоресурсів	1998	450,1	450,1
15.	Опуцький	Мінекоресурсів	1998	1592,3	1592,3
16.	Рівненський	Держкомлісгосп	1999	47046,8	47046,8
17.	Черемський	Держкомлісгосп	2001	2975,7	2975,7

Національні природні парки — природоохоронні установи, призначені зберігати цінні природні, історико-культурні комплекси та об'єкти. На їхній території може здійснюватися з дотриманням заповідного режиму організований туризм, різні форми відпочинку в природних умовах.

Національні природні парки України: Азово-Сивашський, Вижницький, Карпатський, Подільські Товтри, Святі гори, Синевір, Шацький.

Заказники — природні території, створені з метою збереження і відтворення природних комплексів або окремих видів організмів. На їхній території з дотримання вимог охорони довкілля може здійснюватися обмежена господарська діяльність.

З метою вивчення, збереження та акліматизації рідкісних і типових видів як місцевої, так і світової флори створені регіональні (обласні) **ландшафтні парки та ботанічні сади**. Головне призначення цих закладів — проведення освітньо-виховної роботи, формування у людей дбайливого ставлення до природи.

Найбільше видів рослин представлено у колекціях Нікітського державного ботанічного саду (15000 видів), Центрального ботанічного саду ім. М.М. Гришка (13000 видів), Ботанічного саду Київського університету ім. О.В. Фоміна (10000 видів).

Для охорони рідкісних і зникаючих видів рослин і грибів створено Червону книгу України (1996). До **Червоної книги України** занесені 408 видів квіткових, 7 видів голонасінних, 6 видів плауноподібних, 8 видів папоротеподібних, 28 видів мохоподібних, 17 видів водоростей, 30 видів грибів і 27 видів лишайників.

Крім рідкісних видів рослин, існують певні рослинні угруповання, які також потребують охорони. Це спричинило створення **Зеленої книги України** — списку унікальних рослинних угруповань нашої країни, що потребують охорони (120 рослинних угруповань).

Питання для самоперевірки

1. Що таке рослинність?
2. Дайте класифікацію рослин за життєвими формами і за тривалістю життя.
3. Яким чином охороняють рослинний світ в Україні?
4. Що таке Червона книга України та з якою метою вона створена?
5. Що таке Зелена книга України та з якою метою вона створена?

Цікаво знати, що

➤ Найбільше видове різноманіття рослин притаманне гірським місцевостям — Кримським горам (2220 видів) та Карпатам (2012 видів).

➤ Асканію-Нову, перший заповідник України, заснував 1889 року у своєму маєтку поміщик Фрідріх Едуардович Фальц-Фейн. У заповіднику він організував наукові дослідження, створив природознавчий музей і ботанічний парк. Завдяки піклуванню Фальц-Фейна та його помічників уже на початку XX століття в Асканії стали розмножуватися зубри і коні Пржевальського, які на той час майже зникли в природі. Сьогодні тут охороняється близько 40 видів, занесених до Червоної книги України.

Рекомендована література

1. Гончаренко І.В. Будова рослинного організму. — Суми: ВТД «Університетська книга», 2004. — 200 с.
2. Грин Н., Стаут У., Тейлор Д. Биология: В 3-х томах. — М.: Мир, 1996.
3. Мороз І.В., Гришко-Богменко Б.К. Ботаніка з основами екології. — К.: Вища шк., 1994. — 240 с.
4. Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника: В 2-х томах. — М.: Мир, 1990.

СЛОВНИК БОТАНІЧНИХ ТЕРМІНІВ

А

Автотрофи (від грецьк. *autos* — сам, *trophe* — живлення) — організми, які самостійно виробляють органічні речовини з неорганічних сполук з використанням енергії сонячного світла або енергії хімічних процесів.

Автохори (від грецьк. *autos* — сам, *choreo* — йду, просуваюсь) — рослини, які поширюють плоди та насіння за допомогою специфічних пристосувань без діяння зовнішніх агентів

Аероби (від грецьк. *aer* — повітря) — організми, для життєдіяльності яких потрібен вільний кисень повітря.

Аеропоніка — вирощування рослин без ґрунту, корені містяться в повітрі, їх періодично обприскують дрібними крапельками поживного розчину.

Активний транспорт — це такий спосіб транспорту речовин через плазматичну мембрану клітини, який пов'язаний із витратами енергії, оскільки не залежить від концентрації речовин, що мають потрапити в клітину або вийти з неї.

Альгологія (від лат. *algae* — водорість та грецьк. *logos* — наука) — розділ ботаніки, що вивчає водорості.

Амітоз — прямий поділ клітини.

Анаболізм (від грецьк. *anabole* — підйом), або **асиміляція** (від лат. *assimilatio* — уподібнення), — це сукупність процесів поглинання з довкілля, засвоєння і накопичення речовин, які використовуються для синтезу необхідних для клітини (організму) сполук.

Андроцей (від грецьк. *andros* — чоловік, *oikia* — житло) — сукупність тичинок у квітці.

Анемофілія (від грецьк. *ánemos* — вітер і *philēō* — люблю) — пристосованість рослин до перехресного запилення за допомогою вітру (береза, тополя, дуб).

Анемохори (від грецьк. *anemos* — вітер, *choreo* — йду, просуваюсь) — рослини, плоди та насіння яких розповсюджуються за допомогою вітру.

Анізогамія (від грецьк. *anisos* — неоднаковий, *gamos* — шлюб) — чоловічі й жіночі гамети відрізняються одна від одної за формою і рухливістю (деякі водорості).

Антикодон — триплет нуклеотидів, розташований на верхівці молекули тРНК; визначає амінокислоту, яку транспортує дана молекула тРНК, і впізнає комплементарну йому ділянку з трьох нуклеотидів (кодон) молекули іРНК.

Ареал (від лат. *area* — простір, площа) — зона поширення, в межах якої природно зустрічається конкретний вид рослини.

Асиміляційна тканина (від лат. *assimilatio* — уподібнюю), або **хлоренхіма** (від грецьк. *chloros* — зелений, *enchyma* — тканина), — основна фотосинтезуюча тканина, розташована в листках між верхньою та нижньою епідермою і молодих стеблах у первинній корі.

Асиміляційні корені — надземні корені, які виконують функцію фотосинтезу (водяний горіх, тропічні орхідеї-епіфіти).

Б

Багатоклітинні організми — організми, тіло яких складається з багатьох клітин, що відрізняються за будовою та функціями й здатні утворювати тканини і органи.

Базальна клітина (від грецьк. *basis* — основа) — одна з двох клітин, що утворилася після першого поділу зиготи покритонасінних рослин і розміщена ближче до мікропіле.

Барохори (від грецьк. *baros* — тяжіння, *choreo* — йду, просуваюсь) — рослини, плоди та насіння яких опадають під впливом сили тяжіння.

Бентос (від грецьк. *benthos* — глибина) — сукупність організмів, які ведуть придонний спосіб життя.

Білки, або протеїни — це високомолекулярні біополімери, мономерами яких є залишки амінокислот.

Бінарний поділ (від лат. *bi* — подвійний, два) — поділ клітини, результатом якого є утворення з однієї материнської клітини двох дочірніх. Бінарному поділу передують реплікація ДНК.

Біогеохімічний колообіг речовин — це обмін хімічними елементами і сполуками між різними компонентами біосфери внаслідок життєдіяльності різноманітних організмів, що має циклічний характер.

Біогідроценоз (від грецьк. *bios* — життя, *hydor* — вода, *koinos* — спільний, загальний) — історично складена сукупність рослин, тварин, грибів і мікроорганізмів, що населяють певну ділянку водойми з відносно однорідними умовами існування.

Біологічна система (від грецьк. *bios* — життя, *systema* — поєднання, сукупність) — біологічні об'єкти різної складності (клітини і тканини, органи, системи органів і організми, екосистеми, біосфера), які мають зазвичай декілька рівнів структурно-функціональної організації.

Біополімери (від грецьк. *bios* — життя, *poly* — багато, *meros* — частка) — це такі високомолекулярні органічні сполуки, молекули яких складаються з великої кількості однакових чи різних за хімічною будовою ланок, що повторюються.

Біосферний рівень організації живої матерії характеризується біологічним власним колообігом речовин і єдиним потоком енергії, які забезпечують функціонування біосфери як цілісної системи.

Біологічна хімія, або біохімія (від грецьк. *bios* — життя, *химія*) — це наука, що вивчає хімічний склад живих організмів, будову, властивості та роль виявлених у них сполук, шляхи їхнього виникнення та перетворення.

Біомаса (від грецьк. *bios* — життя, від лат. *massa* — шматок) — це маса особин у перерахунку на одиницю площі або об'єму.

Біотоп (від грецьк. *bios* — життя, *topos* — місце) — відносно однорідна в екологічному відношенні ділянка суходолу чи водойми зайнята певним біоценозом (напр., тропічний ліс, прісноводна водойма тощо).

Біоценоз (від грецьк. *bios* — життя, *koinos* — спільний, загальний) — історично складена сукупність рослин, тварин, грибів і мікроорганізмів, що населяють певну ділянку суходолу або водойми з відносно однорідними умовами існування.

Ботаніка (від грецьк. *botane* — рослина, зелень, трава) — наука про рослини, їхню зовнішню та внутрішню будову, розвиток, життєдіяльність, еволюцію, систематику, поширення, екологію та охорону.

Бріологія (від грецьк. *bryon* — мох, *logos* — наука) — розділ ботаніки, що вивчає будову, систематику, походження та географічне поширення мохів.

Брунька — це зачатковий пагін з дуже вкороченими міжвузлями.

Брунькування — один із способів вегетативного розмноження, яке здійснюється шляхом відокремлення від материнського організму одного або кількох багатоклітинних утворів — бруньок, що згодом розвиваються в самостійні організми.

Бульба — верхівкове потовщення підземного пагона (столона), у якому відкладається великий запас органічних речовин (картопля).

Бульбокорені — потовщені бічні корені, в яких відкладаються поживні речовини (жоржина, пшінка, любка).

В

Вакуолі (від лат. *vacuius* — порожній) — порожнини у цитоплазмі, заповнені рідиною та оточені мембраною.

Вегетативне розмноження рослин (від лат. *vegetativus* — рослинний) — це утворення нової особини з частини рослини: пагона, кореня, листка або групи соматичних клітин цих органів.

Вегетативні органи (від лат. *vegetativus* — рослинний) — органи, які функціонально підтримують індивідуальне життя рослини; до них належать корінь і пагін та їх метаморфози.

Вентиляційна тканина, або аеренхіма (від грецьк. *aer* — повітря, *enchyma* — тканина) — тканина, що складається з дрібних клітин, розділених добре розвиненою системою великих міжклітинників, що поєднуються в єдину вентиляційну мережу і сприяють газообміну.

Вид (Species) — одна з основних таксономічних категорій, що об'єднує особини, які характеризуються низкою спільних морфологічних ознак, здатних схрещуватися між собою, і які сукупно займають суцільний або частково розірваний ареал.

Видове багатство — це кількість видів, що складають фітоценоз.

Відділ (Divisio) — одна з основних таксономічних категорій, що налягає в царстві рослин найвище положення.

Віночок — це сукупність пелюсток квітки.

Вторинна структура білка — закручений у спіраль поліпептидний ланцюг.

Вторинні меристеми — меристеми, що утворюються з первинних меристем або інших спеціалізованих тканин.

Вуглеводи — це група органічних сполук, загальна формула яких $(\text{CH}_2\text{O})_n$, або $\text{C}_n(\text{H}_2\text{O})_n$, де n — будь-яке ціле число від 3 та більше.

Вузол — це місце прикріплення листків до стебла.

Вусики — довгі тонкі видозмінені пагони з редукованими листками (виноград, огірок, гарбуз, суниця, жовтець повзучий).

Г

Гали (від лат. *galla* — чорнильний горішок) — патологічне розростання ділянок тканин на різних органах рослини внаслідок ушкодження їх бактеріями, грибами, комахами, кліщами.

Галуження — утворення на материнській осі осей підлеглих порядків. **Гаметогенез** (від грецьк. *gametes* — стать, *genesis* — походження) — розвиток статевих клітин (гамет).

Гаплоїдний набір хромосом (від грецьк. *haploos* — одинарний, *eidos* — вигляд) — одинарний набір хромосом (n), який виникає внаслідок мейозу з диплоїдних ($2n$) клітин.

Гаусторії (від лат. *haustor* — той, що п'є), або **корені-присоски**, — одноклітинні або багатоклітинні утвори, за допомогою яких рослини-паразити всмоктують поживні речовини з рослини-хазяїна (вовчок, дзвінець, повитиця, омела).

Геліотропізм (від грецьк. *helios* — сонце, *tropos* — поворот), або **фототропізм** — тропізм, що викликає направлений вигин рослини до джерела світла (сонця).

Генеративні органи (від лат. *genero* — народжую) — органи, пов'язані з функцією статевого розмноження у рослин.

Геном (від грецьк. *genos* — походження) — сукупність генів гаплоїдного набору хромосом організмів певного виду.

Геотропізм (від грецьк. *ge* — земля, *tropos* — поворот) — здатність органів рослин рости у певному напрямку, спричиненому односторонньою дією сили земного тяжіння.

Гетерофілія (від грецьк. *heteros* — інший, лат. *folium* — листок), або **різнолистковість** — істотна відмінність за формою, розмірами, будовою між листками серединної формації.

Гідропоніка — вирощування рослин на водних поживних сумішах, що містять усі елементи, необхідні для живлення організму.

Гідрофілія (від грецьк. *hydro* — вода та *philia* — любов, дружба) — запилення деяких водяних рослин за допомогою води. Гідрофілія може бути надводною (наприклад, у валіснерії) і підводною (наприклад, у різухи).

Гідрохори (від грецьк. *hydro* — вода, *choreo* — йду, просуваюсь) — рослини, плоди та насіння яких розповсюджуються за допомогою води.

Гінецей (від грецьк. *gyne* — жінка, *oikia* — житло) — це сукупність плодолистків, що, зростаючись, утворюють одну або кілька маточок.

Гіпокотиль — частина головної осі зародка насінини від сім'ядолей до кореневої шийки.

Гліколіз (від грецьк. *glykys* — солодкий, *lysis* — розчинення) — розщеплення молекул глюкози — найважливішого джерела енергії для клітин.

Голонасінні — відділ насінних рослин, характерними ознаками яких є: різноспоровість, формування окремо чоловічого і жіночого гаметофітів; насінні зачатки розвиваються відкрито на спорофілах; процес запліднення і розвиток зародка відбувається всередині насінного зачатка; утворення насіння; переважання спорофіту над гаметофітом.

Гутація — виділення назовні надлишку води через спеціалізовані отвори — гідатоди.

Г

Грунт — це верхній родючий шар землі, з якого рослина одержує воду та елементи живлення.

Д

Дводомні рослини — це рослини, в яких тичинкові та маточкові квітки розташовані на різних особинах одного і того ж виду (верба, тополя, конопля).

Дерева — багаторічні рослини з надземними частинами, що дерев'яніють, яскраво вираженим одним стовбуром заввишки не нижче 2 м.

Державні заповідники — найвища категорія природно-заповідного фонду, за якою найповніше забезпечується виконання функцій заповідання.

Диплоїдний набір хромосом (від грецьк. *diploos* — подвійний, *eidos* — вигляд) — парний набір хромосом ($2n$) у соматичних клітинах.

Дисиміляція (від лат. *dissimilis* — несхожість), або **катаболізм** (від грецьк. *katabole* — руйнування), — розпад органічних речовин на простіші сполуки.

Диференціація (від лат. *differentia* — відмінність) — виникнення відмінностей у будові та функціях клітин, тканин під час індивідуального розвитку.

Дифузія (від лат. *diffusio* — поширення) — переміщення молекул однієї речовини в іншій за їх безпосереднього контакту або крізь пори мембран, обумовлене тепловим рухом молекул.

Дихальні корені, або пневматофори — корені, що ростуть вгору від кореневища чи підземного кореня і забезпечують газообмін (болотний кипарис, авіценія).

Дихання — сукупність фізіологічних процесів, що забезпечують надходження в організм кисню і виділення вуглекислого газу й води.

Домінанти (від лат. *dominans* — переважаючий) — види рослин, які кількісно і за вегетативною масою переважають в угрупованні над іншими.

Друзи (чеськ. *druza* — щітка) — кристали зіркоподібної форми, що утворюються внаслідок зростання основами поодиноких кристалів (утворюються, наприклад, у клітинах черешка бегонії, у корі дуба, верби, липи).

Е

Едафобіонти (від грецьк. *edaphos* — ґрунт, земля, *bios* — життя) — організми, які мешкають у поверхневих шарах ґрунту.

Екзопаразити (від грецьк. *exo* — ззовні, *parasitos* — нахлібник, даймоїд) — зовнішні паразити, які постійно живуть на поверхні хазяїна.

Екосистемний рівень організації живої матерії проявляється в тому, що в певній ділянці з подібними фізико-кліматичними умовами існує постійний обмін речовинами і енергії між її живою (популяції різних видів) та неживою частинами.

Ектоплазма (від грецьк. *ektos* — зовні, *plazma* — оформлене) — зовнішній шар цитоплазми.

Ендоплазма (від грецьк. *endon* — внутрішній, *plazma* — оформлене) — внутрішній шар цитоплазми.

Ендоплазматична сітка (ЕПС), або ретикулум (від грецьк. *endon* — внутрішній, *plazma* — оформлене) — система мембран, що утворюють велику кількість каналів, трубочок, цистерн, завдяки чому значно збільшується внутрішня поверхня клітини і поділяється клітина на велику кількість комірок, що відіграє важливу роль у регуляції внутрішньоклітинних ферментних систем, транспорті речовин та перебігу процесів обміну.

Ендосперм (від грецьк. *endon* — внутрішній, *sperma* — насіння) — особлива тканина в насінні голонасінних і покритонасінних рослин, в якій відкладаються запасні поживні речовини, необхідні для розвитку зародка.

Ендоцитоз (від грецьк. *endon* — внутрішній, *kutos* — клітина) — мембранний транспорт у клітину.

Ентомофілія (від грецьк. *éntoma* — комахи і *philia* — люблю) — пристосованість рослин до перехресного запилення за допомогою комах.

Епікотиль — частина головної осі зародка насінини над сім'ядолями.

Епідерма (від грецьк. *epi* — зверху, *derma* — шкіра), або **шкірка** — одношарова тканина, яка вкриває молоді органи рослин, і виконує бар'єрну, захисну, транспіраційну (випаровування води), газообмінну, сисну (кореневі волоски) та секреторну (волоски, залозки) функції.

Епіфіти (від грецьк. *epi* — над, *phyton* — рослина) — рослини, що живуть на інших рослинах, використовуючи їх лише як місце для прикріплення.

Етіопласт — пластида, яка утворюється у рослин, що ростуть в темряві, і містить проламелярне тільце.

Еукаріоти (від грецьк. *eu* — повністю, *karion* — ядро) — організми, клітини яких мають ядро, принаймні на певних етапах їх клітинного циклу.

Ж

Живлення — процес поглинання і засвоєння організмом з навколишнього середовища речовин, необхідних для підтримання його життєдіяльності.

Жилка листка — система судинно-волоконистих пучків, що надають листковій міцності та поєднують у єдине ціле мезофіл листка.

Жилкування листка — порядок розташування жилок у листковій пластинці.

Жири — це сполуки, які складаються із залишків гліцеролу (спирту, що має три гідроксильні групи) та трьох жирних кислот.

Життєва форма (біоморфа) — це зовнішній вигляд (габітус) рослин, що сформувався історично під впливом екологічних факторів і спадково закріпився.

Життєвий цикл, або цикл розвитку, — це сукупність усіх фаз розвитку організмів певного виду.

Жолудь (лат. *glans*) — сухий не розкритий однонасінний плід із шкірястим оплоднем і чашоподібним утворенням, що охоплює оплодень (утворюється у видів роду дуб).

З

Запасальна тканина — пухка тканина, побудована з живих безбарвних клітин з тонкими клітинними стінками і великими вакуолями, в яких накопичуються різні необхідні для рослин сполуки (вуглеводи, білки, ліпіди, вітаміни, вода, органічні кислоти).

Запилення — перенесення пилових зерен на приймочку маточки.

Запліднення — процес злиття двох статевих клітин (гамет) з утворенням заплідненої яйцеклітини (зиготи).

Зигота (від грецьк. *zygotos* — з'єднання до купи) — диплоїдна клітина, що утворюється внаслідок злиття чоловічої й жіночої статевих клітин (гамет).

Зооспора (від грецьк. *zoon* — тварина, *spora* — сім'я) — спора з джгутиками, за допомогою яких вона активно пересувається у водному середовищі (утворюється у багатьох водоростей).

Зоохори (від грецьк. *zoon* — тварина, *choreo* — йду, просуваюсь) — рослини, плоди та насіння яких розповсюджуються за допомогою тварин.

І

Ізогамія (від грецьк. *isos* — однаковий, *gamos* — шлюб) — примітивний тип статевого процесу, коли обидві гамети однакові за формою і рухливістю.

Інтегументи (від лат. *integumentum* — покривало) — покриви насінного зачатка, що відходять від халази і охоплюють нуцелус, але не зростаються, утворюючи пиловхід (мікропіле). З інтегументів після запліднення утворюється насінна шкірка.

Інтерфаза — період між двома послідовними поділами клітини.

К

Калюс (від лат. *callus* — наплив, мозоль) — новоутворення з групи паренхімних клітин, яке виникає в місцях розривів, надрізів, тріщин та сприяє загоюванню ран; утворюється також на кінцях живців, у місцях щеплення рослин.

Кальоза — аморфна безбарвна сполука полісахаридної природи, що за своїми властивостями подібна до целюлози.

Камбій (від пізньолат. *cambium* — обмін, зміна) — вторинна латеральна твірна тканина голонасінних і дводольних рослин.

Каріоплазма (від грецьк. *karion* — ядро, *plasma* — оформлене), або **ядерний сік** — прозоре напіврідке внутрішнє середовище ядра, оточене ядерною оболонкою, в якому проходять усі реакції

Каріотип — це сукупність ознак хромосомного набору (кількість хромосом, їхня форма і розміри).

Карпогон (від грецьк. *karpos* — плід та *gone* — народження) — жіночий статевий орган деяких водоростей, що складається з розширеної черевної частини з хлоропластом і ядром та довгої ниткоподібної частини — трихогінї, заповненої безбарвною цитоплазмою; в кожному карпогоні розвивається по одній яйцеклітині.

Квітка — це видозмінений вкорочений, обмежений у рості пагін, що забезпечує насіннєве розмноження у покритонасінних (квіткових) рослин.

Квітколоже — укорочена вісь квітки, на якій розташовані видозмінені листки (квітколистки): чашолистки, пелюстки, тичинки, маточки.

Квітконіжка — безлиста частина стебла під квіткою.

Клас (Classis) — одна з основних таксономічних категорій, що об'єднує близькоспоріднені порядки у систематиці рослин.

Клітина — основна структурна і функціональна одиниця всіх живих організмів, елементарна біологічна система.

Клітинний рівень організації живої матерії визначає будову і властивості більшості живих організмів (крім вірусів), оскільки клітина є головною морфофункціональною одиницею організації.

Клітинний центр, або **цитоцентр** — немембранна органела, характерна для більшості еукаріот, що складається з двох центріолей; бере участь у формуванні веретена поділу.

Клітинний цикл — період існування клітини від початку останнього поділу до наступного або ж від початку останнього поділу клітини до її загибелі.

Кодон — триплет нуклеотидів, одиниця генетичного коду в молекулі нуклеїнової кислоти, яка кодує певну амінокислоту. Послідовність кодонів у гені визначає послідовність введення амінокислотних залишків у синтезовану молекулу білка.

Коленхіма (від грецьк. *kolla* — клей, *enchyma* — налите, тут — тканина) — сукупність живих округлих (паренхімних) клітин з нерівномірно потовщеними стінками, яка розташована в зонах первинного росту стебла, первинній корі, черешках, вздовж серединної жилки листків.

Колеоптиль (від грецьк. *koleos* — піхва, *ptilon* — перо) — перший зародковий листок бруньки проростків злаків.

Колеориза (від грецьк. *koleos* — піхва, *rhiza* — корінь) — багат шарова тканина, що оточує зародковий корінець в насінні і виконує захисну функцію.

Колючки — дерев'янисті на кінцях загострені пагони без листків (глід, дика яблуня).

Комплекс (апарат) Гольджі — система плоских цистерн в клітині, обмежених гладенькими мембранами; поруч із цистернами розташовані пухирці та каналіці.

Коренева система — сукупність усіх коренів однієї рослини.

Коренева шийка — це місце переходу стебла в корінь; виділяється потовщенням та темнішим забарвленням кори.

Кореневий тиск — це всмоктувальна сила всіх корневих волосків, яка спричинює в рослині односторонній потік води з розчиненими речовинами незалежно від транспірації.

Кореневище — пагін, на якому розміщуються бруньки, додаткові корені, а інколи й редуковані листки (пирій, осока, півники, шавель).

Коренеплід — це видозмінений стовщений головний корінь, який виконує функцію накопичення запасних поживних речовин (буряк, морква, ріпа, петрушка, редька).

Корені-причіпки — видозмінені додаткові корені, за допомогою яких рослини-ліани прикріплюються до інших рослин або штучних опор і піднімаються до джерела світла (плющ звичайний).

Корінь (від лат. *radix*) — підземний осьовий радіально-симетричний вегетативний орган з необмеженим ростом, який закріплює рослину в субстраті (грунті).

Корок, або **фелема** (від грецьк. *phellos* — корок) — вторинна багатощарова мертва покривна тканина, клітинні стінки якої просочені суберином.

Крилатка (лат. *samara*) — синкарпний сухий нерозкритий плід, в якого оплодень розрісся у крилоподібний шкірястий або перетинчастий виріст. Розрізняють: однокрилатку (наприклад, у ясена) та двокрилатку (наприклад, у клена, явора).

Крона — сукупність усіх надземних пагонів дерева, розміщених вище від початку розгалуження стовбура.

Кросинговер (від англ. *crossing-over* — перехрест) — взаємний обмін гомологічними ділянками між гомологічними хромосомами під час їхньої кон'югації в профазі першого поділу мейозу; забезпечує мінливість організмів.

Ксилема — комплексна тканина (провідна, основна, механічна), яка виконує головну роль у висхідному транспорті, і, крім того, забезпечує механічну міцність органам рослин.

Кущ — багаторічна рослина, в якій галуження стебла починається біля самої поверхні ґрунту.

Л

Ламели (від лат. *lamella* — пластинка) — мембранні структури всередині строми хлоропласта.

Лейкопласти (від грецьк. *leukos* — безбарвний і *plastos* — виліплений) — безбарвні пластиди, у матриксі яких містяться ДНК, рибосоми,

а також ферменти, які забезпечують синтез і розщеплення запасних речовин (крохмалю, білків).

Ліани — рослини, які не здатні підтримувати вертикальний напрям стебла без інших рослин або штучних опор; поділяють на *виткі* (стебла яких обвиваються навколо іншої рослини або штучної опори (наприклад, хміль, березка польова, деякі сорти квасолі та ін.)) та *лазячі* (стебла яких піднімаються вгору за допомогою додаткових коренів (плющ), вусиків (виноград), гачків (підмаренник).

Лізосоми (від грецьк. *lysis* — розчинення, *soma* — тіло) — органели, які містять різноманітні гідролітичні ферменти (гідролази), здатні розщеплювати органічні сполуки (білки, нуклеїнові кислоти, полісахариди, ліпіди), що надходять у клітину.

Ліпіди — це сполуки високомолекулярних жирних кислот і трьохатомного спирту — гліцерину.

Ліхенологія (від грецьк. *leichen* — лишайник і *logos* — вчення) — наука, яка вивчає морфологію, систематику, закономірності розвитку, географічне поширення лишайників, значення їх у природі та житті людини.

Листкова пазуха — кут між листком і стеблом.

Листкорозташування — порядок розташування листків на стеблі, який відображає радіальну симетрію пагона.

Листопад — опадання листків у дерев і чагарників у зв'язку з їх старінням, чому передують біохімічні зміни у клітинах та утворення при основі листків (черешка) відокремлюючого шару.

М

Макромолекули (від грецьк. *makros* — великий) — молекули, які мають велику молекулярну масу.

Маточка — жіночий генеративний орган квітки, який складається з видозміненого плодолистка — мегаспорофіла з розташованими на ньому насінними зачатками.

Мегаспора (від грецьк. *megas* — великий, *spora* — сім'я) — велика спора у різноспорових рослин.

Мегаспорангій (від грецьк. *megas* — великий, *spora* — сім'я, *angeion* — посудина) — орган різноспорових рослин, в якому розвиваються мегаспори. У насінних рослин мегаспорангій — це насінний зачаток.

Мегаспорофіли (від грецьк. *megas* — великий, *spora* — сім'я, *folium* — листок) — видозмінені листки, на яких розвиваються мегаспорангії. У хвойних мегаспорофіли — це насінні луски, у покритонасінних — плодолистки.

Мейоз (від грецьк. *Meiosis* — зменшення) — поділ ядра, при якому відбувається зменшення кількості хромосом удвічі, причому з однієї диплоїдної клітини утворюються чотири гаплоїдні.

Меристема (від грецьк. *meristos* — подільний) — сукупність клітин з незавершеною диференціацією, внаслідок поділу яких утворюються всі постійні тканини рослинного організму.

Меристематичні, або твірні тканини — це такі тканини, які забезпечують утворення інших тканин та ріст рослин у висоту і товщину.

Метаболізм (від грецьк. *metabole* — переміна), або **обмін речовин**, — це сукупність процесів, пов'язаних із надходженням з довкілля поживних речовин, їхнього перетворення та виведенням продуктів життєдіяльності.

Метаморфоз (від грецьк. *metamorphosis* — перетворення) — зміна форми й будови органів рослин, які виникли у процесі історичного розвитку (філогенезу) в зв'язку із зміною функцій або середовища функціонування і які передаються спадково.

Механічна тканина — це опорна тканина, яка забезпечує рослині міцність.

Міжвузля — відстань між сусідніми вузлами.

Мікориза (грибокорінь) (від грецьк. *mycos* — гриб та *rhiza* — корінь) — співжиття міцелію гриба з коренями деяких вищих рослин.

Мікропіле (від грецьк. *mikros* — малий та *pyle* — отвір, прохід) — отвір в насінному зачатку, що утворюється внаслідок незмикання його покривів, через який у квіткових рослин проходить пилова трубка.

Мікроспора (від грецьк. *mikros* — малий, *spora* — насіння) — чоловіча спора у рослин, з якої розвивається чоловічий заросток. У голонасінних і покритонасінних рослин мікроспора — це пилове зерно.

Мікроспорангій (від грецьк. *mikros* — малий, *spora* — насіння та *angeion* — посудина) — спорангій, в якому розвиваються мікроспори.

Мікроспорогенез (від грецьк. *mikros* — малий, *spora* — насіння та *genesis* — походження) — процес утворення мікроспор у різноспорових вищих рослин.

Мікроспорофіл (від грецьк. *mikros* — малий, *spora* — насіння та *folium* — листок) — видозмінений листок, на якому розвиваються мікроспорангії. У квіткових рослин тичинкова нитка гомологічна мікроспорофілу.

Мікростробіли (від грецьк. *mikros* — малий, *strobilus* — шишка) — стробіли, які складаються лише з мікроспорофілів.

Мітоз (непрямий поділ) (від грец. *mitos* — нитка) — поділ ядра, що забезпечує тотожний розподіл генетичного матеріалу між дочірніми клітинами і спадкоємність хромосом у ряду клітинних поколінь.

Мітохондрії (від грецьк. *mitos* — нитка, *chondrion* — зернятко) — органели двомембранної будови, основна функція яких полягає у виробленні майже всієї енергії клітини (синтез АТФ).

Молекулярний рівень організації живої матерії — це специфічні для живих організмів види органічних сполук (білки, вуглеводи, ліпіди, нуклеїнові кислоти тощо), їх взаємодія між собою і з неорганічними компонентами та біологічна роль в обміні речовин та енергії в організмі, а також у збереженні та реалізації спадкової інформації, закодованої у молекулах нуклеїнових кислот.

Монохазій (від грецьк. *monos* — один, *chasis* — поділ) — тип суцвіття з однією квіткою на верхівці головної осі, нижче якої на бічній

осі, що переростає головну вісь, розвивається ще одна квітка (інколи кілька), яка зацвітає пізніше.

Мохоподібні — відділ вищих рослин, в яких дорослі рослини перебувають на гаплоїдній фазі розвитку; вегетативне тіло має вигляд слані або листкостеблової рослини.

Мутації (від лат. *mutatio* — зміна) — це стійкі зміни генотипу, які виникають раптово і призводять до зміни тих чи інших спадкових ознак організму.

Мутуалізм (від лат. *mutus* — взаємний) — один із видів симбіозу, при якому два різних види організмів покладають один на одного регуляцію своїх взаємовідносин із зовнішнім середовищем, отримуючи при цьому взаємну вигоду.

Н

Напівчагарники (напівкущі) — багаторічні рослини заввишки більше 1 м із здерев'янілими нижніми та трав'янистими верхніми пагонами, які щорічно відмирають (наприклад, деякі види ефедри, астрагалу, полину та ін.).

Насінина — орган розмноження та поширення насінних рослин, що утворюється після запліднення із насінного зачатку.

Національні природні парки — природоохоронні установи, призначені зберігати цінні природні, історико-культурні комплекси та об'єкти.

Нектар (від грецьк. *nektar* — напій богів) — солодка рідина, що її виділяють нектарники багатьох рослин. Нектар містить цукри, азотисті та ароматичні речовини, органічні кислоти, мінеральні солі, ферменти, ефірні олії тощо.

Нектарники (від грецьк. *nektar* — напій богів) — спеціалізовані тканини або залозки у комахозапилюваних рослин, що виділяють нектар. Нектарники утворюються на різних частинах квітки (флоральні нектарники) або поза квітками (екстрафлоральні нектарники). Наприклад, у гречки — біля основи маточки, у жовтецю — на пелюстках, у липи — на внутрішньому боці чашолистків, у фіалок — усередині порожнистого ріжкоподібного виросту чашолистка або пелюстки.

Нуклеїнові кислоти — це біополімери, мономерами яких є нуклеотиди.

Нуклеотид (від лат. *nucleus* — ядро) — мономер нуклеїнових кислот, що складається із залишків нітратної основи, моносахариду (пентози) та фосфорної кислоти).

Нуцелус (лат. *nucellus* — горішок) — центральна багатоклітинна частина насінного зачатка, оточена одним або двома інтегументами.

О

Обмін речовин, або метаболізм (від грецьк. *metabole* — переміна), — це сукупність процесів, пов'язаних із надходженням в організм поживних речовин, їхнього перетворення та виведенням продуктів життєдіяльності.

Одногнізда зав'язь — зав'язь, утворена одним або кількома плодо-листочками, які, зростаючись краями, формують одне гніздо.

Однодомні рослини — це рослини, в яких тичинкові та маточкові квітки утворюються на одній і тій же особині (дуб, бук, ліщина, кукурудза).

Онтогенез (від грецьк. *ontos* — існуючий, *genesis* — розвиток, походження) — індивідуальний розвиток живого організму з моменту зачаття до природної смерті. Термін запропонував німецький вчений Е. Геккель (1866 р.).

Оплодень, або перикарпій (від грецьк. *peri* — навколо, *karpos* — плід) — частина плоду в покритонасінних рослин, що утворюється із стінок зав'язі і оточує насінину.

Орган (від грецьк. *organon* — орган, знаряддя, інструмент) — частина організму, що складається з комплексу тканин, має певну форму, будову, місце розташування та виконує одну або кілька функцій.

Органели (від грецьк. *organon* — орган, знаряддя, інструмент + зменшувальний суфікс *ella*) — постійні структурні компоненти клітини, що виконують життєво необхідні функції.

Організм (від лат. *organizo* — влаштовую) — це особина, яка самостійно взаємодіє із середовищем свого існування.

Органографія (від грецьк. *organon* — орган, знаряддя, інструмент, *grapho* — пишу) — розділ морфології рослин, що вивчає й описує вегетативні та генеративні органи.

Орнітофілія (від грецьк. *órnis*, род. відм. *órnothos* — птах та *philia* — люблю) — один із способів перехресного запилення квіток деяких рослин, що відбувається за допомогою птахів (колібри, нектарниці, меддососи).

Основні тканини рослин — це такі тканини, що розташовуються під покривними тканинами, заповнюють внутрішній вміст усіх органів, складаються з живих клітин з порівняно тонкими клітинними стінками.

Оцвітина — це сукупність видозмінених листочків у квітці, які оточують тичинки й маточки.

П

Пагін — це осьовий орган вищих рослин, що складається зі стебла, листків та бруньок і здатний до верхівкового росту.

Папоротеподібні — відділ вищих спорових рослин, що об'єднує дерев'яністі та трав'яністі рослини, поширені по всій земній кулі; характерними ознаками є: корені додаткові, молоді листки равликоподібні, дорослі пірчасті, рідше цілісні або пальчасті, переважання спорофіту в життєвому циклі.

Паразити (від грецьк. *para* — біля, *sitos* — хліб, *parasitos* — нахлібник, дармоїд) — організми, які живуть на поверхні або всередині іншого організму (хазяїна), живляться за рахунок його поживних речовин, завдаючи йому певної шкоди.

Паренхіма (від грецьк. *parenchyma* — налите разом) — пухка сполучна тканина.

Пелюстки — листочки квітки, яскраво забарвлені або білі.

Первинна будова кореня — будова кореня, при якій функціонують первинні меристеми.

Первинні меристеми — тканини, внаслідок діяльності яких утворюються постійні тканини.

Перехресне запилення — процес перенесення пилку квітки однієї особини на приймочку квітки іншої особини.

Перидерма (від грецьк. *peri* — навколо, *derma* — шкіра) — вторинна багатощарова покривна тканина рослинного організму.

Перикарпій (від грецьк. *peri* — навколо, *karpos* — плід), або **оплодень** — частина плоду в покритонасінних рослин, що утворюється із стінок зав'язі і оточує насінину.

Перисперм (від грецьк. *peri* — навколо, *sperma* — насінина) — запасна тканина у стиглій насініні деяких рослин (лободові, гвоздичні, лататтеві), що утворюється з нуцелуса і використовується зародком під час проростання.

Пилкова трубка (лат. *tubus pollinicus*) — трубка, що утворюється з внутрішньої оболонки (інтини) пилкового зерна і служить для проходження спермій до яйцеклітини.

Пилкове зерно — те саме, що й мікроспора.

Пилковий мішок (тека) — половина пиляка, в якій утворюється пилочок.

Пилковхід — те саме, що й мікропіле.

Пилочок — сукупність пилкових зерен у насінних рослин.

Пиляк — верхня частина тичинки, в якій утворюється пилочок.

Підживлення — це внесення добрив під час росту рослин.

Піноцитоз (від грецьк. *pino* — п'ю, *kytos* — клітина) — це процес поглинання клітиною рідини разом із розчиненими у ній сполуками.

Піреноїд (від грецьк. *pyren* — ядро, кісточка плоду, *eidos* — вигляд) — щільне безбарвне білкове тільце в хлоропласті або на ньому, навколо якого відкладається крохмаль.

Плазмалема (мембрана плазматична) (від грецьк. *plazma* — виліплене, утворене, *lema* — оболонка) — оболонка, яка обмежує внутрішнє середовище клітини і виконує різноманітні функції: бар'єрну, обмін речовин, сприймає подразнення, бере участь у формуванні захисних реакцій (імунітету), забезпечує взаємодію між клітинами багатоклітинних організмів.

Пластиди (від грецьк. *plastos* — виліплений) — двомембранні органили, властиві тільки рослинній клітині.

Пластичний обмін — сукупність реакцій синтезу, які забезпечують розвиток клітин та організмів, поновлення їхнього хімічного складу з використанням певної кількості енергії.

Плауноподібні — відділ вищих спорових рослин, характерними ознаками яких є: дихотомічне галуження надземних та підземних органів, рівно- та різноспоровість.

Плейохазій (від грецьк. *pleion* — більш численний, *chasis* — поділ) — один із типів цимозних суцвіть, коли на головній осі є одна верхів-

кова квітка, з-під неї відходить кілька осей другого порядку, що переростають головну вісь і закінчуються квітками.

Плід — це орган, призначений для захисту насіння, а часто і для його поширення.

Плодолисток (лат. *carpellum*) — репродуктивна структура квітки покритонасінних рослин, що несе насінні зачатки. Один або сукупність плодолистків утворюють маточку.

Плюмула (лат. *plumula* — перо) — перша брунечка зародкового пагона зародка насінини.

Пневматофори, або **дихальні корені** — корені, що ростуть вгору від кореневища чи підземного кореня і забезпечують газообмін (болотяний кипарис, авіценія).

Поверхневий апарат — структурне утворення на поверхні клітини, що відокремлює її від довкілля і забезпечує рух клітини, обмін речовинами, енергією та інформацією з середовищем.

Повітряні корені — надземні додаткові корені, які зростають на стовбурах інших дерев та адсорбують атмосферну вологу (тропічні епіфіти з родин Орхідні, Ароїдні, Бромелієві).

Подвійна оцвітина — оцвітина, що складається з чашечки і віночка.

Подвійне запліднення — статевий процес у покритонасінних рослин, що полягає у злитті одного спермія з яйцеклітиною, а другого — з ядром центральної клітини, або вторинне ядро зародкового мішка.

Покритонасінні — відділ вищих насінних рослин, характерними ознаками яких є: насінні зачатки розвиваються в середині зав'язі маточки, утворені зростанням плодолистків; домінування спорофіта; редукція гаметофіта; наявність подвійного запліднення, внаслідок якого утворюються зародок і ендосперм та особливий орган — плід, що розвивається з квітки.

Порядок (Ordo) — одна з основних таксономічних категорій, що об'єднує споріднені родини.

Примордій (від лат. *primordium* — початок, виникнення, зародження) — зачаток того чи іншого органу рослини без морфологічних ознак диференціації.

Провідні тканини — це сукупність високоспеціалізованих клітин, які пристосовані до транспорту неорганічних та органічних речовин і є основними компонентами провідних пучків.

Продуценти — організми, які утворюють органічні сполуки з неорганічних.

Проста оцвітина — оцвітина, що складається лише з чашолистків, або пелюсток.

Р

Рекомбінація — явище перерозподілу генетичного матеріалу батьків у генотипі нащадків.

Реплікація (редуплікація) (від лат. *replicatio* — подвоєння) — процес подвоєння молекули ДНК.

Рибосоми (від *рибоза* і грецьк. *soma* — тіло) — невеликі сферичні тілця, які лежать вільно або на мембранах ендоплазматичної сітки і здійснюють біосинтез білків, властивих певному організмові.

Ризодерма (від грецьк. *rhiza* — корінь, *derma* — шкіра) — жива покривна тканина, яка складається з одного шару живих клітин з довгими тонкими виростами — кореневими волосками.

Ризоїди (від грецьк. *rhiza* — корінь, *eidos* — вигляд) — коренеподібні утвори, за допомогою яких рослина прикріплюється до субстрату й поглинає з нього воду та поживні речовини.

Рід (Genus) — одна з основних таксономічних категорій, що об'єднує споріднені види.

Різносторонність, або **гетерофілія** (від грецьк. *heteros* — інший, лат. *folium* — листок) — істотна відмінність за формою, розмірами, будовою між листками серединної формації.

Ріст — збільшення маси і розмірів організму або окремих його частин і органів унаслідок збільшення кількості клітин шляхом поділу, їх лінійного розтягування та внутрішньої диференціації.

Родина (Familia) — одна з основних таксономічних категорій, що об'єднує споріднені роди.

Розвиток — сукупність якісних морфологічних та фізіологічних змін рослини на окремих етапах її життєвого циклу.

Розетка — сукупність листків, розташованих при основі дуже вкороченого вертикального стебла.

Розмноження — притаманна всім живим істотам властивість відтворення собі подібних, завдяки чому забезпечуються безперервність і спадковість життя.

Розмноження нестатеве (безстатеве) — процес відтворення нових особин за допомогою окремих нестатевих клітин або за рахунок утворення спор.

Розмноження статеве — процес, при якому нові особини розвиваються із зиготи, що утворюється в результаті злиття (запліднення) статевих клітин (гамет).

Рослинне угруповання, або **фітоценоз** (від грецьк. *phyton* — рослина, *koinos* — спільність) — це відносно стійка сукупність рослинних організмів, що населяють певну територію з однотипними ґрунтово-кліматичними умовами.

Ростові рухи — зміни положення органів рослин у просторі внаслідок нерівномірних ростових процесів.

Ряд (Ordo) — одна з основних таксономічних категорій, що об'єднує споріднені родини.

С

Самовідтворення, або **здатність до розмноження** (див. розмноження).

Самозапилення — процес перенесення пилку двостатевої квітки на приймочку тієї самої квітки.

Симбіоз (від грецьк. *symbiosis* — спільне життя, співжиття) — співжиття двох організмів різних видів, з якого вони мають взаємну вигоду.

Симподій, або **симподіальне галуження** (від грецьк. *syn* — разом, *podos* — нога) — верхівкова брунька материнської осі відмирає або дуже відстає у рості, а з бічної бруньки, що міститься безпосередньо під нею або нижче неї, розвивається пагін.

Синергіди (від грецьк. *Synergos* — *той, що діє разом*) — дві гаплоїдні клітини грушоподібної форми, які разом з яйцеклітиною утворюють у зародковому мішку квіткових рослин єдиний комплекс — яйцевий апарат.

Систематика (від грецьк. *systematikos* — впорядкований) (синонім — таксономія) — наука, що вивчає різноманітність живих організмів, встановлює філогенетичні зв'язки між ними та іншими таксономічними категоріями органічного світу і розробляє природну класифікацію.

Ситоподібні трубки — це живі (але без ядра) видовжені клітини, послідовно розташовані одна над одною у вигляді ланцюжка; поперечні стінки цих клітин мають численні дрібні отвори, які нагадують сито (звідки і походить їхня назва).

Сім'ядолі — зародкові листки, які розвиваються в насінні.

Скарифікація (від лат. *scarifico* — дряпаю) — штучне механічне ушкодження твердої шкірки насіння для прискорення його проростання.

Склереїди (від грецьк. *skleros* — твердий, *eidos* — вигляд) — мертві поодинокі клітини з рівномірно і дуже потовщеними здерев'янілими клітинними стінками, що трапляються в плодах (кам'яністі клітини), листках (опорні клітини) і надають органам додаткової міцності.

Склеренхіма (від грецьк. *skleros* — твердий, *enchyma* — налите) — це мертві видовжені (прозенхімні) клітини з рівномірно потовщеними здерев'янілими клітинними стінками.

Соруси (від грецьк. *soros* — купа) — скупчення спор або органів розмноження — спорангіїв.

Спермії (від грецьк. *sperma* — сім'я) — чоловічі статеві клітини (гамети), які утворюються внаслідок поділу генеративної клітини пилкового зерна.

Спеціалізація (від лат. *specialis* — особливий) — набуття клітинами спеціальних ознак для виконання певних функцій.

Спорангій (від грецьк. *spora* — насіння та *angeion* — посудина) — одноклітинний або багатоклітинний орган нестатевого розмноження рослин, в якому утворюються спори. Спорангій у нижчих рослин одноклітинний, а у вищих — багатоклітинний.

Спори (від грецьк. *spora* — насіння) — спеціалізовані клітини, які відокремлюються від материнського організму і служать для нестатевого розмноження рослин. Сформовані спори — це переважно одноклітинні, рідше двоклітинні або багатоклітинні утвори кулястої або еліпсоподібної форми.

Стебло — осьова частина пагона.

Стигма (від грецьк. *stigma* — мітка, тавро, пляма), або **світлочутливе вічко** — світлочутлива органела, що являє собою місце скопи-

чення зерен каротиноїдного пігменту на передньому кінці тіла деяких водоростей і орієнтує їх у напрямку до світла (властива, наприклад, евгленовим водоростям).

Стратифікація (від лат. *stratum* — настил, шар і *facio* — роблю) — передпосівна обробка насіння для прискорення його проростання, що полягає у витримуванні його у вологому піску чи подрібненому торфі при низькій температурі.

Субстрат (від лат. *substratum* — підстилка, основа) — основа, до якої прикріплені нерухомі живі організми.

Судини — це послідовно з'єднані відмерлі клітини, поперечні стінки між якими зникли; забезпечують висхідний потік води з мінеральними солями від підземної частини рослини до наземної.

Сукуленти (від лат. *succulentus* — соковитий) — багаторічні рослини із соковитими стеблами й листками, що містять запас води; залежно від того, де нагромаджується вода, розрізняють: *листкові* (алое, молодило, очиток, агава та ін.); *стеблові* (молочаї, опунції та ін.).

Супліддя (лат. *infructescentia*) — сукупність плодів, що утворилися від зростання між собою окремих плодиків, кожний з яких розвивається з окремої квітки щільного суцвіття.

Суцвіття — це система видозмінених пагонів, які несуть квітки.

Т

Таксон (від грецьк. *taxis* — розміщення, порядок) — це група дискретних (відособлених) організмів, споріднених між собою спільністю ознак і властивостей, завдяки чому їм можна присвоїти таксономічну категорію.

Таксономічна категорія (від грецьк. *taxis* — розміщення, порядок) — класифікаційна одиниця в систематиці, що відображає не реальні організми, а певний ранг або рівень класифікації, до якого може бути віднесений певний таксон на основі комплексу встановлених таксономічних ознак.

Талом (від грецьк. *thallos* — гілка, пагін, паросток і лат. *oma* — суфікс, що означає сукупність), або **слань** — вегетативне тіло нижчих рослин, яке не почленоване на органи (корінь, пагін).

Твірні, або **меристематичні** (від грецьк. *meristos* — подільний), **тканини** — це такі тканини, які забезпечують утворення інших тканин та ріст рослин у висоту і товщину.

Термінальна клітина (від лат. *terminalis* — межа, край) — нижня клітина, що утворилася після першого поділу зиготи покритонасінних рослин.

Термінальні органи (від лат. *terminalis* — межа, край) — органи, що розташовуються на верхівках пагонів (наприклад, верхівкові бруньки, квітки тощо).

Тичинка — чоловічий генеративний орган квітки, що являє собою видозмінений листок — мікроспорофіл (від грецьк. *mikros* — малий, *spora* — сім'я, *folium* — листок), на якому розвиваються мікроспорангії.

Тканина (від лат. *textus*, грецьк. *histos*) — це система клітин та міжклітинної речовини, об'єднаних спільною функцією, будовою та походженням.

Транспірація (від лат. *trans* — через, *spiro* — дихаю, видихаю) — фізіологічний процес виділення живими рослинами води у газоподібному стані.

Трахеїди — це мертві веретеноподібні подовжені (*прозенхімні*) клітини з товстими, як правило, здерев'янілими стінками.

Тургор (від лат. *turgere* — бути набухлим) — пружність рослинних клітин (тканин).

Ф

Фелема (від грецьк. *phellos* — корок), або **корок** — вторинна багаточарова мертва покривна тканина, клітинні стінки якої просочені суберином.

Фелоген (від грецьк. *phellos* — корок, *gennao* — утворюю, продукую) — вторинна латеральна меристема, внаслідок поділу клітин перичиклу утворюється корок (фелема).

Фертильність у рослин (від лат. *fertilis* — плідючий) — здатність рослинних організмів запліднюватись та давати життєздатних нащадків.

Фібрили (від новолат. *fibrilla* — волоконце, ниточка) — ниткоподібні структури цитоплазми, які виконують в клітині рухову або скелетну функції.

Фізіологічні системи органів — це органи, які в організмі виконують спільні функції.

Філогенез (від грецьк. *phylon* — рід, плем'я, *genesis* — розвиток) — історичний розвиток світу живих організмів як в цілому, так і окремих таксономічних груп: царств, відділів, класів, порядків, родин, родів, видів.

Філокладії — плоскі листкоподібні пагони, розташовані у пазухах редукованих листків (рускус, філантус, аспарагус).

Фітогормони (від грецьк. *phyton* — рослина, *hormao* — збуджую, рухаю) — фізіологічно активні речовини, що виробляються протопластом рослинних клітин і впливають на ростові та формотворні процеси.

Фітопланктон (від грецьк. *phyton* — рослина, *planctos* — блукаючий) — сукупність рослин, що вільно плавають у завислому стані в товщі прісних або морських водойм.

Фітоценоз (від грецьк. *phyton* — рослина, *koinos* — спільність), або **рослинне угруповання** — це відносно стійка сукупність рослинних організмів, що населяють певну територію з однотипними ґрунтово-кліматичними умовами.

Фітоценологія (від грецьк. *phyton* — рослина, *koinos* — спільність, *logos* — наука) — наука, що вивчає закономірності формування рослинних угруповань.

Флоема — комплексна тканина (провідна, основна, механічна), яка виконує головну роль у низхідному транспорті, і, крім того, забезпечує механічну міцність органам рослин.

Формула квітки (від лат. *formula* — образ, вид, правило) — умовне позначення будови квітки знаками, літерами та цифрами.

Фотоавтотрофи (від грецьк. *photos* — світло, *autos* — сам, *trophe* — живлення) — автотрофні живі організми, які для побудови свого тіла використовують енергію сонячного світла.

Фотосинтез (від грецьк. *photos* — світло, *synthesis* — з'єднування) — процес утворення органічних молекул з неорганічних за рахунок енергії сонця. Сонячна енергія перетворюється при цьому в енергію хімічних зв'язків.

Фототропізм (від грецьк. *photos* — світло, *tropos* — поворот), або **геліотропізм** (від грецьк. *helios* — сонце, *tropos* — поворот) — тропізм, що викликає направлений вигин рослини до джерела світла (сонця).

Фунікулус (від лат. *funiculus* — мотузка, канатик) — частина насінного зачатка, за допомогою якої він прикріплюється до стінки зав'язі маточки.

X

Халаза (від грецьк. *chalaza* — вузлик, горбочок) — протилежна до мікропіле частина насінного зачатка, в якій об'єднуються основи нуцелуса, інтегументів і фунікулус.

Хвощеподібні — відділ вищих спорових рослин, характерними ознаками яких є: наявність пагонів, складених з чітко виражених членників (міжвузлів) і вузлів з кільчасто розміщеними листками; стебла двох типів: безхлорофільні спороносні і зелені вегетативні; рівноспоровість; переважання в життєвому циклі спорофіту.

Хлоренхіма (від грецьк. *chloros* — зелений, *enchyma* — тканина), або **асиміляційна тканина** (від лат. *assimilatio* — уподібнюю), — основна фотосинтезуюча тканина, розташована в листках між верхньою та нижньою епідермою і молодих стеблах у первинній корі.

Хлоропласти (від грецьк. *chloros* — зелений і *plastos* — виліплений) — зелені пластиди, в яких відбувається фотосинтез.

Ходульні корені — надземна потужна частина кореневої системи, що утримує над рівнем води стовбур дерев або закріплює рослину у мулистому ґрунті узбережжя (мангрова рослинність, фікус-баньян, кукурудза).

Хромoplastи (від грецьк. *chroma* — фарба і *plastos* — виліплений) — жовті, оранжеві або червоні пластиди, які за рахунок пігментів (переважно каротиноїдів) зумовлюють відповідне забарвлення пелюсток квіток, плодів тощо.

Хроматида (від грецьк. *chroma* — колір) — одна з двох поздовжніх структурних одиниць хромосоми.

Хромосоми (від грецьк. *chroma* — колір, *soma* — тіло) — найважливіші структури ядра клітини, що забезпечують передачу спадкової інформації від клітини до клітини та від покоління до покоління, а також реалізацію цієї інформації в процесі індивідуального розвитку в організмі.

Ц

Царство (Regnum) — вища таксономічна категорія в системі організмів.

Центріолі (від лат. *centrum* — середина) — складові клітинного центра, які мають вигляд порожнього циліндра, що складається з мікротрубочок.

Центромера (від лат. *centrum* — середина, грецьк. *meros* — частина) — пластинчастий утвір у вигляді диска у ділянці перевинної перетяжки хромосоми, що ділить її на два плеча; місце прикріплення до хромосоми ниток веретена поділу.

Цибулина — пагін з дуже коротким стеблом (денцем) і видозміненим листям — сухими або соковитими лусками (цибуля, тюльпан, часник, гіацинт, лілія).

Цитологія (від грецьк. *kytos* — клітина, *logos* — учення) — наука про будову, функціонування та еволюцію клітин різних організмів.

Цитоплазма (від грецьк. *kytos* — клітина, *plasma* — виліплене, утворене) — неоднорідний колоїдний вміст клітини.

Ч

Чагарники — багаторічні рослини з надземними частинами, що дерев'яніють. На відміну від дерев не мають яскраво вираженого одного стовбура; гілкування починається від самої землі, тому утворюється кілька рівноцінних стовбурів (наприклад, бузок, барбарис, таволга та ін.).

Чагарнички схожі на чагарники, але низькорослі — не вищі за 50 см (наприклад, журавлина та ін.).

Чашечка — сукупність чашолистків квітки.

Чашолистки — невеликі зелені листочки квітки.

Я

Ядерний матрикс — ниткоподібні опорні структури, які забезпечують упорядковане розташування хромосом, а також сполучають між собою ядерця, нитки хроматину, ядерні пори тощо.

Ядро (від грецьк. *karion* — ядро; від лат. *nucleus* — ядро) — складова частина живої клітини, яка зберігає спадкову інформацію, передає її дочірнім клітинам під час поділу і керує життєвими процесами.

Яйцеклітина — жіноча гамета організму, з якої внаслідок запліднення розвивається зародок.

Ярові рослини — однорічні рослини, в яких весь життєвий цикл триває протягом одного вегетаційного періоду.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Артамонов В.И. Занимательная физиология растений. — М.: Агропромиздат, 1991. — 335 с.
2. Барна М.М. Ботаніка. Терміни. Поняття. Персоналії. Біологія. — К.: Видавничий центр «Академія», 1997. — 272 с.
3. Биологический энциклопедический словарь / Гл. ред. М.С. Гиляров; Редкол.: А.А. Баев, Г.Г. Винберг, Г.А. Заварзин и др. — М.: Сов. энциклопедия, 1989. — 864 с.
4. Брайон О.В., Чикаленко В.Г. Анатомія рослин. — К.: Вища школа, 1992. — 272 с.
5. Гончаренко І.В. Будова рослинного організму: Навчальний посібник. — Суми: ВТД «Університетська книга», 2004. — 200 с.
6. Грин Н., Стаут У., Тейлор Д. Биология: В 3-х томах. — М.: Мир, 1996.
7. Курдюк М.Г. Цікаве про плоді рослини. — К.: «Радянська школа», 1972. — 78 с.
8. Мороз І.В., Гришко-Богменко Б.К. Ботаніка з основами екології: Навч. посібник. — К.: Вища шк., 1994. — 240 с.
9. Морозюк С.С. Біологія: Підручник для учнів 6 класу загальноосвітніх навчальних закладів — Х.: Торсінг, 2000. — 224 с.
10. Морозюк С.С. та інші. Систематика вищих рослин. Лабораторні заняття. — К.: Фітосоціоцентр, 2001. — 124 с.
11. Мусієнко М.М. Фізіологія рослин. — К.: Вища школа, 1995. — 503 с.
12. Мусієнко М.М. Фотосинтез: Навч. посібник. — К.: Вища школа, 1995. — 247 с.
13. Поліщук А.К., Береговий П.М. Ботаніка. — К.: Рад. школа, 1974. — 262 с.
14. Рейвн П., Эверт Р, Айкхорн С. Современная ботаника. В 2 т. — М.: Мир, 1990.
15. Сокур Л.М. Ботаніка. Курс лекцій. — К.: Фітосоціоцентр, 2001. — 288 с.
16. Стеблянюк М.І., Гончарова К.Д., Закорко Н.Г. Ботаніка: Анатомія і морфологія рослин: Навч. посібник. — К.: Вища школа, 1995. — 384 с.
17. Хэм А., Кормак Д. Гистология. Т. 1. — М.: Мир, 1982. — 272 с.
18. Яковлев Г. П., Челомбитко В.А., Ботаника: Учебник для вузов / Под ред. Р. В. Камелина. — СПб.: СпецЛит, Издательство СПХФА, 2001. — 680 с.